



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

DANIELE GIANCRISTOFARO CORTEZI

**RESPOSTAS MORFOLÓGICAS EM PLANTAS DE
GUAZUMA ULMIFOLIA LAM. (STERCULIACEAE) E DE
SESBANIA VIRGATA (CAV.) PERS. (LEGUMINOSAE)
SUBMETIDAS AO ALAGAMENTO E À APLICAÇÃO DE
FITORREGULADORES**

Londrina
2010

DANIELE GIANCRISTOFARO CORTEZI

**RESPOSTAS MORFOLÓGICAS EM PLANTAS DE
GUAZUMA ULMIFOLIA LAM. (STERCULIACEAE) E DE
SESBANIA VIRGATA (CAV.) PERS. (LEGUMINOSAE)
SUBMETIDAS AO ALAGAMENTO E À APLICAÇÃO DE
FITORREGULADORES**

Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado em Ciências Biológicas, na Universidade Estadual de Londrina, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Sandra Colli dos Anjos.

Londrina
2010

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

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

C828r Cortezi, Daniele Giancristofaro.
Respostas morfológicas em plantas de *Guazuma ulmifolia* Lam. (*Sterculiaceae*) e de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Leguminosae) submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores / Daniele Giancristofaro Cortezi. – Londrina, 2010.
54 f. : 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, 2010.

Inclui bibliografia.

1. Brotos (Plantas) – Teses. 2. Plantas –Morfologia – Teses. 3. Morfologia vegetal – Teses. 4. Plantas – Efeito do etileno – Teses. 5. Sterculiaceae – Teses. 6. Leguminosae – 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

DANIELE GIANCRISTOFARO CORTEZI

**RESPOSTAS MORFOLÓGICAS EM PLANTAS DE *GUAZUMA*
ULMIFOLIA LAM. (STERCULIACEAE) E DE *SESBANIA VIRGATA*
(CAV.) PERS. (LEGUMINOSAE) SUBMETIDAS AO ALAGAMENTO E
À APLICAÇÃO DE FITORREGULADORES**

Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado em Ciências Biológicas, na Universidade Estadual de Londrina, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. José Marcelo D. Torezan
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Prof. Dr. José Antonio Pimenta
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Prof^a. Dr^a. Patrícia Carneiro Lobo Faria
Universidade Tecnológica Federal do Paraná –
UTFPR

Londrina, 15 de julho de 2010.

AGRADECIMENTOS

A Deus, para Ele eu dedico todas as minhas conquistas e sonhos que pude tornar realidade.

Aos meus pais e irmãos, tudo o que sou hoje é o resultado de tanto investimento e amor que têm me dado sem exigir nada em troca.

Ao meu marido, por não ter medido esforço em me ajudar, sacrificando fins de semana de descanso para me auxiliar na casa de vegetação. Pelo carinho, dedicação, compreensão, companhia e paciência sem tamanho.

À minha amiga Regia, pelos dias em que passamos juntas na casa de vegetação.

À Prof^a. Dr^a. Sandra Colli, pela orientação e amizade.

Ao Valdecir e à Sirlei, pela valiosa ajuda com a mão-de-obra.

Às pessoas do LABRE, por cederem as mudas e pela ajuda na montagem do experimento.

À Rosângela por toda ajuda na estatística, e pela disposição com que me ajudou a solucionar às minhas inumeráveis dúvidas nesta área.

À Dra. Patrícia Carneiro Lobo Faria, pela enorme disponibilidade em participar da pré-banca e da banca.

Ao Prof. Dr. José Marcelo D. Torezan, que não sendo orientador se dispôs a participar da banca em substituição à orientadora.

Ao Prof. Dr. José Antônio Pimenta, por todo auxílio e pela disposição na participação da banca.

Aos professores do curso, por seus ensinamentos e sua amizade sempre disponíveis.

“Até aqui nos ajudou o Senhor.”

(I Samuel 7:12)

CORTEZI, D. G. **Respostas morfológicas em plantas de *Guazuma ulmifolia* Lam. (Sterculiaceae) e de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Leguminosae) submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores.** Dissertação apresentada ao Programa de Mestrado em Ciências Biológicas – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2010.

RESUMO

Plantas de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* com quatro e dois meses, respectivamente, foram submetidas ao alagamento com o objetivo de avaliar as respostas induzidas pelo alagamento, em especial a brotação destas duas espécies, e analisar o efeito do etileno neste processo. Para isso, foram realizados dois experimentos: no primeiro as plantas foram submetidas ao solo alagado ou mantidas em solo drenado por um período de 45 dias e tratadas com “Ethrel” (liberador de etileno) ou nitrato de prata (inibidor da ação do etileno). No segundo experimento as plantas foram submetidas ao solo alagado ou mantidas em solo drenado por um período de 100 dias e tratadas com: “Ethrel”, “Ethrel” e 6-BA (6- benzilaminopurina), 6-BA e nitrato de prata. No primeiro experimento, as plantas de *G. ulmifolia* submetidas ao alagamento apresentaram menor incorporação de matéria na massa seca de folhas, raiz e da planta inteira. O alagamento estimulou a abscisão de folhas e o número de lenticelas hipertrofiadas. Em plantas de *S. virgata*, o alagamento provocou menor massa seca de folhas e causou maior incremento da espessura na base do caule, estimulou a produção de raízes adventícias e o aumento da largura da rachadura e da extensão do caule em que a mesma ocupava. O alagamento e/ou aplicação de “Ethrel” diminuiu o crescimento e o desenvolvimento das plantas e esse efeito foi maior em *G. ulmifolia*, porém, a aplicação de “Ethrel” não induziu a formação de raízes adventícias para ambas as espécies e nem a hipertrofia de lenticelas em *G. ulmifolia*. A formação de ramos foi observada em *G. ulmifolia* e aparentemente, a aplicação de “Ethrel” intensificou este resultado, entretanto, em *S. virgata*, não houve diferença entre os tratamentos na formação de ramos. A aplicação de nitrato de prata inibiu a ação do etileno na incorporação de matéria na massa seca de folhas em *S. virgata* e na formação de ramos em *G. ulmifolia*. No segundo experimento, as plantas de *G. ulmifolia* e de *S. virgata* apresentaram uma diminuição do incremento no alongamento do caule à medida que ramos surgiram, sendo que, em *G. ulmifolia*, a aplicação de “Ethrel” e a combinação de “Ethrel” e 6-BA somada às condições de alagamento estimulou o surgimento de um maior número de ramos. Em *S. virgata*, as plantas que receberam a aplicação de 6-BA em substrato drenado ou alagado, apresentaram um maior número de ramos e conseqüentemente uma diminuição no incremento do alongamento do caule. As duas espécies estudadas apresentaram diferentes mecanismos de tolerância que contribuíram para sua sobrevivência em condições de alagamento, sendo que o etileno controla muitas respostas apresentadas nessas plantas, no entanto, sugere-se que somente em *G. ulmifolia* o etileno está envolvido na brotação.

Palavras-chave: Alagamento. Brotação. Etileno. *Guazuma ulmifolia*. *Sesbania virgata*.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ACC	Ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico
ACO	ACC oxidase
NPA	ácido naftilfitalâmico
AVG	Aminoetoxivinilglicina
Ethrel	Ácido 2-cloroetil-fosfônico
6-BA	6- benzilaminopurina
AgNO ₃	nitrato de prata
D	Substrato drenado
A	Substrato alagado
DE	Substrato drenado com aplicação de “Ethrel”
AE	Substrato alagado com aplicação de “Ethrel”
DE6BA	Substrato drenado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA
AE6BA	Substrato alagado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA
D6BA	Substrato drenado com aplicação de 6-BA
A6BA	Substrato alagado com aplicação de 6-BA
DP	Substrato drenado com aplicação de nitrato de prata
AP	Substrato alagado com aplicação de nitrato de prata

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Massa seca de folhas, caule, raízes e da planta inteira de *Guazuma ulmifolia* (I) e de *Sesbania virgata* (II) após 45 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP)25
- Figura 2** – Plantas de *Guazuma ulmifolia* após 45 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: (I) drenado – D, (II) alagado – A, (III) drenado com aplicação “Ethrel” – DE, (IV) detalhes de plantas drenadas com aplicação de “Ethrel” - DE e (V) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” - AE27
- Figura 3** – Plantas de *Sesbania virgata* após 45 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: (I) drenado com aplicação de nitrato de prata - DP e somente drenado - D, respectivamente, (II) alagado com aplicação nitrato de prata - AP e somente alagado - A, respectivamente, (III) alagado com aplicação de “Ethrel” - AE e (IV) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” - AE.....32
- Figura 4** – Proporção da altura do caule com e sem rachaduras em *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP)33
- Figura 5** – Plantas de *Guazuma ulmifolia* após 100 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: (I) drenado – D, (II) detalhes de plantas alagadas - A, (III) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” - AE, (IV) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” e 6-BA – AE6BA, (V) detalhes de plantas alagadas com aplicação de 6-BA – A6BA e (VI) detalhes de plantas alagadas com aplicação de nitrato de prata - AP35

Figura 6 – Porcentagem de incremento no alongamento do caule e média do número de ramos por planta em *Guazuma ulmifolia* e em *Sesbania virgata* após 100 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA (DE+6BA), alagado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA (AE+6BA), drenado com aplicação de 6-BA (D6BA), alagado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA (A6BA), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP)37

Figura 7 – Plantas de *Sesbania virgata* após 100 dias em substrato: (I) drenado – D, (II) detalhes de plantas alagadas - A, (III) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” - AE, (IV) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” e 6-BA - AE6BA, (V) detalhes de plantas alagadas com aplicação de 6-BA – A6BA e (VI) detalhes de plantas alagadas com aplicação de nitrato de prata - AP38

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Altura da planta, diâmetro na base do caule, comprimento da raiz e a média do número de folhas das plantas de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* utilizadas como referência inicial21
- Tabela 2** – Massa seca do caule, raiz, folhas e da planta inteira em *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* utilizadas como referência inicial21
- Tabela 3** – Porcentagem de incremento no alongamento e na espessura do caule e no alongamento da raiz em plantas de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP)26
- Tabela 4** – Porcentagem do número de folhas produzidas e que sofreram abscisão em plantas de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP)26
- Tabela 5** – Quantidade de lenticelas hipertrofiadas em uma área de 0,25 cm² em *Guazuma ulmifolia*, largura e comprimento da rachadura em *Sesbania virgata* e o número de raízes adventícias em *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 15 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP)29
- Tabela 6** – Número de ramos por planta em *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP)29

SUMÁRIO

1	Revisão de Literatura.....	11
2	Introdução	18
3	Materiais e Métodos.....	20
	3.1 Descrição das espécies	20
	3.2 Obtenção do material vegetal.....	20
	3.3 Aplicação de Fitorreguladores	21
	3.3.1 Experimento 1	21
	3.3.2 Experimento 2	22
	3.4 Análise Estatística	23
4	Resultados.....	24
	4.1 Experimento 1	24
	4.1.1 <i>Guazuma ulmifolia</i>	24
	4.1.2 <i>Sesbania virgata</i>	30
	4.2 Experimento 2.....	33
	4.2.1 <i>Guazuma ulmifolia</i>	34
	4.2.2 <i>Sesbania virgata</i>	36
5	Discussão e Conclusão.....	40
	5.1 Experimento 1	40
	5.2 Experimento 2.....	45
6	Referências.....	48

1. Revisão de literatura

As áreas alagáveis ocupam aproximadamente 6% da superfície terrestre (Maltby 1991). Essas áreas podem ser permanentes (pântanos e brejos) ou ter ciclo regular diário (mangues) ou sazonal (planícies de inundação), podendo a vegetação ficar parcial ou totalmente submersa (Armstrong *et al.* 1994). O alagamento é definido como a presença de água acima da capacidade de campo (Levitt 1980), reduzindo a disponibilidade de oxigênio para a planta (Armstrong *et al.* 1994). Assim, um grande número de espécies vegetais submetidas à inundação está sujeita a uma barreira natural que dificulta a entrada de oxigênio atmosférico para seus tecidos, sobretudo, os das raízes, que é imposta pela resistência à difusão da maioria dos gases (Voosenek *et al.* 2003), visto que a difusão do oxigênio é aproximadamente dez mil vezes mais difícil na água do que no ar, dificultando as trocas gasosas com o meio (Armstrong *et al.* 1994).

