



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

REGIA CRISTINA GONÇALVES

**COMPARAÇÃO DAS ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E DE
DESENVOLVIMENTO PROVOCADAS PELO ALAGAMENTO
EM PLANTAS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE
LEGUMINOSAE**

Londrina
2009

REGIA CRISTINA GONÇALVES

**COMPARAÇÃO DAS ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E DE
DESENVOLVIMENTO PROVOCADAS PELO ALAGAMENTO
EM PLANTAS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE
LEGUMINOSAE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

Orientadora: Profa. Dra. Sandra Colli dos Anjos

Londrina
2009

**Catálogo elaborado pela Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da
Universidade Estadual de Londrina.**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

G635c Gonçalves, Regia Cristina.
 Comparação das alterações morfológicas e de desenvolvimento provocadas
 pelo alagamento em plantas de seis espécies arbóreas de Leguminosae /
 Regia Cristina Gonçalves. –Londrina, 2009.
 35f. : il.

 Orientador: Sandra Colli dos Anjos.
 Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de
Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas, 2009.
 Inclui bibliografia.

 1. Plantas – Morfologia – Teses. 2. Leguminosae – Teses. 3. Morfologia
 vegetal – Teses. 4. Botânica – Teses. I. Anjos, Sandra Colli dos. II.
 Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa
 de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

CDU 581.4

REGIA CRISTINA GONÇALVES

**COMPARAÇÃO DAS ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E DE
DESENVOLVIMENTO PROVOCADAS PELO ALAGAMENTO EM
PLANTAS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE LEGUMINOSAE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

BANCA EXAMINADORA

Dra. Sandra Colli dos Anjos
UEL – Londrina - PR

Pro. Dr. José Antonio Pimenta
UEL – Londrina - PR

Dra. Patrícia Carneiro Lobo Faria
UTFPR – Curitiba - PR

Londrina, 21 de setembro de 2009.

AGRADECIMENTOS

A Deus, primeiramente, por ter me guiado até onde cheguei e me dado forças para prosseguir até o final...

À minha família pelas incontáveis coisas que fizeram por mim até hoje...

Aos amigos e companheiros de mestrado pela convivência, principalmente a mulherada da Botânica: Ana, Dayana, Josi e Roberta...

À todas as pessoas importantíssimas em minha vida e a INDISPENSÁVEL ajuda que recebi durante meu experimento: Mãe, Pai, Márcio, Dino, André, Du, Márcia, Gy...sem a ajuda de vocês nada do que está aqui poderia ser humanamente feito, pois sozinha eu não conseguiria! Vocês todos são mestres junto comigo!

Ao Rodrigo e Hatuco pela amizade e pelos momentos muito válidos de incentivo e de terapia gratuita... À minha professora e orientadora, Sandra Colli dos Anjos por todos estes anos de acompanhamento e ensinamento profissional e pessoal...

Ao Valdecir (sem ele não conseguiria nem começar os experimentos), Daniele (pela amizade e momentos partilhados), a Sirlei (pela amizade, companhia e ajuda)... Aos meus professores que me auxiliaram em tantos momentos durante esse mestrado, Pimenta, José Marcelo e Luís dos Anjos...

Ao pessoal do LABRE que cederam as mudas, a Alba e os técnicos: Edi e Seu João...

À Luciana e Ines, pela imensa ajuda com a ACP...

À banca, Patrícia e Pimenta, pela disponibilidade, atenção e tempo dedicados ao meu trabalho e aos suplentes, Moacyr e Rosângela...

E por último, um agradecimento “*post hoc*” aos que não poderiam faltar jamais - William e Carol, surgiram depois, mas dedicaram ajuda e atenção nesta minha jornada...

OBRIGADA!

“(...) uma das coisas que aprendi é que se deve viver, apesar de. Apesar de, se deve comer. Apesar de, se deve amar. (...) Inclusive, muitas vezes é o próprio ‘apesar de’ que nos empurra para frente.”

Clarice

Lispector

GONÇALVES, R. C. **Comparação das alterações morfológicas e de desenvolvimento provocadas pelo alagamento em plantas de seis espécies arbóreas de leguminosae.** 2009. 35 f. Dissertação. (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2009.

RESUMO

O alagamento interfere em inúmeras etapas do ciclo de vida das plantas e influencia na composição e distribuição das espécies, podendo induzir diversas respostas nas plantas, como a formação de lenticelas hipertrofiadas, raízes adventícias, redução da biomassa e hipertrofia do caule. O objetivo deste trabalho foi analisar o crescimento e desenvolvimento, a formação de lenticelas hipertrofiadas, rachaduras no caule e raízes adventícias em plantas alagadas de seis espécies de Leguminosae. Para isso, indivíduos de *Inga sessilis* (Vell.) Mart., *Bauhinia forficata* Link, *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr., *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. e *Mimosa bimucronata* (DC.) Kuntze., foram mantidas em solo drenado e alagado por um período de 90 dias. *M. bimucronata* e *L. muehlbergianus* foram as espécies mais resistentes ao alagamento. Em *M. bimucronata* houve o desenvolvimento de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas durante o alagamento e quanto a razão raiz/parte aérea (razão R/PA), massa seca e comprimento dos diferentes órgãos, não foram observadas diferenças entre plantas alagadas e drenadas. Os indivíduos de *L. muehlbergianus* foram pouco afetados por esse estresse e apresentaram formação de lenticelas hipertrofiadas, redução da razão R/PA e do crescimento de raízes e folhas, mas não houve diferenças no crescimento do caule em plantas alagadas e drenadas. Já *P. gonoacantha* foi a mais afetada por esse estresse com desenvolvimento de rachaduras na base do caule, pequeno número de raízes adventícias e ausência de hipertrofia do caule, acompanhados de uma redução da razão R/PA, do comprimento da raiz e da TCR da raiz, caule e folha. Portanto, as seis espécies de Leguminosae desenvolveram alterações morfológicas e de desenvolvimento e foram afetadas em diferentes graus pelo alagamento prolongado por um período de 90 dias, sendo que essas alterações podem favorecer a distribuição dessas plantas em ambientes alagados.

Palavras-chave: Espécies arbóreas. Análise de componentes principais.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Densidade de lenticelas hipertrofiadas (cm^{-2}), área das rachaduras na base do caule (cm^2) e frequência de indivíduos (%) com lenticelas e rachaduras observados em plantas de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 11 e 17 dias de alagamento..... 24
- Tabela 2** – Número de raízes adventícias e frequência de indivíduos (%) com enraizamento observados em plantas de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 90 dias de alagamento 24
- Tabela 3** – Diâmetro da base do caule, comprimento da raiz e parte aérea observados no início do experimento (RI) e em plantas drenadas e alagadas de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 90 dias de alagamento (n=10) 25
- Tabela 4** – Taxa de crescimento relativo ($\text{mg.g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$) da raiz, caule e folha observadas em plantas drenadas e alagadas de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 90 dias de alagamento (n=10) 25
- Tabela 5** – Médias das diferenças entre plantas alagadas e drenadas para as seis espécies de Leguminosae após 90 dias 27

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	8
REFERÊNCIAS	12
ARTIGO – ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E DE DESENVOLVIMENTO PROVOCADAS PELO ALAGAMENTO EM PLANTAS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE LEGUMINOSAE	17
1 INTRODUÇÃO	19
2 MATERIAL E MÉTODOS	20
3 RESULTADOS	22
4 DISCUSSÃO	28
REFERÊNCIAS	32

INTRODUÇÃO

Cerca de 20% da área total da América do Sul está sujeita ao alagamento nos períodos mais intensos de chuva (Junk 1993) e é estimado que as áreas alagadas correspondam a 6% da superfície terrestre (Maltby 1991). As áreas naturalmente inundáveis podem ser permanentes (pântanos e brejos), ter ciclo regular diário (mangues) ou ser sazonais (planícies de inundações), sendo que nessas áreas a vegetação pode ficar parcial ou totalmente submersa (Armstrong *et al.* 1994). O excesso de água no solo afeta a vegetação natural, porém algumas plantas conseguem se adaptar de várias maneiras, gerando uma riqueza de formas com complexidade variada (Visser *et al.* 2003).

As formações florestais ribeirinhas ocorrem ao longo de cursos d'água e no entorno de nascentes em regiões com predomínio de vegetação florestal, tendo suas características definidas em função da heterogeneidade ambiental (Rodrigues 2000), que é gerada pela interação de fatores físicos locais, como as variações edáficas (composição química e física dos solos, profundidade, ciclagem de nutrientes, etc.) e topográficas (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Além disso, as regiões ribeirinhas também são constituídas por diversos tipos de solos que variam em função do grau de hidromorfismo, que resulta em diferentes tipos de formações vegetais que se prolongam desde os terrenos mais encharcados até os mais secos (Jacomine 2000). Essa heterogeneidade ambiental em áreas inundáveis, associada ao regime de alagamento, leva a mudanças no padrão florístico e estrutural da vegetação (Silva *et al.* 2007).

