



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

CLAUDIA UNIVERSAL NEVES BATISTA

**ESTUDO DA TOLERÂNCIA DE *CECROPIA PACHYSTACHYA*
TREC. (CECROPIACEAE), À INUNDAÇÃO**

Londrina
2003

CLAUDIA UNIVERSAL NEVES BATISTA

**ESTUDO DA TOLERÂNCIA DE *CECROPIA PACHYSTACHYA*
TREC. (CECROPIACEAE), À INUNDAÇÃO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração: Botânica da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Moacyr E. Medri

Londrina
2003

CLAUDIA UNIVERSAL NEVES BATISTA

**ESTUDO DA TOLERÂNCIA DE *CECROPIA PACHYSTACHYA*
TREC. (CECROPIACEAE), À INUNDAÇÃO**

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Moacyr E. Medri

Londrina, 04 de setembro de 2003.

DEDICATÓRIA

À minha **Tia Coca**, pelo amor incondicional de mãe que tinha pelos seus “dez” filhos. E por ser o umbigo da família como disse Thiago.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Prof. Dr. Moacyr Eurípedes Medri, pela dedicação, orientação e empenho na arte de elaborar uma dissertação.

Aos Profs. Drs. Sandra Colli, Edmilson Bianchini, Waldemar Zangaro, Rosana Kolb, José Marcelo, pelos auxílios e conselhos prestados durante o curso.

Ao Prof. Dr. José A. Pimenta pela paciência, auxílio e conselhos importantíssimos para que esta dissertação saísse.

Ao Prof. Dr. José Lopes pelo larvicida aplicado nos vasos para que eu não tivesse problemas com a Vigilância Sanitária.

Ao Nelson Delattre, Márcio e Roseli (EMBRAPA), pela parte experimental relacionada à taxa fotossintética.

À Viviane Davanso, Cristina Piscicchio, Mário Orsi, Edelita, Nazária, Ellen, Geraldo, Fábio, Danielle, Mayra, que contribuíram e muito para a elaboração desta dissertação.

Aos meus colegas de turma, Alba, Carol, Cecis, Fabíola, Grazielle, Guilherme, Isaac, Lícia, Patrícia, pelos agradáveis dias juntos cursando as disciplinas deste curso e descobrindo que vale a pena realizar este sonho.

À Luciana (mineirinha) que muito me ajudou na casa de vegetação, assim como a Cris (biblioteconomista), Lú Lima (prima), sem falar no incansável Valdecir, a quem devo grande parte dos trabalhos práticos realizados nesta dissertação.

À minha turma da UEMS com quem sempre pude e posso contar: Ana Francisca, Alessandra, Bia, Célio, Elenir, Robinson (ex-UEL), Rose, Sáuria, Valéria, Wagner.

Aos meus pais João Batista e Raimunda, que sempre me indicaram o caminho certo, incentivaram e apoiaram em todas as minhas escolhas, quaisquer que fossem elas.

Aos meus irmãos Danyela e Thiago por tudo e principalmente por serem meus irmãos.

Aos meus sogros Ingrid e Anatole, por terem estado sempre dispostos a me ajudar no que foi preciso, seja aqui ou no MS.

Ao Christian e Aline um agradecimento muito especial no momento que mais precisei, me ajudando com a dissertação e com a Joana.

Aos meus cunhados Marcelo, Anna Luisa, por me ajudarem sempre que precisei deles e principalmente por cuidarem tão bem de meus outros dois amores.

Ao meu Tio Zé que me ajudou na casa de vegetação enquanto eu estava com um barrigão de 7 meses.

À minha Tia Leta que com muito carinho sempre me incentivou nas horas certas.

Aos meus avós, que mesmo ausentes agora sempre foram muito presentes na minha vida.

À Rosa, Pida, Valéria, Vanessa, por cuidarem da minha pequenina enquanto eu estive fora trabalhando.

À todos que direta ou indiretamente me auxiliaram na elaboração deste trabalho.

À CAPES pelo apoio financeiro para a realização deste trabalho.

E finalmente agradeço à Joana por me fazer a mulher mais feliz do mundo e por me proporcionar amar com tanta intensidade, e agradeço juntamente ao meu marido Tole, pelo amor, paciência, compreensão, quando muitas vezes fiquei longe de casa e carregava junto nosso maior bem.

BATISTA, Claudia Universal Neves. **Estudo da Tolerância de *Cecropia Pachystachya* Trec. (Cecropiaceae), à inundação.** 2003. 67f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2003.

RESUMO

Foram realizados estudos referentes ao crescimento e desenvolvimento, morfo-anatomia, ultra-estrutura e modificações eco-fisiológicas de plantas de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) cultivadas em solo bem drenado, encharcado, alagado, submerso e reaerado. De um modo geral houve redução do comprimento da raiz e do caule, e tendência de redução da massa seca. A taxa de crescimento relativo (TCR) de caules foi menor em plantas alagadas, enquanto que para raízes, folhas e planta inteira o tratamento reaerado apresentou a menor redução. A taxa assimilatória líquida (TAL) foi maior em plantas reaeradas quando comparadas às plantas de solo drenado e as alagadas. Com o alagamento houve aumento da abscisão, assim como da área foliar. Não houve produção de novas folhas no tratamento alagado, mas houve a produção de brotos e raízes adventícias com 30 dias. A epinastia foi uma das primeiras respostas observadas em plantas alagadas. Foram observadas alterações anatômicas em raízes e em caules de plantas alagadas por 30 ou 60 dias, com diferenças maiores nas raízes. O estresse exerceu efeitos sobre mitocôndrias de células radiciais de planta alagadas tornando-se maiores, mais alongadas e por vezes, curvadas. Macro e micronutrientes, com exceção do zinco, a condutância estomática e a taxa fotossintética diminuíram em plantas alagadas. Esses resultados sugerem que a capacidade da espécie tolerar períodos curtos de inundação deve estar relacionada à sua plasticidade morfo-anatômica, mitocondrial e eco-fisiológica.

Palavras-chave: *Cecropia pachystachya* trec. Cecropiaceae. Crescimento (Plantas).

ABSTRACT

Referring studies to the growth and development had been carried through, morfo-anatomy, ultra-structure and echo-physiological modifications of plants of *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) cultivated in ground drained, made marshy, flooded, submerged well and reaerated. In a general way it had reduction of the length of the root and shoot, and trend of reduction of the dry mass. The rate of relative growth (RGR) of caules was lesser in flooded plants, while that for roots, leves and entire plant the reaerated treatment presented the lesser reduction. The net assimilatory rate (NAR) was bigger in reaerated plants when compared with the plants de.soildrained and the flooded ones. With the overflow it had increase of the abscision, as well as of the foliar area. It did not have leaf production new in the flooded treatment, but it had the adventitious production of sprouts and roots th 30 days. The epinasty was one of the first answers observed in flooded plants. Anatomical alterations in root and shoots of plants flooded per 30 or 60 days had been observed, with bigger differences in the roots. It stress it exerted effect on mitochondrias of bigger flooded radiciais cells of plant becoming, more prolonged and for times, bending. Macro and micronutrients, with exception of zinc, the estomatic conductance and the fotossintetic rate had diminished in flooded plants. These results suggest that the capacity of the species to tolerate short periods of flooding must be related to its morfo-anatomical plasticity, mitochondrial and echo-physiological.

Keywords: Growth (Plants). Plants, Effect of humidity on.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 REVISÃO DE LITERATURA	12
2.1 ALTERAÇÕES DO SOLO PELO ALAGAMENTO	12
2.2 MECANISMOS DE SOBREVIVÊNCIA DAS PLANTAS AO ALAGAMENTO	13
2.3 CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO	14
2.4 ALTERAÇÕES MORFO-ANATÔMICAS DECORRENTES DO ALAGAMENTO.....	17
2.4.1 Formação de aerênquima.....	19
2.4.2 Alterações radiciais	20
2.4.3 Lenticelas.....	22
2.5 FOTOSÍNTESE E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA	23
3 MATERIAIS E MÉTODOS	26
3.1 OBTENÇÃO DO MATERIAL VEGETAL E DELINEAMENTO EXPERIMENTAL	26
4 ARTIGOS A SEREM PUBLICADOS NA REVISTA <i>BRAZILIAN ARCHIVES OF BIOLOGY AND TECHNOLOGY</i>	32
Artigo 1 Tolerância à inundação e submersão de <i>Cecropia pachystachya</i> Trec. (Cecropiaceae): aspectos do desenvolvimento morfo-anatômico e ultra- estrutural	33
Abstract.....	33
1 Introdução.....	33
2 Material e métodos	34
3 Resultados.....	36
4 Discussão	37
5 Conclusão	40
Resumo	40
Tabela 1 Taxa de crescimento relativo (TCR) e Taxa assimilatória líquida (TAL).....	42
Figura 1 Variáveis analisadas de <i>C. pachystachya</i>	43
Figura 2 Aspectos anatômicos de raiz e caule de <i>C. pachystachya</i>	44
6 Referências bibliográficas	45

Artigo 2	49
Aspectos metabólicos de <i>Cecropia pachystachya</i> Trec. (Cecropiaceae) submetidas à inundação.....	50
Abstract.....	50
1 Introdução.....	50
2 Material e métodos	51
3 Resultados.....	52
4 Discussão	52
5 Conclusão	53
Resumo	53
6 Referências Bibliográficas.....	53
REFERÊNCIAS	55

1 INTRODUÇÃO

A relação água-planta vem sendo estudada, já há muito tempo, com o objetivo de se entender os detalhes do processo de absorção, transporte e perda de água, assim como as estratégias de sobrevivência das plantas submetidas a ambientes com falta ou com excesso de água no solo (Medri *et al.*, 2002).

Mesmo estando protegidas por legislação federal e estadual no Brasil, as florestas de morrarias e também as ciliares vem sendo progressivamente alteradas, podendo chegar a sua destruição total, por isso são alvos de constante preocupação de pesquisadores e comunidades envolvidas (Medri *et al.*, 2002).

O Estado do Paraná apresenta uma cobertura florestal nativa de apenas 5%. Ela está principalmente nas escarpas da Serra do Mar, nos relevos rochosos e ou mais íngremes, nas faixas ribeirinhas inundáveis e menos propícias à agricultura e pecuária (Medri *et al.*, 2002).

Por estarem diretamente associadas aos cursos d'água às matas ciliares são de extrema importância, tanto ecológica quanto econômica, porque garantem a qualidade das águas ao impedir o assoreamento dos rios, permitindo assim a sobrevivência dos organismos aquáticos e ribeirinhos (Salvador, 1987). Alterações nas comunidades de plantas ripárias afetam o ecossistema aquático, daí porque as florestas ciliares são essenciais para a manutenção da diversidade de genética (Silva, 2002), de peixes, anfíbios, répteis, pássaros e mamíferos (Croonquist & Brooks, 1993; Keller *et al.*, 1993).

Nas matas ciliares, as áreas que margeiam os cursos de água estão sempre sujeitas às influências diretas de umidade e frequência de alagamentos, que está diretamente correlacionada à profundidade do lençol freático, definindo características abióticas próprias, tais como microclima, fertilidade do solo, temperatura, decomposição e outras (Rodrigues, 1989). Estas características possuem grande importância na seleção e distribuição das espécies vegetais, que irão ocupar estas áreas marginais (Mantovani *et al.*, 1989).

Um ambiente alagável proporciona um processo de seleção que determina quais espécies vegetais são capazes de ocupar as áreas sob influência direta dos rios (Kozlowski, 1984; Joly, 1986; Rodrigues, 1989; Medri *et al.*, 1998; Rogge *et al.*, 1998; Medri *et al.*, 2002). A capacidade de uma espécie ficar sem um recurso tão importante como o oxigênio e não sofrer diminuição do seu potencial competitivo durante sua carência confere a

ela uma considerável vantagem sobre aquelas que não dispõem desta adaptação (Crawford, 1992).

As áreas alagáveis são muito comuns nas regiões tropicais e subtropicais, e ocupam, aproximadamente, 6% da superfície terrestre. Elas estão associadas a diversos tipos de comunidades vegetais, como pântanos, áreas continentais e ou costeiras, planícies de inundação, brejos de planaltos e planícies, e áreas alagadas para agricultura (Armstrong *et al.*, 1994). No Brasil, as maiores extensões de áreas alagáveis são encontradas nas planícies de inundação de grandes rios (Esteves, 1998).

Ainda que a maioria das comunidades inundáveis naturalmente ocorra nas regiões tropicais, pouco se sabe sobre os mecanismos que possibilitam a sobrevivência das espécies situadas nestas localidades (Joly, 1994). É importante considerar que nas regiões tropicais, as cheias ocorrem no verão, período de máxima atividade metabólica; conseqüentemente, neste período há uma complexa rede de respostas adaptativas às condições de alagamento. Entretanto, o maior número de trabalhos refere-se a espécies de clima temperado, onde as espécies sofrem alagamento no inverno, período de baixo metabolismo (Joly, 1991).

O alagamento do solo é considerado um fator limitante à sobrevivência de muitas espécies de plantas. As plantas quando alagadas, através de ganhos adaptativos evolutivos, podem apresentar alterações morfo-anatômicas, ultra-estruturais e ecofisiológicas que podem ou não otimizar as trocas gasosas da planta com o ambiente e, conseqüentemente, selecionar espécies e também indivíduos de uma população (Armstrong, 1994).

Um dos grandes desafios para fisiologistas e ecologistas é entender por que espécies de ambientes alagados podem prosperar sob condições de excesso de água, enquanto que espécies de ambientes não alagados sofrem injúrias, onde sua maior dificuldade é suportar a deficiência de oxigênio na água e o solo, e ainda suportar as fitotoxinas que são liberadas (Armstrong *et al.*, 1991 *apud* Bona, 1999).

O presente trabalho tem como objetivos ampliar os conhecimentos relativos a espécies arbóreas tropicais quanto às estratégias de tolerância à inundação.

Especificamente, pretende-se responder se indivíduos jovens de *C. pachystachya* apresentam alterações de crescimento, alterações morfo-anatômicas e plasticidade mitocondrial quando submetidos ao alagamento.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 ALTERAÇÕES DO SOLO PELO ALAGAMENTO

O alagamento é um fator seletivo importante para o desenvolvimento das plantas vasculares apresentando força mecânica capaz de retirar os sistemas de raízes do solo e até mesmo a planta inteira (Davy *et al.*, 1990). Os ambientes alagados servem de refúgio para determinadas pressões do ambiente como competição e herbivoria, e as plantas que retiveram a capacidade de sobreviver em solos hipóxicos, ocupam atualmente esses ambientes (Crawford, 1992).

A frequência e intensidade do alagamento determinam a composição e o comportamento das espécies ao longo dos rios em todo o mundo (Blom *et al.*, 1990), assim como, os padrões espaciais de regeneração dessas plantas, devido a processos diferenciados de germinação, ou ainda de sobrevivência de plântulas nas áreas inundáveis. Há espécies que apresentam boa capacidade de sobreviver e competir em solos com baixo suprimento de oxigênio, diferentes de outras que requerem solos muito arejados (Crawford, 1992). Vantagens adaptativas garantem a permanência durante períodos longos de alagamento, parcial ou total, de indivíduos ou até de populações inteiras em várias regiões alagáveis do mundo, enquanto outras são eliminadas (Medri *et al.*, 2002).

O alagamento provoca uma série de alterações no solo, modificando processos físicos, químicos e biológicos, que influenciam diretamente a qualidade do solo e o desenvolvimento das plantas (Pimenta *et al.*, 1998), que são: a diminuição das trocas gasosas entre o solo e o ar, acúmulo de fitotoxinas e de gases produzidos pelo metabolismo anaeróbio de raízes e de microorganismos edáficos, além de alterações do pH e diminuição do potencial redox (Drew, 1992).

Com o alagamento, a taxa de difusão dos gases no solo é baixa (Jackson & Drew, 1984; Watkin *et al.*, 1998), levando a uma precária oxigenação das raízes, prejudicando a respiração aeróbia das plantas e microorganismos (Drew, 1992). No solo alagado, os espaços circunvizinhos às partículas e aos agregados do solo estão preenchidos por água (Ernst, 1990; Armstrong, 1994; Vartapetian & Jackson, 1997 *apud* Schmull & Thomas, 2000), e nele a difusão dos gases é 10.000 vezes mais lenta que no ar, ocorrendo assim um decréscimo na concentração de oxigênio (Armstrong, 1979).

À medida que o oxigênio é consumido, o metabolismo aeróbio pode ser substituído pelo metabolismo anaeróbio, com produção de gás carbônico, nitrogênio, hidrogênio, álcoois, ácidos graxos voláteis, metano, etanol, acetaldeído e etileno. A presença de alta concentração de etileno no interior de raízes de plantas alagadas deve-se aos microorganismos do solo em condições anaeróbias (Blom, 1999) e também à produção interna do próprio vegetal (Kawase, 1978 *apud* Gallo, 2002). Este gás é o principal fitohormônio envolvido nas respostas ao estresse hídrico e pode ser eliminado por lenticelas ou ainda pode ser oxidado a acetaldeído, o que aumenta sua toxicidade (Bradford & Dilley, 1978 *apud* Gallo, 2002).

A absorção de íons e água pelas raízes é prejudicada em condições de hipoxia (Drew, 1992), assim como a manutenção das células, levando a uma deficiência nutricional que pode ser manifestada na parte aérea das plantas (Gallo, 2002).

Em um solo bem arejado, a maioria das plantas mobiliza o ferro e o manganês por acidificação da rizosfera e os reduzem através de um sistema enzimático na membrana das células tornando-os solúveis e disponíveis para a absorção (Gallo, 2002). Em condições de alagamento, a concentração na forma reduzida e solúvel desses íons aumenta e sua absorção escapa do controle metabólico das raízes, gerando um excesso dos mesmos, podendo ser tóxico para a planta (Ponnamperuma, 1984 *apud* Gallo, 2002). O mesmo não ocorre com o nitrogênio, que estando disponível no solo na sua forma oxidada, como nitrato, sob um decréscimo do potencial redox em condições de hipoxia, torna-se amônio ou N_2 , volatilizando e levando a planta a uma deficiência de nitrogênio (Ernst, 1990).

2.2 MECANISMO DE SOBREVIVÊNCIA DAS PLANTAS AO ALAGAMENTO

Diferentes autores, tomando como base estudos realizados com várias espécies, interpretam de três formas básicas a sobrevivência de plantas numa situação de alagamento. A primeira interpretação foi sugerida por Crawford (1978); segundo ele, plantas submetidas ao alagamento ativariam rotas metabólicas anaeróbias alternativas, que produzem ATP. A segunda interpretação foi defendida por Hook & Scholtens (1978) onde ressaltam que a sobrevivência das plantas ao alagamento pode não resultar de mecanismos morfológicos ou metabólicos, mas sim das características do ciclo de vida. Armstrong (1979) interpretou de outra forma, sugerindo que plantas não necessitam de rotas metabólicas alternativas, pois

mantém sua respiração aeróbia através de alterações morfo-anatômicas, que possibilitam a difusão do oxigênio da parte aérea para as raízes.

Como o período de alagamento varia muito de região para região, alguns autores sugerem que a tolerância de plantas vem de ligações estreitas entre as características estruturais e metabólicas, ligadas ao seu ciclo de vida (Hook & Scholtens 1978; Blom *et al.*, 1994; Blom, 1999).

As espécies capazes de sobreviver durante os períodos de baixa disponibilidade de oxigênio terão vantagens adaptativas sobre outras que são incapazes de sofrer qualquer interrupção no suprimento deste gás (Crawford, 1992).

Uma ampla gama de fatores está envolvida na tolerância e conseqüente adaptação das plantas a áreas naturalmente inundáveis. No entanto, muitos estudos ainda são necessários para acessar o real valor adaptativo das características que são amplamente conceituadas como adaptações ao alagamento (Gallo, 2002).

2.3 CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO

A saturação hídrica do solo afeta o crescimento das plantas de diferentes formas. Um menor crescimento de plantas arbóreas submetidas à inundação já foi relatado por vários autores (Tang & Kozlowski, 1982; Reid & Bradford, 1984; Tsukahara & Kozlowski, 1985; Steege, 1994; Grimoldi *et al.*, 1998). O efeito deste estresse sobre o crescimento reduz tanto a massa seca (Tsukahara & Kozlowski, 1985; Nash & Graves, 1993) como o comprimento da planta (Ewing, 1996). São poucos os estudos que mostram um maior crescimento de plantas arbóreas alagadas, quando comparado às plantas crescendo sob condições de solo bem drenado (Clemens *et al.*, 1978; McKevlin *et al.*, 1995; Kolb *et al.*, 1998), ou que a inundação não altera o padrão de crescimento das espécies (Joly & Crawford, 1982; Joly, 1994; Lobo & Joly, 1995; Calbo *et al.*, 1998). O alagamento pode representar uma condição ótima de crescimento para plantas jovens de *Sesbania virgata* (Davanso *et al.*, 1998) e para plântulas de *Nyssa aquatica*, que utilizam os nutrientes mais eficientemente nestas condições, quando comparadas às plântulas cultivadas em solo bem drenado (McKevlin *et al.*, 1995).