O excesso de água afeta a vegetação natural das planícies de rios, sendo que as plantas podem se adaptar de várias maneiras a ambientes em constante mudança, levando a uma riqueza de formas de complexidade variada (Visser *et al.* 2003). Grande parte das espécies vegetais não conseguem sobreviver por longos períodos sob condições de hipoxia e algumas plantas desenvolvem estratégias para contornar este problema, de modo que os mecanismos podem variar consideravelmente entre as diferentes espécies (Perata & Alpi 1993). A baixa concentração de oxigênio no solo alagado promove mudanças bioquímicas, fisiológicas, anatômicas e morfológicas nas plantas (Armstrong *et al.* 1994). Os mecanismos de tolerância à inundação das plantas de clima tropical são mais complexos do que das plantas de clima temperado, porque estas sofrem alagamento durante o verão, época em que há um grande aumento da atividade metabólica (Joly 1991) devido ao aumento da taxa respiratória e da diminuição da solubilidade de oxigênio nos tecidos, ocasionado pelas altas temperaturas (Côme *et al.* 1991).

Sendo assim, o alagamento é o maior condicionante da vegetação em florestas ciliares (Medri *et al.* 2002), visto que, são poucas as espécies arbóreas que toleram esse tipo de estresse (Joly 1991). As respostas das plantas à hipoxia vão variar de acordo com a espécie, idade da planta, condições ambientais (Ernst 1990,

Schaffer *et al.* 1992), grau e duração da anaerobiose, porosidade e tipo de solo, microorganismos existentes no solo e época do ano (Schaffer *et al.* 1992).

Mudanças no desenvolvimento das plantas durante o alagamento refletem alterações nos níveis hormonais, sendo o etileno o principal hormônio associado com as respostas observadas nas plantas em condições de alagamento (Armstrong *et al.* 1994). O etileno é formado a partir do ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) acumulado nas raízes das plantas alagadas e transportado para a parte aérea, onde é convertido a etileno, devido à disponibilidade de oxigênio (Bradford & Yang 1980), por ação da oxidase do ACC (ACO) presente nas folhas de plantas alagadas (Else & Jackson 1998).

Em plantas semiaquáticas, o etileno é o principal responsável pelo alongamento do pecíolo como, por exemplo, em *Rumex palustris* (Voeselek & Blom 1989) e *Oryza sativa* (Kende *et al.* 1998), sendo que, nessas espécies, a principal estratégia de sobrevivência a pequenos períodos em submersão total é o aumento da taxa de alongamento do caule (Visser *et al.* 2003).

Nie *et al.* (2002) observaram que o alagamento aumentou a atividade da oxidase do ACC em plântulas de *Solanum tuberosum* que foram alagadas por 1, 2, 6 e 15 horas. Nas raízes desta espécie, dois genes de ACO (ACO1 e ACO2) foram induzidos dentro de 1 hora de alagamento e depois a expressão dos dois genes de ACO diminuíram gradualmente até o nível das plantas controle. Em folhas, a transcrição de ACO1 começou a aumentar depois de 2 horas de alagamento e continuou a aumentar até 15 horas, enquanto, ACO2 aparentou ser menos sensível ao alagamento, pois sua transcrição aumentou suavemente somente na primeira hora de alagamento.

Estudos de quantificação de etileno em plantas alagadas (Bradford & Dilley 1978, Bradford & Yang 1980, Yamamoto & Kozlowski 1987, Sena-Gomes & Kozlowski 1988, Yamamoto *et al.* 1995a, Colli 1998) e de aplicação de compostos liberadores de etileno, como o ácido 2-cloroetilfosfônico conhecido como “Ethrel” (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Davanzo *et al.* 2003), têm demonstrado que o etileno é o principal desencadeador dos sintomas e mecanismos de adaptação apresentados pelas plantas durante o alagamento.

As mudanças morfo-anatômicas são importantes para reduzir o impacto do estresse causado pelo alagamento (Visser *et al.* 2003). As principais modificações são: epinastia (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Dat *et al.* 2004), senescência precoce

e abscisão das folhas (Serôdio & Novais 1991, Marques *et al.* 1996, Colli 1998), hipertrofia da base do caule e redução de crescimento (Colli 1998, Kolb *et al.* 1998, Marques *et al.* 1996, Medri *et al.* 1998). Além dessas modificações, muitas espécies também produziram estruturas que auxiliam na difusão do oxigênio para as raízes (Armstrong *et al.* 1994) como a hipertrofia de lenticelas (Kolb *et al.* 1998, Schaffer 1998, Colli 1998), formação de raízes adventícias (Colli 1998, Kolb *et al.* 1998, Yamamoto *et al.* 1995a) e formação de aerênquima (Colli 1998; Medri *et al.* 1998).

A aplicação de “Ethrel” em plantas alagadas intensificou as respostas de epinastia (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Davanso *et al.* 2003), hipertrofia das lenticelas (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Davanso *et al.* 2003, Tejo 2003), aumento do diâmetro do caule (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Davanso *et al.* 2003, Tejo 2003), redução do crescimento (Colli 1998, Davanso *et al.* 2003, Tejo 2003) e o aumento do número de raízes adventícias (Colli 1998).

Colli (1998) observou que a aplicação de nitrato de prata em plantas alagadas de *Croton urucurana* e *Croton floribundus* evitou a redução de crescimento, inibiu a formação de lenticelas hipertrofiadas e a formação de raízes adventícias, normalmente encontradas em plantas alagadas, demonstrando o envolvimento do etileno nessas modificações.

As lenticelas são estruturas comuns de caules e raízes. Aparecem externamente como massas de células afrouxadas, salientadas através de fissuras na periderme. As lenticelas são o resultado da proliferação do felogênio, que por divisões sucessivas pressiona o tecido externo, com o consequente rompimento epidérmico (Esau 1990). Em plantas alagadas, as lenticelas hipertrofiadas estão envolvidas com o aumento das trocas gasosas, sendo importantes na captação de oxigênio os tecidos submersos e facilitando a oxidação da rizosfera. As lenticelas constituem um “canal” para a eliminação de metabólitos potencialmente tóxicos como o acetaldeído, o etanol e o etileno (Larson *et al.* 1991).

Segundo Armstrong *et al.* (1994), espécies tolerantes a ambientes hipóxicos parecem ter mais capacidade para produzir novas raízes superficiais, próximas a superfície do solo ou raízes adventícias, que são formadas entre o solo e o nível da água, quando sob alagamento, a partir de núcleos de proliferação de células felogênicas localizados próximos do nível da água, região também de formação de lenticelas hipertrofiadas. Tem sido sugerido que a formação de raízes adventícias é induzida pelas auxinas (Visser *et al.* 1995), pelo etileno (Visser *et al.* 1996a) ou por

interação entre esses dois hormônios (Visser *et al.* 1996b). Liu & Reid (1992) mostraram o papel específico do etileno na formação de raízes, quando então a auxina seria o agente efetivamente controlador, enquanto o etileno estaria envolvido no aumento da sensibilidade dos tecidos à ação das auxinas. A auxina é o hormônio que mais contribui na formação de raízes adventícias (Visser *et al.* 1995) e para isolar o seu efeito na formação de raízes adventícias de *R. palustris*, Visser *et al.* (1996b) aplicaram um inibidor da biossíntese de etileno (AVG – 2-aminoeto-xivínilglicina) e para isolar o efeito do etileno na formação de raízes adventícias, aplicaram um inibidor do transporte polar de auxina (NPA – ácido naftilfitalâmico). A formação de raízes adventícias estimuladas pelo etileno foi bruscamente reduzida quando aplicado NPA, porém, não houve queda tão brusca quando se observou a formação de raízes adventícias estimuladas pela auxina comparando com o tratamento de auxina associado ao AVG, demonstrando assim, que a auxina pode induzir a formação de raízes adventícias independente do etileno em plantas de *R. palustris*, porém, o etileno estaria envolvido no aumento da sensibilidade dos tecidos à ação das auxinas.

Segundo Tsukahara & Kozlowski (1985), as raízes adventícias são importantes fisiologicamente, pois aumentam a capacidade de absorção de água e nutrientes nas plantas tolerantes ao alagamento. Em *Platanus occidentalis*, a aplicação de “Ethrel”, em baixas concentrações, induziu a formação e a iniciação de raízes adventícias nas porções submersas do caule, porém, em altas concentrações não causou esse estímulo (Tang & Kozlowski 1982a). Plantas de *Croton urucurana* alagadas e tratadas com “Ethrel” apresentaram um aumento da formação de raízes adventícias e com a presença de nitrato de prata, um inibidor da ação de etileno, as plantas submetidas a estas mesmas condições, apresentaram uma redução no número de raízes adventícias (Colli 1998). Semelhantemente, em *Cecropia pachystachya*, a aplicação de “Ethrel” em diferentes concentrações evidenciou a importância do etileno na formação das raízes adventícias, porém, em altas concentrações causou danos às plantas (Tejo 2003).

A hipertrofia da base do caule é uma resposta frequentemente observada em plantas sob alagamento (Yamamoto *et al.* 1995a). Em *Peltophorum dubium*, a partir do 20º dia observou-se uma crescente e significativa diferença na espessura da base dos caules das plantas alagadas, quando comparadas ao controle, resposta geralmente associada à formação de aerênquima (Medri *et al.* 1998). Em *C.*

pachystachya, a aplicação de “Ethrel” em plantas alagadas promoveu um aumento no diâmetro, provavelmente devido ao aparecimento de lenticelas hipertróficas na região da base do caule. Este surgimento foi ocasionado pelo efeito de etileno endógeno adicionado à aplicação de “Ethrel”, que ajudaram a aumentar a espessura do caule (Tejo 2003).

Em condições experimentais, Kuo & Chen (1980) observaram que a aplicação de “Ethepon” (ou seja, “Ethrel”) em tomateiros causava uma resposta similar àquela observada durante o alagamento (como redução de crescimento e epinastia), porém mais intensa. O alagamento provocou a redução da massa de matéria seca total em plantas como *C. pachystachya* (Tejo 2003), *C. urucurana* e *Croton floribundus* (Colli 1998). Em *Coleus blumei*, Pimenta *et al.* (1994) sugeriram que a redução da massa seca total ocorreu devido à grande senescência e abscisão foliar, também estimuladas pelo etileno.

Yamamoto *et al.* (1995a), estudando plantas de *Alnus japonica* alagadas, observaram, além das já citadas modificações, o aparecimento de ramos na porção submersa da base do caule, sugerindo que o desenvolvimento de tais ramos em *A. japonica* poderia estar relacionado com altos teores de etileno ou com o bloqueio do transporte polar de auxinas ou com a perda da dominância apical. De modo semelhante, ramos laterais na base do caule também foram observados em duas espécies de *Croton* (Colli 1998) e em *Tabebuia avellanedae* (Davanso *et al.* 2003), alagadas ou não, quando receberam a aplicação de “Ethrel”.

Kerbauy & Colli (1997) verificaram que a aplicação de “Ethrel” ou ACC (precursor do etileno) estimulava a brotação em ápices radiculares de *Catsetum fimbriatum* cultivado *in vitro*. Estes autores sugeriram que o efeito do etileno poderia estar relacionado com a redução do teor de auxinas, propiciando uma alteração no balanço endógeno de citocinina-auxina, com um aumento do teor da citocinina e uma diminuição do teor de auxina, favorecendo a brotação. O etileno pode estimular o desenvolvimento de ramos laterais em rosa, lavanda, petúnia e em cormos de gladiólos e tubérculo de batata (Colli 2004).

A dominância apical é definida como o controle inibitório do ápice sobre o crescimento de ramos laterais (Cline 1997), a qual ocorre em muitas plantas herbáceas e algumas árvores no estágio juvenil (Cline 2000). Segundo Shimizu-Sato & Mori (2001), as auxinas têm um efeito inibitório no crescimento dos ramos axilares, enquanto a citocinina promove o crescimento dos mesmos. A decapitação do ápice

de *Pisum sativum* levou a uma diminuição dos níveis de auxina e a um aumento da citocinina endógena devido ao estímulo da biossíntese local de citocininas nos ramos axilares (Tanaka *et al.* 2006). Segundo Dun *et al.* (2006), a aplicação direta de citocinina ou uma super expressão dos genes de biossíntese da citocinina induz o crescimento dos ramos axilares.