O Código Florestal Brasileiro define as diferentes formas de vegetação existentes ao redor dos rios, lagos, nascentes, lagoas e reservatórios como áreas de preservação permanente (Brasil 1985), contudo, elas são continuamente alteradas e destruídas causando fragmentação e degradação dos ecossistemas associados às bacias hidrográficas, principalmente devido às atividades antrópicas, como a agropecuária associada ao uso de queimadas e do extrativismo florestal (Corbacho *et al.* 2003), a expansão imobiliária e a construção de barragens para usinas hidrelétricas (Salis *et al.* 1994). A devastação das florestas ribeirinhas também contribui para o assoreamento, o aumento da turbidez das águas, o desequilíbrio do regime das cheias e a erosão das margens de grande número de cursos d'água, já que as mesmas desempenham várias funções importantes, pois atuam como estabilizadoras das ribanceiras dos rios e na interceptação de radiação solar ajudando a manter a estabilidade térmica de pequenos cursos d'água, contribuem para a manutenção da

qualidade da água por meio da filtração do escoamento superficial e garantem cobertura e alimentação para a fauna aquática (Oliveira-Filho *et al.* 1994).

Em solos bem drenados, os poros são preenchidos parcialmente por ar e o oxigênio gasoso se difunde até vários metros de profundidade, fornecendo o suprimento de O₂ necessário para o metabolismo das plantas. No solo alagado, a água preenche totalmente os poros e dificulta a difusão de O₂, que é aproximadamente dez mil vezes mais lenta na água que no ar, dificultando a entrada de oxigênio atmosférico para os tecidos das plantas, sobretudo os das raízes (Armstrong *et al.* 1994).

O decréscimo do teor de oxigênio nos tecidos traz rápidas e severas consequências para as plantas, pois nessa condição a expressão de genes, o consumo de energia e o metabolismo celular são modificados (Bailey-Serres & Chang 2005). Dessa forma, o alagamento pode ser considerado como um complexo estresse que impõe diversas limitações ao funcionamento das plantas (Jackson & Colmer 2005).

A alteração da disponibilidade de oxigênio gera uma diminuição da taxa de respiração e produção de energia nas plantas porque o O₂ é, neste processo, um aceptor de elétrons que gera ATP a partir da transformação do NAD⁺ em NADH (Dennis *et al.* 2000). Portanto, nas raízes de plantas alagadas há um bloqueio das etapas anteriores à cadeia de transporte de elétrons e isto ativa as vias de fermentação (Buckeridge *et al.* 2004), que sustentam a reoxidação do NADH e a produção de ATP frente à condição anaeróbia na qual o vegetal está submetido (Perata & Alpi 1993). Algumas espécies tropicais tolerantes ao alagamento podem desviar o piruvato produzido a partir da glicólise para determinada via fermentativa, acumulando etanol e/ou lactato nas raízes, mas esses produtos do metabolismo anaeróbio são tóxicos para as plantas. Há outras espécies tropicais capazes de acelerar a fermentação por meio do aumento de 6 a 10 vezes na atividade da enzima álcool desidrogenase (ADH), o que compensa a baixa produção de ATP desta via e produz mais energia (Joly 1994). Já outras espécies poderiam ativar uma rota alternativa que leva a síntese de malato, que é acumulado nos vacúolos e após o período de hipoxia, quando o sistema de raízes volta a captar mais O₂ atmosférico, volta a ser utilizado na respiração aeróbia sendo transformado em ATP (Crawford 1978).

O alagamento também provoca alterações nos níveis hormonais das plantas, principalmente do etileno (Armstrong *et al.* 1994), que tem sua síntese aumentada sob condições anaeróbias do solo, levando a acumulação em plantas alagadas. Isso acontece porque a diminuição do teor de oxigênio nas raízes induz a síntese do ácido 1-

aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), que é um precursor do etileno. O ACC é transportado para a parte aérea da planta onde é oxidado a etileno (Bradford & Yang 1980) por ação da enzima ACC oxidase presente nas folhas (Else & Jackson 1998).

O etileno é indutor de algumas mudanças anatômicas e morfológicas que auxiliam a difusão de oxigênio para as raízes (Armstrong *et al.* 1994), tais como a hipertrofia de lenticelas (Schaffer *et al.* 1992, Colli 1998, Mielke *et al.* 2005) e da base do caule (Yamamoto *et al.* 1995a, Andrade *et al.* 1999, Davanso *et al.* 2002) e o enraizamento adventício (Tsukahara & Kozlowski 1985, McNamara & Mitchell 1990, Li *et al.* 2006), auxiliando a sobrevivência de plantas em ambientes hipóxicos. Entre as alterações potencialmente prejudiciais ao desenvolvimento vegetal, o etileno provoca redução de crescimento e baixa produção de biomassa (Marques *et al.* 1996, Medri *et al.* 1998, Povh *et al.* 2005).

A hipoxia pode induzir o desenvolvimento de raízes adventícias, as quais aumentam a absorção de água, a obtenção de oxigênio e nutrientes e a síntese de hormônios vegetais em plantas submetidas ao alagamento (Tsukahara & Kozlowski 1985, Armstrong *et al.* 1994). A formação de raízes adventícias foi verificada em várias espécies de plantas alagadas como em *Sesbania virgata* (Davanso-Fabro *et al.* 1998), *Sebastiania commersoniana* (Kolb *et al.* 1998), *Croton floribundus* e *Croton urucurana* (Colli 1998) e *Cecropia pachystachya* (Batista *et al.* 2008). O etileno pode atuar no desenvolvimento de novas raízes através do aumento da sensibilidade dos diferentes tecidos da base do caule à ação da auxina, o que promove a formação de raízes adventícias ou então, agir indiretamente pela inibição do transporte de auxina para as raízes de plantas e a elevação da concentração deste hormônio na região do caule, resultando no enraizamento adventício (Liu & Reid 1992, Visser *et al.* 1995).

As lenticelas hipertrofiadas são estruturas que permitem a entrada de oxigênio atmosférico para a planta (Topa & McLeod 1986) e a liberação de compostos tóxicos associados ao metabolismo de plantas alagadas como o etanol, o acetaldeído e o etileno (Kozlowski 1997). As lenticelas podem ser consideradas hipertrofiadas quando em seus poros estiver presente um tecido branco parenquimatoso (Larson *et al.* 1993); segundo Bradford & Yang (1981), elas são derivadas do aumento da atividade do felogênio e do alongamento celular causado pelos altos níveis de etileno. O desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas foi observado em plantas alagadas de *Talauma ovata* (Lobo & Joly 1995), *Jacaranda puberula* (Pimenta *et al.* 1996), *Peltophorum dubium* (Medri *et al.* 1998), *Croton floribundus*, *Croton urucurana* (Colli 1998) e *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.* 2000).

O aumento do diâmetro da base do caule foi observado em várias espécies arbóreas submetidas ao alagamento, como *Spathodea campanulata*, *Joannesia princeps* (Medri & Correa 1985), *Croton floribundus*, *Croton urucurana* (Colli 1998), *Sebastiania commersoniana* (Kolb *et al.* 1998) e *Tabebuia avellanedae* (Davanso *et al.* 2002). A hipertrofia do caule pode ser causada pelo aumento do número e do tamanho das células do xilema (Yamamoto *et al.* 1995b), pelo crescimento radial de células do córtex (Kawase 1981) ou pode estar relacionado com o desenvolvimento de aerênquima (Pimenta *et al.* 1996). A formação de aerênquima foi observada em estudos com plantas alagadas feitos por Medri & Correa (1985), Davanso-Fabro *et al.* (1998) e Santiago & Paoli (2007). Segundo Armstrong (1994), a presença de espaços intercelulares aumenta a porosidade nas raízes e auxilia o transporte de O₂ da parte aérea para as raízes e rizosfera. Em algumas espécies, sua formação pode ser induzida pela condição de anaerobiose a que as raízes de plantas alagadas são impostas, resultando no aumento da síntese e no acúmulo de etileno (Brailsford *et al.* 1993).

A raiz é o órgão mais diretamente afetado pela baixa disponibilidade de oxigênio, pois a hipoxia pode levar a morte dos órgãos, causada pelo acúmulo de ACC e outros compostos tóxicos, ou pela decomposição do sistema original de raízes a partir do aumento da atividade fúngica associada a maior susceptibilidade do órgão aos microorganismos hospedeiros sob condições de alagamento do solo (Kozlowski 1997). A falta de oxigênio também pode inibir o crescimento de plantas alagadas, possivelmente, associado ao aumento dos teores de etileno (Dat *et al.* 2004) e a diminuição da síntese e translocação de giberelinas e citocininas das raízes para a parte aérea (Reid & Bradford 1984, Armstrong *et al.* 1994) e a baixa produção de ATP (Vartapetian 1991, Armstrong *et al.* 1994). Essa resposta foi observada em algumas espécies arbóreas tropicais por Pimenta *et al.* (1996), Bianchini *et al.* (2000), Davanso *et al.* (2002) e Medri *et al.* (2007). Em algumas espécies arbóreas, a hipoxia pode não afetar o crescimento, como foi descrito por Marques *et al.* (1996) ou em casos excepcionais, pode haver o aumento do crescimento em plantas altamente tolerantes, como *Cytherexylum myrianthum* (Andrade *et al.* 1999 e Gonçalves, 2006) e *Sesbania virgata* (Davanso *et al.* 1998).