O efeito do alagamento sobre o crescimento das plantas foi estudado em 14 espécies arbóreas nativas da Bacia do Rio Tibagi, e o seu efeito negativo na massa seca total

foi verificado em 12 delas: *Anadenanthera colubrina* e *Cedrella fissilis* (Marques *et al.*, 1996), *Jacaranda puberula* (Pimenta *et al.*, 1996), *Lithraea molleoides* (Ferreira, 1996), *Inga striata* (Foloni, 1996), *Chrysophyllum gonocarpum* (Bianchini, 1998), *Campomanesia xanthocarpa* (Pimenta, 1998), *Croton urucurana* e *C. floribundus* (Colli, 1998), *Pelthophorum dubium* (Medri *et al.*, 1998), *Sebastiania commersoniana* (Kolb *et al.*, 1998), *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.*, 2000).

Plantas com baixa tolerância a este estresse apresentam uma série de sintomas como: fechamento estomático, rápida senescência de folhas com elevada taxa de abscisão, inibição severa de crescimento de raízes e caules, elevada mortalidade, alta sensibilidade ao etileno associado com senescência e abscisão (Tang & Kozlowski, 1982). Além disso, pode haver também o comprometimento da floração e do estabelecimento dos frutos de várias espécies comerciais (Schaffer *et al.*, 1992).

O alagamento das raízes promove, em geral, a redução no crescimento da parte aérea (Tang & Kozlowski, 1982; Newsome *et al.*, 1982; Reid & Bradford 1984) devido a alterações do metabolismo e do transporte hormonal, pois, nestas plantas substâncias que normalmente promoveriam o crescimento da parte aérea, como as citocininas e as giberelinas, teriam suas concentrações diminuídas, enquanto aquelas que tendem a inibir este processo como o ABA e o etileno teriam seus níveis aumentados (Reid & Bradford, 1984). Entretanto, Neuman *et al.* (1990) não encontraram alterações na concentração das citocininas endógenas em folhas de plantas alagadas de *Phaseolus vulgaris*.

Se após um determinado período de alagamento, as plantas foram submetidas a reaeração do solo. A retomada do crescimento será esperada apenas para as plantas que possuam estratégias adaptativas para evitar ou minimizar as injúrias da reaeração dos seus tecidos. Tsukahara & Kozlowski (1985) observaram em *Platanus occidentalis*, que quando as plantas alagadas eram reaeradas, o seu crescimento era recuperado perfazendo valores intermediários entre as plantas alagadas e as que permaneceram mantidas em condições de solo bem drenado. Em *Mangifera indica* (Larson, *et al.*, 1993), *Averhoa carambola* (Joyner *et al.*, 1988 *apud* Gallo, 2002), e em *S. commersoniana* (Kolb *et al.*, 1998), o crescimento foi retomado rapidamente após o alagamento. Lobo & Joly (1995) trabalhando com *Talauma ovata*, não encontraram diferenças entre a massa seca total de plantas em condições de solo bem drenado e reaeradas. A recuperação do crescimento durante a reaeração do solo foi encontrada em algumas espécies estudadas da Bacia do Rio Tibagi: *C. xanthocarpa* (Pimenta, 1998), *C. urucurana* (Colli, 1998), *S. commersoniana* (Kolb *et al.*, 1998) e *C. gonocarpum* (Bianchini, 1998).

Quando os órgãos da planta são analisados separadamente, percebe-se que pode haver alterações nos padrões de alocação de carbono de um órgão em relação ao outro. Por exemplo, quando as plantas de *Populus* foram submetidas ao declínio do nível da água, houve um retardamento no crescimento do caule, mas o da raiz foi promovido, levando a uma mudança na relação caule/raiz (Kranjcec *et al.*, 1998).

Muitas vezes, a redução em biomassa está relacionada a um decréscimo da taxa fotossintética, em decorrência da perda significativa de folhas (Cao & Conner, 1999). A perda das folhas implica em menor área para absorção de fótons e fixação de CO₂ e em diminuição da massa final em relação à inicial. A abscisão foliar e a senescência foliar podem ser abruptamente aceleradas em situações de alagamento em virtude dos altos níveis de etileno nas plantas (Bradford & Yang, 1980; Tang & Kozlowski, 1982; Reid & Bradford, 1984; Kozlowski, 1984). Alguns autores sugerem que a senescência foliar em plantas alagadas pode ser uma resposta à queda nos níveis de citocininas e ao aumento dos níveis do etileno e também do ácido abscísico (ABA) nas folhas (Bradford & Yang, 1980; Zhang & Davies, 1986). Kozlowski (1984) estudando *Betula papyrifera* constatou intensa senescência e abscisão após 60 dias de alagamento, enquanto que nas plantas não alagadas, o número de folhas praticamente duplicou. Resultados similares já haviam sido obtidos com plantas não alagadas sob aplicação de etileno (Jackson & Osborne, 1970 *apud* Crawford & Braendle, 1996).

Armstrong *et al.* (1994) sugeriram que a expansão de folhas seria mais limitada pela presença de etileno e ABA do que pela falta de citocininas. Já a restrição da expansão dos caules não seria ocasionada pela deficiência de giberelinas (GA), mas pela redução da capacidade para responder a GA disponível, e que o ABA e o etileno contribuiriam para tal fim (Armstrong *et al.*, 1994).

Os padrões de crescimento das plantas são também alterados pelo alagamento. O crescimento hipertrofiado da base do caule, por exemplo, tem sido bem documentado para muitas espécies de angiospermas arbóreas como uma resposta ao alagamento, como por exemplo: *Eucalyptus camaudulensis* e *E. globulus* (Tang & Kozlowski, 1984), *Gmelina arborea* (Osnubi & Osundina, 1987), *Alnus japonica* (Terazawa & Kikuzawa, 1994), *Eriobotrya japonica* (Pelacani *et al.*, 1998 b).

Em espécies arbóreas, a hipertrofia de caules e a formação de raízes adventícias são freqüentemente associadas à hipertrofia de lenticelas em plantas alagadas (Armstrong *et al.*, 1994). Wample & Reid (1979 *apud* Gallo, 2002) sugeriram que a hipertrofia do caule de plantas de *Helianthus annuus* alagados seria um resultado da interação

de auxinas e etileno. Entretanto, Kawase (1981 *apud* Gallo, 2002), considerou que esta hipertrofia seria decorrente do crescimento radial das células do córtex, frequentemente acompanhado pelo colapso de algumas células, onde se desenvolveria o aerênquima. Tal efeito tem sido ligado ao aumento da atividade da $\beta(1\rightarrow4)$ -glucanase (celulase), que enfraqueceria as paredes celulares favorecendo a expansão celular (Kawase, 1979).

Alteração no posicionamento da folha, epinastia, resulta da promoção de crescimento da região superior dos pecíolos em relação a inferior de plantas alagadas, ativada pelo etileno, o que provoca a curvatura das folhas, alterando assim o seu posicionamento em relação ao caule. Com isso, reduz-se a intensidade de irradiação incidente, o que contribui para a diminuição da perda de água por evapo-transpiração (Davanso *et al.*, 1998). Tem sido sugerido que o aumento do etileno com o alagamento seja o principal responsável pela resposta epinástica (Bradford & Dilley, 1978 *apud* Gallo, 2002; Bradford & Yang, 1980; Kuo & Chen, 1980; English *et al.*, 1995 *apud* Gallo, 2002).

A epinastia promovida pelo alagamento deve-se à anaerobiose nas raízes, a qual pode levar a um aumento na produção de amino-ciclopropano-1-carboxílico (ACC) já nas primeiras 24-48 horas de alagamento, como consequência da ativação da transcrição gênica da enzima sintase do ACC. O ACC é transportado para a parte aérea via xilema (Bradford & Yang, 1981; Else *et al.*, 1995), onde, na presença de oxigênio o ACC é convertido a etileno pela oxidase do ACC resultando num rápido aumento na epinastia foliar (English *et al.*, 1995 *apud* Gallo, 2002). A aplicação de cloreto de cobalto, bloqueador da produção de etileno, provocou a diminuição da epinastia das folhas de tomateiros submetidos ao alagamento (Bradford *et al.*, 1982).

Outro hormônio relacionado à resposta epinástica é a auxina. Tem-se sugerido que a maior concentração deste fitohormônio na face superior das folhas, pecíolos e peciólolos, resulta em maior crescimento desta em relação à inferior, levando à curvatura da folha (Silva, 2002).

2.4 ALTERAÇÕES MORFO-ANATÔMICAS DECORRENTES DO ALAGAMENTO

Respostas na parte aérea, decorrentes de estresses nas raízes ocorrem através de sinais químicos entre os sítios de percepção do estresse e o de resposta. Vartapetian & Jackson (1997 *apud* Schmull & Thomas, 2000) consideram que há três formas de

comunicação: mensagem positiva das raízes para a parte aérea, mensagem negativa e um acúmulo de mensageiro, como resultado de uma diminuição da atividade da planta. O fluxo da transpiração é a via mais provável para levar as mensagens, sendo os hormônios os mensageiros (Armstrong *et al.*, 1994).

Há diferentes modificações morfo-anatômicas que podem ocorrer em plantas submetidas ao alagamento. As principais mudanças são: formação de aerênquima na região cortical de caules e raízes (Medri *et al.*, 2002); formação de raízes adventícias (Bianchini *et al.*, 2000) e hipertrofia de lenticelas (Newsome *et al.*, 1982; Hook, 1984).

Anatomicamente, o córtex das raízes é formado principalmente, por células parenquimáticas e podem apresentar espaços intercelulares em resposta a algum tipo de estresse. Estes espaços podem ser meatos, lacunas, ou ainda câmaras (Esaú, 1990). Esta resposta histogênica é função direta de variações nos níveis hormonais, como as auxinas (Yamamoto & Kozlowski, 1987) e o etileno (Larson *et al.*, 1993; Pimenta *et al.*, 1994 e 1998).

A hipertrofia da base dos caules de plantas alagadas pode estar, em muitos casos, relacionada com o incremento em diâmetro na base caulinar devido ao afrouxamento dos tecidos vegetais, desenvolvimento de grandes espaços de ar e com o crescimento radial de células do córtex (Kawase, 1981 *apud* Gallo, 2002; Medri *et al.*, 1998; Pimenta, 1998). O crescimento hipertrofiado da base do caule tem sido bem documentado para muitas espécies de angiospermas arbóreas como uma resposta ao alagamento, incluindo as seguintes: *E. camaudulensis* e *E. globulus* (Tang & Kozlowski, 1984), *A. rubrum*, *F. pennsylvanica* e *F. americana* (Hook, 1984), *A. japonica* (Terazawa & Kikuzawa, 1994), *A. rubra* (Harrington, 1987 *apud* Gallo, 2002), *Luehea divaricata* (Gallo, 2002), *Parapiptadenia rigida* (Silva, 2002).

O aumento do diâmetro das células corticais da base do caule segundo Pezeshki *et al.*, (1991), é freqüentemente acompanhado por uma redução na divisão celular e pode estar relacionado às mudanças nos níveis de etileno e auxinas, provocadas pela baixa concentração de oxigênio nas raízes alagadas.

Segundo Zimmermann & Milburn (1982), a condutância dos elementos vasculares está intimamente relacionada com o seu diâmetro, sendo menor quando o elemento é estreito e maior quando mais largo. E comenta ainda da extrema importância da baixa condutância dos elementos vasculares estreitos em condições ambientais desfavoráveis. Em casos hipóxicos, tais elementos diminuiriam a possibilidade de ocorrência de embolia no interior do elemento, o que comprometeria a continuidade do fluxo.

As mitocôndrias são importantes no estudo dos efeitos da hipoxia, já que são organelas que metabolizam o oxigênio celular estando, portanto, relacionadas a mecanismos respiratórios (Crawford, 1992). Sob condições de estresse, as mitocôndrias estão susceptíveis às mudanças no pH da célula e são induzidas a alterações na sua ultra-estrutura são induzidas (Virolainen *et al.*, 2002).

2.4.1 Formação de aerênquima

Mesmo com o estresse imposto pelo alagamento, algumas espécies são capazes de crescer vigorosamente, mediante o desenvolvimento de tecidos frouxos facilitadores da aeração dos caules e raízes. É possível que a característica mais significativa de evitar os danos causados pelo alagamento, seja a capacidade de aerar os tecidos até às pontas das raízes pelo transporte difusivo do oxigênio através do aerênquima (Davy *et al.*, 1990). Para Armstrong (1979), na maioria das plantas, um contínuo de espaços intercelulares preenchidos por gás pode ser encontrado principalmente nos tecidos corticais, o qual geralmente se estende desde os estômatos até as raízes. A produção de grandes espaços aumenta a porosidade dos tecidos e assim reduz a resistência ao movimento dos gases do caule até o ápice das raízes (Voesenek *et al.*, 1999).

A formação de tecido aerenquimático pode ser, ainda, a causa do aumento do diâmetro de caules e raízes, encontrado em algumas plantas alagadas (Yamamoto *et al.*, 1995) e parece resultar do aumento da síntese e acúmulo de etileno nas raízes anaeróbias (Drew *et al.*, 1979; Drew *et al.*, 1981; Topa & McLeod, 1986; Brailsford *et al.*, 1993; Grimoldi *et al.*, 1998). Entretanto, Yamamoto & Kozlowski (1987) consideram que as auxinas também possam estar diretamente associadas à formação destes espaços.

Segundo Crawford (1992), uma alteração pode ser vantajosa num aspecto e prejudicial em outro, e, no caso do aerênquima, é necessário considerar que sua presença também tem desvantagens. Uma delas é a redução da capacidade de transporte ascendente de nutrientes, pela presença de grandes espaços de ar no lugar em que haveria células em plena atividade (Crawford, 1992). Isto pode resultar em oxigênio suficiente para a respiração aeróbia, mas protoplasto insuficiente para suprir toda a demanda de nutrientes da planta.

No entanto, o valor adaptativo do aerênquima não deve ser generalizado, uma vez que como qualquer outra alteração anatômica, o desenvolvimento de tecidos porosos

não é uma adaptação universal e pode algumas vezes não estar associado à aeração efetiva dos tecidos vegetais (Crawford, 1992; Joly, 1996).

2.4.2 Alterações radiciais

As raízes, comparadas a caules e folhas, são mais suscetíveis ao alagamento, e em muitas espécies, têm uma vida muito limitada quando não há oxigênio disponível. Mesmo naquelas espécies tolerantes ao alagamento, o sistema de raízes original não tolera mais que poucas semanas ou poucos meses ao estresse de O₂ (Crawford & Braendle, 1996). A sobrevivência da planta depende, portanto, não de um sistema de raízes tolerantes em si, mas da capacidade de produção de novas raízes durante o alagamento para substituir aquelas deterioradas pela anoxia (Colin-Belgrand *et al.*, 1991; Crawford, 1992).

Em geral, as raízes que se desenvolvem sob alagamento são mais porosas que as raízes originais e estas podem se desenvolver a partir dos tecidos caulinares (raízes adventícias) ou a partir da porção mais proximal da raiz primária (raízes laterais superficiais ou diageotrópicas) (Voesenek *et al.*, 1999). Desse modo são assim mais efetivas no transporte de oxigênio e na absorção de água e íons, o que as torna supostamente menos suscetíveis à condição anaeróbia do solo (Armstrong, 1978 *apud* Gallo, 2002; Visser *et al.*, 1997).

Há pelo menos quatro alterações morfológicas que as raízes podem sofrer em resposta à anaerobiose: a) a morte de raízes nas camadas mais profundas do solo; b) um aumento na ramificação das raízes; c) o desenvolvimento de novas raízes adventícias; d) uma distribuição vertical alterada das raízes laterais, com mais raízes concentradas nas camadas superiores do solo, as quais são denominadas raízes diageotrópicas (Jackson & Drew, 1984; Laan *et al.*, 1989; Voesenek *et al.*, 1989; Blom *et al.*, 1990; Ernst, 1990; Armstrong, 1994; Vartapetian & Jackson, 1997 *apud* Schull & Thomas, 2000; Visser *et al.*, 1997; Schull & Thomas, 2000).

Uma única raiz grande absorve pouco oxigênio e pode perder muito para a atmosfera, ao passo que muitas raízes pequenas podem relativamente estar absorvendo mais e perdendo menos oxigênio (Armstrong, 1994).

O fato das raízes diageotrópicas explorarem um volume relativamente pequeno de solo, uma vez que está restrita às camadas superficiais, pode levar a carências nutricionais retardando até mesmo o crescimento da parte aérea, e ainda pode minimizar a

absorção e transporte ascendente de toxinas decorrentes do estresse anaeróbico, que são realizados pelas raízes novas não-diageotrópicas que se desenvolvem sob alagamento (Laan *et al.*, 1989; Armstrong, 1994).

O motivo pelo qual estas raízes se localizam na superfície ainda não é muito estudado; pode ser que as raízes que penetram abaixo da zona aeróbia simplesmente morram, ou então, que sejam menos desenvolvidas em razão do baixo sucesso metabólico causado pelo alto estresse nesta região; ou ainda, pode ser que a orientação das raízes seja alterada pelo alagamento, sendo comum à orientação horizontal das mesmas e, neste caso, pode-se sugerir que esteja havendo um controle hormonal (Reid & Bradford, 1984; Armstrong, 1994).

Mas, de todas as alterações do sistema radicial, a melhor documentada e reconhecida como resultante do estresse anaeróbico do solo é a formação de raízes adventícias (Huang *et al.*, 1997; Yoshikawa & Hokusima, 1997; Voesenek *et al.*, 1999; Schmull & Thomas, 2000), que se formam rapidamente como uma resposta ao alagamento. Após dois dias de alagamento estas raízes foram encontradas nas bases dos caules de *Rumex palustris* e seu número aumentou muito com o tempo (Blom *et al.*, 1994). Uma comparação entre espécies de um mesmo gênero de *Eucalyptus* e para uma espécie do gênero *Betula*, demonstrou que as espécies que possuíam a maior capacidade de desenvolver raízes adventícias eram também as mais tolerantes ao alagamento (Yoshikawa & Hokusima, 1997).

O desenvolvimento de raízes adventícias tem sido associado a um certo grau de tolerância ao alagamento, por exemplo, nas espécies *Spathodea campanulata* (Medri & Correa, 1985), *R. palustris* (Blom *et al.*, 1994), *Malus toringo* (Yoshikawa & Hokusima, 1997), *Triticum vulgare* (Huang *et al.*, 1997), *S. commersoniana* (Kolb *et al.*, 1998), *Brassica napus* (Voesenek *et al.*, 1999) e *Quercus robur* (Schmull & Thomas, 2000).

Para Tsukahara & Kozlowski (1985), a formação de raízes adventícias é fisiologicamente importante e confere certo grau de tolerância às plantas, pois além de ampliar a absorção de oxigênio, água e nutrientes, contribui para aumentar a síntese de fitorreguladores do crescimento, especialmente das giberelinas e citocininas, que podem ter a sua produção diminuída em raízes alagadas. O desenvolvimento de novas raízes é um importante mecanismo que evita estresse durante longos períodos de alagamento (Vartapetian & Jackson, 1997 *apud* Schmull & Thomas, 2000).

Visser *et al.* (1995) estudando ácido indol acético (AIA), etileno e transporte de auxinas sugeriram que em *R. palustris*, as auxinas liberadas pelo transporte basípeto seriam um pré-requisito para enraizamento, sem haver, no entanto, acúmulo desta substância na base do caule das plantas intactas, ao contrário do que ocorreram com as respectivas estacas.

Níveis similares de auxinas parecem ser essenciais para a formação de novas raízes. Blom & Voesenek (1996) propuseram que a elevação das concentrações de etileno aumentaria a sensibilidade dos tecidos às auxinas e que este gás não atuaria diretamente na formação destes órgãos. O papel do etileno na formação de raízes adventícias ainda é contraditório (Drew *et al.*, 1979; Kuo & Chen, 1980; Jackson *et al.*, 1981; Newsome *et al.*, 1982; Massei & Válio, 1983; Tang & Kozlowski, 1984; Yamamoto & Kozlowski, 1987).

Em plantas alagadas de *Melaleuca quinquenervia*, Sena-Gomes & Kozlowski (1980) verificaram que a produção aumentada de raízes adventícias foi correlacionada com a reabertura dos estômatos, os quais haviam se fechado logo após o início do alagamento. Estes resultados indicam que as raízes adventícias podem aumentar a capacidade de absorção de água compensando a perda do sistema original de raízes (Yamamoto *et al.*, 1995).

2.4.3 Lenticelas

As lenticelas são estruturas comuns de caules e raízes, aparecendo externamente como massas de células frouxas, as quais formam uma saliência através de uma fissura na periderme. E pode ser definida como uma parte limitada da periderme onde o felogênio é mais ativo e produz um tecido que, em contraste com o felema, apresenta numerosos espaços intercelulares, o que permite trocas gasosas e comunicações do aerênquima interno com o ambiente externo (Esaú, 1990), suprindo oxigênio aos tecidos submersos e oxidando a rizosfera (Hook & Scholtens, 1978; Tsukahara & Kozlowski, 1985; Pimenta *et al.*, 1998).

As lenticelas são também um "canal" para a eliminação de metabólitos indesejáveis produzidos pela respiração anaeróbia, os quais têm sua difusão dificultada em virtude da baixa difusão dos gases na água (Hook & Scholtens, 1978; Tsukahara & Kozlowski, 1985).

O termo hipertrofia é usado para as lenticelas quando estas possuem um tecido branco parenquimatoso que pode ser detectado visualmente em seus poros (Larson *et al.*, 1993). A hipertrofia de lenticelas em plantas sob condições anóxicas tem sido relatada em vários trabalhos, Medri *et al.* (2002) elaboraram uma relação de espécies arbóreas alagadas que ocorrem na Bacia do Rio Tibagi e que desenvolvem lenticelas hipertrofiadas e/ou

extensas rachaduras corticais, que tem a mesma função. São elas: *S. virgata*, *S. commersoniana*, *C. urucurana*, *C. floribundus*, *Lonchocarpus muelbergianus*, *Joannesia princeps*, *I. striata*, *J. puberula*, *T. avellanadae*, *C. xanthocarpa*, *P. dubium*, *L. molleoides*, *C. speciosa* e *C. fissilis*.