A inibição do crescimento apical pode induzir o crescimento dos ramos laterais em *Phaseolus vulgaris*, pois com a redução do crescimento do ápice, nutrientes e outros fatores de crescimento são então canalizados para os ramos laterais, ocorrendo então, um crescimento subsequente compensatório. Essa inibição sempre foi observada, quando o gás etileno ou “Ethrel” foram aplicados ao ápice ou quando o ramo apical passava por constrição física (Yeang & Hillman 1981). Prasad & Cline (1985) sugeriram que quando *Pharbitis nil* é friccionado mecanicamente há um aumento da produção de etileno o que, conseqüentemente, promove a brotação, ocasionado pela quebra da dominância apical. Segundo Prasad & Cline (1987), é possível que o estresse gravitacional causado pela inversão do ápice em *P. nil*, possa induzir a produção de etileno via acumulação de auxina no ápice invertido ou que o estresse gravitacional possa estimular diretamente a produção de etileno sem a mediação da auxina. Em qualquer uma das duas possibilidades, seus estudos indicaram que a inversão do ápice, provavelmente, induz a produção de etileno pelo aumento da atividade da sintase do ACC.

Em trabalhos realizados com *Avena sativa*, pode-se observar que o etileno promoveu o aumento do crescimento dos ramos laterais durante a quebra da dominância apical e pode agir como um hormônio modulador na promoção do alongamento dos ramos na presença de citocinina (Harrison & Kaufman 1982). Em estudos realizados com *C. urucurana* por Semprebom (2004), observou-se que plantas intactas, submetidas ao alagamento e tratadas com “Ethrel” e 6-BA (6-benzilaminopurina, uma citocinina sintética), apresentaram o desenvolvimento do ramo lateral 1 (contando a partir da base da planta). Já, nas plantas decapitadas e alagadas, essa promoção do alongamento do ramo lateral foi observada com a aplicação de “Ethrel” tanto isoladamente quanto quando associado à citocinina. Estas respostas sugerem que quando o “Ethrel” é aplicado ocorre um aumento da ramificação. Segundo Shimizu-Sato & Mori (2001), a aplicação direta de citocinina na gema axilar promove o crescimento de ramos. Em estudos com *Salix alaxensis*,

Salix interior e *Populus balsamifera*, Krasny *et al.* (1988) verificaram que a formação de ramos seria importante para a recolonização da área alagada. Esses autores sugeriram que como *Populus tremuloides* não apresentava brotação nessa situação de estresse, essa espécie seria excluída dos locais alagados.

2. Introdução

O alagamento é o maior condicionante da vegetação em florestas ciliares (Visser *et al.* 2003), porém, grande parte dos vegetais não consegue sobreviver por longos períodos nessa condição (Perata & Alpi 1993). A baixa concentração de oxigênio no solo alagado promove mudanças bioquímicas, fisiológicas, anatômicas e morfológicas nas plantas (Armstrong *et al.* 1994) importantes para a redução do impacto de estresse sofrido pelas plantas (Visser *et al.* 2003), pois auxiliam a difusão do oxigênio para as raízes (Armstrong *et al.* 1994).

Mudanças no desenvolvimento das plantas durante o alagamento refletem alterações nos níveis hormonais (Armstrong *et al.* 1994), sendo que o etileno é o hormônio mais envolvido nas respostas que ocorrem nas plantas em condições de alagamento (Vartapetian & Jackson 1997). Esse gás é formado a partir do ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) acumulado nas raízes sob alagamento e transportado para a parte aérea, onde é convertido a etileno, devido à disponibilidade de oxigênio (Bradford & Yang 1980), por ação da oxidase do ACC presente nas folhas de plantas alagadas (Else & Jackson 1998).

Em muitas espécies, o alagamento causou modificações como a epinastia (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998), senescência precoce e abscisão das folhas (Serôdio & Novais 1991, Marques *et al.* 1996, Colli 1998), hipertrofia da base do caule e redução de crescimento (Marques *et al.* 1996, Colli 1998, Kolb *et al.* 1998, Medri *et al.* 1998). Além dessas modificações, muitas espécies também produziram estruturas que melhoram a troca de gases com o ambiente e a difusão interna do oxigênio, como a hipertrofia de lenticelas (Kolb *et al.* 1998, Schaffer 1998, Colli 1998), a formação de rachaduras no caule (Davanso-Fabro *et al.* 1998), o desenvolvimento de raízes adventícias (Yamamoto *et al.* 1995a, Colli 1998, Kolb *et al.* 1998) e a formação de aerênquima (Colli 1998, Medri *et al.* 1998).

A aplicação de "Ethrel", um liberador de etileno, em plantas alagadas intensificou as respostas de epinastia (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Davanso *et al.* 2003), hipertrofia das lenticelas (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Davanso *et al.* 2003, Tejo 2003), aumento do diâmetro do caule (Pimenta *et al.* 1994, Colli 1998, Davanso *et al.* 2003, Tejo 2003), redução do crescimento (Colli 1998, Davanso *et al.* 2003, Tejo 2003) e aumento do número de raízes adventícias (Colli 1998).

O aparecimento de ramos na base do caule também tem sido uma resposta observada em plantas alagadas como, por exemplo, em plantas alagadas de *A. japonica*, que apresentaram esses ramos nas porções submersas do caule, o que poderia estar relacionado com altos teores de etileno ou com o bloqueio de transporte polar de auxinas e com a perda da dominância apical (Yamamoto *et al.* 1995a). De forma semelhante, Gonçalves (2006) verificou que plantas alagadas de *Guazuma ulmifolia* apresentaram o desenvolvimento de ramos na base do caule após um período prolongado de alagamento. Krasny *et al.* (1988) considerou que o brotamento caulinar seria uma importante forma de recuperação das plantas a alagamentos destrutivos e periódicos, contribuindo para a sua manutenção nesses ambientes.

Para averiguar o envolvimento do etileno no desenvolvimento de duas espécies de plantas encontradas em ambientes alagados, a *Guazuma ulmifolia* e a *Sesbania virgata* submetidas a esse estresse, foram desenvolvidos experimentos para: (1) avaliar a participação do etileno nas modificações no desenvolvimento vegetal como estratégia que as plantas apresentam para sobreviver em áreas inundadas e (2) avaliar o envolvimento do etileno, da citocinina 6-benzilaminopurina, do nitrato de prata e da interação do etileno com a citocinina na formação de ramos no caule de plantas submetidas às condições de alagamento.

3. Materiais e Métodos

3.1 Descrição das espécies

No presente trabalho foram utilizadas duas espécies: *Guazuma ulmifolia* Lam. (Sterculiaceae) e *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Leguminosae). *G. ulmifolia* é popularmente conhecida como Mutambo, espécie arbórea semidecídua, heliófita e pioneira, encontrada em quase todo o país, desde a Amazônia até o Paraná, principalmente na floresta latifoliada semidecídua (Lorenzi 2002). É uma espécie capaz de responder com alterações morfológicas ao estresse hídrico do alagamento, sendo, portanto, adaptada a ambientes hipóxicos (Gonçalves 2006). *S. virgata* (Cav.) Pers. (Leguminosae), popularmente conhecida como Cambaí, é uma espécie arbustiva de aproximadamente 2 metros de altura que habita frequentemente a beira de rios, lagoas e banhados (Eisinger 1984), pioneira e de ocorrência nas regiões centro-oeste, sudeste, e sul do Brasil (Pott & Pott 1994). É uma espécie que apresenta modificações morfo-anatômicas em resposta ao alagamento, como estratégia para tolerar o estresse imposto pela falta de oxigênio (Davanso-Fabro *et al.* 1998).

3.2 Obtenção do material vegetal

As sementes de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* foram obtidas de frutos de diferentes indivíduos e beneficiadas pelo corpo técnico do LABRE (Laboratório de Biodiversidade e Restauração de Ecossistemas) da Universidade Estadual de Londrina. As plantas de *G. ulmifolia* e de *S. virgata* foram semeadas em tubetes e transferidas para vasos plásticos com aproximadamente quatro meses e dois meses, respectivamente. Os vasos plásticos possuem capacidade para 3 litros e podem ser vedados no fundo ou apresentar furos, os quais foram preenchidos com solo de barranco peneirado misturado com areia na proporção de 3:1 (Davanso *et al.* 2003) e aclimatadas em casa de vegetação por um período de 30 dias com o

substrato mantido em condições de capacidade de campo (Colli 1998, Davanzo *et al.* 2003, Medri *et al.* 2007).

No primeiro dia do experimento, um grupo de 9 plantas de cada espécie foi sacrificado com a finalidade de obter a referência inicial (RI), onde foram analisados a espessura da base do caule (a 3 cm do solo com o uso de um paquímetro), o número de folhas, o comprimento da parte aérea e das raízes (com o uso de uma fita métrica) (Tabela 1) e a massa seca do caule, das folhas, das raízes e da planta inteira (Tabela 2). Para a determinação da massa seca, as plantas foram separadas em raízes, caules e folhas e as amostras foram colocadas para secar em estufa a 70 °C por 72 horas. Após esse tempo, as amostras foram pesadas em balança semi-analítica (Kolb *et al.* 1998, Colli 1998, Medri *et al.* 2007).

Tabela 1: Altura da planta, diâmetro na base do caule, comprimento da raiz e a média do número de folhas das plantas de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* utilizadas como referência inicial. Os valores indicam a média \pm erro padrão. (n=9)

	Caule		Raiz (cm)	Folhas (n°)
	Altura (cm)	Diâmetro (cm)		
<i>G. ulmifolia</i>	32,544 \pm 0,24	0,383 \pm 0,003	24,577 \pm 0,58	9,222 \pm 0,13
<i>S. virgata</i>	38,700 \pm 0,49	0,301 \pm 0,001	37,777 \pm 0,55	6,888 \pm 0,08

Tabela 2: Massa seca do caule, raiz, folhas e da planta inteira em *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* utilizadas como referência inicial. Os valores indicam a média \pm erro padrão. (n=9)

	Massa seca (g)			
	Caule	Raiz	Folhas	Planta inteira
<i>G. ulmifolia</i>	0,714 \pm 0,01	0,462 \pm 0,01	0,651 \pm 0,01	1,828 \pm 0,03
<i>S. virgata</i>	0,616 \pm 0,01	1,057 \pm 0,02	1,342 \pm 0,03	3,015 \pm 0,06

O trabalho foi dividido em dois experimentos que ocorreram concomitantemente, os quais diferiram conforme a forma de aplicação do fitorregulador, o período que durou o experimento e as análises praticadas.

3.3 Aplicação de Fitorreguladores

3.3.1 Experimento 1

O experimento ocorreu nos meses de fevereiro a março, durante 45 dias, e no seu início, o ápice das plantas foi marcado utilizando-se uma linha, e foram aferidos a altura da parte aérea, a espessura da base do caule e o número de folhas das plantas, tanto em *G. ulmifolia* quanto em *S. virgata*. Foram escolhidas plantas que apresentassem uniformidade na altura e no desenvolvimento e divididas em 6 grupos com nove repetições cada um, sendo três mantidos em substrato drenado (D) e três submetidos a substrato alagado (A), mantendo a lâmina de água a 3 cm acima da superfície do solo (Colli 1998, Semprebom 2004, Gonçalves 2006). O alagamento foi feito preenchendo com água os vasos vedados no fundo com água parada, a qual foi trocada de 3 em 3 dias.

As plantas foram pulverizadas com “Ethrel” (ácido-2-cloroetilfosfônico) na concentração de 200 mg.l⁻¹ (Semprebom 2004) ou Nitrato de Prata (AgNO₃, um inibidor da ação do etileno) na concentração de 5 mg.l⁻¹ (Colli 1998) periodicamente de três em três dias (Davanso *et al.* 2003), constituindo-se os seguintes tratamentos: (D) Drenado controle; (A) Alagado; (DE) Drenado + “Ethrel” (200 mg.l⁻¹); (AE) Alagado + “Ethrel” (200 mg.l⁻¹); (DP) Drenado + AgNO₃ (5 mg.l⁻¹) e (AP) Alagado + AgNO₃ (5 mg.l⁻¹).