Para este estudo, foram selecionados representantes da Família das Leguminosae, conforme a disponibilidade de mudas e ao todo foram escolhidas seis espécies de plantas, visando analisar e comparar os efeitos do alagamento prolongado sobre a morfologia e desenvolvimento de plantas, o que é importante por proporcionar a compreensão das alterações desenvolvidas nas plantas que se situam em ambientes alagáveis, já que os mecanismos de tolerância variam consideravelmente entre as espécies vegetais.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, A.C.S., RAMOS, F.N., SOUZA, A.F., LOUREIRO, M.B. & BASTOS, R. 1999. Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. *Revista Brasileira de Botânica* 22:281-285.
- ARMSTRONG, W., BRÄNDLE, R. & JACKSON, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43:307-358.
- BALEY-SERRES, J. & CHANG, R. 2005. Sensing and Signalling in Response to Oxygen Deprivation in Plants and Other Organisms. *Annals of Botany* 96: 507–518.
- BATISTA, C.U.N., MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., MEDRI, C. & PIMENTA, J.A. 2008. Tolerância à inundaç o de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiol gicos e morfoanat micos. *Acta Botanica Bras lica* 22:91-98.
- BIANCHINI, E., MEDRI, M.E., PIMENTA, J.A., GILONI, P.A., KOLB, R.M. & CORREA, G.T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. Submitted to flooding. *Interciencia* 25:436-441.
- BRADFORD, K. & YANG, S.F. 1980. Stress-induced ethylene production in the ethylene-requiring tomato mutant diageotropica. *Plant Physiology* 65:327-330.
- BRADFORD, K. & YANG, S.F. 1981. Physiological responses of plants to waterlogging. *HortScience* 16:25-30.
- BRAILSFORD, R.W., VOESENECK, L.A.C.J., BLOM, C.W.P.M., SMITH, A.R., HALL, JACKSON, M.B. 1993. Enhanced ethylene production by primary roots of *Zea mays* in response to sub-ambient partial pressures of oxygen. *Plant Cell Environment* 16:1071-1080.
- BRASIL. Lei n  4771 de 15 de setembro de 1985 instituindo o C digo Florestal. Dispon vel em: <http://www.planalto.gov.br> e consultado em 31/08/2008.
- BUCKERIDGE, M. S; TIN , M. A. S.; MINHOTO, M. J.; LIMA, D. U. 2004. Respira o. In: KERBAUY, G. B. *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan, p.198-216.
- COLLI, S. 1998. Aspectos hormonais, anat micos e do desenvolvimento de duas esp cies de *Croton* submetidas ao alagamento. Tese de doutorado, Universidade de S o Paulo, S o Paulo, SP.

CORBACHO, C., SANCHEZ, J.M. & COSTILLO, E. 2003. Patterns of structural complexity and human disturbance of riparian vegetation in agricultural landscapes of a Mediterranean area. *Agriculture Ecosystems and Environment* 95:495-507.

CRAWFORD, R.M.M. 1978. Metabolic adaptation to anoxia. In: *Plant life in anaerobic environments* (D.D., Hook & R.M.M., Crawford, eds.). Ann Arbor, Michigan, p.119-136.

DAVANSO, V.M., SOUZA, L.A., MEDRI, M.E., PIMENTA, J.A. & BIANCHINI, E. 2002. Photosynthesis, Growth and Development of *Tabebuia avellaneda* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in Flooded Soil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45:375-384.

DAVANSO-FABRO, 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). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 41:475-482.

DENNIS, E.S., DOLFERUS, R., ELLIS, M., RAHMAN, M., WU, Y., HOEREN, F. U., GROVER, A., ISMOND, K. P., GOOD, A. G. & PEACOCK, W. J. 2000. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. *Journal of Experimental Botany* 51:89-97.

ELSE, M.A. & JACKSON, M.B. 1998. Transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) in the transpiration stream of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in relation to foliar ethylene production and petiole epinasty. *Australian Journal of Plant Physiology* 25:453-458

GONÇALVES, R. C. *Efeito do alagamento prolongado no desenvolvimento vegetal e na formação de raízes adventícias, lenticelas hipertrofiadas e brotação em plantas de quatro espécies arbóreas. Trabalho de conclusão de curso, Universidade Estadual de Londrina. Londrina, PR*

JACKSON, M. B. & COLMER, T. D. 2005. Responses and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany* 96: 501–505.

JACOMINE, P.K.T. 2000. Solos sob matas ciliares. In: *Matas ciliares: conservação e recuperação* (R.R., Rodrigues & H.F., Leitão Filho, eds.). São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, Fapesp, p. 27-31.

JOLY, C.A. 1994. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. *Proc. R. Soc. Edin.* 102B:343-354.

JUNK, W.J. 1993. Wetlands of Tropical South America. In: *Wetlands of the World I: Inventory, Ecology and Management* (D., Whigham; S., Hejný & D., Dykyjová, eds.). Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, Boston, p. 679-739.

- KAWASE, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. Horticultural Science 16:30-34.
- KOLB, R.M., MEDRI, M.E., BIANCHINI, B., PIMENTA, J.A., GILONI, P.C. & CORREA, G.T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. Revista Brasileira de Botânica 21:305-312.
- KOZLOWSKI, T. T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology Monograph No. 1.
- LARSON, K. D.; DAVIES, F. S. & SCHAFFER, B. 1991. Flood water temperature and stem lenticel hypertrophy in *Mangifera indica* (Anacardiaceae). American Journal of Botany 78:1397-1403.
- LI, S., PEZESHKI, R. & SHIELDS JR., F.D. 2006. Partial flooding enhances aeration in adventitious roots of black willow (*Salix nigra*) cuttings. Journal of Plant Physiology 163: 619-628.
- LIU, J.H. & REID, D.M. 1992. Auxin and ethylene-estimated adventitious rooting in relation to tissue sensitivity to auxin and ethylene production in sunflower hypocotyls. Journal of Experimental Botany 43:1191-1198.
- LOBO, P. C. & JOLY, C. A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hill. (Magnoliaceae), uma espécie típica de mata de brejo. Revista Brasileira de Botânica 18:177-183.
- MALTBY, E. 1991. Wetlands – their status and role in the biosphere. In: Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry. (M.B., Jackson, D.D., Davies & Lambers, H., eds.). SBP Academic Publishing, The Hague, p 3-21.
- 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. Arq. Biol. Technol. 39:385-392.
- McNAMARA; S.T. & MITCHELL, C.A. 1990. Adaptive stem adventitious root responses of two tomato genotypes to flooding. Horticultural Science 25:100-103.
- MEDRI, M.E., FERREIRA, A.C., KOLB, R.M., BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A., DAVANSO-FABRO, V.M. & MEDRI, C. 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. Acta Scientiarum 29: 15-22.

- MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A., DELGADO, M.F. & CORREA, G.T. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de Ethrel. *Revista Brasileira de Botânica* 21:261-267.
- MEDRI, M.E. & CORREA, M.A. 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia princeps* e *Spathodea campanulata* crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. *Semina* 6:147-154.
- MIELKE, M.S., MATOS, E.M., COUTO, V.B., ALMEIDA, A.F., GOMES, F.P. & MANGABEIRA, P.A.O. 2005. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. *Acta Botanica Brasilica* 19: 905-911.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., ALMEIDA, R.J., MELLO, J.M. & GAVILLANES, M.L. 1994. Estrutura fitossociológica e variáveis ambientais em um trecho de mata ciliar do córrego dos Vilas Boas, Reserva Biológica do Poço Bonito, Lavras (MG). *Revista Brasileira de Botânica* 17: 67-85.
- PERATA, P. & ALPI, A. 1993. Plant responses to anaerobiosis. *Plant Science* 93:1-17.
- PIMENTA, J.A., MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., MULLER, C., OKAMOTO, J.M., FRANCISCONI, L.M.J. & CORREA, G.T. 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. *Revista Brasileira de Botânica* 19:215-220.
- POVH, J. A., RUBIN FILHO, C.J., MOURÃO, K.S.M. & PINTO, D.D. 2005. Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St. Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 27:195-202.
- REID, D.M. & BRADFORD, K.J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. In: *Flooding and Plant Growth* (T.T., Kozlowski, ed.). London, Academic Press, p.195-219.
- RODRIGUES, R.R. & SHEPHERD, G.J. 2000. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: *Matas ciliares: conservação e recuperação* (R.R., Rodrigues & H.F., Leitão Filho, eds.). Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, p.101-107.
- SALIS, S.M., TAMASHIRO, J.Y. & JOLY, C.A. 1994. Florística e fitossociologia do estrato arbóreo de um remanescente de mata ciliar do rio Jacaré-Pepira, Brotas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 17: 93-103.
- SANTIAGO, E.F. & PAOLI, A.A.S. 2007. Respostas morfológicas em *Guibourtia hymenifolia* (Moric.) J. Leonard (Fabaceae) e *Genipa americana* L. (Rubiaceae), submetidas ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 131-140.