A hipertrofia de lenticelas pode estar relacionada ao hormônio etileno, e segundo Yamamoto & Kozlowski (1987) as auxinas apresentaram pouca ou nenhuma interferência na hipertrofia de lenticelas em plantas de *A. negundo*, sendo o etileno a principal substância responsável por essa resposta.

Newsome *et al.* (1982) observaram a formação de lenticelas em *Ulmus americana* após cinco dias de inundação, sendo esta rapidez interpretada como importante fator para a tolerância à inundação. Larson *et al.* (1993) detectaram que a presença de lenticelas hipertrofiadas em *M. indica*, promoveria uma eficiente troca de gases entre a planta e o ambiente, pois quando estas estruturas eram cobertas com substância isolante as plantas morriam.

Joly (1996) demonstrou que, embora as lenticelas hipertrofiadas estivessem presente tanto em *Schyzolobium parahyba* quanto em *P. dubium*, como resposta ao alagamento, apenas na última espécie estas estruturas foram eficientes em promover as trocas gasosas da planta com o ambiente, enquanto para *S. parahyba*, o aparecimento de lenticelas hipertrofiadas deve estar associado apenas a uma variação nos níveis hormonais na base do caule como sugerido por Reid & Bradford (1984). Entretanto, o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas não confere, necessariamente tolerância ao alagamento.

2.5 FOTOSSÍNTESE E CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA

Em plantas alagadas, é comum haver um decréscimo da taxa fotossintética em plantas intolerantes e mesmo naquelas tolerantes (Vu & Yelenoski, 1991; Pezeshki *et al.*, 1993; Dreyer, 1994; Liao & Lin, 1994, 1996; Anderson & Pezeshki, 2001; Davanso *et al.*, 2002), bem como uma redução na condutância estomática (Schmull & Thomas, 2000) que depende da estação do ano, da duração do alagamento (Lewty, 1990) e do grau de tolerância da planta (Pezeshki *et al.*, 1993). Esse decréscimo tem conseqüências negativas para a produção e translocação de fotoassimilados para as áreas de intenso consumo, como as raízes

(Leopold & Kridman, 1975 *apud* Pelacani *et al.*, 1998) e as regiões de crescimento da parte aérea (Olien, 1987 *apud* Pelacani *et al.*, 1998).

A fotossíntese pode ser reduzida por inibição do processo propriamente dito, e também através de danos causados pelo alagamento ao órgão fotossintético como redução da área foliar e senescência precoce (Cao & Conner, 1999).

Nas espécies *Nothofagus solandii* e *N. menziesii*, a redução da taxa fotossintética após oito dias de alagamento esteve associada a uma redução na condutância estomática e a uma redução brusca na assimilação de CO₂ (Sun *et al.*, 1995).

Sun *et al.* (1995) observaram uma redução de 50% na taxa fotossintética da espécie tolerante *P. deltooides* durante a inundação completa dos sistemas de raízes por 28 dias. Em outra espécie moderadamente tolerante, *Liquidambar styraciflua*, a taxa fotossintética foi reduzida em 70% num período de nove dias (Pezeshki & Chambers, 1985). Entretanto, Dreyer *et al.* (1991) estudando as espécies *Q. petrae*, *Q. rubra*, *Q. robur*, e *Q. palustris*, encontraram redução da condutância estomática apenas nas primeiras três espécies, enquanto *Q. palustris* não demonstrou alterações nos valores de taxa fotossintética e de condutância estomática, quando comparada às drenadas. Pimenta (1998) notou diminuição fotossintética e da condutância estomática em plantas alagadas de *C. xanthocarpa*. O autor relacionou estes decréscimos à deficiência nutricional das folhas, especialmente dos íons Ca²⁺ e K⁺, que estão envolvidos no funcionamento estomático. Resultados semelhantes também foram publicados por Zhang & Davies (1986) e por Davanzo *et al.* (1998).

O fechamento estomático é uma das primeiras respostas das plantas ao alagamento, ele pode ser causado pelo decréscimo do potencial de água da folha ou por sinais não hídricos enviados pela raiz (Bradford *et al.*, 1982; Joseph & Kelsey, 1997; Vartapetian & Jackson, 1997 *apud* Schull & Thomas, 2000) ou pelo aumento da resistência radicial (Everard & Drew, 1989), e que estão associados a diferentes fatores, como aumento na concentração de ABA (Jackson & Hall, 1987 *apud* Pelacani *et al.*, 1995) e síntese de etileno (Pallas & Kays, 1982 *apud* Pelacani *et al.*, 1995). Entre os sinais não hídricos enviados pelas raízes estão os hormônios: ácido abscísico (ABA) (Castonguay *et al.*, 1993) e etileno (Bradford *et al.*, 1982), os quais podem aumentar rapidamente nos caules de algumas espécies e provocar o fechamento estomático.

Estômatos de muitas espécies se fecham ou se mantêm parcialmente fechados quando o solo é alagado. Alguns autores relatam que a manutenção dos estômatos parcialmente abertos durante o alagamento, está relacionada com a capacidade da espécie em produzir raízes adventícias, as quais irão atuar nos processos de absorção de água e na

manutenção do fluxo transpiratório, compensando a redução da atividade do sistema de raízes original (Voesenek *et al.*, 1989).

A redução da absorção de água pode provocar redução do potencial hídrico da planta e, em decorrência disto, a simples perda da turgescência das células-guarda pode ser a causa da redução da condutância estomática. Tanto altas concentrações de CO₂, quanto baixas de O₂ no meio, são capazes de diminuir a permeabilidade das raízes e, conseqüentemente, o processo de absorção de água e íons do solo (Pelacani *et al.*, 1995).

Liu & Dickmann (1996) estudando a condutância estomática e as taxas fotossintéticas em híbridos de *Populus* sob alagamento, obtiveram redução imediata da condutância, mas uma lenta redução da taxa fotossintética. A redução imediata da condutância estomática ao alagamento, em contraste a sensibilidade da fotossíntese, implica que a condutância é um indicador acurado do estresse das raízes, independentemente do quanto à planta é resistente ao alagamento.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 OBTENÇÃO DO MATERIAL VEGETAL E DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Sementes de 5 matrizes de *C. pachystachya* foram coletadas ainda nos frutos, os quais foram postos para secar ao ar livre e à sombra por cerca de dez dias. Em seguida, foram semeadas em solo orgânico contido em sacos plásticos, manejados no viveiro de mudas da Universidade Estadual de Londrina, onde foram mantidos durante o período de crescimento das plântulas até indivíduos jovens. Estes foram então transplantados para solo orgânico contido em vasos plásticos de três litros aproximadamente e mantidos em capacidade de campo sob casa de vegetação, por trinta dias para aclimação.

Os indivíduos jovens de *C. pachystachya* foram selecionados por uniformidade de tamanho e desenvolvimento e foram separados em dois grupos experimentais, para iniciar os tratamentos, que foram os seguintes:

- a) Plantas em solo drenado (capacidade de campo) – grupo controle: 60 plantas;
- b) Plantas em solo alagado: num total de 40 plantas, onde 10 foram analisadas 30 dias, 10 analisadas com 60 dias;
- c) Plantas reaeradas: num total de 20 plantas das quais, 10 foram reaeradas com 30 dias e 10 reaeradas com 60 dias para se observar a capacidade de recuperação, todas com seus respectivos controles;

Foram feitas coletas de dados durante o experimento e utilização, num total de 120 plantas.

As plantas foram distribuídas para avaliação do crescimento e desenvolvimento e avaliação das alterações morfo-anatômicas e funcionais, em todos os tratamentos e tiveram de 15 a 60 dias de duração. Os experimentos diferiram em relação ao número de unidades de tratamento e as variáveis avaliadas, todos delineados aleatoriamente.

Os resultados serão apresentados sob a forma de artigos que seguirão as normas da Revista: ***BRAZILIAN ARCHIVES OF BIOLOGY AND TECHNOLOGY***, que são as seguintes:

- a) Os artigos devem ser escritos em espaços simples, no máximo 12 páginas, em papel A4, com margens 2,5cm lado esquerdo, 2cm margens superior, 3 margens inferiores.

- b) Os artigos devem ser subdivididos em: Sumário, Introdução, Matérias e Métodos, Resultados, Discussão, Agradecimentos, Resumo, Referências, todos escritos em caixa alta, tamanho 12.
- c) Título: tamanho 18, negrito, seguido pelos nomes dos autores com as iniciais em caixa alta, tamanho 12, o endereço da instituição em itálico, tamanho 10.
- d) Sumário: escrito em itálico com 100-150 palavras, descrita da forma mais concisa possível.
- e) Palavras-chaves: com um número de 3 a 6 que serão usadas para posicionar seu artigo.
- f) Introdução: descrever as informações relevantes sobre o trabalho, assim como indicar o objetivo do trabalho.
- g) Material e Métodos: fornecer detalhes suficientes para que outros pesquisadores possam repetir o trabalho. Os procedimentos padrão não necessitam ser descritos em detalhes.
- h) Resultados e discussão: podem ser apresentados separadamente, fica a cargo dos autores. A época, o número de repetições das amostras deve ser indicado claramente.
- i) Resumo: deve ser preparado em português e ser colocado antes das referências bibliográficas.
- j) Referências bibliográficas: no texto devem ser citado o(s) nome(s) do(s) autor(es) e o ano da publicação. A lista deve estar em ordem alfabética, tamanho 10, no final do artigo. Todas as referências na lista devem estar indicadas em algum ponto no texto e vice-versa. Os resultados não publicados não devem ser incluídos na lista.
- k) Tabelas e figuras: numeradas consecutivamente com números árabes, seguido do mesmo número no texto. Devem ser usados para apresentar dados que não podem ser descritos no texto.
- l) Lay-out do artigo: Exceto as palavras abstratas e as chaves, o texto inteiro devem ser colocados em duas colunas em cada página, com espaço de 0,6cm entre elas. O artigo deve ter a fonte Times New Roman, tamanho 11 (exceto a referência bibliográfica, tamanho 10).

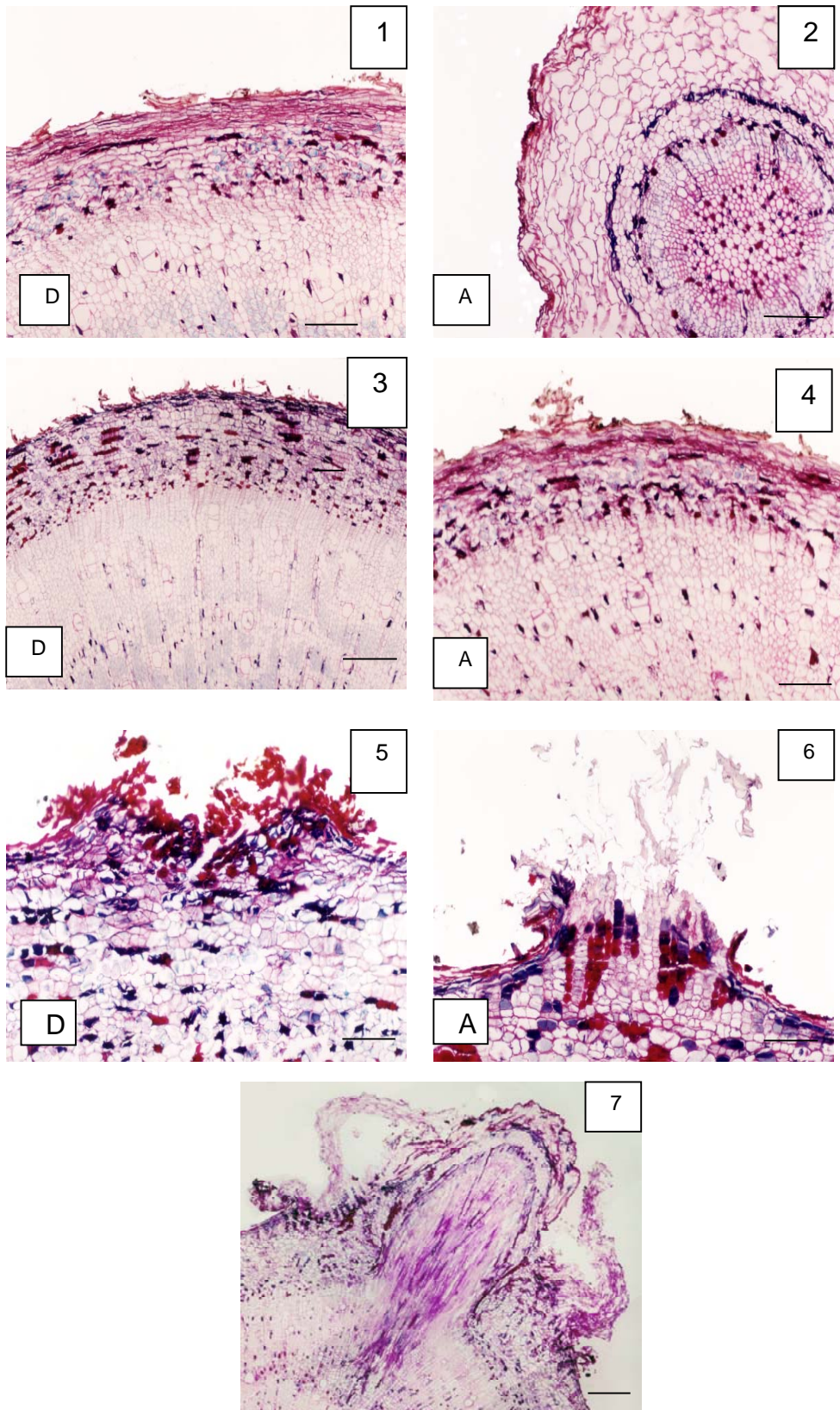


Figura 2.(1). Aspectos anatômicos de raízes secundárias de *Cecropia pachystachya* de plantas drenadas (D) e 2.(2). Alagadas (A). 2.(3). Aspectos anatômicos de caule de *C. pachystachya* de plantas drenadas (D) e 2.(4). Alagadas (A). 2.(5). Aspectos anatômicos de lenticelas de *C. pachystachya* de plantas drenadas (D) e 2.(6). Alagadas (A). 2.(7). Aspectos anatômicos de raiz com saída de lenticelas em plantas de *C. pachystachya*. (Barra = 1 cm)

Tabela 1. Taxa de crescimento relativo (TCR) da raiz, caule, folhas e da planta inteira de *C. pachystachya*, cultivada por 30 dias em solo drenado (D), em solo alagado (A) e em plantas reaeradas por 30 dias (AD). Taxa assimilatória líquida (TAL) de planta de *C. pachystachya*, cultivada por 30 dias em solo drenado (D), em solo alagado (A) e em plantas reaeradas por 30 dias (AD). Médias seguidas de letras iguais nas colunas não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$; $n=10$).

Tratamento	TCR				TAL mg dm ⁻² d ⁻¹
	raízes	caules mg g ⁻¹ d ⁻¹	folhas	planta inteira	
D	25,61 a	24,00 a	16,91 a	21,18 a	6,41 b
A	22,44 b	19,60 b	15,93 a	18,71 a	6,53 b
AD	15,51 c	25,47 a	10,49 b	16,20 b	8,90 a

Tabela 2. Variáveis anatômicas da raiz principal, de raízes diageotrópicas (todas a 2 cm do ápice) e do caule de plantas de *C. pachystachya* cultivadas em solo drenado (D30) e alagado (A30) por 30 dias. Médias seguidas por letras iguais nas linhas não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$, $n=10$).

Variáveis		Tratamentos	
		D30	A30
Raiz	Espessura da casca de raiz (μm)	140,00 b	230,60 a
	Diâmetro do cilindro central de raiz (μm)	921,48 a	400,00 b
	Diâmetro das células da casca de raiz (μm)	7,56 b	16,85 a
	Diâmetro dos elementos de vaso de raiz (μm)	17,90 a	16,75 a
	Número de camadas de células do córtex de raiz	17,50 a	14,00 a
	Espessura da casca de raiz secundária superficial (μm)	137,12 b	348,89 a
	Diâmetro do cilindro central de raiz secundária superficial (μm)	881,43 a	1430,00 a
	Diâmetro das células da casca de raiz secundária superficial (μm)	7,92 b	25,00 a
	Diâmetro dos elementos de vaso de raiz secundária superficial (μm)	17,90 b	23,34 a
	Número de camadas da casca de raiz secundária superficial	17,00 a	20,33 a
Caule	Espessura do parênquima cortical (μm)	151,27 a	139,19 a
	Diâmetro do cilindro central (μm)	977,45 a	851,60 a
	Diâmetro da medula (μm)	325,81 a	285,28 a
	Espessura da faixa floemática (μm)	55,85 a	43,64 a
	Diâmetro do elemento de vaso (μm)	17,45 a	10,59 b
	Diâmetro de célula parênquima cortical (μm)	8,72 a	11,97 a
	Número de camadas de células do córtex	19,00 a	11,30 a

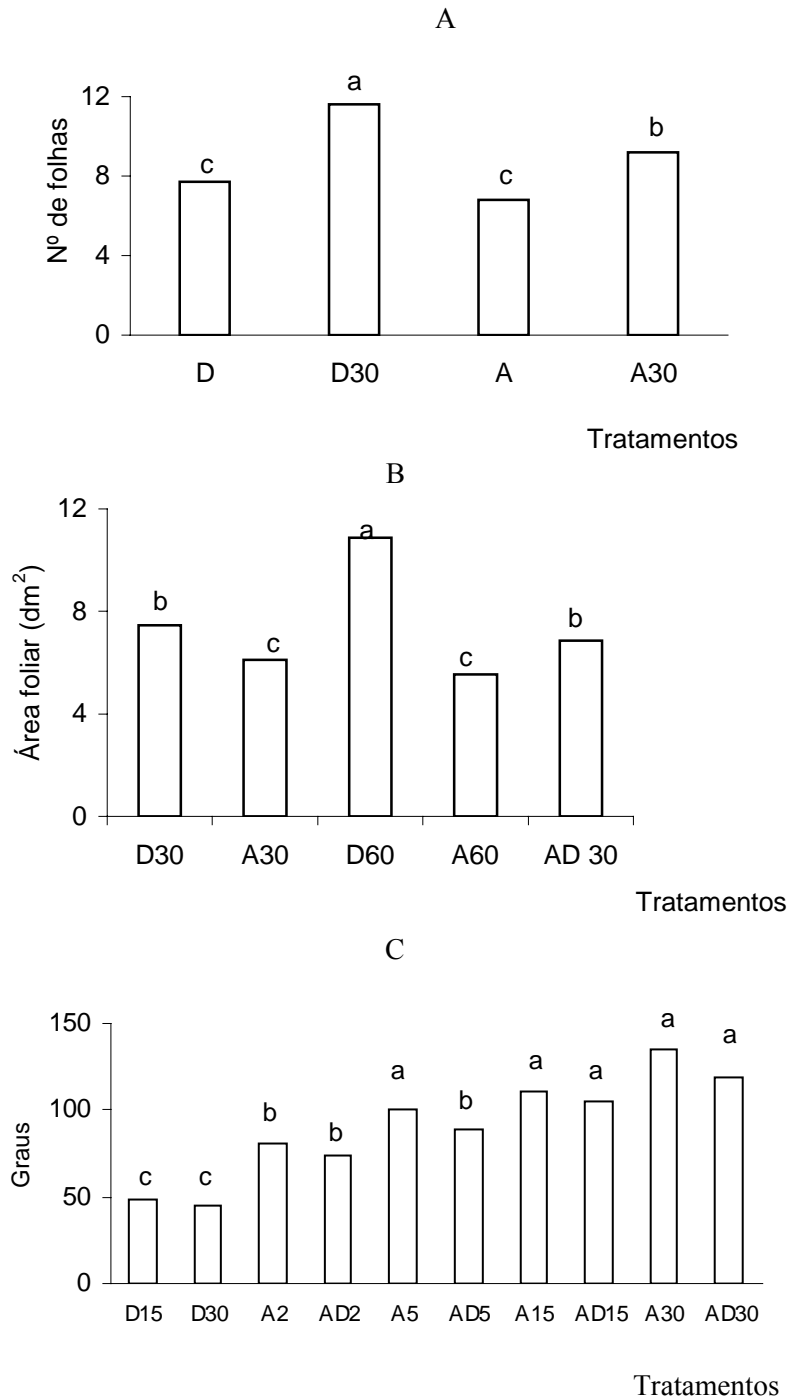


Figura 1. Variáveis analisadas de *C. pachystachya* (A) Número de folhas no início do experimento de plantas cultivadas em solo drenado (D) e alagado (A) e após 30 dias (D30) e (A30). (B) Área foliar de plantas submetidas a solo drenado (D30) e alagado por 30 dias (A30), drenado (D60) e alagado por 60 dias (A60) e reerado por 30 dias (AD30). (C) Epinastia de folhas em condições de solo drenado por 15 (D15) e 30 dias (D30), alagado por 2 dias (A2), reerado por 2 dias (AD2), alagado por 5 dias (A5), e reerado por 5 dias (AD5), alagado por 5 dias (A15), reerado por 15 dias (AD15), alagado por 30 dias (A30) e reerado por 30 dias (AD30) de tratamento. Barras seguidas de letras iguais não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$, $n = 10$).