No 15º dia do experimento, foram avaliados o número de lenticelas hipertrofiadas em análise macroscópica (em uma área de 0,25 cm² na base do caule), a largura e o comprimento de rachaduras e o número de raízes adventícias formadas na coluna d’água acima do solo. No final do experimento avaliou-se: a massa seca das folhas, do caule, das raízes e da planta inteira, o incremento no alongamento do caule, da espessura da base do caule, do comprimento da raiz, o número de folhas produzidas e o número de folhas perdidas por abscisão e o número de ramos laterais na base do caule.

3.3.2 Experimento 2

O experimento ocorreu nos meses de fevereiro a maio e no seu início, uma gema basal foi marcada com uma linha e a altura da parte aérea da planta foi aferida, tanto em *G. ulmifolia* quanto em *S. virgata*. Para submeter as plantas a um período maior de alagamento, o experimento foi conduzido por 100 dias. Foram escolhidas plantas que apresentassem uniformidade na altura e no desenvolvimento

e foram divididas em 10 grupos com nove repetições cada um, sendo cinco grupos mantidos em substrato drenado (D) e cinco grupos submetidos a substrato alagado (A), mantendo a lâmina de água a 3 cm acima da superfície de solo (Colli 1998, Semprebom 2004, Gonçalves 2006). O alagamento foi feito preenchendo com água os vasos vedados no fundo com água parada, a qual foi trocada de 3 em 3 dias.

A aplicação de fitorreguladores foi realizada com uma pipeta de Pasteur em um algodão fixado na gema basal com um pequeno pedaço de fita-crepe. A cada dois dias (Colli 1998) foram aplicados “Ethrel” (ácido-2-cloroetilfosfônico) na concentração de 200 mg.l^{-1} , 6-BA (6-benzilaminopurina, uma citocinina) na concentração de 10^{-4} M , uma combinação de “Ethrel” e 6-BA ou Nitrato de Prata (AgNO_3 , um inibidor da ação do etileno) na concentração de 5 mg.l^{-1} (Colli 1998, Semprebom 2004), totalizando 10 tratamentos como segue: (D) Drenado controle; (A) Alagado; (DE) Drenado + “Ethrel” (200 mg.l^{-1}); (AE) Alagado + “Ethrel” (200 mg.l^{-1}); (DE6BA) Drenado + “Ethrel” (200 mg.l^{-1}) + 6-BA (10^{-4} M); (AE6BA) Alagado + “Ethrel” (200 mg.l^{-1}) + 6-BA (10^{-4} M); (D6BA) Drenado + 6-BA (10^{-4} M); (A6BA) Alagado + 6-BA (10^{-4} M); (DP) Drenado + AgNO_3 (5 mg.l^{-1}) e (AP) Alagado + AgNO_3 (5 mg.l^{-1}).

No final do experimento foram avaliados o número de ramos formados após o início do tratamento e o incremento no alongamento do caule.

3.4 Análise Estatística

Os experimentos foram montados em um delineamento inteiramente casualizado. Com o auxílio do programa SAS 8.0, a análise estatística dos resultados foi realizada pela análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ao nível de significância de 5%; sendo que os dados do número de folhas produzidas, folhas que sofreram abscisão, de lenticelas, de raízes adventícias e de ramos foram transformados para $\sqrt{x+0,5}$.

4. Resultados

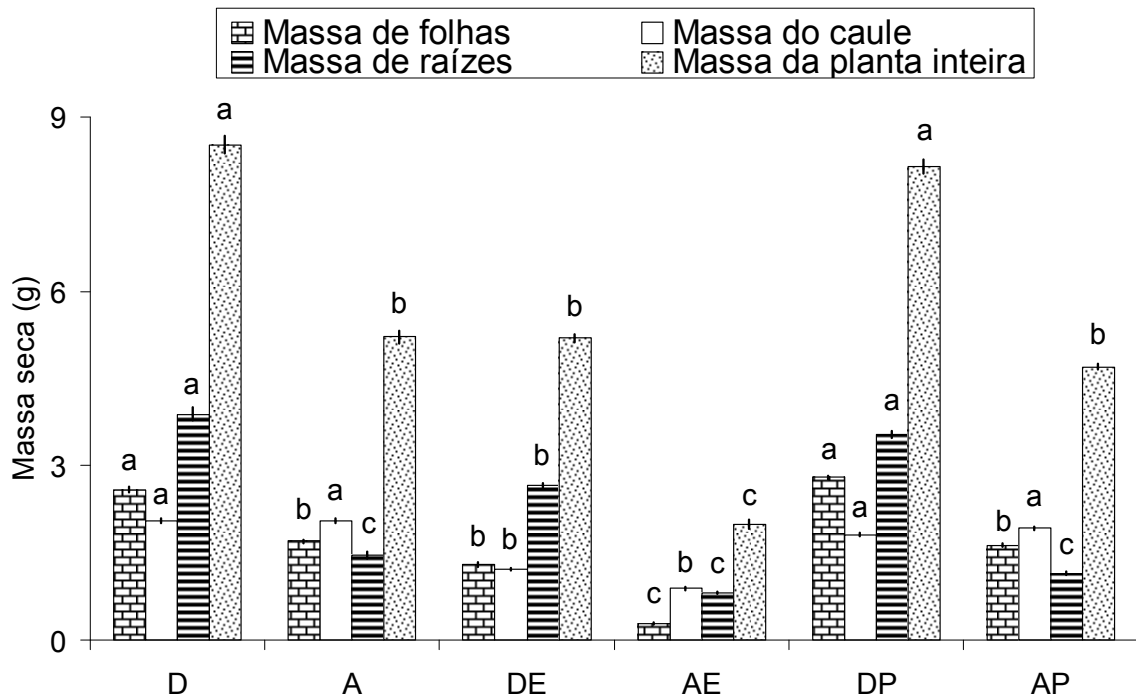
4.1. Experimento 1

4.1.1. *Guazuma ulmifolia*

O alagamento (A) promoveu uma redução na incorporação de massa seca de folhas, raízes e da planta inteira em *G. ulmifolia* quando comparadas às plantas cultivadas em substrato drenado (D), mas não afetou a incorporação de massa seca dos caules. A aplicação de “Ethrel” em plantas mantidas em substrato drenado (DE) causou redução da massa seca em todos os órgãos da planta e da planta toda quando comparadas ao controle drenado (D), apresentando resultado semelhante ao das plantas alagadas (A) na massa seca de folhas e da planta inteira. A incorporação de massa seca de raízes nas plantas alagadas (A) foi menor do que nas plantas mantidas em substrato drenado com aplicação de “Ethrel” (DE) provavelmente devido ao alagamento e conseqüentemente à menor quantidade de oxigênio disponível nas plantas alagadas (A). A aplicação de “Ethrel” em plantas submetidas ao substrato alagado (AE) provocou intensa redução na incorporação de massa seca de todos os órgãos, com exceção da massa seca de raízes. A aplicação de nitrato de prata não atenuou o efeito causado pelo alagamento (Figura 1I).

O menor incremento no alongamento do caule foi observado nas plantas cultivadas em substrato alagado que receberam aplicação de “Ethrel” (AE) (Tabela 3), sugerindo, que o “Ethrel” exógeno somado ao etileno endógeno provocou a redução no alongamento do caule. Além disso, a maior abscisão de folhas foi observada nas plantas deste mesmo tratamento (AE), juntamente com as plantas alagadas que receberam aplicação de nitrato de prata (AP) (Tabela 4), que provavelmente resultou em uma menor taxa fotossintética. As plantas mantidas em substrato alagado (A) tiveram uma maior abscisão de folhas quando comparadas às plantas do substrato drenado (D) (Tabela 4, Figura 2I e 2II) e a aplicação de “Ethrel” em plantas mantidas em substrato drenado ou alagado (DE e AE) aumentou a abscisão das folhas quando comparadas às plantas drenadas e alagadas (D e A

I



II

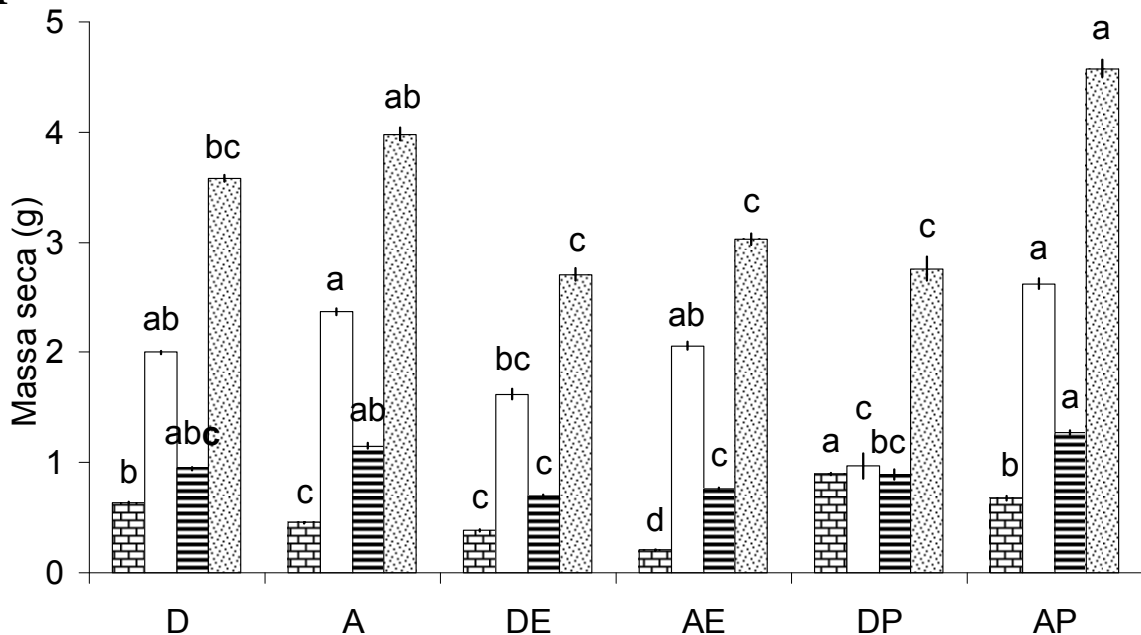


Figura 1: Massa seca de folhas, caule, raízes e da planta inteira de *Guazuma ulmifolia* (I) e de *Sesbania virgata* (II) após 45 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP). Barras iguais, correspondente à massa seca de determinado órgão ou da planta inteira, seguidas de pelo menos uma letra igual não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$), $n = 9$. Os traços verticais acima das barras no gráfico indicam o erro padrão.

Tabela 3: Porcentagem de incremento no alongamento e na espessura do caule e no alongamento da raiz em plantas de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP). Os valores indicam a média \pm erro padrão. Os dados do incremento no alongamento do caule, na espessura do caule e no alongamento da raiz foram transformados utilizando-se $\sqrt{x+0,5}$.

	Caule						Raiz					
	Alongamento (%)			Espessura da base (%)			Alongamento (%)					
	<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>	<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>	<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>			
D	40,835 \pm 1,89	ab	24,899 \pm 0,48	b	51,674 \pm 1,38	b	24,551 \pm 0,44	e	79,882 \pm 1,03	a	-3,264 \pm 0,72	b
A	33,736 \pm 1,86	ab	30,070 \pm 0,51	b	96,296 \pm 2,93	a	61,489 \pm 1,82	bc	42,450 \pm 1,18	a	3,294 \pm 0,97	ab
DE	22,339 \pm 1,76	b	63,889 \pm 2,65	a	19,655 \pm 0,78	c	32,912 \pm 1,49	de	71,473 \pm 2,17	a	-5,411 \pm 0,51	b
AE	4,580 \pm 0,40	c	59,827 \pm 2,09	a	139,390 \pm 6,92	a	116,495 \pm 3,79	a	18,670 \pm 0,81	a	9,764 \pm 0,63	a
DP	43,984 \pm 2,08	a	32,129 \pm 0,61	b	47,064 \pm 1,37	b	39,549 \pm 1,09	cd	87,748 \pm 1,71	a	-4,676 \pm 1,11	b
AP	34,416 \pm 2,07	ab	32,446 \pm 0,54	b	104,311 \pm 4,08	a	87,955 \pm 2,63	ab	43,490 \pm 1,23	a	10,176 \pm 1,17	a

Médias seguidas de pelo menos uma letra igual na mesma coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$), $n=9$.