SCHAFFER, B., ANDERSEN, P.C. & PLOETZ, R.C. 1992. Responses of fruit crops to flooding. *Horticultural Reviews* 13:257-311.

SILVA, A. C., VAN DEN BERG, E., HIGUCHI, P. & OLIVEIRA FILHO, A. 2007. Comparação florística de florestas inundáveis das regiões Sudeste e Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 30:257-269.

TOPA, M. A. & McLEOD, K.W. 1986. Aerenchyma formation and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiol. Plantarum* 68:549-550.

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. 1991. Flood-sensitive plants under primary and secondary anoxia: ultrastructural and metabolic responses. In: *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry* (M.B., Jackson, D. D., Davies & H., Lambers, eds.). The Hague, SPB Academic, p. 201-216.

VISSER, E. J. W., VOESENECK, L.A.C.J., VARTAPETIAN, B. B. & JACKSON, M. B. 2003. Flooding and plant growth. *Annals of Botany* 91:107-109.

VISSER, E.J.W., HEIJINK, C.J., VAN HOUT, K.J.G.M., VOESENECK, 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 waterlogging. *Physiology Plant* 93:116-122.

YAMAMOTO, F.; TSUTOMU, S. & TERAZAWA, K. 1995a. Growth, morphology, stem anatomy and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. *IAWA Journal* 16:47-59.

YAMAMOTO, Y.; TSUTOMU, S. & TERAZAWA, K. 1995b. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. *Tree Physiology* 15:713-719.

3 ARTIGO

**ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E DE DESENVOLVIMENTO PROVOCADAS
PELO ALAGAMENTO EM PLANTAS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE
LEGUMINOSAE**

GONÇALVES, Regia Cristina; COLLI, Sandra

(De acordo com as normas da Revista Brasileira de Botânica)

ALTERAÇÕES MORFOLÓGICAS E DE DESENVOLVIMENTO PROVOCADAS PELO ALAGAMENTO EM PLANTAS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS DE LEGUMINOSAE

GONÇALVES, Regia Cristina; COLLI, Sandra

Resumo

(Alterações Morfológicas e de Desenvolvimento Provocadas pelo Alagamento em Seis Espécies de Leguminosae) - O alagamento interfere em inúmeras etapas do ciclo de vida das plantas e influencia na composição e distribuição das espécies, podendo induzir diversas respostas nas plantas, como a formação de lenticelas hipertrofiadas, raízes adventícias, redução da biomassa e hipertrofia do caule. O objetivo deste trabalho foi analisar o crescimento e desenvolvimento, a formação de lenticelas hipertrofiadas, rachaduras no caule e raízes adventícias em plantas alagadas de seis espécies de Leguminosae. Para isso, indivíduos de *Inga sessilis* (Vell.) Mart., *Bauhinia forficata* Link, *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr., *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. e *Mimosa bimucronata* (DC.) Kuntze., foram mantidas em solo drenado e alagado por um período de 90 dias. *M. bimucronata* e *L. muehlbergianus* foram as espécies mais resistentes ao alagamento. Em *M. bimucronata* houve o desenvolvimento de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas durante o alagamento e quanto a razão raiz/parte aérea (razão R/PA), massa seca e comprimento dos diferentes órgãos, não foram observadas diferenças entre plantas alagadas e drenadas. Os indivíduos de *L. muehlbergianus* foram pouco afetados por esse estresse e apresentaram formação de lenticelas hipertrofiadas, redução da razão R/PA e do crescimento de raízes e folhas, mas não houve diferenças no crescimento do caule em plantas alagadas e drenadas. Já *P. gonoacantha* foi a mais afetada por esse estresse com desenvolvimento de rachaduras na base do caule, pequeno número de raízes adventícias e ausência de hipertrofia do caule, acompanhados de uma redução da razão R/PA, do comprimento da raiz e da TCR da raiz, caule e folha. Portanto, as seis espécies de Leguminosae desenvolveram alterações morfológicas e de desenvolvimento e foram afetadas em diferentes graus pelo alagamento prolongado por um período de 90 dias, sendo que essas alterações podem favorecer a distribuição dessas plantas em ambientes alagados.

Palavras-chave: Alagamento. Leguminosae. Espécies arbóreas.

Abstract

(Morphological and Development Alterations Caused by Flooding in Six Arboreous Species of Leguminosae) - Flooding interferes in several stages of the life cycle of plants and influences the composition and distribution of species and can induce different responses in plants, such as: lenticels hypertrophy and adventitious roots formation, biomass reduction and stem hypertrophy. The objective of this study was to analyze the growth and development, the formation of hypertrophied lenticels, and the occurrence of cracks on the stem and adventitious roots in flooded plants of six species of Leguminosae. Individuals of *Inga sessilis* (Vell.) Mart., *Bauhinia forficata* Link., *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., *Piptadenia*

gonoacantha (Mart.) JFMacbr., Lonchocarpus muehlbergianus Hassl. and Mimosa bimucronata (DC.) Kuntze. were maintained in both drained and flooded soil during 90 days. *M. bimucronata* and *L. muehlbergianus* species were more resistant to flooding. *M. bimucronata* showed development of hypertrophied lenticels and adventitious roots during flooding and there were no differences between flooded and drained plants for the root/shoot ratio (R/S), dry weight and length of the different organs. Individuals of *L. muehlbergianus* were slightly affected by this stress and showed development of hypertrophied lenticels, reducing the R/S ratio and the growth of roots and leaves, but there were no differences in stem growth in plants flooded and drained. *P. gonoacantha* was the most affected by the stress with the development of the cracks on the base of the stem, small number of adventitious roots and the absence of stem hypertrophy, accompanied by a reduction of the R/S ratio, the root length and of the relative growth rate of root, stem and leaf. Therefore, the six species of Leguminosae showed morphological and development changes and they were affected at different levels by the flooding extended for a period of 90 days, and these changes may promote the distribution of these plants in wetland environments.

Keywords: Flooding. Leguminosae. Arboreous Species.

1 INTRODUÇÃO

O alagamento interfere em inúmeras etapas do ciclo de vida das plantas, tais como a reprodução, dispersão e germinação de sementes, estabelecimento e desenvolvimento (Ribeiro & Walter 2006). Um grande número de espécies vegetais submetidas à inundação estão sujeitas a uma barreira natural que dificulta a entrada de oxigênio atmosférico para os tecidos, sobretudo das raízes (Voesebeck *et al.* 2003), dificultando as trocas gasosas com o meio (Armstrong *et al.* 1994). O decréscimo do teor de oxigênio nos tecidos traz rápidas e severas conseqüências para as plantas, pois nessa condição a expressão de genes, o consumo de energia, o funcionamento e o metabolismo celular são alterados (Bailey-Serres & Chang 2005).

A maioria dos vegetais não consegue sobreviver por longos períodos sob condições de hipoxia e algumas espécies respondem ao alagamento desenvolvendo alterações anatômicas e morfológicas que auxiliam na manutenção das espécies em ambientes com baixos níveis de oxigênio, como por exemplo: a hipertrofia de lenticelas (Schaffer *et al.* 1992, Colli 1998, Mielke *et al.* 2005a), hipertrofia da base do caule (Yamamoto *et al.* 1995a, Andrade *et al.* 1999, Davanso *et al.* 2002), aerênquima (Medri & Correa 1985, Bianchini *et al.* 2000, Striker *et al.* 2005), enraizamento adventício (Tsukahara & Kozlowski 1985, McNamara & Mitchell 1990, Li *et al.* 2006), redução de crescimento e baixa produção de biomassa (Marques *et al.* 1996, Medri *et al.* 1998, Povh *et al.* 2005).

Joly (1991) considerou que os mecanismos de tolerância à inundação das plantas de clima tropical são mais complexos que das de clima temperado porque essas sofrem alagamento durante o verão, época em que há um grande aumento da atividade metabólica (Côme *et al.* 1991). Portanto, o alagamento pode ser considerado como um complexo estresse que impõe diversas barreiras ao funcionamento das plantas (Jackson & Colmer 2005) e as respostas variam consideravelmente entre diferentes espécies, exercendo um caráter fortemente seletivo no processo de evolução (Lobo & Joly 2000).