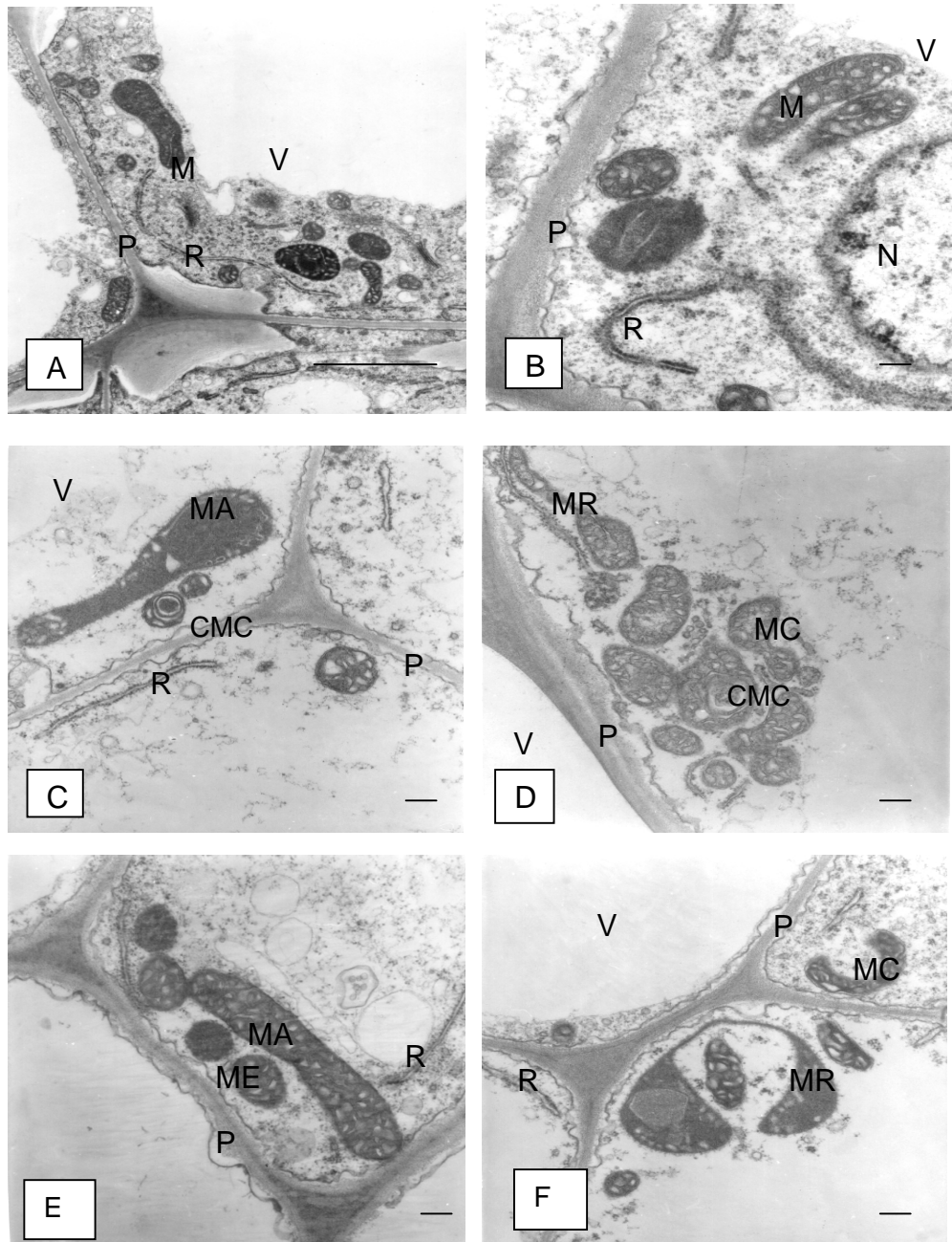


Figura 3. Mitocôndrias de raízes de *C. pachystachya* em solo drenado (A), com 2 dias de alagamento (B), com 4 dias de alagamento (C) e com 7 dias de alagamento (D). Em (E) mitocôndrias de raízes diageotrópicas e em (F) mitocôndrias de raízes profundas de plantas de *C. pachystachya* com 20 dias de alagamento. Vacúolo (V), parede celular (P), retículo endoplasmático rugoso (R), núcleo (N), mitocôndrias (M), mitocôndrias alongadas com extremidade dilatada (MA), elípticas (ME), curvadas (MC) e ramificadas (MR), cristas mitocondriais circulares (CMC). Barra 1µm.

**4 ARTIGO A SER PUBLICADO NA REVISTA *BRAZILIAN ARCHIVES
OF BIOLOGY AND TECHNOLOGY***

Artigo 1

Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos do desenvolvimento, da morfo- anatomia e da ultra-estrutura

BATISTA, C. U. N.¹; MEDRI, M. E.²; PIMENTA, J. A.²

¹Universidade Estadual de Londrina, Curso de Pós-Graduação, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas; ²Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, POB 6001; 86051 970; Londrina- PR, Brasil.

ABSTRACT

The referring studies to the growth and development, morfo-anatomy and extreme-structure of *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) submitted to flooding, they had shown that modifications caused for these had occurred estresses. The dry mass in a general way presented trend of reduction in plants flooded per 30 and 60 days when compared with the drained ones. It also had reduction of the length of the root and staims in flooded plants of 30 and 60 days and reared. The production of sprouts and adventitious roots occurred in plants flooded per 30 days. With the flooding it had reduction of the leaf production and the foliar area, beyond the increase of the abscission. The relative rate of growth (RGR) of roots and leaves and entire plant was lesser in reared plants and the TCR of shoot was lesser in flooded plants. The liquid assimilatory rate (NAR) also was bigger in reared plants. Anatomical alterations in shoot and roots of plants flooded per 30 or 60 days had been observed, with bigger differences in the roots. It estresse it exerted effect on mitochondrias of radiciais cells. Some mitochondrias of flooded roots had become bigger, more prolonged and for bending times, with circular mitochondriais cristae.

Key words: Flooding, hypoxia, ecological anatomy, growth and development, mitochondria, *Cecropia pachystachya*.

1. Introdução

As matas ciliares são de extrema importância tanto ecológica como econômica, porque garantem a qualidade das águas ao impedir o assoreamento dos rios, contribuindo para a sobrevivência dos organismos aquáticos e ribeirinhos (Salvador, 1987).

Nestas matas, as áreas que margeiam os cursos de água estão sempre sujeitas às influências diretas de umidade e frequência de alagamentos, que está diretamente correlacionada com a profundidade do lençol freático, definindo características abióticas próprias, tais como microclima, fertilidade do solo, temperatura, decomposição e outras (Rodrigues, 1989). Estas características possuem grande importância na seleção e distribuição das espécies vegetais, que irão ocupar estas áreas marginais (Mantovani *et al.*, 1989). Essas matas são também essenciais para a manutenção da diversidade de peixes, anfíbios, répteis, pássaros e mamíferos

(Croonquist & Brooks, 1993; Keller *et al.*, 1993).

As áreas alagáveis são muito comuns nas regiões tropicais e subtropicais, e ocupam, aproximadamente, 6% da superfície terrestre (Armstrong *et al.*, 1994). No Brasil, as maiores extensões de áreas alagáveis são encontradas nas planícies de inundação de grandes rios (Esteves, 1998).

O alagamento do solo é considerado um fator limitante à sobrevivência das plantas, que quando alagadas podem apresentar alterações morfofisiológicas e anatômicas segundo os pesquisadores Colli (1998); Davanso *et al.* (1998); Kolb *et al.* (1998); Medri *et al.* (1998); Rogge *et al.* (1998); Bianchini *et al.* (2000); Davanso *et al.* (2002); Medri *et al.* (2002) e ultra-estruturais Kolb (2003) e Davanso (2003, dados não publicados), podendo ou não otimizar as trocas gasosas da planta com o ambiente, selecionando espécies e indivíduos de uma população.

A capacidade de uma espécie ficar sem um recurso tão importante como o oxigênio e não sofrer diminuição do seu potencial competitivo durante sua carência confere a ela uma considerável vantagem sobre aquelas que não dispõem desta adaptação (Crawford, 1992).

Ainda que a maioria das comunidades inundáveis naturalmente ocorra nas regiões tropicais, pouco se sabe sobre os mecanismos que possibilitam a sobrevivência das espécies situadas nestas localidades (Joly, 1994). Um maior número de trabalhos refere-se a espécies de clima temperado, onde as espécies sofrem alagamento no inverno, período de baixo metabolismo para os organismos (Joly, 1991).

A estrutura das mitocôndrias é de particular interesse no estudo dos efeitos da hipoxia, já que são organelas que metabolizam o oxigênio celular estando, portanto, relacionadas a mecanismos respiratórios (Crawford, 1992). Sob condições de estresse, as mitocôndrias estão susceptíveis às mudanças no pH da célula e alterações na sua ultra-estrutura (Virolainen *et al.*, 2002).

Um dos grandes desafios para fisiologistas e ecologistas é entender por que espécies de ambientes alagados podem prosperar sob condições de excesso de água, enquanto que espécies de ambientes não alagados sofrem injúrias, onde sua maior dificuldade é suportar a deficiência de oxigênio na água e o solo, e ainda suportar as fitotoxinas que são liberadas (Armstrong *et al.*, 1991 *apud* Bona, 1999).

A família Cecropiaceae tem ampla distribuição no Brasil, indo desde os estados das regiões norte e nordeste até os do sul do Brasil, em várias formações vegetais (Lorenzi, 1992).

C. pachystachya é uma planta seletiva higrófila, característica de solos úmidos em beira de matas e clareiras. Prefere as matas secundárias, sendo rara no interior de mata primária densa. Tem rápido crescimento e isso faz com que esta espécie seja indispensável e importante nos reflorestamentos heterogêneos de áreas degradadas de preservação permanente (Lorenzi, 1992). A espécie encontra-se listada nos levantamentos feitos ao longo da Bacia do Rio Tibagi (Dias *et al.*, 2002).

O presente trabalho tem como objetivos ampliar os conhecimentos relativos a espécies arbóreas tropicais quanto às estratégias de

tolerância à inundação. Especificamente, pretende-se responder se indivíduos jovens de *C. pachystachya* apresentam alterações de crescimento, alterações morfo-anatômicas e alterações ultra-estruturais das mitocôndrias quando submetidos ao alagamento.

2. Material e métodos

Sementes de cinco matrizes de *C. pachystachya* foram coletadas ainda nos frutos, foram postas para secar ao ar livre e à sombra por cerca de dez dias, e foram semeadas inicialmente em solo orgânico contido em sacos plásticos, manejados no Laboratório de Biodiversidade e Restauração de Ecossistemas (LABRE) na Universidade Estadual de Londrina, onde foram mantidos durante o período de crescimento das plântulas até indivíduos jovens. Estes foram transplantados para vasos plásticos de três litros, aproximadamente, e mantidos em capacidade de campo em casa de vegetação por trinta dias, para aclimatação.

Para avaliação do crescimento e desenvolvimento, e das alterações morfo-anatômicas, as plantas foram distribuídas ao acaso em casa de vegetação e submetidas aos seguintes tratamentos:

- a) Solo drenado (D): as plantas foram cultivadas em solo drenado, com irrigação quando necessário, que serviram como grupo controle;
- b) Solo alagado (A): as plantas foram submetidas ao alagamento nos próprios vasos, onde se manteve uma lâmina de água de 2 cm acima do nível do solo; essa lâmina de água foi mantida constante, com reposição de água quando necessário, mas nunca trocada;
- c) Solo reaerado (AD): a água foi drenada dos vasos alagados.

Os experimentos obedeceram a um delineamento inteiramente casualizado.

Para avaliação do crescimento e desenvolvimento vegetativo, foram usadas 10 plantas drenadas por 30 e 60 dias, 10 plantas alagadas por 30 e 60 dias, 10 plantas reaeradas por 30 dias.

O comprimento do caule e da raiz foi medido com régua, o diâmetro do caule na região do colo foi medido a 1 cm acima da superfície do solo com auxílio de um paquímetro. Foi observada ainda a presença ou

não de raízes adventícias ou diageotrópicas, assim como de lenticelas hipertrofiadas.

Para realizar a avaliação do crescimento, as plantas foram divididas em raiz, caule e folhas, foram mantidas em estufa por 72 horas a 70°C, para atingir o peso constante, objetivando as medidas de massa seca de cada órgão. Essas medidas serviram de base para calcular a taxa de crescimento relativo (TCR) e a taxa assimilatória líquida (TAL) de plantas cultivadas em solo drenado e em solo alagado por 30 dias e de plantas que foram alagadas por 30 dias e seguida de drenagem por 30 dias, e também para esses cálculos foram usadas 10 plantas as quais foram retiradas dos vasos no início do experimento, chamado dia zero, para se obter as medidas referenciais.

O cálculo da taxa de crescimento relativo (TCR) (Pimenta, 1998), que expressa o crescimento como função do ganho de massa seca com o tempo, foi feito para cada parte da planta e para a planta inteira. O cálculo da taxa assimilatória líquida (TAL) (Pimenta, 1998) mede a eficiência das plantas como sistemas assimiladores, possibilitando avaliações do grau em que o alagamento afeta o acúmulo de massa seca.

De cada planta foram anotadas semanalmente o número total de folhas e as novas que apareceram durante o experimento, com isto foi possível determinar o número de folhas que sofreram abscisão. O número total de folhas foi contado no início do experimento e foi demarcada a última folha totalmente expandida de cada planta. Assim pode-se avaliar quantas folhas foram formadas ou sofreram abscisão.

A área foliar foi obtida com auxílio de um planímetro, para plantas de solo drenado e alagado que tiveram seus tratamentos variando entre 15, 30 e 60 dias.

A área foliar específica (AFE) (Pimenta, 1998), reflete a espessura da folha e/ou a densidade celular em relação à superfície assimiladora.

A medida epinástica foi realizada entre o pecíolo e o caule com o auxílio de um transferidor em 10 plantas em solo drenado por 30 dias, em 10 plantas de solo alagado por 2, 5, 15 e 30 dias e também em plantas que foram reaeradas após os diferentes períodos de alagamento (AD2, AD5, AD15 e AD30).

As alterações morfo-anatômicas foram avaliadas a partir dos tratamentos das plantas

em solo drenado e em solo alagado, após 30 dias.

Foram realizadas medidas do diâmetro do colo caulinar com auxílio de um paquímetro. Foram contados o número de lenticelas hipertrofiadas e o número de raízes adventícias e diageotrópicas para os tratamentos drenados e alagados, com 10 plantas para cada.

Os estudos anatômicos foram realizados com raízes pivotantes, raízes secundárias e raízes diageotrópicas, caules e lenticelas, nos tratamentos de solo drenado e alagado por 30 dias, tendo para análise 10 plantas de cada tratamento.

As raízes foram seccionadas a 2 cm dos seus ápices para retirada de segmentos de 0,5 cm. O caule foi seccionado na altura do colo e foi retirado 1 cm de segmento, incluindo as lenticelas. Os segmentos foram fixados em F.A.A. 70, desidratados e incluídos em parafina, conforme procedimento de rotina (Johansen, 1940).

Os blocos foram seccionados e as secções obtidas foram colocadas sobre lâminas, as quais foram coradas com azul de astra e fucsina básica e montadas em bálsamo do Canadá. As lâminas foram analisadas e fotografadas ao microscópio óptico, e com auxílio de ocular micrometrada, foram mensuradas as seguintes variáveis para as raízes: espessura da casca, diâmetro do cilindro central, diâmetro das células da casca, diâmetro dos elementos de vaso, número de camadas de células do córtex. E para o caule as quantificações realizadas foram: espessura do parênquima cortical, diâmetro do cilindro central e da medula, espessura da faixa floemática, diâmetro dos elementos de vasos e de células do parênquima e o número de camadas de células do córtex.

Realizaram-se análises de mitocôndrias de raízes de plantas drenadas e alagadas por meio de um microscópio eletrônico de transmissão (MET) adotando o seguinte procedimento:

Segmentos de ápices de raízes secundárias foram retirados de 10 plantas drenadas por 20 dias, de ápices de raízes superficiais de 10 plantas submetidas a 2, 4, 7 dias de alagamento e de ápices de raízes diageotrópicas de 10 plantas submetidas a 20 dias de alagamento. Os segmentos foram fixados em Karnovsky e pós-fixados em tetróxido de ósmio e processados para análises

e observações ao MET segundo Kitajima & Nome (1999). A inclusão foi realizada em resina epóxica "Spurr" sob baixa pressão. Os bloquinhos obtidos foram desbastados e seccionados em ultramicrótomos Leica Ultracut (UCT). As secções ultrafinas foram contrastadas em acetato de uranila 3% e citrato de chumbo. As análises foram analisadas ao microscópio eletrônico de transmissão, onde foram também fotografadas.

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo Teste de Tukey SAS (SAS Institute, Inc.), considerando o nível de significância de 5%. Para os dados apresentados em porcentagem, a análise de variância foi realizada após a conversão dos dados para o arco seno da raiz quadrada da proporção.

3. Resultados

O comprimento da raiz e do caule de plantas de *C. pachystachya* apresentou redução nas plantas alagadas em relação às drenadas aos 30 e 60 dias, sem recuperação após a reaeração. A razão comprimento do caule/comprimento da raiz apresentou uma tendência de aumento no tratamento alagado quando comparado ao drenado por 30 dias, mas o mesmo não foi observado aos 60 dias, onde houve uma tendência de redução nas plantas alagadas e reaeradas quando comparadas às drenadas. As plantas alagadas de *C. pachystachya* por 30 e 60 dias apresentaram tendência à redução em relação à massa seca de raiz, caule, folhas quando comparadas às drenadas pelo mesmo tempo.

As plantas drenadas e alagadas apresentaram diferenças no crescimento total. Em plantas alagadas por 30 dias de *C. pachystachya* houve morte de parte do sistema radicial e epinastia de folhas. Na região do colo de plantas alagadas por 30 dias foi possível observar a presença de lenticelas e de tecido cortical hipertrofiado.

A taxa de crescimento relativo (TCR) da folha e da planta inteira não foi afetada significativamente pelo alagamento e não houve recuperação após reaeração, enquanto que a TCR de raiz de plantas alagadas diminuiu e continuou diminuindo mesmo após a reaeração. Já a TCR de caule foi afetada pelo alagamento, mas mostrou recuperação após drenagem do solo (Tabela 1). As plantas

reaeradas apresentaram aumento da TAL (Tabela 1).

A abscisão foliar foi menor em plantas alagadas diferindo das plantas drenadas por 30 dias (Figura 1). O decréscimo na área foliar de *C. pachystachya* ocorreu principalmente nas plantas de solo alagado por 30 e 60 dias. A maior área foliar foi observada em plantas de solo drenado por 60 dias (Figura 1). O alagamento por 30 e 60 dias não provocou alterações nos valores das áreas foliares específicas (AFE) (dados não apresentados). O alagamento em plantas de *C. pachystachya* provocou um aumento da epinastia em todos os tratamentos quando comparados ao tratamento drenado por 15 e 30 dias que apresentaram redução desta resposta (Figura 1).

As plantas do tratamento alagado por 30 dias apresentaram tendência à redução na formação de folhas novas quando comparado às plantas de solo drenado, entretanto ocorreu brotação de ramos, assim como o desenvolvimento de raízes adventícias.

Em *C. pachystachya* o diâmetro do caule não diferiu em nenhum dos tratamentos. O número de lenticelas foi menor nas plantas de solo drenado por 30 e 60 dias do que nas plantas de solo alagado, enquanto que nas plantas que foram reaeradas houve redução da quantidade de lenticelas. Raízes adventícias foram formadas nas plantas de solo alagado a partir do 10º dia de experimento e aos 30 e 60 dias apresentava-se em maior número do que nas plantas de solo drenado. Estas raízes formadas durante o alagamento foram mais ramificadas, e de cor mais esbranquiçada.

As raízes alagadas por 30 dias apresentaram aumento na espessura da casca, assim como no diâmetro de suas células (Tabela 2). O diâmetro do cilindro central (xilema e floema) foi menor nas plantas alagadas, acompanhado por ligeira diminuição no diâmetro dos elementos de vaso.

Das variáveis analisadas para o caule, a única que apresentou diferença significativa entre os tratamentos drenado e alagado foi o diâmetro dos elementos de vaso, sendo menor em plantas alagadas (Tabela 2).

Em raízes secundárias superficiais de *C. pachystachya*, as estruturas anatômicas sofreram alterações em condição de alagamento por 30 dias, sendo que todos as variáveis avaliadas apresentaram aumento quando comparados ao drenado. As raízes

secundárias das plantas de solo drenado já se apresentavam em crescimento secundário, com 30 dias de tratamento, assim como as plantas de solo alagado (Figura 2.1 e 2.2).

Tanto em caules de plantas de solo drenado como em solo alagado de *C. pachystachya* não foi observado aerênquima no parênquima cortical (Figura 2.3 e 2.4). O desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas foi uma resposta comum a todas as plantas de solo alagado e menos significativo em plantas de solo drenado (Figura 2.5 e 2.6). Foram observadas raízes adventícias saindo de algumas lenticelas hipertrofiadas (Figura 2.7).