Tabela 4: Porcentagem do número de folhas produzidas e que sofreram abscisão em plantas de *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP). Os valores indicam a média \pm erro padrão. Os dados do número de folhas produzidas e que sofreram abscisão foram transformados utilizando-se $\sqrt{x+0,5}$.

	Produção (%)				Abscisão (%)			
	<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>		<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>	
D	54,475 \pm 2,75	a	77,619 \pm 1,72	a	13,173 \pm 1,69	c	68,941 \pm 2,31	a
A	44,075 \pm 1,75	a	69,682 \pm 1,02	a	44,667 \pm 2,69	b	73,015 \pm 1,84	a
DE	37,821 \pm 3,02	a	89,801 \pm 3,34	a	49,466 \pm 2,28	b	69,021 \pm 1,29	a
AE	13,788 \pm 1,61	b	37,830 \pm 3,19	b	91,406 \pm 1,08	a	66,984 \pm 1,33	a
DP	59,137 \pm 2,80	a	77,711 \pm 1,83	a	14,666 \pm 1,24	c	66,402 \pm 1,08	a
AP	39,944 \pm 2,23	a	81,216 \pm 1,58	a	54,801 \pm 1,93	ab	58,148 \pm 1,98	a

Médias seguidas de pelo menos uma letra igual na mesma coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey ($P < 0,05$), $n=9$.

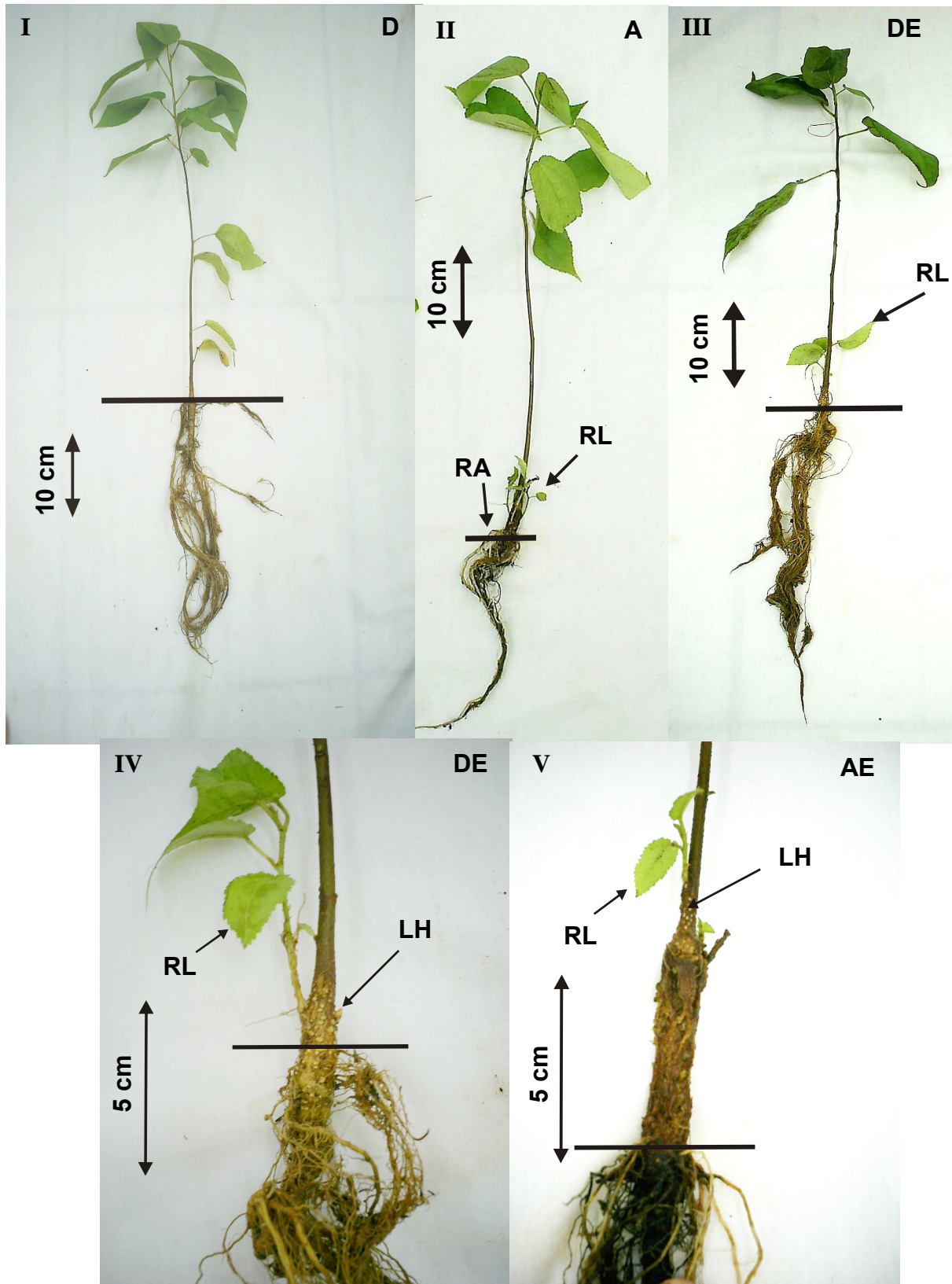


Figura 2: Plantas de *Guazuma ulmifolia* após 45 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: (I) drenado – D, (II) alagado – A, (III) drenado com aplicação “Ethrel” – DE, (IV) detalhes de plantas drenadas com aplicação de “Ethrel” - DE e (V) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” - AE. As setas indicam lenticelas hipertrofiadas (LH), ramo lateral (RL) e raiz adventícia (RA). As linhas indicam o nível do substrato.

respectivamente). A abscisão nas plantas alagadas (A), as drenadas com aplicação de “Ethrel” (DE) e as alagadas com aplicação de nitrato de prata (AP) não diferiram entre si (Tabela 4). As plantas drenadas que receberam aplicação de “Ethrel” (DE) também apresentaram redução do incremento no alongamento do caule, porém, apresentaram resultado semelhante ao das plantas drenadas (D), alagadas (A) e das alagadas que receberam aplicação de nitrato de prata (AP). A aplicação de nitrato de prata não atenuou o efeito causado pelo alagamento (Tabela 3). Nos tratamentos em que as plantas foram mantidas em substrato alagado (A, AE e AP) essas apresentaram maior incremento na espessura da base do caule, sendo que o “Ethrel” não acentuou significativamente este incremento, e a prata não atenuou a resposta (Tabela 3). Isso sugere que a concentração utilizada de nitrato de prata não inibiu efetivamente o etileno endógeno ou a forma de aplicação dos fitorreguladores não foi eficiente. As plantas mantidas em substrato drenado que receberam aplicação de “Ethrel” (DE) apresentaram o menor incremento na espessura da base do caule, porém, as plantas somente drenadas (D) e as drenadas que receberam aplicação de nitrato de prata (DP), não apresentaram diferença entre si, contudo, apresentaram menor incremento na espessura da base do caule do que as plantas drenadas que receberam aplicação de “Ethrel” (DE) (Tabela 3). Não houve diferença no alongamento da raiz entre os tratamentos. (Tabela 3). A Figura 2II (A) e 2V (AE), mostra plantas com raízes enegrecidas, indicando que houve morte das raízes das plantas submetidas ao alagamento.

Uma diminuição da formação de folhas foi observada somente nas plantas que foram cultivadas em substrato alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), sendo que as plantas dos demais tratamentos não apresentaram diferença na produção de folhas (Tabela 4).

A hipertrofia de lenticelas na base do caule de *G. ulmifolia* foi verificada a partir do 3º dia em plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” e a partir do 5º dia nas somente alagadas ou naquelas alagadas que receberam aplicação de nitrato de prata. Após 15 dias de alagamento, o número de lenticelas foi similar nos tratamentos com plantas cultivadas em substrato alagado (A, AE e AP – Tabela 5). Os tratamentos com plantas mantidas em substrato drenado (D) e as plantas com o substrato drenado que receberam aplicação de nitrato de prata (DP) não apresentaram lenticelas hipertrofiadas, sendo que as únicas plantas drenadas que apresentaram essa estrutura foram aquelas tratadas com “Ethrel” (DE – Figura 2IV),

Tabela 5: Quantidade de lenticelas hipertrofiadas em uma área de 0,25 cm² em *Guazuma ulmifolia*, largura e comprimento da rachadura em *Sesbania virgata* e o número de raízes adventícias em *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 15 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP). Os valores indicam a média ± erro padrão. Os dados do número de lenticelas e do número de raízes adventícias foram transformados utilizando-se $\sqrt{x+0,5}$.

	Número de lenticelas		Rachadura				Número de RA			
			Largura (cm)		Comprimento (cm)					
	<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>				<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>	
D	0,0±0,0	c	0,141±0,002	d	2,480±0,034	b	0,0±0,0	a	0,0±0,0	c
A	16,778±0,24	a	0,221±0,004	bc	3,441±0,115	b	0,444±0,14	a	5,667±0,22	ab
DE	5,0±0,41	b	0,252±0,004	b	7,340±0,142	a	0,0±0,0	a	0,222±0,04	c
AE	18,778±0,29	a	0,338±0,003	a	7,203±0,167	a	0,0±0,0	a	5,222±0,24	b
DP	0,0±0,0	c	0,125±0,002	d	2,323±0,066	b	0,0±0,0	a	0,0±0,0	c
AP	15,667±0,28	a	0,200±0,004	c	2,916±0,035	b	0,556±0,11	a	8,0±0,32	a

Médias das rachaduras obtidas a partir da análise das duas maiores dos indivíduos.

Médias seguidas de pelo menos uma letra igual na mesma coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey (P<0,05), n=9.

Tabela 6: Número de ramos por planta em *Guazuma ulmifolia* e *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP). Os valores indicam a média ± erro padrão. Os dados do número de ramos foram transformados utilizando-se $\sqrt{x+0,5}$.

	Número de ramos			
	<i>G. ulmifolia</i>		<i>S. virgata</i>	
D	0,0±0,0	b	0,0±0,0	a
A	1,889±0,26	ab	0,0±0,0	a
DE	3,333±0,27	a	0,222±0,07	a
AE	3,444±0,30	a	0,222±0,04	a
DP	0,0±0,0	b	0,0±0,0	a
AP	0,0±0,0	b	0,0±0,0	a

Médias seguidas de pelo menos uma letra igual na mesma coluna não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey (P<0,05), n=9.

porém estas apareceram em menor quantidade quando comparadas às plantas mantidas em substrato alagado (A) (Tabela 5). A Figura 2V, mostra uma planta alagada com aplicação de “Ethrel” (AE) após 45 dias de alagamento, aonde não é mais possível visualizar as lenticelas separadamente na base do caule que ficou submerso pela água.

A formação de raízes adventícias foi observada em pequeno número nos tratamentos com plantas alagadas (A – Figura 2II) e com plantas alagadas que receberam aplicação de nitrato de prata (AP), o que não foi suficiente para proporcionar uma diferença significativa em relação aos demais tratamentos (Tabela 5).

O desenvolvimento de ramos, a partir de gemas submersas foi observado nas plantas alagadas (A – Figura 2II) e nas plantas com aplicação de “Ethrel”, tanto drenadas quanto alagadas (DE – Figura 2III e 2IV e AE – Figura 2V), porém, não foram todas as plantas que desenvolveram esta estrutura. A aplicação de nitrato de prata em plantas alagadas (AP) aparentemente inibiu a formação de ramos (Tabela 6).

4.1.2. *Sesbania virgata*

O alagamento (A) provocou a diminuição da incorporação de massa seca de folhas em *S. virgata* quando comparado ao controle drenado (D). Este resultado foi intensificado nas plantas alagadas pela aplicação de “Ethrel” (AE) e atenuado pela aplicação de nitrato de prata (AP), sendo que as plantas mantidas em substrato drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) foram as que apresentaram maior incorporação de massa seca de folhas (Figura 1II), entretanto não houve diferença na taxa de abscisão de folhas entre os tratamentos (Tabela 5). Já, os tratamentos com plantas controle drenadas (D) e alagadas (A) não diferiram na incorporação de massa seca do caule, das raízes e da planta inteira. A aplicação de “Ethrel” em plantas mantidas em substrato drenado (DE) provocou a redução da massa seca de folhas, porém, a massa seca de caule, raízes e da planta inteira continuou igual quando comparadas às plantas somente drenadas (D). A aplicação de “Ethrel” em plantas submetidas ao alagamento (AE) causou uma redução na massa seca de folhas, raízes e da planta inteira quando comparadas às plantas somente alagadas (A) (Figura 1II).