Visando comparar as respostas de plantas submetidas ao alagamento foram selecionadas seis espécies de Leguminosae para este estudo: *Inga sessilis* (Vell.) Mart. -Ingá-ferradura, secundária inicial; *Bauhinia forficata* Link –Pata-de-vaca, pioneira; *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. – Canafístula, espécie secundária inicial; *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr. -pau-jacaré, pioneira; *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl. –Feijão-cru, pioneira; *Mimosa bimucronata* (DC.) Kuntze. -Maricá, pioneira (Lorenzi 2002). O estudo dessas seis espécies de Leguminosae submetidas ao alagamento prolongado do solo sob condições experimentais será base para responder as seguintes questões: Quais alterações morfológicas e de desenvolvimento as plantas juvenis das seis espécies estudadas apresentam quando alagadas? É possível formar grupos dentro da família Leguminosae com espécies que respondam de forma similar ao alagamento?

2 MATERIAL E MÉTODOS

As mudas de plantas das seis espécies de Leguminosae foram cedidas pelo viveiro do LABRE-UEL, após o processamento e a germinação das sementes, foram selecionadas mudas com altura e número de folhas uniformes, e posteriormente foram transferidas de tubetes para vasos plásticos de 2 litros contendo terra e areia peneiradas (3:1). Para a aclimação, as mudas foram mantidas durante 30 dias em casa de vegetação coberta por plástico transparente e com as laterais livres para permitir circulação de ar. Após o período de aclimação, foi dado início ao experimento e os indivíduos foram novamente selecionados conforme sua uniformidade, sendo que os indivíduos tinham 2 meses e meio (*P. gonoacantha*), 3 meses (*I. sessilis*), 4 meses (*B. forficata* e *P. dubium*) e 4 meses e meio (*L. muehlbergianus* e *M. bimucronata*) de idade.

A fim de avaliar as alterações morfológicas e de desenvolvimento, 10 plantas de cada espécie foram mantidas em substrato drenado (controle) e outras 10 foram submetidas ao alagamento durante 90 dias (janeiro a abril de 2008). As plantas drenadas

foram mantidas em vasos plásticos com furos na parte inferior e receberam uma rega diária, já no tratamento alagado os vasos tiveram os furos vedados ao serem forrados com saco plástico. O alagamento das plantas foi realizado nos vasos e, para isso, o nível da água foi mantido a 3 cm do solo. A cada 4 dias ou quando necessário, os vasos eram completados até que lâmina d'água transbordasse para garantir sua limpeza.

No início do experimento, foram realizadas medidas referenciais a partir da coleta de dados do diâmetro da base do caule, medidas do comprimento da raiz e da parte aérea e da massa seca de 10 plantas de cada espécie. Os indivíduos foram separados em raiz, caule e folha, colocados para secar em estufa a 70 °C por 72 horas e pesados em balança semi-analítica. Ao final de 90 dias, também foi obtida a massa seca das plantas drenadas e alagadas e com isso foi possível avaliar a taxa de crescimento relativo (TCR) de raiz, caule e folha e a razão raiz/parte aérea (R/PA), a partir das seguintes fórmulas: $TCR = \frac{\ln MS_f - \ln MS_i}{t}$ (onde \ln = logaritmo neperiano, MS_f = massa seca final, MS_i = massa seca inicial e t = tempo de alagamento em dias) e $R/PA = \frac{MS_f \text{ raiz}}{MS_f \text{ caule} + MS_f \text{ folhas}}$.

Após 11 e 17 dias do início do experimento, foi realizada observação macroscópica das lenticelas hipertrofiadas dos indivíduos alagados na região do caule onde fosse possível a contagem individualizada do maior número de lenticelas existentes em uma área de 0,25 cm², delimitada por um quadrado de 0,5 x 0,5 cm, feito com material plástico. A avaliação das rachaduras na base do caule foi feita nas plantas alagadas pela medida da largura e do comprimento da maior rachadura de cada planta utilizando paquímetro e posteriormente, foi feita a estimativa da área das mesmas.

Ao final do experimento, foi realizada a contagem do número de raízes adventícias nas plantas do tratamento alagado e foram determinados o diâmetro da base do caule das plantas a 1 cm acima da superfície do solo, com o auxílio de paquímetro e obtidas medidas do comprimento da raiz e do caule com o uso de régua milimetrada.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado e a análise estatística para os parâmetros diâmetro do caule, razão R/PA, comprimento da raiz e parte aérea e TCR da raiz, caule e folha se baseou na análise de variância (ANOVA) com 10 repetições para cada espécie estudada. A ANOVA foi realizada sem transformação dos dados após ter sido testada a homogeneidade de variância aplicando o Teste de Hartley (5% de significância). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey no nível de 5% de significância com o uso do programa STATISTICA 7.0.

Foi aplicada a análise de componentes principais (ACP) para formar grupos espécies de Leguminosae que respondam de forma similar ao alagamento com o uso do programa STATISTICA 7.0. Para a montagem da ACP, foram utilizados os dados referentes das avaliações de formação de lenticelas hipertrofiadas, rachaduras na base do caule e raízes adventícias, diâmetro da base do caule, razão R/PA, comprimento das raízes e parte aérea e a TCR das raízes, caule e folhas após 90 dias de experimento. Os valores encontrados nas avaliações de diâmetro do caule, razão R/PA, comprimento e TCR das plantas foram ajustados para a construção dos gráficos da ACP, assim, para cada parâmetro foi feita a subtração dos valores obtidos nas plantas alagadas e drenadas (valor encontrada para planta alagada menos da drenada) para as 10 repetições de cada espécie estudada. As médias obtidas, a partir desses cálculos, foram ranqueadas e analisadas no programa estatístico, o que permitiu estimar o quanto cada espécie teve seu desenvolvimento afetado pelo alagamento; ou seja, quanto mais negativo o resultado observado em cada parâmetro na tabela de médias, maior a regressão no desenvolvimento dos indivíduos. O desenvolvimento de raízes adventícias, lenticelas hipertrofiadas e rachaduras do caule foram avaliados somente nas plantas alagadas devido ao não desenvolvimento dessas estruturas nas plantas do controle (substrato drenado), desta forma, os dados referentes de lenticelas hipertrofiadas e rachaduras do caule foram representados pelos números 0 e 1, na tabela de médias, e indicam respectivamente a ausência ou presença dessas estruturas e o número de raízes adventícias foi contado na sua totalidade em cada planta alagada.

3 RESULTADOS

A presença de lenticelas hipertrofiadas foi observada em *I. sessilis*, *P. dubium*, *M. bimucronata* em torno do 6º dia de alagamento e em *L. muehlbergianus* após o 7º dia. Após 11 dias de alagamento, *L. muehlbergianus* apresentou a menor densidade de lenticelas hipertrofiadas e somente 20% dos indivíduos apresentaram essa alteração morfológica, já *M. bimucronata* e *I. sessilis* apresentaram maior densidade de lenticelas e em 100% dos indivíduos (tabela 1). Após 17 dias, *L. muehlbergianus* apresentou a menor densidade de lenticelas hipertrofiadas, embora a frequência de indivíduos tenha aumentado, enquanto que *M. bimucronata* teve a maior densidade (tabela 1). Ao final do experimento, não houve avaliação devido à grande formação de lenticelas hipertrofiadas, o que impossibilitou a individualização e contagem macroscópica das mesmas.

Nas plantas de *P. gonoacantha* e *B. forficata* não foi observado o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas, mas sim de rachaduras na base do caule. As rachaduras existentes em *P. gonoacantha* foram maiores que as de *B. forficata* e formadas em 100% dos indivíduos após 17 dias de alagamento (tabela 1).

Em *I. sessilis*, *P. dubium* e *M. bimucronata* foi observada morte do sistema original de raízes submetidas à hipoxia e também a formação de novas raízes. A espécie *M. bimucronata* desenvolveu o maior número de raízes adventícias em resposta ao alagamento e sua formação foi verificada em 100% das plantas, já *P. dubium* apresentou pequeno enraizamento e em baixa frequência de indivíduos. *P. gonoacantha* apresentou maior morte de raízes originais e pouca formação de novos órgãos. Nos indivíduos de *B. forficata* e *L. muehlbergianus* o alagamento induziu uma pronunciada morte desses órgãos e não foi observada a formação de novas raízes adventícias (tabela 2).

Houve aumento do diâmetro da base do caule de *I. sessilis*, *B. forficata*, *L. muehlbergianus* e *M. bimucronata* em resposta ao alagamento (tabela 3). Não foram observadas alterações na R/PA, no comprimento e na TCR das raízes em plantas alagadas de *M. bimucronata* (tabela 3 e 4). Nos indivíduos de *P. dubium* e *M. bimucronata* não houve mudanças no comprimento da parte aérea em resposta ao alagamento (tabela 3) e também não foram verificadas diferenças na TCR do caule de plantas drenadas e alagadas de *I. sessilis*, *P. dubium*, *L. muehlbergianus* e *M. bimucronata* (tabela 4). Somente nas plantas de *M. bimucronata* o comprimento da raiz e a TCR das folhas não foi reduzido em consequência desse estresse (tabelas 3 e 4).