Em plantas de *C. pachystachya* foram observadas mitocôndrias em raízes de plantas drenadas por 30 dias (Figura 3 A), sem nenhuma alteração estrutural. As raízes de plantas alagadas por 2, 4 e 7, dias, apresentaram alterações ultra-estruturais, com mitocôndrias alongadas e por vezes com a extremidade dilatada, outras ligeiramente curvadas (falciformes) ou ainda com ramificações (Figura 3 B, C e D). Cristas mitocondriais se arranjaram de forma circular no período de 4 e 7 dias de hipoxia (Figura 3 C e D). Em raízes diageotrópicas de plantas alagadas por 20 dias as mitocôndrias apresentaram-se também com alterações (Figura 3 E), às vezes alongadas ou elípticas, enquanto nas raízes mais profundas do mesmo tratamento, se apresentaram com alterações mais pronunciadas, sendo curvadas ou ramificadas (Figura 3 F).

4. Discussão

Em longos períodos de alagamento, o sistema lateral primário de raízes da maioria das espécies de plantas terrestres não pode desenvolver características efetivamente adaptativas (Laan *et al.*, 1991), o que pode comprometer o crescimento e desenvolvimento das plantas, assim como a sua sobrevivência.

Resultados de redução no comprimento de raiz e caule e tendência de redução no acúmulo de massa seca de plantas alagadas, como os apresentados por *C. pachystachya*, também foram verificados por Davanzo *et al.* (2002) em *Tabebuia avellanedae* e por Silva (2002) em *Parapiptadenia rigida*. No entanto, esta redução do crescimento para esta espécie não foi limitante para a sobrevivência das plantas durante o período do experimento.

A diminuição do crescimento de diferentes partes da planta e do acúmulo de massa seca é relatada em estudos com plantas submetidas à inundação (Marques *et al.*, 1996; Kolb *et al.*, 1998; Medri *et al.*, 1998; Davanzo *et al.*, 2002). Para Wiedenroth (1993) e para Armstrong *et al.* (1994) a diminuição do crescimento de alguns órgãos durante o alagamento pode ser uma estratégia para economizar energia e manter o metabolismo das regiões mais afetadas, sendo a sobrevivência da planta dependente de um balanço na distribuição de fotoassimilados entre as várias partes dela. A redução do crescimento vegetativo de plantas arbóreas submetidas à inundação já foi relatada por vários autores (Steege, 1994; Ferreira, 1996; Grimoldi *et al.*, 1998; Schnull & Thomas, 2000; Silva, 2002; Gallo, 2002).

O decréscimo no crescimento das plantas de *C. pachystachya* alagadas pode ter sido uma consequência da menor quantidade de energia disponível para os processos de crescimento, já que em condições de alagamento as plantas podem desviar o metabolismo para vias fermentativas (Crawford & Braendle, 1996), resultando em uma redução nos níveis energéticos. O decréscimo na produção e translocação de fotoassimilados para a respiração foi citado por Pelacani *et al.*, 1998a. O comprometimento do crescimento em plantas alagadas foi correlacionado por Newsome *et al.* (1982), Reid & Bradford (1984), Jackson & Drew (1984) e Colli (1998) com alterações do metabolismo e do transporte hormonal, pois, nestas plantas as substâncias que normalmente promoveriam o crescimento da parte aérea, como as citocininas e as giberilinas, teriam suas concentrações diminuídas, enquanto aquelas que tendem a inibir este processo, como o etileno e o ABA, teriam seus níveis aumentados.

Em *C. pachystachya*, a significativa redução da TCR das raízes para as plantas alagadas pode ter sido em função da morte de parte do sistema radicular, o que corrobora com dados apresentados por Pimenta (1998) estudando *Campomanesia xanthocarpa*. A redução na TCR de caules de plantas alagadas pode ser resultado do menor crescimento do caule, enquanto que houve aumento para as reaeradas, corroborando com dados apresentados por Silva (2002). Já a TCR de folhas foi menor para as plantas reaeradas, o

que pode ser devido à abscisão de folhas e a baixa produção de outras novas, como foi observado em plantas alagadas de *C. xanthocarpa* (Pimenta, 1998).

O aumento na TAL das plantas reaeradas pode indicar um aumento na sua eficiência como sistemas assimiladores no retorno às condições aeróbias, contradizendo o que foi observado por Dreyer *et al.* (1991) e Davanso *et al.* (2002).

A abscisão de folhas nas plantas de solo alagado e reaerado foi um importante fator que contribuiu para a tendência de redução da área foliar de *C. pachystachya* quando comparadas às drenadas, dados que corroboram com espécies tolerantes como *Nyssa aquatica* e *Acer rubrum* (Nash & Graves, 1993) e *C. xanthocarpa* (Pimenta *et al.*, 1998) e que sugere ser uma estratégia para economia de energia.

Para a área foliar específica o tratamento alagado realizado por 30 e 60 dias não apresentou diferenças significativas quando comparado ao tratamento drenado, indicando não haver variação na densidade das células e/ou na espessura das folhas. Neste sentido, não há modificações na dimensão relativa do aparelho assimilador, o que corrobora os resultados de *Lonchocarpus muehlbergianus* (Piva, 1997).

O alagamento reduziu a formação de novas folhas de *C. pachystachya*, mas não diferiu das drenadas, o que contradiz os resultados apresentados por Gallo (2002). E houve estímulo para a formação de brotos de ramos caulinares, assim como para raízes adventícias. Em um estudo realizado por Terazawa *et al.* (1989) estes autores sugeriram que o brotamento deve estar relacionado à influência das elevadas concentrações de etileno ou ao bloqueio do transporte polar de auxinas e quebra da dominância apical.

A epinastia verificada em *C. pachystachya* foi uma das primeiras respostas apresentadas, corroborando com dados apresentados por Norby & Kozlowski, (1983 *apud* Gallo, 2002); Davanso *et al.*, (1998); Colli, (1998); Silva, (2002) e Gallo, (2002). A epinastia diminui a radiação incidente na folha, contribuindo para a diminuição da perda de água por evapo-transpiração (Woodrow *et al.*, 1988 *apud* Silva, 2002). Este aumento na epinastia em plantas alagadas por 5, 15 e 30 dias de *C. pachystachya* pode ter ocasionado uma diminuição na taxa fotossintética o que

corrobora com resultados apresentados no artigo 2, e diminuindo assim a energia disponível para a formação de raízes adventícias e ou diageotrópicas, ou ainda do surgimento da hipertrofia de lenticelas caulinares, o que amenizaria os efeitos da hipoxia.

Não houve aumento do diâmetro do caule de plantas de *C. pachystachya* alagadas por 30 dias, mas esta resposta tem sido bem documentada para muitas espécies como uma resposta ao alagamento, como por exemplo: *Luehea divaricata* (Gallo, 2002). Mesmo quando as plantas foram reaeradas, o crescimento do diâmetro manteve-se similar ao das plantas alagadas pelo mesmo período. A hipertrofia da base do caule pode estar relacionada ao crescimento radial de células do córtex (Kawase, 1981 *apud* Gallo, 2002), e ainda com afrouxamento dos tecidos vegetais e desenvolvimento de grandes espaços de ar, e este efeito pode ser devido ao etileno que tem seus níveis aumentados em condições de hipoxia, como sugerido para *Jacaranda puberula* (Pimenta *et al.*, 1996) e *P. rigida* (Silva, 2002).

Em *C. pachystachya*, lenticelas hipertrofiadas estão presentes em maior número nas plantas alagadas, e devem favorecer a sobrevivência destas plantas durante a baixa disponibilidade de oxigênio no solo, auxiliando na ocupação de regiões que sofrem inundação. As lenticelas hipertrofiadas favorecem a difusão de oxigênio da atmosfera para os tecidos internos, e de compostos tóxicos, como etanol, acetaldeído e etileno da planta para o meio externo, contribuindo para a sobrevivência desta e de muitas outras espécies, como *Pelthophorum dubium* (Medri *et al.*, 1998), *T. avellanadae* (Davanso *et al.*, 2002), *L. divaricata* (Gallo, 2002) e *P. rigida* (Silva, 2002).

Além da importância das lenticelas para a oxigenação das plantas alagadas, a formação de raízes adventícias também pode contribuir para a sobrevivência e tem sido constatada por vários autores. É possível que o mesmo ocorra com *C. pachystachya*, de acordo com o que foi sugerido para *Bacopa monnierioides* (Bona, 1999), para *T. avellanadae* (Davanso *et al.*, 2002), para *L. divaricata* (Gallo, 2002), para *P. rigida* (Silva, 2002) e contradiz o que foi verificado por Bona (1999) para *B. salzmanii*. As raízes formadas durante condições de hipoxia são

mais ramificadas, contém mais aerênquima que as raízes laterais primárias, sendo assim mais efetivas no transporte de oxigênio e na absorção de água e íons (Visser *et al.*, 1997), podem ainda apresentar menor crescimento e peso seco (Armstrong *et al.*, 1991 *apud* Bona, 1999). Há muitas evidências de que a formação de raízes novas induzidas pelo alagamento representa uma importante contribuição à sobrevivência das plantas submetidas a esse estresse.

Para Tsukahara & Kozlowski (1985), a formação de novas raízes diageotrópicas em plantas alagadas é fisiologicamente importante por ampliar a síntese de hormônios de crescimento, especialmente das giberilinas e citocininas, as quais podem ter a sua produção diminuída quando o sistema original de raízes é alagado. Outros autores associam o desenvolvimento de raízes novas ao restabelecimento da absorção de nutrientes e água do solo e do processo fotossintético (Yamamoto *et al.*, 1995; Liu & Dickmann, 1996).

Assim, a espessura da casca aumentada em raízes de plantas alagadas foi decorrente do maior diâmetro das suas células. O aumento do cilindro central nestas raízes está relacionado com o maior diâmetro dos seus elementos de vasos (Tabela 4).

As raízes foram alteradas com o alagamento por 30 dias. Anatomicamente as raízes de plantas alagadas de *C. pachystachya* apresentaram aumento na espessura de sua casca que está relacionado com o aumento significativo no diâmetro das células, entretanto, esse aumento não esteve associado a um aumento na porcentagem de espaços intercelulares nem a um aumento no número de camadas. A redução observada no diâmetro do cilindro central destas raízes corrobora com os resultados de crescimento encontrados e com os obtidos por Gallo (2002). Enquanto que o diâmetro do elemento de vaso e o número de camadas não diferiram significativamente. O mesmo foi observado em *Croton urucurana* (Colombo, 1996), *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.*, 2000) e *Lithraea molleoides* (Medri *et al.*, 2002). Bona (1999) não observou em plantas aquáticas de *B. salzmanii* e *B. monnierioides* modificações drásticas nos tecidos vasculares. O diâmetro das células corticais da base do caule segundo Pezeshki *et al.*, (1991) é freqüentemente acompanhado por uma redução na divisão

celular e pode estar relacionado às mudanças nos níveis de etileno e auxinas, provocadas pela baixa concentração de oxigênio nas raízes alagadas.

A casca da raiz é formada principalmente por células parenquimáticas e pode apresentar aumento de espaços intercelulares, em resposta a algum tipo de estresse. Em *C. pachystachya* a presença de espaços intercelulares corticais, foi insignificante, e os poucos espaços existentes (meatos) parecem ser apenas constitutivos, já que sua formação não sofreu influências do alagamento, assemelhando-se ao que ocorreu com *T. avellanadae* (Davanso *et al.*, 2002), *Inga vera* e *Viola surinamensis* (Botelho *et al.*, 1998).

O estudo anatômico das raízes diageotrópicas de *C. pachystachya* formadas durante o alagamento demonstrou a ocorrência de alterações que as diferenciam das raízes do sistema original. Uma das alterações freqüentemente associada ao alagamento é o aumento de diâmetro das células da casca (Justin & Armstrong, 1991). Em *C. pachystachya* a presença dessas raízes formadas durante a hipoxia pode levar a uma melhor oxigenação da planta e uma melhor absorção de íons, o que corrobora com os dados de *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.*, 2000), *L. divaricata* (Gallo, 2002), *P. rigida* (Silva, 2002), e *L. molleoides* (Medri *et al.*, 2002) e ainda serve como estratégia para economizar energia (Davanso *et al.*, 2002).

Entre as alterações anatômicas decorrentes do alagamento, a espessura do parênquima cortical do caule de plantas alagadas de *C. pachystachya* apresentou tendência de redução em relação às drenadas, o que pode ter sido provocado pela diminuição no número de camadas, mesmo tendo ocorrido uma tendência de aumento do diâmetro de células do parênquima. O diâmetro do cilindro central, o diâmetro da medula e a espessura da faixa floemática de *C. pachystachya* não tiveram alterações em plantas submetidas a hipoxia, enquanto que Medri & Correa (1985), Colombo (1996), Ferreira (1996), Piva (1997) e Pimenta (1998) observaram diferenças destas variáveis. O menor diâmetro dos elementos de vaso no caule para as plantas alagadas de *C. pachystachya*, possivelmente seria uma resposta para garantir o fluxo de água e evitar a embolia dos mesmos, conforme sugestão de Zimmermann & Milburn (1982). Estes autores

sugerem que a condutância dos elementos vasculares está intimamente relacionada com o seu diâmetro, sendo menor quando o elemento é estreito e maior quando mais largo. Os autores falam ainda da extrema importância da baixa condutância dos elementos vasculares estreitos em condições ambientais desfavoráveis. Estes resultados são corroborados pelos apresentados por Kolb *et al.*, (1998). Já Colombo (1996) e Ferreira (1996) observaram que nem o diâmetro e nem o comprimento das células dos elementos de vasos da região da base do caule, não apresentaram diferenças significativas.

Em *C. pachystachya* houve uma tendência de aumento no diâmetro das células parenquimáticas nas plantas alagadas, corroborando com dados obtidos com *Sebastiania commersoniana*. Pezeshki *et al.* (1991) afirmaram que o aumento das células parenquimáticas é frequentemente acompanhado por uma redução na divisão celular e pode estar relacionado às mudanças nos níveis de etileno e auxinas, provocadas pela baixa concentração de oxigênio nas raízes alagadas.

As mitocôndrias de células de plantas drenadas por 30 dias de *C. pachystachya* não apresentaram alterações estruturais, além dessas organelas foram observados ainda vacúolos, matriz citoplasmática rica em ribossomos e retículos endoplasmáticos, o que corrobora com os dados apresentados por Oliveira (1977), Vartapetian *et al.* (1977), Vartapetian *et al.* (1986), Andreev *et al.* (1991), Kolb (2003) e Davanso *et al.*, (2003, dados não publicados).

Sabe-se que tecidos e/ou órgãos podem sobreviver por curtos períodos de tempo em anaerobiose se a planta apresentar estratégias de adaptação para isso. Observações ao microscópio eletrônico mostram que em algumas circunstâncias, como em condições de alagamento, alterações na ultra-estrutura de mitocôndrias e um aumento na autofagia são comuns (Oliveira, 1977). Entretanto, se o período de anaerobiose for curto, a volta ao meio aeróbio ocorre sem nenhum problema, sugerindo que as alterações não causem danos irreversíveis às células, o que foi observado nas mitocôndrias das raízes de plantas alagadas de *C. pachystachya* e corroboram com resultados observados em *Triticale* (Oliveira, 1977), em *Sesbania virgata* (Kolb, 2003) e em *Citharexylum myrianthum* (Davanso *et al.*,

2003, dados não publicados), indicando que apesar das alterações sofridas a espécie foi capaz de manter níveis de energia necessários para evitar o colapso das suas células.

Formas diferentes de mitocôndrias como as observadas em *C. pachystachya* foram também observadas por Hook & Scholtens (1978), Andreev *et al.* (1991), Vartapetian (1993) e Davanso *et al.*, (2003, dados não publicados). Para Vartapetian (1993) é importante que uma estrutura da planta com um sistema de aeração interna bem resolvido, seja eficiente para manter o transporte de oxigênio para as raízes alagadas, evitando que células se colapsem e impedindo assim a redução nos níveis de energia.

Já em plantas reaeradas, Morisset (1978 *apud* Hook & Scholtens, 1978) e Andreev *et al.* (1991), observaram que as mitocôndrias voltavam gradativamente ao normal (pressão osmótica, cristas menos dilatadas, citoplasma normal), exceto a forma e as ramificações mitocondriais.

As mitocôndrias de raízes diageotrópicas e profundas de *C. pachystachya* alagadas também foram analisadas, onde as raízes diageotrópicas apresentaram uma mitocôndria com menor plasticidade do que as raízes profundas, indicando assim que em ambiente mais hipóxico as mitocôndrias se apresentaram mais ramificadas, mostrando que nestes ambientes as respostas são mais claras e fortes.

As plantas de *C. pachystachya* submetidas a alagamentos parciais, totais e reaeração em casa de vegetação apresentaram alterações morfo-anatômicas e ultra-estruturais que lhe proporcionaram tolerar estas condições. Essas alterações em conjunto resultaram na melhoria da oxigenação das plantas alagadas possibilitando, principalmente, a retomada do metabolismo aeróbio.

5. Conclusão

As plantas de *C. pachystachya* estudadas, em condições de alagamento sob casa de vegetação, apresentaram alterações no seu crescimento e desenvolvimento. Alterações morfo-anatômicas também foram verificadas como; a presença de lenticelas hipertrofiadas, raízes adventícias, epinastia e ainda ultra-estruturais como alterações mitocondriais. Estas alterações podem ter lhe proporcionado tolerar o alagamento e a reaeração nos

períodos experimentais. O conjunto de dados demonstra que a espécie tem boa plasticidade fenotípica, sendo capaz de responder positivamente a diferentes pressões do ambiente.

RESUMO

Os estudos referentes ao crescimento e desenvolvimento, morfo-anatomia e ultra-estrutura de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) submetidos à inundação mostraram que ocorreram modificações causadas por estes estresses. A massa seca de um modo geral apresentou tendência de redução em plantas alagadas por 30 e 60 dias quando comparadas às drenadas. Houve também redução do comprimento da raiz e do caule em plantas alagadas de 30 e 60 dias e

reaeradas. A produção de brotos e raízes adventícias ocorreu em plantas alagadas por 30 dias. Com o alagamento houve redução da produção de folhas e da área foliar, além do aumento da abscisão. A taxa de crescimento relativa (TCR) de raízes e folhas e planta inteira foi menor em plantas reaeradas e a TCR de caule foi menor em plantas alagadas. A taxa assimilatória líquida (TAL) também foi maior em plantas reaeradas. Foram observadas alterações anatômicas em caules e em raízes de plantas alagadas por 30 ou 60 dias, com diferenças maiores nas raízes. O estresse exerceu efeitos sobre mitocôndrias de células radiciais. Algumas mitocôndrias de raízes alagadas tornaram-se maiores, mais alongadas e por vezes curvadas, com cristas mitocondriais circulares.