Plantas de *S. virgata* mantidas em substrato drenado que receberam aplicação de nitrato de prata (DP) apresentaram maior incorporação na massa de folhas, porém, menor incorporação da massa seca ao caule do que às plantas drenadas (D). Da mesma forma, a aplicação de nitrato de prata em plantas submetidas ao substrato alagado (AP) possibilitou o aumento da massa seca de folhas quando comparadas às plantas alagadas (A) e às que receberam aplicação de “Ethrel” (DE e AE) (Figura 1II).

Um maior incremento no alongamento do caule foi observado em plantas mantidas em substrato drenado ou alagado que receberam a aplicação de “Ethrel” (DE e AE), sendo que os demais tratamentos não apresentaram diferença entre si no alongamento do caule (Tabela 3). O alagamento (A) estimulou um aumento no incremento na espessura da base do caule, e a aplicação de “Ethrel” (AE) e de nitrato de prata (AP) aumentou esse efeito. A aplicação de nitrato de prata não inibiu o aumento na espessura do caule de plantas alagadas (AP) (Tabela 3).

Todas as plantas mantidas em substrato drenado (D, DE e DP) apresentaram uma redução do incremento no alongamento da raiz e todas as plantas alagadas um aumento do incremento no alongamento da raiz (A, AE e AP), embora, as plantas drenadas (D) e as alagadas (A) não apresentaram diferença entre si (Tabela 3).

Da mesma forma que *G. ulmifolia*, plantas de *S. virgata*, quando cultivadas em substrato alagado recebendo a aplicação de “Ethrel” (AE – Figura 3III) apresentaram um menor número de folhas formadas no decorrer do experimento, porém, a aplicação de “Ethrel” às plantas drenadas (DE) promoveu um aumento na formação de folhas, mesmo resultado apresentado pelas plantas alagadas (A), drenadas (D), e as que receberam aplicação de nitrato de prata (DP e AP). Já, o efeito do etileno, como promotor da abscisão foliar não foi observado em *S. virgata* (Tabela 5).

Plantas de *S. virgata* não apresentaram lenticelas hipertrofiadas e sim rachaduras na extensão do caule das plantas em todos os tratamentos. Porém, dos tratamentos com plantas mantidas em substrato alagado (A, AE e AP), a largura das rachaduras foi maior em plantas alagadas tratadas com “Ethrel” (Tabela 5 – Figura 3III e 3IV) e houve um aumento da extensão do caule ocupada por rachaduras (Figura 4) quando comparada às plantas dos tratamentos com substrato drenado (D, DE e DP), respectivamente. A aplicação de “Ethrel” somada ao alagamento (AE) intensificou esta resposta e estimulou a formação de rachaduras com maior

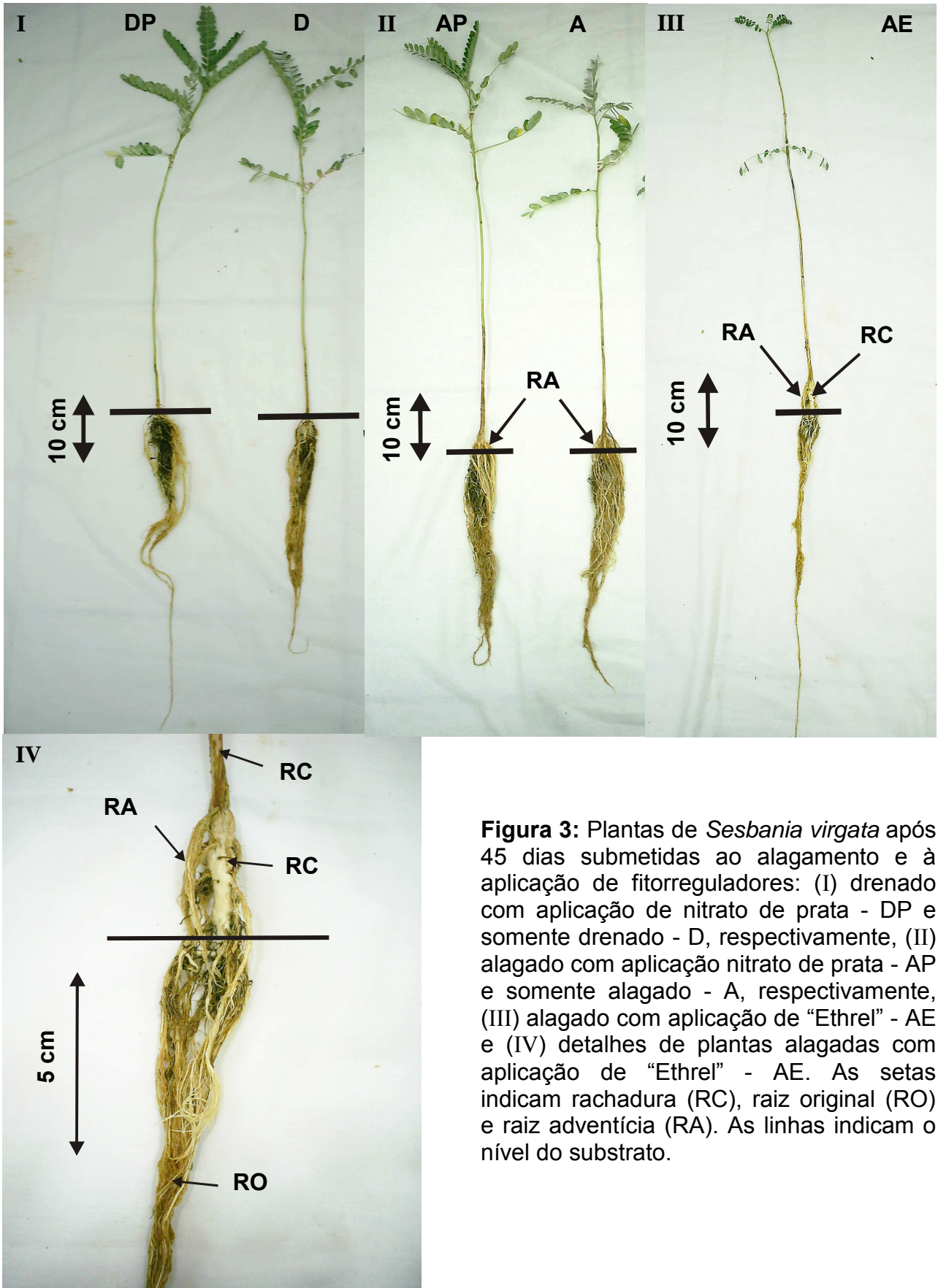


Figura 3: Plantas de *Sesbania virgata* após 45 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: (I) drenado com aplicação de nitrato de prata - DP e somente drenado - D, respectivamente, (II) alagado com aplicação nitrato de prata - AP e somente alagado - A, respectivamente, (III) alagado com aplicação de "Ethrel" - AE e (IV) detalhes de plantas alagadas com aplicação de "Ethrel" - AE. As setas indicam rachadura (RC), raiz original (RO) e raiz adventícia (RA). As linhas indicam o nível do substrato.

comprimento (Tabela 5) e em praticamente toda a extensão do caule (Figura 4) tanto em plantas drenadas (DE) quanto em plantas alagadas (AE). As plantas mantidas em substrato drenado com aplicação de “Ethrel” (DE) apresentaram rachaduras mais largas e com maior comprimento quando comparadas às plantas somente drenadas (D) e apresentaram largura semelhante às observadas nas plantas somente alagadas (A) (Tabela 5).

Nas plantas somente alagadas (A) e naquelas alagadas que receberam aplicação de nitrato de prata (AP), as rachaduras ocuparam uma maior porção do comprimento do caule quando comparadas às plantas somente drenadas (D) (Figura 4). A aplicação do nitrato de prata em plantas alagadas não atenuou a largura e o comprimento destas rachaduras (Tabela 5) e também não diminuiu a extensão do caule ocupado por elas (Figura 4).

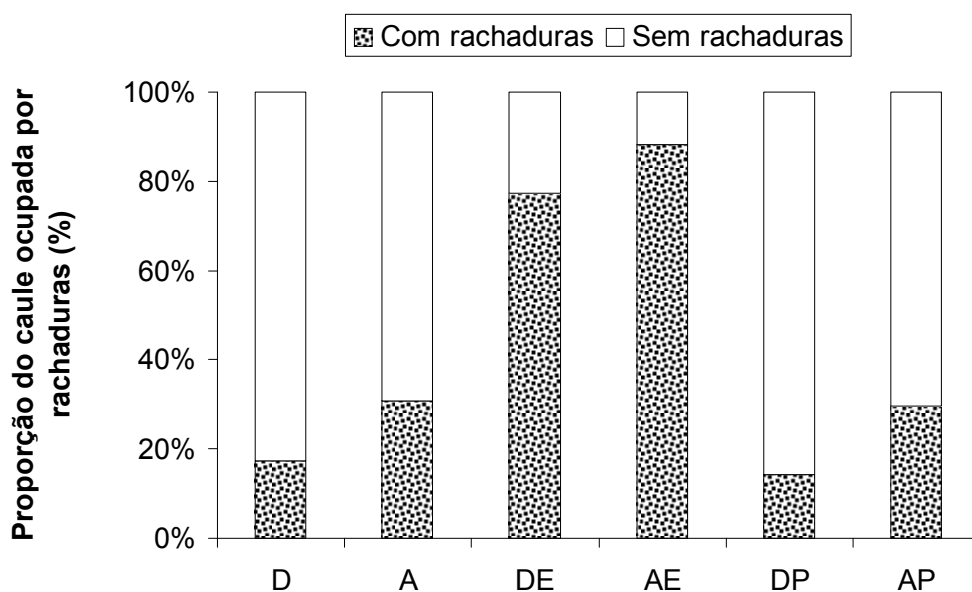


Figura 4: Proporção da altura do caule com e sem rachaduras em *Sesbania virgata* após 45 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP).

As plantas somente alagadas (A) e as alagadas com aplicação de nitrato de prata (AP) apresentaram os maiores números de raízes adventícias (Figura 3II). As plantas alagadas (A) não diferem das plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” (AE) quanto à produção de raízes adventícias. As únicas plantas mantidas

em substrato drenado que apresentaram o enraizamento adventício foram aquelas que receberam a aplicação de “Ethrel” (DE), em que poucas plantas apresentaram poucas raízes adventícias, porém, este resultado não diferiu estatisticamente dos tratamentos drenados que não apresentaram a formação de raízes adventícias (D e DP – Figura 3I) (Tabela 6).

O desenvolvimento de poucos ramos na extensão do caule foi observado apenas nas plantas cultivadas em substrato drenado ou alagado que receberam aplicação de “Ethrel” (DE e AE), sendo que a aplicação de nitrato de prata em plantas alagadas (AP) impediu a formação desses ramos, porém, não houve diferença entre estas e as plantas dos demais tratamentos (Tabela 6).