Tabela 1 – Densidade de lenticelas hipertrofiadas (cm²), área das rachaduras na base do caule (cm²) e frequência de indivíduos (%) com lenticelas e rachaduras observados em plantas de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 11 e 17 dias de alagamento. Dados referentes a média ± erro padrão.

Espécies	Lenticelas hipertrofiadas				Rachaduras na base do caule			
	11 dias		17 dias		11 dias		17 dias	
	Densidade	Frequência	Densidade	Frequência	Área	Frequência	Área	Frequência
<i>I. sessilis</i>	10,4±0,25	100	10,6±0,18	100	0	0	0	0
<i>B. forficata</i>	0	0	0	0	0,33±0,02	90	0,43±0,02	100
<i>P. dubium</i>	9,3±0,47	90	10,7±0,70	90	0	0	0	0
<i>P. gonoacantha</i>	0	0	0	0	0,50±0,02	100	0,71±0,02	100
<i>L. muehlbergianus</i>	0,9±0,19	20	5,2±0,58	50	0	0	0	0
<i>M. bimucronata</i>	8,5±0,24	100	14,6±0,54	100	0	0	0	0

Tabela 2 – Número de raízes adventícias e frequência de indivíduos (%) com enraizamento observados em plantas de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 90 dias de alagamento. Dados referentes a média±erro padrão.

Espécies	Número	Frequência
<i>I. sessilis</i>	3,4±0,3	70
<i>B. forficata</i>	0	0
<i>P. dubium</i>	1,0±0,2	40
<i>P. gonoacantha</i>	1,4±0,2	30
<i>L. muehlbergianus</i>	0	0
<i>M. bimucronata</i>	10,6±0,4	100

Tabela 3 – Diâmetro da base do caule, comprimento da raiz e parte aérea observados no início do experimento (RI) e em plantas drenadas (D) e alagadas (A) de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 90 dias de alagamento (n=10). As médias seguidas por letras iguais não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey (P<0,05) e as letras comparam as linhas (referência inicial, substrato drenado e alagado).

Espécies	Diâmetro (cm)			Razão R/PA			Comprimento da raiz (cm)			Comprimento da PA (cm)		
	RI	D	A	RI	D	A	RI	D	A	RI	D	A
<i>I. sessilis</i>	0,38 c	0,46 b	0,53 a	0,41 a	0,80 a	0,36 b	36,99 b	89,09 a	45,30 b	12,97 b	18,62 a	14,04 b
<i>B. forficata</i>	0,39 c	0,49 b	0,58 a	0,74 b	1,18 a	0,59 b	30,78 b	50,14 a	31,85 b	31,11 b	33,87 a	27,56 b
<i>P. dubium</i>	0,42 b	0,75 a	0,68 a	0,38 b	0,85 a	0,34 b	40,44 c	61,22 a	46,65 b	29,14 a	31,26 a	28,25 a
<i>P. gonoacantha</i>	0,31 b	0,47 a	0,43 a	0,39 b	1,56 a	0,30 b	37,73 b	80,80 a	33,00 b	27,10 b	39,17 a	23,46 b
<i>L. muehlbergianus</i>	0,43 a	0,50 b	0,60 a	1,08 b	2,22 a	1,07 b	41,53 b	109,14 a	29,47 b	19,23 b	20,08 a	16,94 b
<i>M. bimucronata</i>	0,47 b	0,50 b	0,55 a	0,36 a	0,37 a	0,39 a	30,91 b	37,75 a	43,24 a	50,50 c	87,01 a	74,66 a

Tabela 4 – Taxa de crescimento relativo (mg.g⁻¹.dia⁻¹) da raiz, caule e folha observadas em plantas drenadas e alagadas de *Inga sessilis*, *Bauhinia forficata*, *Peltophorum dubium*, *Piptadenia gonoacantha*, *Lonchocarpus muehlbergianus* e *Mimosa bimucronata* após 90 dias de alagamento (n=10). As médias seguidas por letras iguais não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey (P<0,05) e as letras comparam as linhas (referência inicial, substrato drenado e alagado).

Espécies	Raiz		Caule		Folha	
	Drenado	Alagado	Drenado	Alagado	Drenado	Alagado
<i>I. sessilis</i>	20,23 a	5,93 b	14,94 a	12,16 b	12,64 a	4,35 b
<i>B. forficata</i>	16,23 a	5,67 b	15,66 a	12,12 b	6,27 a	0,42 b
<i>P. dubium</i>	18,96 a	4,90 b	15,64 a	12,84 b	5,77 a	-0,58 b
<i>P. gonoacantha</i>	30,39 a	-1,28 b	21,44 a	9,03 b	10,50 a	1,49 b
<i>L. muehlbergianus</i>	15,39 a	1,37 b	19,46 a	6,84 a	8,16 a	-5,05 b
<i>M. bimucronata</i>	15,49 a	14,66 a	19,46 a	18,72 a	12,86 a	11,54 a

Na ACP, a correlação das variâncias com os dois primeiros componentes (CP) explicam 61,69% da variância total e esse valor que indica a capacidade de resumir as variáveis estudadas em apenas dois componentes. De acordo com a figura 1A, o CP1 explicou 37,65% da variância e os parâmetros densidade de lenticelas hipertrofiadas, formação de raízes adventícias, comprimento da raiz, TCR de raiz, caule e folha tem alta correlação positiva com este CP, enquanto que área das rachaduras no caule tem alta correlação negativa. Já o CP2 explicou 24,04% da variância total e foi observado que os parâmetros densidade de lenticelas hipertrofiadas e TCR do caule tiveram uma alta correlação positiva com o CP e área das rachaduras no caule, comprimento da raiz, TCR da raiz e folha tem alta correlação negativa.

Ao analisar a figura 1B, é visualizado que as diferentes espécies submetidas ao alagamento se agruparam conforme correlação existente entre as variações morfológicas e de desenvolvimento observadas entre elas, formando grupos de espécies com respostas similares entre si. Com base no CP1, houve separação das espécies em três grupos: o primeiro compreende a espécie *M. bimucronata*; um grupo intermediário com *B. forficata*, *L. muehlbergianus*, *I. sessilis* e *P. dubium* e um último *P. gonoacantha*, já no CP2, as espécies se separaram formando dois grupos: *L. muehlbergianus*, o primeiro e o outro com *I. sessilis*, *B. forficata*, *P. dubium*, *P. gonoacantha* e *M. bimucronata*.

Analisando a tabela 5, *M. bimucronata* apresentou lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias, o menor comprimento do caule, TCR de raiz, caule e folhas e esses parâmetros justificam a formação de um grupo isolado no CP1, assim como, os que mais contribuíram para separação de *P. gonoacantha* na ACP foram a presença de poucas raízes adventícias e baixa TCR de raiz e caule. Já a espécie *L. muehlbergianus* formou um grupo isolado no CP2, influenciado principalmente, por apresentar lenticelas hipertrofiadas, alta TCR do caule e o menor comprimento da raiz e TCR de folhas comparado com as demais espécies alagadas.

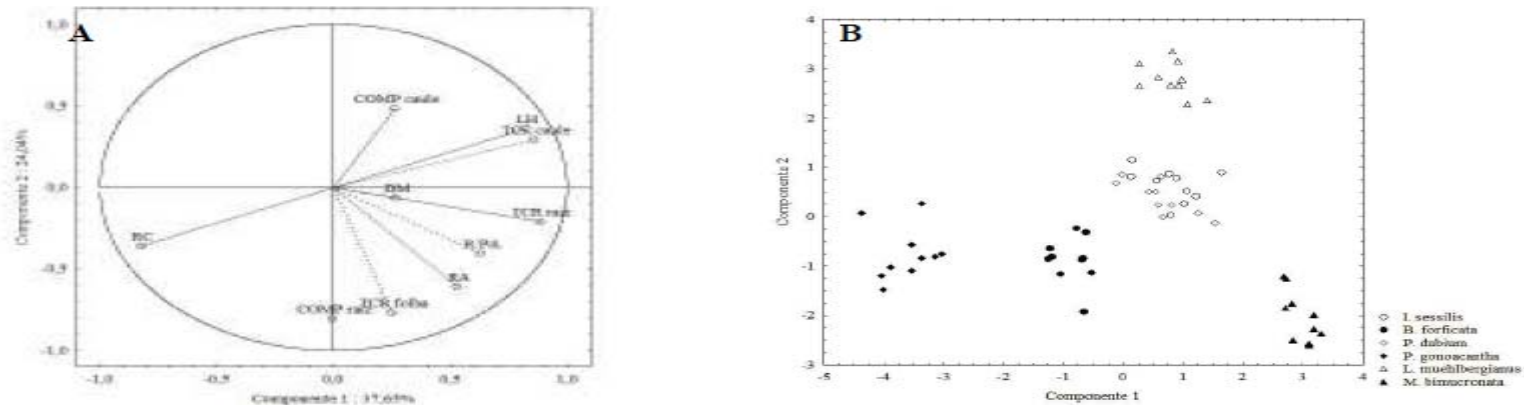


Figura 1 – Análise de componentes principais das (A) variáveis morfológicas e de desenvolvimento e o (B) diagrama de ordenação das seis espécies de Leguminosae. TCR= taxa de crescimento relativo, DM= diâmetro do caule, RA= raízes adventícias, LH= lenticelas hipertrofiadas, RC= rachaduras no caule, R/PA= razão raiz/parte aérea, COMP= comprimento.