Tabela 1. Concentração de nutrientes em folhas de plantas de *C. pachystachya* mantidas em solo drenado (D30) ou alagado por 30 dias (A30). Médias seguidas de letras iguais nas linhas não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

Nutrientes	Tratamentos		Redução	Aumento
	D30	A30		
	$\text{g } 100 \text{ g}^{-1}$		%	%
Nitrogênio	1,66 a	1,00 b	39,76	-
Fósforo	20,7 a	1,16 b	94,40	-
Potássio	26,58 a	16,8 b	36,79	-
Cálcio	18,95 a	13,47 b	26,19	-
Magnésio	5,09 a	3,67 b	27,90	-
	$\mu\text{g } \text{g}^{-1}$			
Cobre	3,02 b	4,66 a	-	54,30
Zinco	38,6 b	55 a	-	42,49
Boro	65,12 a	26,6 b	59,15	-
Manganês	140,28 a	143,18 a	-	2,07

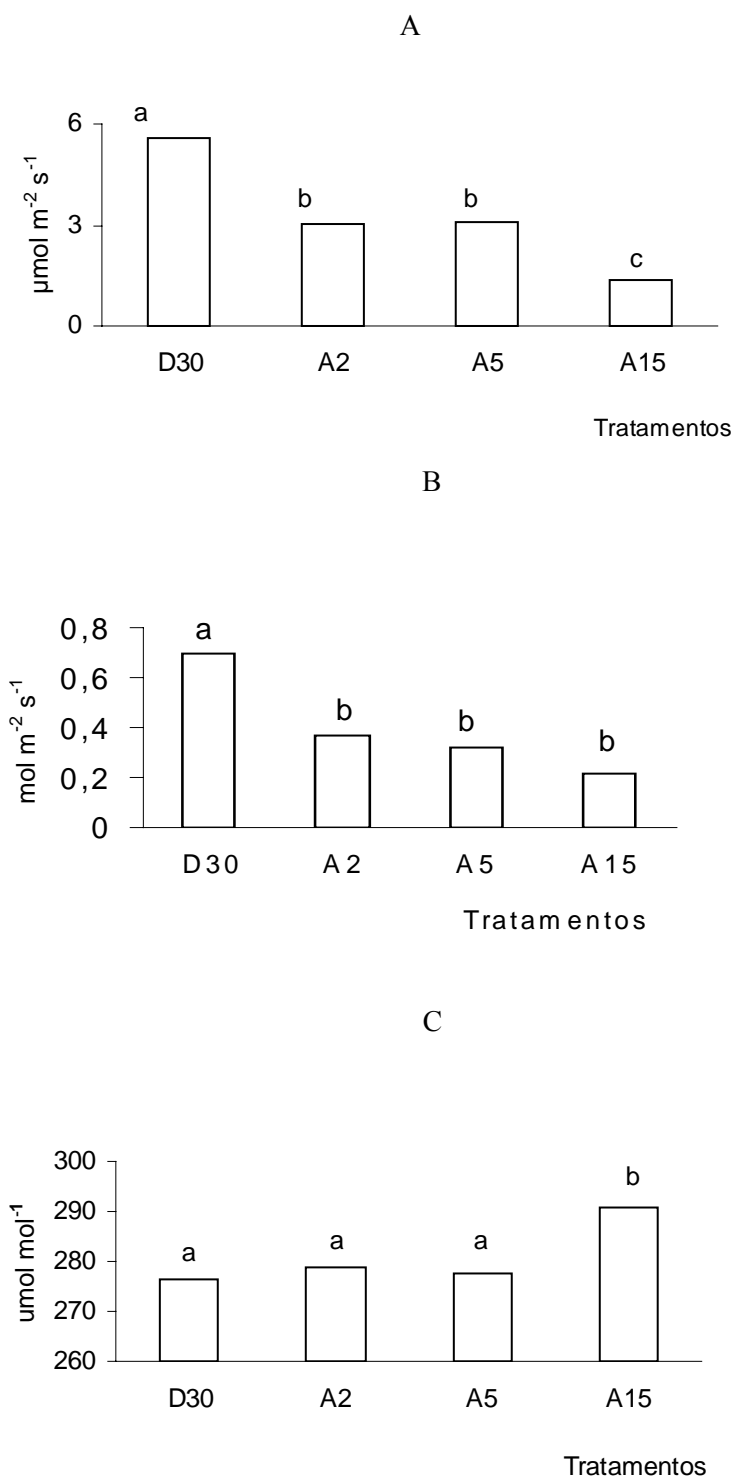


Figura 1. Taxa fotossintética líquida (A); Condutância estomática (B); Concentração interna de CO_2 (C) nas folhas de plantas de *C. pachystachya* que permaneceram em solo bem drenado por 30 dias (D30), alagado por 2 dias (A2), alagado por 5 dias (A5), alagado por 15 dias (A15). Média seguidas de letras iguais nas barras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

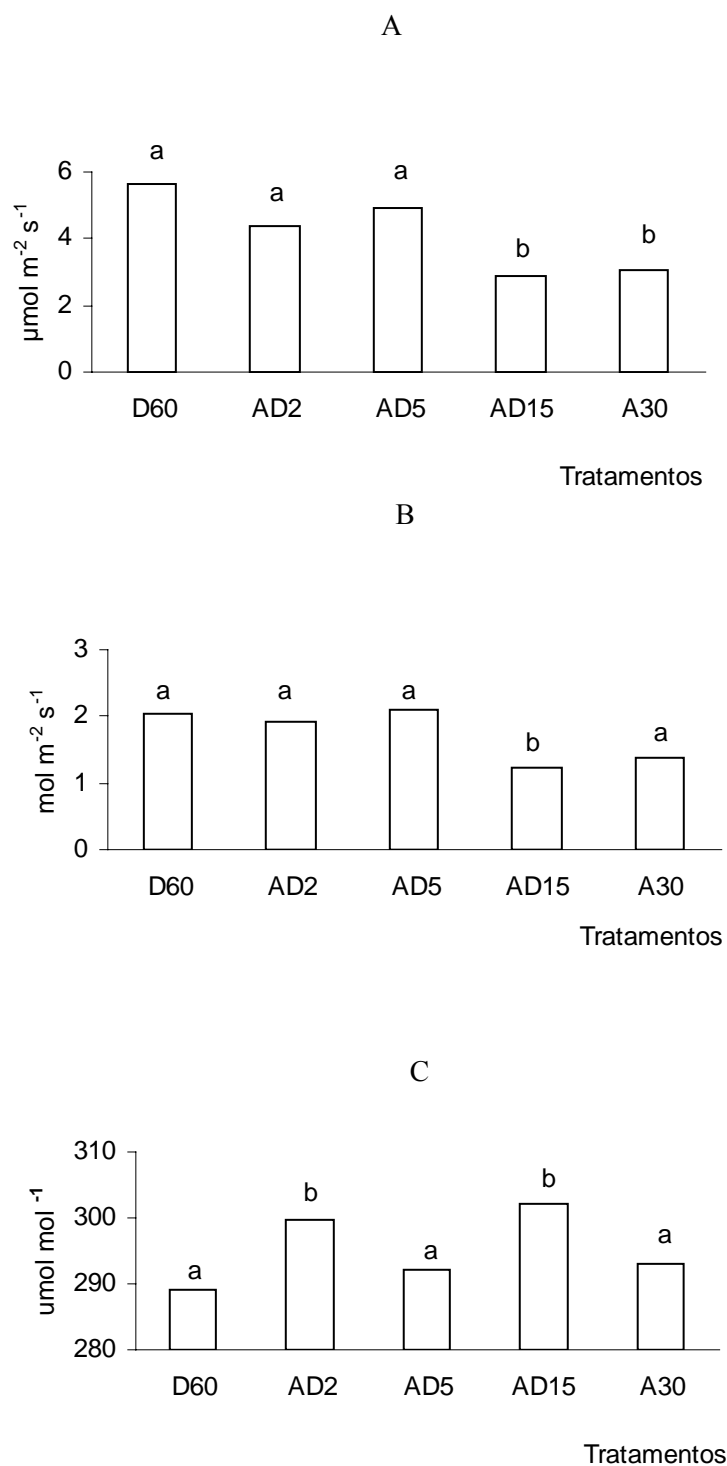


Figura 2. Taxa fotossintética líquida (A); Condutância estomática (B); Concentração interna de CO₂ (C) nas folhas de plantas de *C. pachystachya* que permaneceram em solo bem drenado por 60 dias (D60), alagado seguido por drenagem por 2 dias (AD2), alagado seguido por drenagem por 5 dias (AD5), alagado seguido por drenagem por 15 dias (AD15), e alagado por 30 dias (A30). Média seguidas de letras iguais nas barras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

6. Referências Bibliográficas

- Andreev, V. Y.; Generozova, I. P.; Vartapetian, B. B. 1991. Energy status and mitochondrial ultra structure of excised pea root at anoxia and post anoxia. **Plant Physiol. Biochem.**, 29(2):171-176.
- Armstrong, W.; Braendle, R. & Jackson, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, 43 (4): 307-358.
- Bianchini, E.; Medri, M. E.; Pimenta, J. A.; Giloni, P. C.; Kolb, R. M. & Correa, G. T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St- Hil. submitted to flooding. **Interciencia**, 25(9):436-441.
- Blom, C. W. P. M. 1999. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. **Plant Biol.**, 1:261-273.
- Bona, C. 1999. Adaptações morfo-anatômicas dos órgãos vegetativos de *Bacopa salzmanii* (benth.) Wettst. ex Edwall e *Bacopa monnierioides* (Cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambiente terrestre e aquático. **Tese de Doutorado**. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Botelho, M. N.; Oliveira, L. E. M.; Oliveira, M. L.; Carvalho, J. R. 1998. Adaptação morfo-anatômica de plantas jovens de *Inga Vera* Willd. e *Virola surinamensis* (Rolland. Ex rottb.) Warb. à submersão. **Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi. ser. Bot.**, 14(2): 93-107.
- Colli, S. 1998. Aspectos hormonais, anatômicos e do desenvolvimento de duas espécies de *Croton* submetidas ao alagamento. **Tese de Doutorado**, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Colombo, L. R. 1996. Efeito do alagamento sobre a anatomia de *Croton urucurana* (Baill) Smith & Downs (Euphorbiaceae). **Monografia de bacharelado**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR
- Crawford, R. M. M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. **Adv. in Ecol. Res.**, 23:93-185.
- Crawford, R. M. M. & Braendle, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. **J. Exp. Bot.**, 47(295):145-159.
- Croonquist, M. J. & Brooks, K. P. 1993. Effects of habitat disturbance on bird communities in riparian corridors. **Soil Wat. Conserv.**, 48:65-70.
- Davanso, V. M.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A. 1998. Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (CAV.) Pers. (Fabaceae). **Braz. Arch. of Biol. and Techn.**, 41:475-482.
- Davanso, V. M.; Souza, L. A.; Medri, M. E.; Pimenta, J. A.; Bianchini, E. 2002. Photosynthesis, Growth and development of *Tabebuia avellanadae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. **Braz. Arch. of Biol. and Techn.**, 45(3):375-384.
- Davanso, V. M.; Medri, M. E.; Asanome, M. R.; Massola, N. S. 2003. Tolerância à inundação: Alterações mitocondriais em *Citharexylum miryanthum* Cham. (Verbenaceae) submetida a hipoxia por alagamento do solo.
- Dias, M. C.; Vieira, A. O. S.; Paiva, M. R. C. 2002. Florística e fitossociologia das espécies arbóreas das florestas da Bacia do Rio Tibagi. In: **A Bacia do Rio Tibagi**. Medri, M. E. *et al.*, - editors. Universidade Estadual de Londrina, Pr. 109-124.
- Dreyer, E.; Colin-Belgrand, M.; Biron, P. 1991. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to water logging. **Ann. des Sci. Forest.**, 48:205-214.
- Esteves, F. A. 1998. Considerations on the ecology of wetlands, with emphasis on Brazilian floodplain ecosystems. In: ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. **Oecol. Brasil.**, v.IV. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro. 111-135.
- Ferreira, A. C. S. 1996. Aspectos da anatomia ecológica de *Lithrae brasiliensis* Marchand (Anacardiaceae) submetida ao alagamento. **Monografia de**

- Bacharelado.** Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR 33p.
- Gallo, M. C. C. 2002. Tolerância ao alagamento e caracterização da variação genética em populações ciliares de *Luehea divaricata* Mart. (Tiliaceae). **Tese de mestrado.** Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR
- Grimoldi, A. A.; Insauti, P.; Roitman, G. G.; Soriano, A. 1998. Responses to flooding intensity. In: *Leontodon taraxacoides*. **New Phyt.**, 141:119-128.
- Hook, D. D. & Scholtens, J. R. 1978. Adaptations and flood tolerance of tree species. In: Hook, D. D.; Crawford, R. M. M. *Plant Life in Anaerobic Environments*. Ann Arbor: **Ann. Arbor. Sci.**, 299-331.
- Jackson, M. B.; Drew, M. C. 1984. Effect of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozlowski, T. T. (ed.) **Flooding and plant growth**. London: Academic. 47-128.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. New York: **McGraw-Hill**. p. 523.
- Joly, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: **Plant life under oxygen stress**.
- Joly, C. A. 1994. Flooding tolerance: a re-interpretation of Crawford's metabolic theory. **Proc. Royal Soc. Edinb.**, 102B: 343-354.
- Justin, S. H. W.; Armstrong, W. 1991. Evidence for involvement of ethylene in aerenchyma formation in adventitious roots of rice (*Oriza sativa* L.) **New Phytol.**, 118:49-62.
- Keller, C. M. E.; Robbins, C. S.; Hatfield, J. S. 1993. Avian communities in riparian forests of different widths in Maryland and Delaware. **Wetlands**, 13:137-144.
- Kitajima, E. W.; Nome, C. F. 1999. Microscopia eletrônica em virologia vegetal. In: Docampo, D. M. Lenardon, S. L. (Eds) **Métodos para detectar patógenos sistêmicos**. Cordoba: IFFIVE/INTA-JICA., 59-87.
- Kolb, R. M.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Giloni, P. C. & Correa, G. T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Rev. Bras. Bot.**, 21: 305-312.
- Kolb, R. M. 2003. Respostas metabólicas, moleculares e mobilização das reservas no desenvolvimento inicial de espécies neotropicais sob anoxia. **Tese de Doutorado.** Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP. Campinas, SP.
- Laan, P.; Clement, J. M. A. M.; Blom, C. W. M. 1991. Growth and development of *Rumex* roots as affected by hypoxic and anoxic conditions. **Plant Soil**, 136:145-151.
- Liu, Z. & Dickmann, D. I. 1996. Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. **Physiol. Plant.**, 97:507-512.
- Lorenzi, H. 1992. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. São Paulo: Plantarum.
- Mantovani, W.; Rossi, L.; Neto, S. R.; Assad-Ludewigs, I. Y.; Wanderley, M. G. L.; Mello, M. M. R. F.; Toledo, C. B. 1989. Estudo fitossociológico de áreas de mata ciliar em Mogi-Guaçu, SP, Brasil. In: **Simpósio sobre mata ciliar**. BARBOSA, L. M. ed. Fundação Cargil.
- Marques, M. C. M.; Pimenta, J. A.; Colli, S. 1996. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. **Arch. in Biol. Technol.**, 39:385-392.
- Medri, M. E. & Correa, M. A. 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia principis* e *Spathodea campanulata* crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. **Sem.**, 6(3):147-154.
- Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Delgado, M. T. & Correa, G. T. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. Submetida ao alagamento e aplicação de ethrel. **Rev. Brasil. Bot.**, 21(3):261-267.

- Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Colli, S.; Muller, C. 2002. Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. **A Bacia do Rio Tibagi**. 1º ed. Londrina, PR 133-172.
- Nash, L. J. & Graves, W. R. 1993. Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa native to bottomland habitats. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.**, 118:845-850.
- Newsome, R. D.; Kozlowski, T. T.; Tang, Z. C. 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. **Can. J. Bot.**, 60:1688-1695.
- Oliveira, L. 1977. Changes in the ultra structure of mitochondria of roots of *Triticale* subjected to anaerobiosis. **Protopl.**, 91:267-280.
- Pelacani, C. R.; Oliveira, L. E. M.; Cruz, J. L. 1998 a. Resposta de algumas espécies florestais à baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo. I. Alterações em algumas características de crescimento. **Rev. Árv.**, 22(1):61-67.
- Pelacani, C. R.; Oliveira, L. E. M.; Cruz, J. L. 1998 b. Resposta de espécies florestais à baixa disponibilidade de oxigênio. **Pesq. Agropec. Bras.**, 33 (1): 37-41.
- Pezeshki, S. R.; Matthews, S. W.; Delaune, R. D. 1991. Root cortex structure and metabolic response of *Spartina patens* to soil redox conditions. **Environ. Exp. Bot.**, 31:91-97.
- Pimenta, J. A. 1998. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. **Tese de doutorado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Pimenta, J. A.; Bianchini, E.; Medri, M. E.; Muller, C.; Okamoto, J. M.; Francisconi, L. M. J.; Correa, G. T. 1996. Aspectos da morfo-anatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Rev. Bras. Bot.**, 19: 215-220.
- Pimenta, J. A.; Bianchini, E.; Medri, M. E. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. In: Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. F. R. Scarano & A. C. Franco. **Oecol. Bras. Ser.**, v. IV, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, 157-176.
- Piva, A. I. R. 1997. Adaptação de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassler (Fabaceae) à inundação: crescimento e estudo comparativo de sua anatomia com *Campomanesia xanthocarpa* Berg. (Myrtaceae). **Monografia**. Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR p.34.
- Reid, D. M.; Bradford, K. J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. **Flooding and plant growth**. Kozlowski, T. T. ed. Academic Press, London, 195-219.
- Rodrigues, R. R. 1989. Análise estrutural das formações florestais ripárias. **Simp. sobre mata ciliar**. Fundação Cargil, 99-119.
- Rogge, G. D.; Pimenta, J. A.; Medri, M. E.; Colli, S.; Alves, L. M. T. 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. **Rev. Bras. de Bot.**, 21(2):153-158.
- Salvador, J. L. G. 1987. Considerações sobre matas ciliares e a implantação de reflorestamentos mistos nas margens de rios e reservatórios. **Cesp**. São Paulo.
- Schmull, M.; Thomas, F. M. 2000. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to water logging. **Plant. Soil.**, 225:227-242.
- Silva, D. C. G. 2002. Tolerância ao alagamento e caracterização genética de populações de *Parapiptadenia rigida* Benth. Brennan (Leguminosae) naturais de mata ciliar. **Dissertação de mestrado**. Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR
- Steege, H. T. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. **Oecol.**, 100:356-367.

- Terazawa, K.; Seiwa, K.; Usui, G.; Kikuzawa, K. 1989. Responses of some deciduous broad-leaved tree seedlings under water saturated soil conditions. I. Growth and morphological changes of stem and root. **Jap. For. Soc.** 439-440.
- Tsukahara, H. & Kozłowski, T. T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. **Plant Soil.**, 88:123-132.
- Vartapetian, B. B.; Andreeva, I. N.; Kozlova, G. I.; Agapova, L. P. 1977. Mitochondrial ultra structure in roots of mesophytes and hydrophytes at anoxia and after glucose feeding. **Protopl.**, 91:243-256.
- Vartapetian, B. B.; Andreeva, I. N.; Jackson, M. B. 1986. Plant adaptations to anaerobic stress. **Ann. Bot.**, 70 (Suppl. A): 3-20.
- Vartapetian, B. B. 1993. Plant physiological responses to anoxia. **Internat. Crop Sci.**, 1:721-726.
- Virolainen, E.; Blokhina, O.; Fagerstedt, K. 2002. Ca⁺² induced high amplitude swelling and cytochrome release from wheat (*Triticum aestivum* L.) mitochondria under anoxic stress. **Ann. Bot.** 90(4):509-516.
- Visser, E. J. W.; Nabben, R. H. M.; Blom, C. W. P. M.; Voeselek, L. A. C. J. 1997. Elongation by primary lateral roots and adventitious roots during conditions of hypoxia and high ethylene concentration. **Plant Cell Environ.**, 20:647-53.
- Yamamoto, F.; Sakata, T. & Terazawa, K. 1995. Growth, morphology, stems anatomy and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. **Iawa J.**, 16: 47-59.
- Wiendenroth, E. M. 1993. Responses of roots to hypoxia: their structural and energy relations with the whole plant. **Envir. Exper. Bot.** 33(1):41-51.
- Zimmermann, U. & Milburn, J. A. 1982. Transport and storage of water. In: **Physiol. Plant. Ecol. II**. Water relations and carbon assimilation. Encyclopedia of plant physiology, New Series vol. 12B. Eds. 135-151.

Artigo 2

Aspectos metabólicos de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) submetidas à inundação

BATISTA, C. U. N.¹; MEDRI, M. E.²; PIMENTA, J. A.²

¹Universidade Estadual de Londrina, Curso de Pós – Graduação, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas; ²Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, POB 6001; 86051 970; Londrina- PR, Brasil.

ABSTRACT

Plants of *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) had been kept in house of vegetation under condition de.soil drained and flooded well for evaluations of the content of nutrients, estomatic conductance, photosynthesis rate and internal CO₂ concentration in its leves. Macro and micronutrients (with exception of zinc), had diminished in flooded plants. The photosynthesis rate diminishes in flooded plants folloied for the reduction of the stomatal conductance, while that the internal CO₂ concentration did not reduced, as increased the overflow time. The results indicate that the capacity of the species to tolerate periods of flooding is related to a reduction of the photosynthesis rate without occurring irreversible damages in the metabolism, making possible that the species reestablishes the levels after normal the end of the overflow.

Key words: Flooding tolerance, hypoxia, nutrients, photosynthesis rate, stomatal conductance, *Cecropia pachystachya*.

1.Introdução

Segundo Joly & Crawford (1982), a maioria das comunidades de plantas arbóreas naturalmente inundadas ocorre nas regiões tropicais e subtropicais, margeando rios. No entanto, pouco se sabe sobre os mecanismos que estas espécies apresentam para sobreviver nestas condições.

É importante estudar algumas características adaptativas das espécies presentes nas matas ciliares, pois oferecem subsídios para projetos de recomposição das matas ciliares, uma vez que estas espécies geralmente variam de forma perpendicular ao rio, em resposta a um gradiente de fatores ambientais (Kozlowski, 1984).

Os efeitos do alagamento sobre as plantas incluem, além de respostas nas raízes, respostas nas folhas, como o decréscimo da condutância estomática e da fotossíntese líquida (Pimenta, 1998).

A condição de estresse hídrico gera alterações na composição dos íons do solo, prejudicando assim a distribuição de nutrientes para as plantas, além de levar a formação de compostos fitotóxicos (Armstrong, 1978 *apud* Gallo, 2002; Janiesch, 1991 *apud* Silva, 2002). Alguns íons como ferro, manganês e enxofre são solúveis e disponíveis para a absorção na forma reduzida. Já em condições de alagamento a sua

absorção pelas raízes foge do controle gerando um excesso desses íons, podendo ser tóxico para as plantas (Ponnamperuma, 1984 *apud* Gallo, 2002). O mesmo não ocorre com o nitrogênio que está disponível na sua forma oxidada, o nitrato, que em condições de hipoxia, torna-se amônia ou N₂, que são voláteis levando a planta a uma deficiência em nitrogênio (Ernst, 1990).

Outra resposta importante que ocorre em condições de alagamento é o fechamento estomático que pode ser causado pelo decréscimo do potencial de água da folha ou por sinais não hídricos enviados pela raiz, com o decréscimo de citocininas (Bradford *et al.*, 1982; Joseph & Kelsey, 1997; Vartapetian & Jackson, 1997 *apud* Schnull & Thomas, 2000), o aumento de ácido abscísico foliar (Castonguay *et al.*, 1993, *apud* Gallo, 2002), ou pelo aumento da resistência radicial (Everard & Drew, 1989). O fechamento estomático no início do período de alagamento com posterior reabertura e retomada da fotossíntese quando há reaeração também é uma resposta frequentemente encontrada (Pezeshki *et al.*, 1996). Alguns autores relatam que a manutenção dos estômatos parcialmente abertos durante o alagamento, está relacionada com a capacidade da espécie em produzir raízes adventícias, as quais irão atuar nos processos de absorção de água e na manutenção do fluxo transpiratório, compensando a redução da

atividade do sistema de raízes original (Voesenek *et al.*, 1989).