4.2. Experimento 2

4.2.1. *Guazuma ulmifolia*

O aparecimento de ramos em plantas de *G. ulmifolia* ocorreu a partir do 6º dia em diversas gemas localizadas na região submersa do caule em plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” (AE) ou de “Ethrel” + 6-BA (AE+6-BA), as quais apresentaram um maior número de ramos do que os demais tratamentos no final do experimento (AE – Figura 5III e Figura 6I e AE+6-BA – Figura 5IV e Figura 6I). A partir do 9º dia, os ramos começaram a aparecer em plantas alagadas (A) e naquelas alagadas que receberam aplicação de 6-BA (A6BA); do 12º dia em plantas drenadas que receberam aplicação de “Ethrel” + 6-BA (DE+6BA); do 21º dia em plantas drenadas que receberam aplicação de “Ethrel” (DE) e do 39º dia em plantas drenadas que receberam aplicação de 6-BA (D6BA). Esse experimento demonstrou que o alagamento somado à aplicação de “Ethrel” acelerou o processo de formação dos ramos, e que a aplicação de “Ethrel” e de 6-BA em plantas drenadas também estimulou a formação de ramos, porém, mais lentamente. As plantas drenadas (D – Figura 5I e Figura 6I) e as que receberam aplicação de nitrato de prata, tanto drenadas quanto alagadas (DP – Figura 6I e AP – Figura 5 VI e Figura 6I) não apresentaram a formação de ramos, sendo que, a aplicação de nitrato de prata inibiu a formação de ramos nas plantas alagadas. As plantas alagadas formaram um menor número de ramos basais (A – Figura 5II e Figura 6I), resultados semelhantes

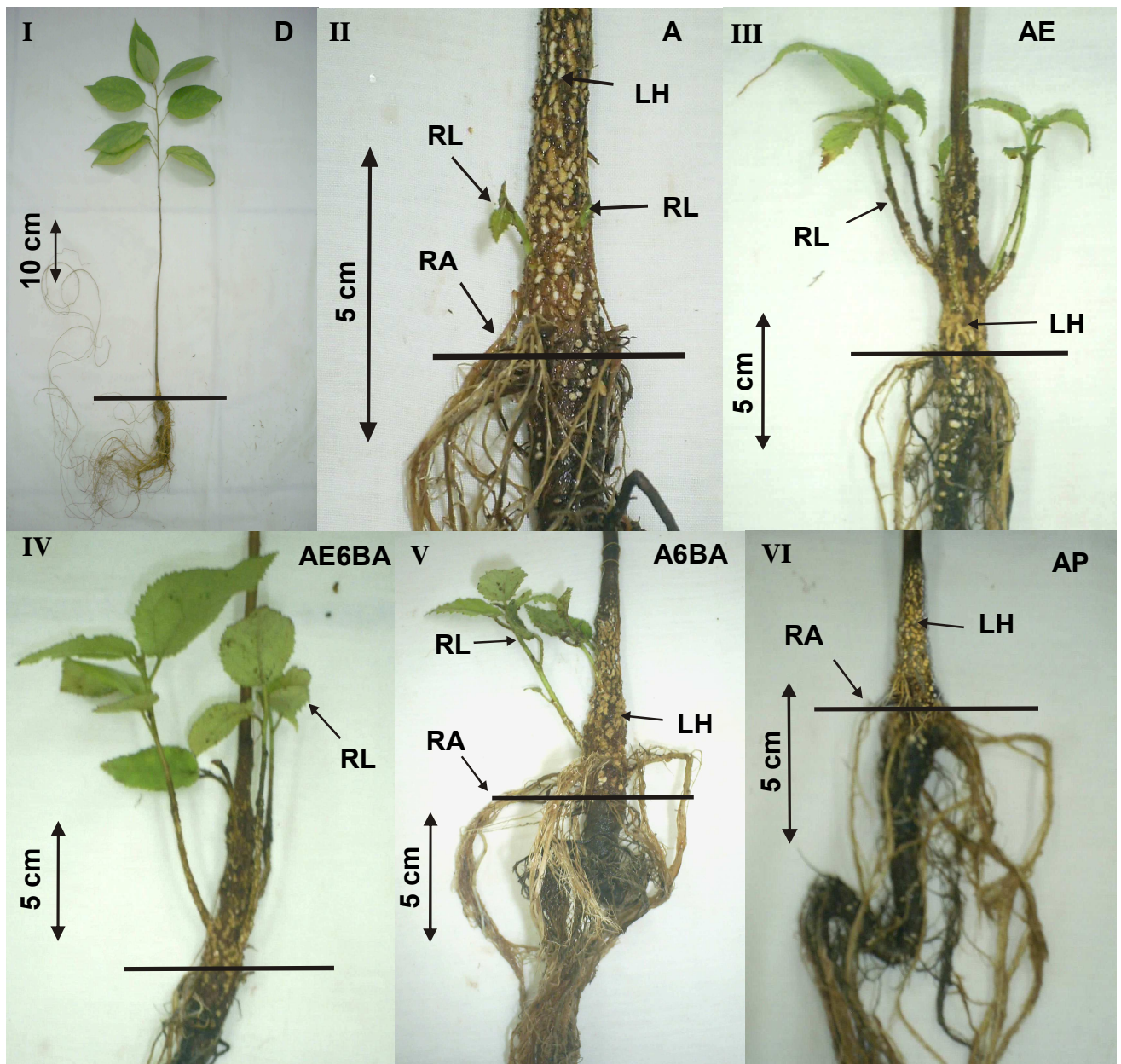


Figura 5: Plantas de *Guazuma ulmifolia* após 100 dias submetidas ao alagamento e à aplicação de fitorreguladores: (I) drenado – D, (II) detalhes de plantas alagadas - A, (III) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” - AE, (IV) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” e 6-BA – AE6BA, (V) detalhes de plantas alagadas com aplicação de 6-BA – A6BA e (VI) detalhes de plantas alagadas com aplicação de nitrato de prata - AP. As setas indicam lenticelas hipertrofiadas (LH), ramo lateral (RL) e raiz adventícia (RA). As linhas indicam o nível do substrato.

foram observados em plantas mantidas em substrato drenado recebendo aplicação de “Ethrel” (DE – Figura 6I), de “Ethrel” + 6-BA (DE+6BA – Figura 6I) e em substrato alagado com aplicação de 6-BA (A6BA – Figura 5V e Figura 6I).

O incremento no alongamento do caule foi maior nas plantas que não receberam a aplicação de fitorreguladores (D e A) e em plantas tanto drenadas quanto alagadas que receberam aplicação de 6-BA (D6BA e A6BA) ou nitrato de prata (DP e AP) e foi menor em plantas tanto drenadas quanto alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” (DE e AE) ou de “Ethrel” + 6-BA (DE+6BA e AE+6BA), porém não diferiram das plantas somente drenadas (D) (Figura 6I). Contudo, parece haver uma relação inversa do incremento no alongamento do caule e do número de ramos, pois à medida que o número de ramos aumentou, o incremento no alongamento do caule foi menor (Figura 6I).

4.2.2. *Sesbania virgata*

O aparecimento de ramos em plantas de *S. virgata* foi observado somente nas gemas que receberam aplicação de fitorreguladores em regiões não submersas na extensão do caule. Os mesmos surgiram apenas nos tratamentos com plantas tanto drenadas quanto alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” + 6-BA (DE+6BA – Figura 6II e AE+6BA – Figura 6II e Figura 7IV) ou somente de 6-BA (D6BA – Figura 6II e A6BA – Figura 6II e Figura 7V). Já, as plantas drenadas (D – Figura 6II e Figura 7I), alagadas (A – Figura 6II e Figura 7II), drenadas e alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” (DE – Figura 6II e AE – Figura 6II e Figura 7III) ou nitrato de prata (DP – Figura 6II e AP – Figura 6II e Figura 7VI) não apresentaram a formação de ramos no decorrer do experimento. O surgimento de ramos ocorreu a partir do 6º dia em plantas tanto drenadas quanto alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” + 6-BA (DE+6BA e AE+6BA) e alagadas que receberam aplicação de 6-BA (A6BA) e do 9º dia em plantas drenadas que receberam aplicação de 6-BA (D6BA).

Na figura 6II, podemos observar que o incremento no alongamento do caule foi menor nas plantas drenadas que receberam aplicação de 6-BA (D6BA), as quais também apresentaram um maior número de ramos em desenvolvimento na extensão do caule, juntamente com as plantas alagadas que receberam aplicação de 6-BA (A6BA). Já, o incremento no alongamento do caule foi maior nas plantas

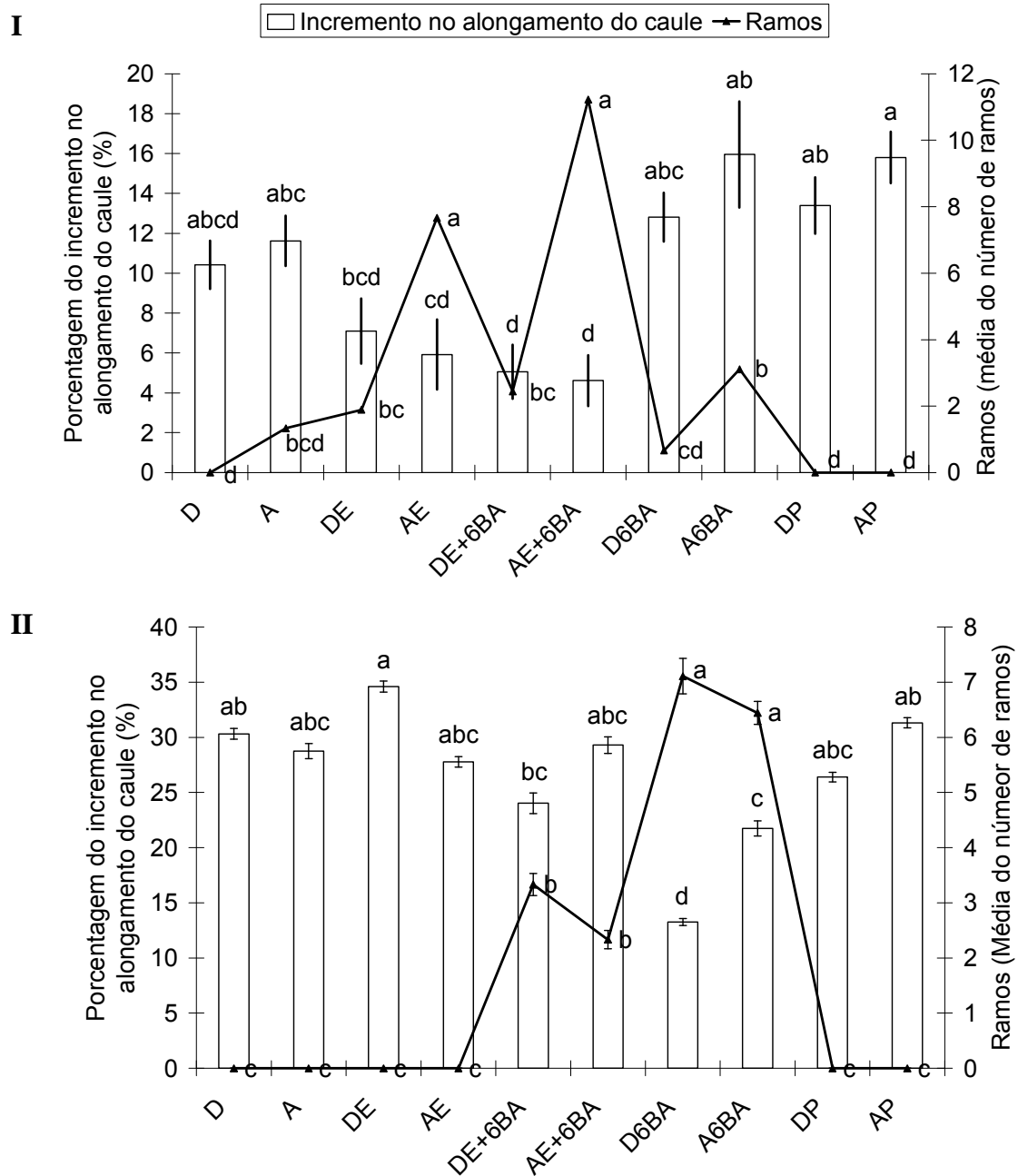


Figura 6: Porcentagem de incremento no alongamento do caule e média do número de ramos por planta em *Guazuma ulmifolia* (I) e em *Sesbania virgata* (II) após 100 dias de alagamento com aplicação de fitorreguladores: drenado (D), alagado (A), drenado com aplicação de “Ethrel” (DE), alagado com aplicação de “Ethrel” (AE), drenado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA (DE+6BA), alagado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA (AE+6BA), drenado com aplicação de 6-BA (D6BA), alagado com aplicação de “Ethrel” e 6-BA (A6BA), drenado com aplicação de nitrato de prata (DP) e alagado com aplicação de nitrato de prata (AP). As barras iguais, correspondente à porcentagem do incremento no alongamento do caule, seguidas de pelo menos uma letra igual não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P < 0,05$), $n=9$. A linha do gráfico representa a média do número de ramos, seguidas de pelo menos uma letra igual não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($P < 0,05$), $n=9$. Os traços verticais acima das barras no gráfico ou na linha do gráfico indicam o erro padrão. Os dados do número de ramos foram transformados utilizando-se $\sqrt{x+0,5}$.