Tabela 5 – Média das diferenças entre plantas alagadas e drenadas para as seis espécies de Leguminosae após 90 dias de experimento. TCR= taxa de crescimento relativo, TCR= taxa de crescimento relativo ($\text{mg.g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$), DM= diâmetro do caule (cm), RA= raízes adventícias (unidades), LH= lenticelas hipertrofiadas (unidades), RC= rachaduras no caule (cm), R/PA= razão raiz/parte aérea, COMP= comprimento (cm).

Espécies	TCR raiz	TCR caule	TCR folha	DM	RA	LH	RC	R/PA	Comp. raiz	Comp. caule
<i>I. sessilis</i>	-14,32	-2,23	-8,49	0,03	3,40	1	0	-0,38	-48,90	-4,58
<i>B. forficata</i>	-10,09	-3,25	-2,78	0,09	0	0	1	-0,62	-5,35	-6,31
<i>P. dubium</i>	-15,36	-3,15	-3,59	-0,08	1,00	1	0	-0,44	-12,35	-3,01
<i>P. gonoacantha</i>	-31,38	-12,55	-8,90	-0,04	1,40	0	1	-1,22	-12,35	-15,71
<i>L. muehlbergianus</i>	-13,94	0,17	-12,52	0,09	0	1	0	-1,21	-74,85	-3,14
<i>M. bimucronata</i>	-0,79	-0,86	-1,46	0,05	10,60	1	0	0,02	10,10	-10,40

4 DISCUSSÃO

O alagamento induziu alterações morfológicas e de desenvolvimento nas plantas estudadas. O desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas foi observado em *I. sessilis*, *P. dubium*, *L. muehlbergianus* e *M. bimucronata* e é uma resposta típica de plantas tropicais submetidas ao alagamento, como observado nas espécies de *Talauma ovata* (Lobo & Joly 1995), *Schinus terebinthifolius* (Mielke *et al.* 2005b) e *Lithraea molleoides* (Medri *et al.* 2007). Essas estruturas têm um papel importante na liberação de compostos tóxicos associados ao metabolismo de plantas alagadas como o etanol, o acetaldeído, o etileno (Kozlowski 1997) e também permitem a entrada de oxigênio atmosférico para a planta (Topa & McLeod 1986), diminuindo os efeitos da hipoxia sobre o metabolismo das plantas.

Em *B. forficata* e *P. gonoacantha* não foi observado a presença de lenticelas hipertrofiadas, e sim de rachaduras na porção basal do caule e semelhante resposta foi verificada em plantas de *Jacaranda puberula* (Pimenta *et al.* 1996) e *Sesbania virgata* (Davanso-Fabro *et al.* 1998). A presença de rachaduras pode resultar da formação de tecido aerenquimatoso em plantas submetidas ao alagamento (Pimenta *et al.* 1996) e acredita-se que elas realizam uma função semelhante à das lenticelas hipertrofiadas, pois contribuem para a aeração das raízes, atenuando os efeitos da hipoxia (Davanso-Fabro *et al.* 1998, Medri *et al.* 2002).

O alagamento causou a hipertrofia da base do caule de plantas de *I. sessilis*, *B. forficata*, *L. muehlbergianus* e *M. bimucronata* e essa resposta pode ser causada pelo aumento do número e do tamanho das células do xilema, como observado em plantas alagadas de *Fraxinus mandshurica* por Yamamoto *et al.* (1995b), segundo esse mesmo autor, a hipertrofia do caule também pode ser causada pelo aumento da atividade de células do câmbio ou do aumento de espaços intercelulares; que auxiliam a aeração das raízes submetidas à hipoxia (Armstrong *et al.* 1994). Segundo Kawase (1981), o crescimento radial das células do córtex também pode causar a hipertrofia do caule. Esse aumento de diâmetro do caule é uma resposta típica em algumas espécies arbóreas tropicais em condições de hipoxia, como observado para *Peltophorum dubium* (Medri *et al.* 1998), *Rapanea ferruginea* (Mielke *et al.* 2005b) e *Lithraea molleoides* (Medri *et al.* 2007).

O alagamento pode levar a alterações na razão R/PA de plantas tropicais e somente em *M. bimucronata* não foi observado diminuição da razão R/PA, sendo que a redução desta razão é uma resposta típica de plantas alagadas que também foi observada por Ferreira *et al.* 2001. Nas demais espécies, houve uma redução do comprimento e da TCR das

raízes em resposta ao alagamento, o que pode ter favorecido a diminuição da razão R/PA de plantas alagadas. A diminuição de crescimento das raízes pode ser ocasionada não só pela sua inibição devido aos baixos níveis de energia gerado pelo ambiente hipóxico, mas também pela morte do sistema original de raízes devido à maior susceptibilidade desses órgãos aos microorganismos hospedeiros e pelo aumento da atividade fúngica, levando à sua decomposição (Kozlowski 1997).

A hipoxia também reduziu o comprimento da parte aérea e da TCR do caule e das folhas em *I. sessilis*, *B. forficata*, *P. dubium*, *P. gonoacantha* e *L. muehlbergianus*, contudo, a diminuição da parte aérea não foi tão pronunciada quanto às das raízes. A inibição do crescimento da parte aérea pode estar associada com a baixa produção de ATP sintetizada pelo metabolismo anaeróbico (Vartapetian 1991), além disso, essa resposta está frequentemente associada a ação do etileno induzido pelo alagamento ou a redução dos níveis de hormônios envolvidos na manutenção do crescimento da parte aérea -citocininas e giberelinas (Armstrong *et al.* 1994).

As raízes adventícias podem substituir as raízes ocasionalmente mortas durante o alagamento (Vartapetian & Jackson 1997) e as plantas de *I. sessilis*, *P. dubium*, *P. gonoacantha* e *M. bimucronata* apresentaram essas estruturas. As novas raízes aumentam a absorção de água, a obtenção de oxigênio e nutrientes, a síntese de hormônios vegetais (Tsukahara & Kozlowski 1985, Armstrong *et al.* 1994) e sua formação foi verificada em várias espécies de plantas tropicais arbóreas como em *Talauma ovata* (Lobo & Joly 1995), *Peltophorum dubium* (Medri *et al.* 1998), *Croton floribundus* e *Croton urucurana* (Colli 1998) e *Cecropia pachystachya* (Batista *et al.* 2008).

As alterações morfológicas e de desenvolvimento observadas contribuíram para a tolerância das plantas ao alagamento e a partir da ACP foi possível formar grupos de espécies dentro da família Leguminosae, que respondam de maneira similar a esse estresse. De acordo com o eixo 1 da ACP, a tabela 5, e considerando o critério de Lobo & Joly (1998) “de que as espécies capazes de manter ou aumentar a massa seca da parte aérea quando submetidas ao alagamento por períodos semelhantes aos que ocorrem no ambiente natural são consideradas como tolerantes e tem uma vantagem adaptativa sobre os outros indivíduos situados em áreas inundáveis”, pode-se deduzir que *P. gonoacantha* teve seu desenvolvimento mais prejudicado pelo alagamento, enquanto que *M. bimucronata* foi a espécie de Leguminosae estudada mais tolerante, pois teve seu desenvolvimento menos alterado frente a esse estresse.

A produção de rachaduras e de um pequeno número de raízes adventícias podem não ter mantido uma eficiente aeração do sistema de raízes em *P. gonoacantha*, não garantindo que o crescimento das plantas, principalmente o das raízes, não fosse prejudicado pelo alagamento do solo. Ferreira *et al.* (2001) também considerou essa espécie como pouco tolerante ao alagamento, o que pode exercer um forte caráter seletivo, provocando uma baixa abundância de indivíduos dessa espécie em terrenos com excesso de água (Carvalho *et al.* 2005).

Durante o alagamento, foi observada a presença de lenticelas hipertrofiadas e de grande número de raízes adventícias nos indivíduos de *M. bimucronata* e também não foram observadas alterações de crescimento e na TCR. A formação de raízes e lenticelas pode ter contribuído para aumentar a oxigenação das raízes, mantendo a respiração aeróbia, a produção de energia e reduzindo a síntese de etileno durante o período de alagamento, o que pode ter favorecido a manutenção do crescimento dos indivíduos. Em estudos com plantas de *Lepidium latifolium* alagadas, foi observado uma correlação negativa entre o número de raízes adventícias e a produção de etileno nas raízes de plantas após 3 dias de alagamento (Chen *et al.* 2002). *M. bimucronata* apresentou uma boa tolerância ao alagamento e é sabido que esta espécie tem ocorrência natural em locais com terrenos mal drenados onde formam densos grupamentos em vegetação secundária, como descrito por Carvalho (1994).