A redução da absorção d'água pode provocar redução do potencial de água da planta e, em decorrência disto, a simples perda da turgescência das células-guarda pode ser a causa da redução da condutância estomática. Tanto altas concentrações de CO₂, quanto baixas de O₂ no meio, são capazes de diminuir a permeabilidade das raízes e, conseqüentemente, o processo de absorção da água e dos íons do solo (Pelacani *et al.*, 1995).

Em plantas alagadas de *Melaleuca quinquenervia*, Sena-Gomes & Kozlowski (1980) encontraram que a produção aumentada de raízes adventícias esteve correlacionada com a reabertura dos estômatos, os quais haviam se fechado logo após o início do alagamento.

Com o objetivo de se conhecer qual a estratégia metabólica que *C. pachystachya* desenvolveu em relação à inundação, procurou-se responder à seguinte questão: A nutrição mineral, a condutância estomática e a taxa fotossintética são afetadas pelo alagamento?

2. Material e métodos

Sementes de cinco matrizes de *C. pachystachya* foram coletadas ainda nos frutos, e foram postos para secar ao ar livre e à sombra por cerca de dez dias. As sementes foram semeadas inicialmente em solo orgânico contido em sacos plásticos, manejados no Laboratório de Biodiversidade e Restauração de Ecossistemas (LABRE) na Universidade Estadual de Londrina, onde foram mantidos durante o período de crescimento das plântulas até indivíduos jovens. Estes foram transplantados para vasos plásticos de três litros, aproximadamente, e mantidos em capacidade de campo sob casa de vegetação por trinta dias, para aclimação.

Para avaliação das alterações ecofisiológicas, os vasos com as plantas foram distribuídos ao acaso em casa de vegetação, os quais foram submetidos aos seguintes tratamentos:

- a) Solo drenado (D): as plantas foram cultivadas em solo drenado, com irrigação quando necessário (grupo controle);
- b) Solo alagado (A): as plantas foram submetidas ao alagamento por 30 dias ou 60 dias nos próprios vasos, onde se manteve uma lâmina de água de 2cm acima do nível do solo; essa lâmina de água foi mantida constante, com

reposição de água quando necessária, mas nunca trocada;

- c) Solo reaerado (AD e ED): as plantas de solo alagado por 30 e 60 dias tiveram o excesso de água escoado e foram mantidas em condições drenadas (reaeradas) por mais 30 dias.

Para as análises da condutância estomática e da taxa fotossintética líquida as plantas de *C. pachystachya*, crescidas em condições drenadas por 30 dias foram comparadas às plantas de solo alagado por 2, 5 e 15 dias. Para ambas as avaliações os períodos de reaeração foram 2, 5 e 15 dias e foram comparadas com as plantas de solo drenado por 60 dias e alagado por 30 dias.

Para análise dos nutrientes de *C. pachystachya* foram coletadas folhas de 10 plantas de solo drenado e 10 plantas alagadas por 30 dias, lavadas em água deionizada, levadas para secar em estufa a 70°C por 72 horas e em seguida foram pesadas. Este material foi enviado para o Laboratório de Solos e Tecido Vegetal do Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR) em Londrina - PR, para se obter dados seguindo metodologia realizada nos trabalhos de rotina em tecido vegetal, descrita por Miyazawa *et al.*, (1992). Os macronutrientes analisados foram: N, P, K, Ca, Mg e os micronutrientes foram: Cu, Zn, B, Mn.

As trocas gasosas foliares foram analisadas através de um sistema portátil de fotossíntese LI-6200 (Li-Cor), utilizando sempre uma folha totalmente expandida do segundo nó a partir do ápice de cada planta, com aproximadamente 25 segundos de leitura para cada folha.

Para a avaliação da taxa fotossintética foram realizadas análises de 6 plantas crescidas em solo drenado por 30 dias, 6 plantas de solo alagado por 2, 5 ou 15 dias. As avaliações iniciaram sempre no mesmo horário e começaram sempre pelo mesmo tratamento.

Para efeito de comparação, estas plantas foram reaeradas pelo mesmo número de dias que foram alagadas, e após 30 dias, foram realizadas novas medidas fotossintéticas, sendo obtida uma nova análise de um grupo de plantas alagadas por 30 dias, com um total de 36 plantas.

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo Teste de Tukey, considerando o nível de significância de 5%.

3. Resultados

Nas folhas das plantas de *C. pachystachya* submetidas ao alagamento por 30 dias, todos os macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg) diminuíram suas concentrações, sendo que o P foi o que apresentou a maior redução. Dos micronutrientes analisados (Cu, Zn, B, Mn) somente o boro foi reduzido, enquanto o cobre e o zinco tiveram um aumento significativo quando comparados com as plantas de solo drenado. O manganês apresentou uma tendência de aumento em plantas alagadas quando comparadas às drenadas (Tabela 1).

Quanto aos resultados relacionados à taxa fotossintética, plantas de solo alagado apresentaram redução após os primeiros dias de alagamento, a qual acentuou-se após 15 dias de alagamento (Figura 1A). A condutância estomática diminuiu à medida que aumentou o período de hipoxia, mas não diferiu estatisticamente entre os tratamentos alagados (Figura 1B). Apesar da queda na condutância estomática, a concentração interna de CO₂ não apresentou tendência a diminuir com o aumento no tempo de alagamento, e com 15 dias de alagamento apresentou um aumento significativo, diferindo dos outros tratamentos (Figura 1C).

Já na segunda avaliação das plantas de *C. pachystachya* houve recuperação da fotossíntese após 2 e 5 dias de reaeração. As plantas reaeradas por 15 dias não recuperaram a taxa fotossintética, mantendo níveis menores que as plantas drenadas por 60 dias e semelhantes às alagadas por 30 dias (Figura 2 A). A condutância estomática não diferiu entre os tratamentos drenado, reaerado por 2 ou 5 dias e alagado por 30 dias, mas diminuiu com o período de reaeração por 15 dias (Figura 2 B). A concentração interna de CO₂ apresentou seus menores valores entre as plantas de solo drenado, reaerado por 5 dias, e alagado por 30 dias, que não diferiram estatisticamente entre si, mas tiveram diferenças significativas entre as plantas reaeradas por 2 ou 15 dias (Figura 2 C).

4. Discussão

A deficiência nutricional das plantas em solo alagado pode estar ligada à indisponibilidade de alguns nutrientes nestas condições e à morte de parte das raízes (Hocking *et al.*, 1987, *apud* Pimenta, 1998). O fluxo ascendente de nutrientes também pode ser reduzido durante a hipoxia devido à redução da transpiração pelo fechamento dos estômatos

(Colin-Belgrand *et al.*, 1991). Dentre os macronutrientes, todos apresentaram redução significativa entre as plantas drenadas e alagadas, mas o fósforo foi o íon que apresentou a maior deficiência em plantas de *C. pachystachya*, o que sugere a diminuição no metabolismo aeróbio ocorrido nesta espécie, o mesmo ocorreu com *Cedrella fissilis* (Marques *et al.*, 1996), *Campomanesia xanthocarpa* (Pimenta, 1998). Já entre os micronutrientes somente o boro apresentou redução significativa entre os tratamentos drenado e alagado, enquanto que o Cu, Zn tiveram aumento significativo em plantas alagadas e o Mn tendeu a aumentar, mas sem diferir significativamente do tratamento drenado. O manganês pode ser potencialmente tóxico para a espécie, por isso a importância do fechamento estomático para que esse íon e o ferro não se acumulem em plantas alagadas.

Em plantas alagadas de *C. pachystachya* a deficiência nutricional em folhas, principalmente dos íons Ca⁺⁺ e K⁺, envolvidos no funcionamento estomático, pode levar a alterações na condutância estomática. Resultados semelhantes foram apresentados por Zhang & Davies (1986) e Pimenta (1998). O fluxo ascendente de nutrientes também pode ser diminuído durante a hipoxia devido à diminuição da transpiração pelo fechamento estomático (Colin-Belgrand *et al.*, 1994).

A redução da taxa fotossintética observada em plantas alagadas de *C. pachystachya* sugere que esta espécie pode ter o seu desenvolvimento comprometido quando exposto a este estresse e que pode estar relacionada com o fechamento dos estômatos, visto que a condutância estomática tendeu a diminuir conforme aumentou o tempo de alagamento, embora a concentração interna de CO₂ não tenha diminuído. Isto sugere que além do fechamento estomático, outros fatores podem estar atuando na queda da fotossíntese, como por exemplo, desarranjo no próprio aparelho fotossintético ou ainda fatores que possam interferir na assimilação de CO₂, o que foi observado por Dreyer *et al.* (1991), Pimenta (1998) e Davanso *et al.* (2002). A tendência de queda da condutância sem mudanças nas concentrações internas de CO₂ pode estar ainda relacionada com uma redução na absorção de nutrientes durante o período de hipoxia, corroborando com dados apresentados por Pimenta (1998) e Davanso *et al.* (2002). Armstrong *et al.* (1994) cita que durante o alagamento, podem ocorrer quedas nos níveis

energéticos das células das raízes, devido à baixa disponibilidade de oxigênio para o metabolismo respiratório, podendo interromper a manutenção das células prejudicando a aquisição de nutrientes.

Os resultados observados na segunda avaliação fotossintética, onde houve reatuação das plantas alagadas, mostram uma retomada da taxa fotossintética líquida e da condutância estomática das plantas de *C. pachystachya*, sugerindo assim, que ao fim do estresse hídrico, a respiração aeróbia tenha sido recuperada, sem danos irreversíveis ao seu aparelho fotossintético durante o período de hipoxia e também sugere diminuição das deficiências nutricionais. O que corrobora com resultados de *Tabebuia avellanae* (Davanso *et al.*, 2002) e em *C. xanthocarpa* (Pimenta, 1998), onde possivelmente esta última apresentou a redução no metabolismo como uma estratégia de tolerância ao alagamento. O mesmo não ocorreu com *Luehea divaricata* (Gallo, 2002) e *Parapiptadenia rigida* (Silva, 2002) que mesmo não havendo alteração na taxa fotossintética após 30 dias de alagamento, esta foi aumentada ao fim do tratamento, e que talvez, o desenvolvimento de novas raízes tenha sido importante neste processo.

Além da queda na fotossíntese e na condutância estomática de plantas alagadas de *C. pachystachya*, certa quantidade de fotoassimilados pode ter sido deslocada para a formação de estruturas como, por exemplo, as raízes diageotrópicas, adventícias, lenticelas hipertrofiadas (dados mostrados no Artigo 1), contribuindo também para o menor acúmulo de biomassa dos diferentes órgãos durante o alagamento.

5. Conclusão

A plasticidade metabólica observada em *C. pachystachya* deve ter relação com as respostas morfo-anatômicas e ultra-estruturais (Artigo 1) encontradas nas plantas submetidas ao alagamento que em conjunto possibilita à espécie boa adaptabilidade.

RESUMO

Plantas de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) foram mantidas em casa de vegetação sob condição de solo bem drenado e alagado para avaliações do conteúdo de nutrientes, condutância estomática, taxa

fotossintética e concentração interna de CO₂ nas suas folhas. Macro e micronutrientes (com exceção do zinco), diminuíram em plantas alagadas. A condutância estomática e a taxa fotossintética diminuíram em plantas alagadas, enquanto que a concentração interna de CO₂ não diminuiu, com o tempo de alagamento. Os resultados indicam que a capacidade da espécie tolerar períodos de inundação está relacionada a uma redução da taxa fotossintética sem ocorrer danos irreversíveis no metabolismo, possibilitando que a espécie restabeleça os níveis normais após o fim do alagamento.

Palavras chave: Tolerância ao alagamento, hipoxia, nutrientes, taxa fotossintética, condutância estomática, *Cecropia pachystachya*.

6. Referências Bibliográficas

- Armstrong, W.; Braendle, R. & Jackson, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, 43 (4): 307-358.
- Bradford, K. J.; Hsiao, T. C. & Yang, S. F. 1982. Inhibition of ethylene synthesis in tomato plants subjected to anaerobic roots stress. **Plant Physiol.**, 70:1503-1507.
- Colin-Belgrand, M.; Dreyer, E.; Biron, P. 1991. Sensitivity of seedlings from different oak species to water logging: effects on root growth and mineral nutrition. **Ann. Sci. For.**, 48:193-204.
- Davanso, V. M.; Souza, L. A.; Medri, M. E.; Pimenta, J. A.; Bianchini, E. 2002. Photosynthesis, Growth and development of *Tabebuia avellanae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. **Braz. Arch. of Biol. and Techn.**, 45(3):375-384.
- Dreyer, E.; Colin-Belgrand, M.; Biron, P. 1991. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to water logging. **Ann. des Sci. Forest.**, 48:205-214.
- Ernst, W. H. O. 1990. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. **Aquat. Bot.**, 38:73-90.
- Everard, J. D. & Drew, M. C. 1989. Mechanisms controlling changes in water movement through the roots of *Helianthus annuus* L.

- during exposure to oxygen deficiency. **J. Exp. Bot.**, 40:1-10.
- Gallo, M. C. C. 2002. Tolerância ao alagamento e caracterização da variação genética em populações ciliares de *Luehea divaricata* Mart. (Tiliaceae). **Tese de mestrado**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR
- Joly, C. A. & Crawford, R. M. M. 1982. Variation on tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. **J. of Exp. Bot.**, 33 (135): 799-809.
- Joseph, G. & Kelsey, R. G. 1997. Ethanol synthesis and water relations of flooded *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Douglas-fir) seedlings under controlled conditions. **Internat. J. of Plant Sci.**, 158(6):844-850.
- Kozlowski, T. T. 1984. Responses of wood plants to flood. **Flooding and plants growth**. (T. T, Kozlowski ed.). Academic Press, London, 129-163.
- Lorenzi, H. 1992. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. São Paulo: Plantarum. p.368.
- Marques, M. C. M.; Pimenta, J. A.; Colli, S. 1996. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. **Arch. in Biol. Technol.**, 39:385-392.
- Miyazawa, M.; Pavan, M. A. & Bloch, M. 1992. Análise química de tecido vegetal. **IAPAR**. p.17.
- Pelacani, C. R.; Oliveira, L. E. M.; Soares, A. M.; Cruz, J. L. 1995. Relações hídricas de algumas espécies florestais em substratos inundados. **Rev. Árv.**, 19 (4): 548-558.
- Pezeshki, S. R.; Pardue, J. H.; Delaune, R. D. 1996. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. **Tree Physiol.**, 16:453-458.
- Pimenta, J. A. 1998. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR **Tese de doutorado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Schmull, M. & Thomas, F. M. 2000. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to water logging. **Plant. Soil.**, 225:227-242.
- Sena-Gomes, A. R. & Kozlowski, T. T. 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. **Plant. Physiol.**, 66:267-271.
- Silva, D. C. G. 2002. Tolerância ao alagamento e caracterização genética de populações de *Parapiptadenia rigida* Benth. Brennan (Leguminosae) naturais de mata ciliar. **Dissertação de mestrado**. Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR
- Voesenek, L. A. C. J.; Blom, C. W. P. M.; Pouwels, R. H. W. 1989. Root and shoot development of *Rumex* species under waterlogged conditions. **Can. J. Bot.**, 67(6): 1865-1869.
- Zhang, J.; Davies, W. J. 1986. Chemical and hydraulic influences on the stomatal of flooded plants. **J. Exp. Bot.**, 37(183): 1479-1491.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, P. H. & PEZESHKI, S. R. 2001. Effects of flood pre-conditioning on responses of three bottomland tree species to soil water logging. **J. Plant Physiol.**, 158:227-233.
- ANDREEV, V. Y.; GENEROZOVA, I. P.; VARTAPETIAN, B. B. 1991. Energy status and mitochondrial ultra structure of excised pea root at anoxia and post anoxia. **Plant Physiol. Biochem.**, 29(2):171-176.
- ARMSTRONG, W. 1979. Aeration in higher plants. **Advances in Botanical Research**, (7):225-332.
- ARMSTRONG, W. 1994. Polarographic oxygen electrodes and their use in plant aeration studies. **Proc. Royal Soc. Edinburgh.**, 102b:511-527.
- ARMSTRONG, W.; BRAENDLE, R. & JACKSON, M. B. 1994. Mechanism of flood tolerance in plants. **Act. Bot. Neerl.**, 43 (4): 307-358.
- BIANCHINI, E. 1998. Ecologia da população de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engle no Parque estadual Mata dos Godoy, Londrina, Pr. **Tese de doutorado**, Universidade de Campinas, Campinas SP.
- BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; GiLoni, P. C.; KOLB, R. M. & CORREA, G. T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St- Hil. submitted to flooding. **Inter.**, 25(9):436-441.
- BLOM, C. W. P. M. 1999. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. **Plant Biol.**, 1:261-273.
- BLOM, C. W. P. M. & VOESENEK, L. A. C. J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. **Tree.**, 11:290-295.
- BLOM, C. W. P. M.; BÖGEMANN, G. M.; LAAN, P.; VAN DER SMAN, A. J. M.; VAN DE STEEG, H. M.; VOESENEK, L. A. C. J. 1990. Adaptations to flooding in plants from river areas. **Aquatic Bot.**, 38:29-47.
- BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J.; BANGA, M.; ENGELAAR, W. M. H. G.; RIJNDERS, H. H. G. M.; VAN DE STEEG, H. M.; VISSER, E. J. W. 1994. Physiology of river side species: adaptative responses of plants to submergence. **Ann. of Bot.**, 74:253-263.

- BONA, C. 1999. Adaptações morfo-anatômicas dos órgãos vegetativos de *Bacopa salzmanii* (benth.) Wettst. ex Edwall e *Bacopa monnierioides* (Cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambiente terrestre e aquático. **Tese de Doutorado**. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- BOTELHO, M. N.; OLIVEIRA, L. E. M.; OLIVEIRA, M. L.; CARVALHO, J. R. 1998. Adaptação morfo-anatômica de plantas jovens de *Inga Vera* Willd. e *Virola surinamensis* (Rolland. Ex rottb.) Warb. à submersão. **Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi. ser. Bot.**, 14(2): 93-107.
- BRADFORD, K. J.; YANG, S. F. 1980. Stress-induced ethylene production in the ethylene-requiring tomato mutant diageotropica. **Plant. Physiol.**, 65: 327-330.
- BRADFORD, K. J. & YANG, S. F. 1981. Stress-induced ethylene production in the ethylene-requiring tomato mutant diageotropica. **Plant Physiol.**, 65:327-330.
- BRADFORD, K. J. & HSIAO, T. G. 1982. Stomatal behavior and water relation of waterlogged tomato plants. **Plant Physiol.**, 70:1508-1513.
- BRADFORD, K. J.; HSIAO, T. C. & YANG, S. F. 1982. Inhibition of ethylene synthesis in tomato plants subjected to anaerobic roots stress. **Plant Physiol.**, 70:1503-1507.
- BRAILSFORD, R. W.; VOESENEK, L. A. C. J.; BLOM, C. W. P. M.; SMITH, A. R.; HALL, M. A.; JACKSON, M. B. 1993. Enhanced ethylene production by primary roots of *Zea mays* in response to sub-ambient partial pressure of oxygen. **Plant Cell Environ.**, 16:1071-1080.
- CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. G.; CALBO, A. G. 1998. Crescimento, condutância estomática, fotossíntese e porosidade do buriti sob inundação. **Rev. Bras. Fisio. Veget.**, 10:51-58.
- CAO, F. L. & CONNER, W. H. 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. **For. Ecol. and Manag.**, 117:211-220.
- CASTONGUAY, Y.; NADEAU, P.; SIMARD, R. R. 1993. Effects of flooding on carbohydrate and ABA levels in roots and shoots of alfalfa. **Plant Cell Environ.**, 16:695-702.
- CLEMENS, J.; KIRK, A.; MILLS, P. D. 1978. The resistance to water logging of three *Eucalyptus* species. Effect of water logging and ethylene-releasing growth substance on *E. robusta*, *E. grandis* and *E. saligna*. **Oecol.**, 34:125-131.

- COLIN-BELGRAND, M.; DREYER, E.; BIRON, P. 1991. Sensitivity of seedlings from different oak species to water logging: effects on root growth and mineral nutrition. **Ann. Sci. For.**, 48:193-204.
- COLLI, S. 1998. Aspectos hormonais, anatômicos e do desenvolvimento de duas espécies de *Croton* submetidas ao alagamento. **Tese de Doutorado**, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- COLOMBO, L. R. 1996. Efeito do alagamento sobre a anatomia de *Croton urucurana* (Baill) Smith & Downs (Euphorbiaceae). **Monografia de bacharelado**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR
- CORREA, A. F. F. & FURCH, B. 1992. Investigations on the tolerance of several trees to submergence in blackwater (Igapó) and whitewater (várzea) inundation forests near Manaus, Central Amazonia. **Amazon.**, 12(1):71-84.
- CRAWFORD, R. M. M. 1978. Metabolic adaptations to anoxia. In: Hook, D. D; Crawford, R. M. M. (eds), **Plant life in anaerobic environments**. 119-136.
- CRAWFORD, R. M. M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. **Adv. in Ecol. Res.**, 23:93-185.
- CRAWFORD, R. M. M. & BRAENDLE, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. **J. Exp. Bot.**, 47(295):145-159.
- CROONQUIST, M. J. & BROOKS, K. P. 1993. Effects of habitat disturbance on bird communities in riparian corridors. **Soil Wat. Conserv.**, 48:65-70.
- DAVANSO, V. M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A. 1998. Tolerância à inunda  o: aspectos da anatomia ecol  gica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (CAV.) Pers. (Fabaceae). **Braz. Arch. of Biol. and Techn.**, 41:475-482.
- DAVANSO, V. M.; SOUZA, L. A.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E. 2002. Photosynthesis, Growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. **Braz. Arch. of Biol. and Techn.**, 45(3):375-384.
- DAVANSO, V. M.; MEDRI, M. E.; ASANOME, M. R.; MASSOLA, N. S. 2003. Toler  ncia    inunda  o: Altera  es mitocondriais em *Citharexylum miryanthum* Cham. (Verbenaceae) submetida a hipoxia por alagamento do solo.

DAVY, A. J.; NOBLE, S. M.; OLIVER, R. P. 1990. Genetic variation and adaptation to flooding in plants. **Aquat. Bot.**, 38:91-108.

DREW, M. C. 1992. Soil aeration and plant root metabolism. **Soil Sci.**, 154:259-268.

DREW, M.C.; JACKSON, M. B.; GIFFARD, S. C. 1979. Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. **Plant.**, 147:83-88.

DREW, M.C.; JACKSON, M. B.; GIFFARD, S. C.; CAMPBELL, R. 1981. Inhibition by silver ions of gas space (aerenchyma) formation in exogenous ethylene or to oxygen deficiency. **Plant.**, 153:217-224.

DREYER, E. 1994. Compared sensitivity of seedlings from three woody species (*Quercus robur* L., *Quercus rubra* L. and *Fagus sylvatica* L.) to water-logging and associated root hypoxia: effects on water relations and photosynthesis. **Annals of Science Forestry**, 51:417-429.

DREYER, E.; COLIN-BELGRAND, M.; BIRON, P. 1991. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to water logging. **Ann. des Sci. Forest.**, 48:205-214.

ELSE, M. A.; DAVIES W. J.; MALONE M.; JACKSON, M. B. 1995. A negative hydraulic message from oxygen-deficient roots of tomato plants. Influence of soil flooding on leaf water potential, leaf expansion and synchrony between stomatal conductance and root hydraulic conductivity. **Plant Physiol.**, 109:1017-1024.

ERNST, W. H. O. 1990. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. **Aquat. Bot.**, 38:73-90.

ESAÚ, K. 1990. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blücher.

ESTEVEZ, F. A. 1998. Considerations on the ecology of wetlands, with emphasis on Brazilian floodplain ecosystems. In: ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. **Oecol. Brasil.**, v.IV. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro. 111-135.

EVERARD, J. D. & DREW, M. C. 1989. Mechanisms controlling changes in water movement through the roots of *Helianthus annuus* L. during exposure to oxygen deficiency. **J. Exp. Bot.**, 40:1-10.

EWING, K. 1996. Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. **Environmental and experimental Botany**, 36:131-146.

FERREIRA, A. C. S. 1996. Aspectos da anatomia ecológica de *Lithrae brasiliensis* Marchand (Anacardiaceae) submetida ao alagamento. **Monografia de Bacharelado**. Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR

FOLONI, 1996. Anatomia Ecológica de *Inga striata* Benth & Hooker (Mimosaceae) submetida ao alagamento. **Monografia de bacharelado**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR

GALLO, M. C. C. 2002. Tolerância ao alagamento e caracterização da variação genética em populações ciliares de *Luehea divaricata* Mart. (Tiliaceae). **Tese de mestrado**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR

GRIMOLDI, A. A.; INSAUTI, P.; ROITMAN, G. G.; SORIANO, A. 1998. Responses to flooding intensity. In: *Leontodon taraxacoides*. **New Phyt.**, 141:119-128.

HOOK, D. D. 1984. Adaptation to flooding with fresh water. In: **Flooding and plant growth**. (Kozłowski, T. T. ed.) Academic Press, London, 265-294.

HOOK, D. D. & SCHOLTENS, J. R. 1978. Adaptations and flood tolerance of tree species. In: HOOK, D. D.; CRAWFORD, R. M. M. **Plant Life in Anaerobic Environments**. Ann Arbor: Ann. Arbor. Sci., 299-331.

HUANG, B.; JOHNSON, J.W.; BOX, J. E.; NE SMITH, D. S. 1997. Root characteristics and hormone activity of wheat in response to hypoxia and ethylene. **Crop Sci.**, 37:812-818.

JACKSON, M. B.; DREW, M. C. 1984. Effect of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozłowski, T. T. (ed.) **Flooding and plant growth**. London: Academic. 47-128.

JACKSON, M. B.; DREW, M. C.; GIFFARD, S. C. 1981. Effects of applying ethylene to the root system of *Zea mays* on the growth and nutrient concentration in relation to flooding tolerance. **Physiol. Plant.**, 52:23-28.

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

JOLY, C. A. 1986. Heterogeneidade ambiental e diversidade de estratégias adaptativas de espécies arbóreas de mata de galeria. **An. do 10º Simp. da Acad. de Ciênc. de S.P.**, Perspectivas de Ecologia Teórica. 19-38.

JOLY, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: **Plant life under oxygen stress**.

JOLY, C. A. 1994. Flooding tolerance: a re-interpretation of Crawford's metabolic theory. **Proc. Royal Soc. Edinb.**, 102B: 343-354.

JOLY, C. A. 1996. The role of oxygen diffusion to the root system on the flooding tolerance of tropical trees. **Rev. Bras. Biol.**, 56 (2): 375-382.

JOLY, C. A. & CRAWFORD, R. M. M. 1982. Variation on tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. **J. of Exp. Bot.**, 33 (135): 799-809.

JOSEPH, G. & KELSEY, R. G. 1997. Ethanol synthesis and water relations of flooded *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Douglas-fir) seedlings under controlled conditions. **Internat. J. of Plant Sci.**, 158(6):844-850.

JUSTIN, S. H. W. & ARMSTRONG, W. 1991. Evidence for involvement of ethylene in aerenchyma formation in adventitious roots of rice (*Oriza sativa* L.) **New Phytol.**, 118:49-62.

KAWASE, M. 1979. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. **Amer. J. Bot.**, 66:183-190.

KELLER, C. M. E.; ROBBINS, C. S.; HATFIELD, J. S. 1993. Avian communities in riparian forests of different widths in Maryland and Delaware. **Wetlands**, 13:137-144.

KITAJIMA, E. W.; NOME, C. F. 1999. Microscopia eletrônica em virologia vegetal. In: DOCAMPO, D. M. LENARDON, S. L. (Eds) **Métodos para detectar patógenos sistêmicos**. Cordoba: IFFIVE/INTA-JICA., 59-87.

KOLB, R. M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; GILONI, P. C. & CORREA, G. T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Rev. Bras. Bot.**, 21: 305-312.

KOLB, R. M. 2003. Respostas metabólicas, moleculares e mobilização das reservas no desenvolvimento inicial de espécies neotropicais sob anoxia. **Tese de Doutorado**. Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP. Campinas, SP.

- KOZLOWSKI, T. T. 1984. Responses of wood plants to flood. **Flooding and plant growth.** (T. T. Kozslowski ed.). Academic Press, London, 129-163.
- KRANJCEC, J.; MAHONEY, J. M.; ROOD, S. B. 1998. The responses of three riparian cottonwood species to water table decline. **For. Ecol. and Manag.**, 110:77-87.
- KUO, C. G. & CHEN, B. W. 1980. Physiological responses of tomato cultivars to flooding. **J. of Amer. Soc. of Hort. Sci.**, 105:751-755.
- LAAN, P.; BERREVOETS, M. J.; LYTHE, S.; ARMSTRONG, W.; BLOM, C. W. P. M. 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators for the flood-tolerance of *Rumex* species. **J. of Ecol.**, 77:693-703.
- LAAN, P.; CLEMENT, J. M. A. M.; BLOM, C. W. M. 1991. Growth and development of *Rumex* roots as affected by hypoxic and anoxic conditions. **Plant Soil**, 136:145-151.
- LARSON, K. D.; SCHAFFER, B.; DAVIES, F.S. 1993. Floodwater oxygen content, ethylene production and lenticel hypertrophy in flooded mango (*Mangifera indica* L.) trees. **J. Exper. Bot.**, 44:665-671.
- LEWTY, M. J. 1990. Effects of waterlogging on the growth and water relations of tree *Pinus* taxa. **For. Ecol. Manage.**, 30:189-201.
- LIAO, C. T. & LIN, C. H. 1994. Effect of flooding stress on photosynthetic activities of *Momordica charantia*. **Plant Physiol. Biochem.**, 32:479-485.
- LIAO, C. T. & LIN, C. H. 1996. Photosynthetic responses of grafted bitter melon seedlings to flood stress. **Environ. Exp. Bot.**, 167-172.
- LIU, Z. & DICKMANN, D. I. 1996. Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. **Physiol. Plant.**, 97:507-512.
- LOBO, P. C. & JOLY, C. A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hill (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. **Rev. Brasil. Bot.**, 18:177-183.
- LORENZI, H. 1992. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil.** São Paulo: Plantarum.

- MANTOVANI, W.; ROSSI, L.; NETO, S. R.; ASSAD-LUDEWIGS, I. Y.; WANDERLEY, M. G. L.; MELLO, M. M. R. F.; TOLEDO, C. B. 1989. Estudo fitossociológico de áreas de mata ciliar em Mogi-Guaçu, SP, Brasil. In: **Simpósio sobre mata ciliar**. BARBOSA, L. M. ed. Fundação Cargil.
- MARQUES, M. C. M.; PIMENTA, J. A. & COLLI, S. 1996. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. **Arch. in Biol. Technol.**, 39:385-392.
- MARTINI, S. L. 1982. Reflorestamento marginal do rio Mogi Guaçu, no município de Mogi Guaçu. **Silvicult. em S.P.**, 16 a (1):572-574.
- MASSEI, M. A. S. & VÁLIO, I. F. M. 1983. The influence of growth regulators on adventitious root initiation on stems of tomato plants. **Z. Pflanzenphysiol.**, 112:403-410.
- MCKEVLIN, M. R.; HOOK, D. D.; MCKEE Jr, W. H. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. **Tree Physiol.**, 15:753-758.
- MEDRI, M. E. & CORREA, M. A. 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia principis* e *Spathodea campanulata* crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. **Sem.**, 6(3):147-154.
- MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DELGADO, M. T. & CORREA, G. T. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de ethrel. **Rev. Brasil. Bot.**, 21(3):261-267.
- MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; COLLI, S.; MULLER, C. 2002. Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: **A bacia do rio Tibagi**. 1º ed. Londrina, PR 133-172.
- MIYAZAWA, M.; PAVAN, M. A. & Bloch, M. 1992. Análise química de tecido vegetal. **IAPAR**. p.17.
- NEUMAN, D. S.; ROOD, S. B.; SMIT, B. A. 1990. Does cytokinin transport from root-to shoot in the xylem sap regulate leaf responses to root hypoxia? **J. Exp. Bot.** 41:1325-1333.
- NASH, L. J. & GRAVES, W. R. 1993. Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa native to bottomland habitats. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.**, 118:845-850.

NEWSOME, R. D.; KOZLOWSKI, T. T.; TANG, Z. C. 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. **Can. J. Bot.**, 60:1688-1695.

OLIVEIRA, L. 1977. Changes in the ultra structure of mitochondria of roots of *Triticale* subjected to anaerobiosis. **Protopl.**, 91:267-280.

OSNUBI, O. & OSUNDINA, M. A. 1987. Comparison of the responses to flooding of seedlings and cuttings of *Gmelina*. **Tree Physiol.**, 3:147-156.

PELACANI, C. R.; OLIVEIRA, L. E. M.; SOARES, A. M.; CRUZ, J. L. 1995. Relações hídricas de algumas espécies florestais em substratos inundados. **Rev. Árv.**, 19 (4): 548-558.

PELACANI, C. R.; OLIVEIRA, L. E. M.; CRUZ, J. L. 1998 a. Resposta de algumas espécies florestais à baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo. I. Alterações em algumas características de crescimento. **Rev. Árv.**, 22(1):61-67.

PELACANI, C. R.; OLIVEIRA, L. E. M.; CRUZ, J. L. 1998 b. Resposta de espécies florestais à baixa disponibilidade de oxigênio. **Pesq. Agropec. Bras.**, 33 (1): 37-41.

PEZESHKI, S. R. & CHAMBERS, J. L. 1985. Stomatal and photosynthetic response of sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) to flooding. **Can. J. For. Res.**, 15:371-375.

PEZESHKI, S. R.; MATTHEWS, S. W.; DELAUNE, R. D. 1991. Root cortex structure and metabolic response of *Spartina patens* to soil redox conditions. **Environ. Exp. Bot.**, 31:91-97.

PEZESHKI, S. R.; PARDUE, J. H.; DELAUNE, R. D. 1993. The influence of soil oxygen deficiency on alcohol dehydrogenase activity, root porosity, ethylene production and photosynthesis in *Spartina patens*. **Environ. Exp. Bot.**, 33:565-573.

PEZESHKI, S. R.; PARDUE, J. H.; DELAUNE, R. D. 1996. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. **Tree Physiol.**, 16:453-458.

PIMENTA, J. A.; ORSI, M. M. & MEDRI, M. E. 1994. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Colleus blumei* Benth. submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. **Rev. Brasil. Biol.**, 53:427-433.

PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E. & MEDRI, M. E.; MULLER, C.; OKAMOTO, J. M.; FRANCISCONI, L. M. J.; CORREA, G. T. 1996. Aspectos da morfo-anatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Rev. Bras. Bot.**, 19: 215-220.

PIMENTA, J. A. 1998. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR **Tese de doutorado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E. & MEDRI, M. E. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. In: Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. F. R. Scarano & A. C. Franco. **Oecol. Bras. Ser.**, v. IV, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, 157-176.

PIVA, A. I. R. 1997. Adaptação de *Lonchocarpus muelbergianus* Hassler (Fabaceae) à inundação: crescimento e estudo comparativo de sua anatomia com *Campomanesia xanthocarpa* Berg. (Myrtaceae). **Monografia de Bacharelado**. Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR

REID, D. M. & BRADFORD, K. J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. **Flooding and plant growth**. Kozlowski, T. T. ed. Academic Press, London, 195-219.

RODRIGUES, R. R. 1989. Análise estrutural das formações florestais ripárias. **Simpósio sobre mata ciliar**. Fundação Cargil, 99-119.

RODRIGUES, R. R. & LEITÃO FILHO, H. F. 1988. Recomposição artificial da mata ciliar ao redor da represa de abastecimento de água do município de Iracemápolis-SP. In: **Cong. Nac. de Bot.**, 39. Belém-PA, Resumos, p.387.

ROGGE, G. D.; PIMENTA, J. A.; MEDRI, M. E.; COLLI, S.; ALVES, L. M. T. 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. **Rev. Bras. de Bot.**, 21(2):153-158.

SALIS, S. M. & JOLY, C. A. 1987. Levantamento preliminar da composição e estrutura da mata ciliar do rio Jacaré pepira mirim, Brotas, SP. In: **Cong. Nac. de Bot.**, 38. Curitiba-Pr. Resumos, p.251.

SALVADOR, J. L. G. 1987. Considerações sobre matas ciliares e a implantação de reflorestamentos mistos nas margens de rios e reservatórios. **Cesp**. São Paulo.

SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P. C.; PLOETZ, R. C. 1992. Responses of fruit crops to flooding. In: **Hort. Rev.** 13:257-313.

SCHLÜTER, V. B.; FURCH, B.; JOLY, C. A. 1993. Physiological and Anatomical Adaptations by Young *Astrocaryum jauari* Mart. Amazonia. **Biotr.**, 4(25):384.

SCHMULL, M. & THOMAS, F. M. 2000. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to water logging. **Plant. Soil.**, 225:227-242.

SENA-GOMES, A. R. & KOZLOWSKI, T. T. 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. **Plant. Physiol.**, 66:267-271.

SILVA, D. C. G. 2002. Tolerância ao alagamento e caracterização genética de populações de *Parapiptadenia rigida* Benth. Brennan (Leguminosae) naturais de mata ciliar. **Tese de mestrado**. Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR

STEEGE, H. T. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. **Oecol.**, 100:356-367.

SUN, O. J.; SWEET, G. B.; WHITEHEAD, D.; GRAME, D. B. 1995. Physiological responses to water stress and water logging in *Nothofagus* species. **Tree Physiol.**, 15:629-638.

TANG, Z. C. & KOZLOWSKI, T. T. 1982. Some physiological and growth responses of *Betula papyrifera* seedlings to flooding. **Physiol. Plant.**, 55: 415-420.

TANG, Z. C. & KOZLOWSKI, T. T. 1984. Water relations, ethylene production, and morphological adaptation of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. **Plant Soil.**, 77: 183-192.

TERAZAWA, K.; SEIWA, K.; USUI, G.; KIKUZAWA, K. 1989. Responses of some deciduous broad-leaved tree seedlings under water saturated soil conditions. I. Growth and morphological changes of stem and root. **Jap. For. Soc.** 439-440.

TERAZAWA, K. & KIKUZAWA, K. 1994. Effects of flooding on leaf dynamics and other seedling responses in flood-tolerant *Alnus japonica* and flood-intolerant *Betula platyphylla* var. *japonica*. **Tree Physiol.**, 14:251-261.

TOPA, M. A. & MCLEOD, K. W. 1986. Response of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* to anaerobic solution culture. II- Changes in tissue nutrient concentrations and net acquisition. **Physiol. Plant.**, 68:523-539.

TSUKAHARA, H. & KOZLOWSKI, T. T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. **Plant Soil**, 88:123-132.

VARTAPETIAN, B. B.; ANDREEVA, I. N.; KOZLOVA, G. I.; AGAPOVA, L. P. 1977. Mitochondrial ultra structure in roots of mesophytes and hydrophytes at anoxia and after glucose feeding. **Protopl.**, 91:243-256.

VARTAPETIAN, B. B.; ANDREEVA, I. N.; JACKSON, M. B. 1986. Plant adaptations to anaerobic stress. **Ann. Bot.**, 70 (Suppl. A): 3-20.

VATARPETIAN, B. B. 1993. Plant physiological responses to anoxia. **Internat. Crop Sci.**, 1:721-726.

VIROLAINEN, E.; BLOKHINA, O.; FAGERSTEDT, K. 2002. Ca⁺² induced high amplitude swelling and cytochrome release from wheat (*Triticum aestivum* L.) mitochondria under anoxic stress. **Ann. Bot.** 90(4):509-516.

VISSER, E. J. W.; HEIJINK, C. J.; VAN HOUT, K. J. G. M.; VOESENEK, L. A. C. J.; BARENDSE, G. W. M.; BLOM, C. W. P. M. 1995. Regulatory role of auxin in adventitious root formation in two species of *Rumex*, differing in their sensitivity to water logging. **Physiol. Plant.**, 93:116-122.

VISSER, E. J. W.; NABBEN, R. H. M.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. 1997. Elongation by primary lateral roots and adventitious roots during conditions of hypoxia and high ethylene concentration. **Plant Cell Environ.**, 20:647-53.

VOESENEK, L. A. C. J.; BLOM, C. W. P. M.; POUWELS, R. H. W. 1989. Root and shoot development of *Rumex* species under waterlogged conditions. **Can. J. Bot.**, 67(6): 1865-1869.

VOESENEK, L. A. C. J.; ARMSTRONG, W.; BÖGEMANN, G. M.; MCDONALD, M. P.; COLMER, T. D. 1999. A lack of aerenchyma and high rates of radial oxygen loss from the root base contribute to the water logging intolerance of *Brassica napus*. **Aust. J. Plant Physiol.**, 26:87-93.

VU, J. C. V. & YELENOSKI, G. 1991. Photosynthetic responses of citrus trees to flooding. **Physiol. Plant.**, 81:7-14.

WATKIN, E. L. J.; CAMPBELL, J. T.; GREENWAY, H. 1998. Root development and aerenchyma formation in two wheat cultivars and once *Triticale* cultivar grown in stagnant agar and aerated nutrient solution. **Ann. of Bot.**, 81:349-354.

WIENDENROTH, E. M. 1993. Responses of roots to hypoxia: their structural and energy relations with the whole plant. **Envir. Exper. Bot.** 33(1):41-51.

YAMAMOTO, F.; KOZLOWSKI, T. T. 1987. Effects of flooding, tilting of stems, and ethrel application on growth, stem anatomy and ethylene production of *Pinus densiflora* seedlings. **J. Exp. Bot.**, 38:293-310.

YAMAMOTO, F.; SAKATA, T. & TERAZAWA, K. 1995. Growth, morphology, stems anatomy and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. **Iawa J.**, 16: 47-59.

YOSHIKAWA, M. & HUKUSIMA, T. 1997. The impact of extreme run-off events from the Sakasagawa river on the Snjogahara ecosystem, Nikko National Park. V. The importance of adventitious root systems for burial tolerance of different tree species. **Ecol. Res.**, 12:39-46.

ZHANG, J.; DAVIES, W. J. 1986. Chemical and hydraulic influences on the stomatal of flooded plants. **J. Exp. Bot.**, 37(183): 1479-1491.

ZIMMERMANN, U. & MILBURN, J. A. 1982. Transport and storage of water. In: **Physiology Plant Ecology II. Water relations and carbon assimilation**. Encyclopedia of plant physiology, New Series vol. 12B. Eds. 135-151.