O alagamento induziu a formação lenticelas hipertrofiadas e uma diminuição do comprimento e da TCR das raízes e folhas e segundo Rogge *et al.* (1998), a formação de lenticelas nos indivíduos de *L. muehlbergianus* pode não ser o suficiente para manter a respiração em níveis satisfatórios de produção de energia, portanto, essa espécie tolera à hipoxia pela redução do seu metabolismo.

Neste trabalho, foram observados diferentes alterações morfológicas e de desenvolvimento nas espécies de Leguminosae estudadas, que podem ser considerados como um mecanismo de adaptação das plantas à saturação hídrica do solo. Os indivíduos que vivem em habitat sujeitos à inundação periódica podem ter como estratégia a redução do crescimento, diminuindo sua atividade metabólica e conseqüentemente, a demanda de água, nutrientes e oxigênio (Joly 1994) ou eles podem investir recursos em alterações morfológicas a fim de aumentar das oxigenação das raízes e a manutenção da respiração aeróbia, possibilitando a sobrevivência sob condições de alagamento (Medri *et al.* 2007).

Apesar disso, para uma classificação mais ampla e precisa das espécies em grupos de tolerância são necessários estudos mais abrangentes, que levem em conta não só a análise morfológica e de desenvolvimento, mas também os aspectos genéticos, metabólicos,

anatômicos e ecológicos, visto que esse conjunto de respostas é responsável pela tolerância das plantas, as tornam aptas a sobreviver em ambientes sujeitos à inundação periódica e variam muito entre as diferentes espécies.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, A.C.S, RAMOS, F.N., SOUZA, A.F., LOUREIRO, M.B. & BASTOS, R. 1999. Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. *Revista Brasileira de Botânica* 22:281-285.
- ARMSTRONG, W.; BRÄNDLE, R. & JACKSON, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43:307-358.
- BALEY-SERRES, J. & CHANG, R. 2005. Sensing and Signalling in Response to Oxygen Deprivation in Plants and Other Organisms. *Annals of Botany* 96: 507–518.
- BATISTA, C.U.N., MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A. & MEDRI, C. 2008. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. *Acta Botanica Brasilica* 22:91-98.
- BIANCHINI, E., MEDRI, M.E., PIMENTA, J.A., GILONI, P.A., KOLB, R.M. & CORREA, G.T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. Submitted to flooding. *Interciencia* 25:436-441.
- CARVALHO, D.A, OLIVEIRA FILHO, A.T., VILELA, E.A., CURI, N., VAN DEN BERG, E., FONTES, M.A.L & BOTEZELLI, L. 2005. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do Rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 28:329-345.
- CARVALHO, P.E.R. 1994. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da Madeira. Embrapa, Colombo – PR, 640p.
- CHEN, H., QUALLS, R.G. & MILLER, G.C. 2002. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. *Environmental and Experimental Botany* 48:119–128.
- 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.

CÔME, D.; CORBINEAU, F. & SOUDAIN, P. 1991. Beneficial effects of oxygen deprivation on germination and plant development. In: JACKSON, M. B.; DAVIES, D. D. & H LAMBERS (eds.). *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biocheminty*. SBP Academic Publishing , The Hague. p. 69-83.

DAVANSO, V.M., SOUZA, L.A., MEDRI, M.E., PIMENTA, J.A. & BIANCHINI, E. 2002. Photosynthesis, Growth and Development of *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in Flooded Soil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45:57-64.

DAVANSO-FABRO, 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). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 41:475-482.

FERREIRA, J.N., RIBEIRO, J.F. & FONSECA, C.E.L. 2001. Crescimento inicial de *Pipatdenia gonoacantha* (Leguminosae, Mimosoideae) sob inunda  o em diferentes n  veis de luminosidade. *Revista Brasileira de Bot  nica* 24:561-566.

JACKSON, M.B. & COLMER, T.D. 2005. Responses and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany* 96: 501–505.

JOLY, C.A. 1994. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford’s metabolic theory. *Proc. R. Soc. Edin.* 102B:343-354.

JOLY, C.A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biocheminty* (M.B., Jackson, D.D, Davies & H., Lambers, eds.). SBP Academic Publishing, The Hague, p 23-34.

KAWASE, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *HortScience*, 16:30-34.

KOZLOWSKI, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* No. 1.

LI, S., PEZESHKI, R. & SHIELDS JR., F. D. 2006. Partial flooding enhances aeration in adventitious roots of black willow (*Salix nigra*) cuttings. *Journal of Plant Physiology*, 163: 619—628.

LORENZI, H. 2002.  rvores Brasileiras: manual de identifica  o e cultivo de plantas arb  reas nativas do Brasil, vol.1, Plantarum, S  o Paulo.

LOBO, P.C. & JOLY, C.A. 1998. Tolerance to hipoxia and anoxia in neotropical tree species. In: *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics* (F.R.,

Scarano & A.C., Franco, eds.). *Oecologia Brasiliensis*, vol IV, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, p. 137-156.

LOBO, P. C. & JOLY, C. A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hill. (Magnoliaceae), uma espécie típica de mata de brejo. *Revista Brasileira de Botânica* 18:177-183.

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. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 39:385-392.

McNAMARA; S. T. & MITCHELL, C. A. 1990. Adaptive stem adventitious root responses of two tomato genotypes to flooding. *Horticultural Science* 25:100-103.

MEDRI, M.E., FERREIRA, A.C, KOLB, R.M., BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A., DAVANSO-FABRO, V.M. & MEDRI, C. 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Scientiarum* 29: 15-22.

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 (M. E., Medri, E., Bianchini, O.A., Shibatta & J.A., Pimenta, eds), Londrina MC, pg. 133-172.

MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A., DELGADO, M.F. & CORREA, G.T. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de Ethrel. *Revista Brasileira de Botânica* 21:261-267

MEDRI, M.E. & CORREA, M.A. 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia princeps* e *Spathodea campanulata* crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. *Semina* 6:147-154.

MIELKE, M.S., MATOS, E.M., COUTO, V.B., ALMEIDA, A.F., GOMES, F.P. & MANGABEIRA, P.A.O. 2005a. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. *Acta Botanica Brasilica* 19: 905-911.

MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A. A. F.; GOMES, F. P.; MANGABEIRA, P. A. O. & SILVA, D. C. 2005b. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New Forest* 29:161–168.

POVH, J. A., RUBIN FILHO, C.J., MOURÃO, K.S.M. & PINTO, D.D. 2005. Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St. Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 27:195-202.

RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 2006. Ecologia de ambientes ribeirinhos e áreas mal drenadas no bioma Cerrado. In: Os Avanços da Botânica no Início do Século XXI: morfologia, fisiologia, taxonomia e genética (J.E.A, Mariath & R.P., Santos). Sociedade Botânica do Brasil, p. 399-403.

ROGGE, G. D.; PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E.; COLLI, S. & ALVES, L. M. T. 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. *Revista Brasileira de Botânica* v.21, n.2.

SCHAFFER, B., ANDERSEN, P.C. & PLOETZ, R.C. 1992. Responses of fruit crops to flooding. *Horticultural Reviews* 13:257-311.

STRIKER, G. G., INSAUSTI, P., GRIMOLDI, A. A., PLOCHUK, E. L. & VASELLATI, V. 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. *Plant and Soil* 276: 301-311.

TOPA, M A. & McLEOD, K.W. 1986. Aerenchyma formation and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiologia Plantarum* 68:549-550.

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. & JACKSON, M. B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany* 79:3-20.

VARTAPETIAN, B.B. 1991. Flood-sensitive plants under primary and secondary anoxia: ultrastructural and metabolic responses. In: *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry* (M.B., Jackson, D.D., Davies & H. Lambers, eds.). The Hague: SPB Academic, p. 201-216.

VOESENECK, L.A.C.J., BENSCHOP, J.J., BOU, J., COX, M.C.H., GROENEVELD, H.W., MILLENAAR, F.F., VREEBURG, R.A.M. & PEETERS, A.J.M. 2003. Interactions between plant hormones regulate submergence-induced shoot elongation in the flooding-tolerant dicot *Rumex palustris*. *Annals of Botany* 91:263-270.

YAMAMOTO, F., TSUTOMU, S. & TERAZAWA, K. 1995a. Growth, morphology, stem anatomy and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. *IWA Journal* 16:47-59.

YAMAMOTO, Y., TSUTOMU, S. & TERAZAWA, K. 1995b. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. *Tree Physiology* 15:713–719.