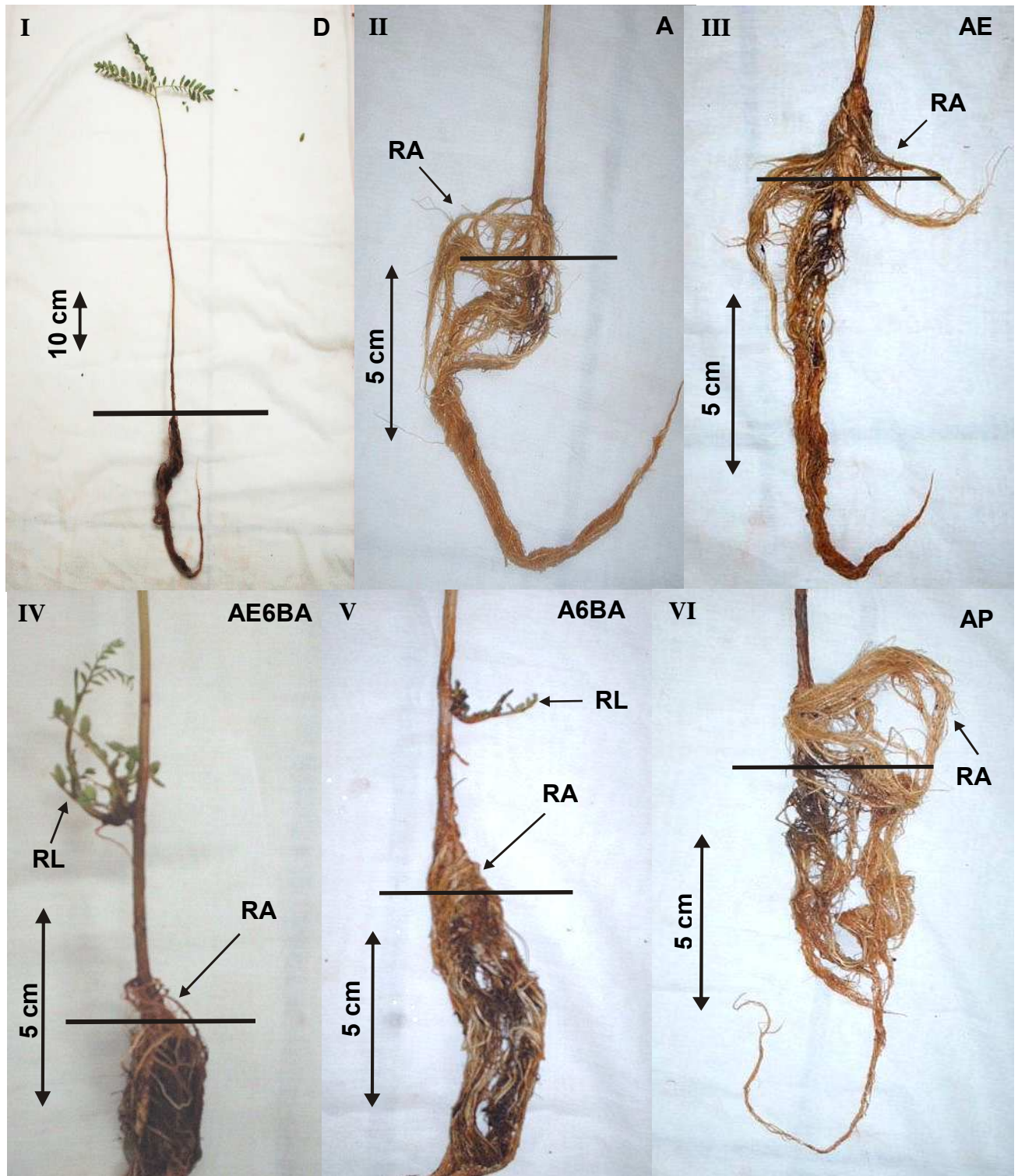


Figura 7: Plantas de *Sesbania virgata* após 100 dias em substrato: (I) drenado – D, (II) detalhes de plantas alagadas - A, (III) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” - AE, (IV) detalhes de plantas alagadas com aplicação de “Ethrel” e 6-BA - AE6BA, (V) detalhes de plantas alagadas com aplicação de 6-BA – A6BA e (VI) detalhes de plantas alagadas com aplicação de nitrato de prata - AP. As setas indicam ramo lateral (RL) e raiz adventícia (RA). As linhas indicam o nível do substrato.

que não apresentaram a aplicação de fitorreguladores (D e A), em plantas tanto drenadas quanto alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” (DE e AE) ou nitrato de prata (DP e AP) e em plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” + 6-BA (AE+6BA), as quais não apresentaram o surgimento de ramos na extensão caule, com exceção das plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” e 6-BA (AE+6BA), o que indica que parece haver uma relação do incremento do caule com o número de ramos, pois à medida que o número de ramos aumentou, o incremento no alongamento do caule diminuiu.

5. Discussão e conclusão

5.1. Experimento 1

Foi observada uma redução na incorporação de massa seca de folhas, raízes e da planta inteira em plantas alagadas de *G. ulmifolia* e uma redução na incorporação de massa seca de folhas em plantas alagadas de *S. virgata*. Segundo Pimenta (1998), essa redução ocorre devido à queda da respiração aeróbia, a alterações no nível nutricional e devido à diminuição da taxa fotossintética que ocorrem durante o alagamento.

O alagamento provocou redução da massa seca das raízes, da parte aérea e da planta inteira de *Sebastiania commersoniana* (Kolb *et al.* 1998), das raízes e da parte aérea em plantas de *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.* 2000). Em plantas de *Lithraea molleoides*, as plantas alagadas apresentaram menor massa seca quando comparadas às plantas controle, mas quando se considerou as partes, somente o caule apresentou esta redução (Medri *et al.* 2007). Já, em plantas alagadas de *Jacaranda puberula* houve redução na massa seca principalmente de folhas (Pimenta *et al.* 1996), o que também foi observado em plantas alagadas de *G. ulmifolia* e *S. virgata*, as quais apresentaram uma diminuição na incorporação na massa seca de folhas. Porém, em *Talauma ovata* (Lobo & Joly 1995) e *S. virgata* (Davanso-Fabro *et al.* 1998) foi observado que o alagamento não afeta a massa seca das plantas. A menor incorporação de massa seca de raízes em solos sob saturação hídrica é causada, geralmente, com a morte e/ou com a inibição do crescimento das mesmas em resposta à deficiência de oxigênio no solo (Kolb *et al.* 1998, Medri *et al.* 1998), o que possivelmente aconteceu com *G. ulmifolia*, resultando em uma menor massa seca nas raízes devido a morte de parte do sistema radicial em plantas mantidas em substrato alagado.

Plantas mantidas em capacidade de campo de *G. ulmifolia* que receberam a aplicação de "Ethrel" apresentaram uma redução da massa seca de folhas, de raízes, do caule e da planta inteira e este resultado foi intensificado em plantas alagadas que receberam a aplicação deste fitorregulador, com exceção da massa seca do caule. Já em *S. virgata*, a aplicação de "Ethrel" somada à condição de alagamento provocou uma menor incorporação da massa seca de folhas, raízes e

da planta inteira. A aplicação de nitrato de prata em plantas alagadas de *S. virgata* atenuou a redução da massa seca de folhas, porém, como esta espécie não apresentou diferença entre os tratamentos quanto ao número de folhas que sofreram abscisão, propõe-se que o etileno tenha afetado o desenvolvimento das folhas e não sua senescência e nem a sua abscisão ou mesmo uma diminuição do número de folíolos apesar da folha não ter sofrido abscisão. A diminuição da massa seca de folhas e da planta inteira pode estar relacionada ao próprio alagamento, que condiciona a planta a uma baixa disponibilidade de oxigênio e estimula a produção de etileno endógeno (Armstrong *et al.* 1994). A aplicação de “Ethrel” em plantas sob condições de alagamento resultou na diminuição da massa seca da planta inteira em *P. dubium* (Medri *et al.* 1998) e em *C. urucurana* e *C. floribundus* (Colli 1998). Na alocação de matéria, a presença de “Ethrel” provocou redução principalmente na massa seca de folhas em duas espécies de *Croton*, devido à alta taxa de abscisão (Colli 1998).

Tanto *G. ulmifolia* quanto *S. virgata* não tiveram seu alongamento do caule afetado em decorrência do alagamento. Resultados semelhantes foram obtidos por Gonçalves (2006) em *G. ulmifolia* e por Marques *et al.* em *Anadenanthera colubrina* que propôs que este crescimento normal em condições hipóxicas permitiria a sobrevivência da espécie por um determinado período em um ambiente alagado.

Uma redução do incremento no alongamento do caule foi observada nas plantas drenadas de *G. ulmifolia* que receberam aplicação de “Ethrel”, e quando somada ao alagamento, este resultado foi mais intenso. Segundo Kuo & Chen (1980), a aplicação de ethephon em plantas de *Lycopersion esculentum* alagadas resultou em um menor crescimento do caule e em experimentos realizados com *Zea mays*, Brailsford *et al.* (1993) concluíram que há um aumento da produção de etileno durante a hipoxia. Possivelmente, essa redução observada em *G. ulmifolia* foi causada devido à ação do etileno endógeno encontrado nas plantas alagadas somada ao etileno exógeno em plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel”. A diminuição do incremento no alongamento do caule foi observada em *T. avellanedae* (Davanso *et al.* 2003), *C. pachystachya* (Tejo 2003), *C. urucurana* (Colli 1998, Semprebom 2004) e em *L. molleoides* (Medri *et al.* 2007).

O aumento do incremento no alongamento do caule observado em plantas de *S. virgata* tratadas com “Ethrel” ocorreu, possivelmente, devido ao estímulo da extensão dos entrenós. Segundo Rogge *et al.* (1998), há uma queda na respiração

aeróbia de raízes de *S. virgata* após 60 dias de alagamento, porém esta queda, parece não comprometer o seu crescimento. Kende *et al.* (1998) propuseram que em plantas alagadas de *O. sativa* ocorre um crescimento do internó devido ao afrouxamento das células localizadas na zona de alongamento no internó mais jovem e segundo Vriezen *et al.* (2003), um dos motivos deste crescimento é o aumento da capacidade de produção de etileno pelo internó medido após a submersão.

Plantas alagadas de *G. ulmifolia* apresentaram um aumento do incremento na espessura do caule, semelhantemente observado em plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel” ou nitrato de prata. Em *S. virgata*, o alagamento provocou um aumento desse incremento e este resultado foi intensificado em plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel”. Resultados semelhantes foram observados em plantas alagadas de *A. japonica* (Yamamoto 1995a). O aumento do diâmetro provocado pelo alagamento e pela aplicação de “Ethrel” foi observado em *T. avellanedae* (Davanso *et al.* 2003). Isto ocorreu provavelmente devido ao aumento da formação de aerênquima, causando um intumescimento da base do caule, como sugerido por Pimenta *et al.* (1996) em *J. puberula*, o que pode facilitar a difusão interna do oxigênio da parte aérea para as regiões submersas da planta (Armstrong *et al.* 1994).

O alagamento e a aplicação de fitoreguladores não interferiram no alongamento da raiz em *G. ulmifolia*, no entanto, em *S. virgata*, o alagamento, aparentemente, aumentou o incremento no alongamento da raiz, porém não foi significativo. *Tabernaemontana catharinensis*, *G. ulmifolia* e *Mimosa bimucronata* também apresentaram este comportamento em condições de alagamento (Gonçalves 2006).

Tanto em *G. ulmifolia* quanto em *S. virgata*, houve um menor número de folhas produzidas nas plantas submetidas ao alagamento com aplicação de “Ethrel”. Em *G. ulmifolia*, o número de folhas de que sofreram abscisão foi maior nas plantas alagadas que receberam aplicação de “Ethrel”, sugerindo o etileno como responsável deste processo, porém, o nitrato de prata aplicado em plantas alagadas não atenuou a ação do etileno, apresentando resultado semelhante às plantas alagadas com aplicação de “Ethrel”. O alagamento não provocou abscisão em *S. virgata*, embora, causou uma redução na massa seca de folhas, o que, pode ter sido causado pela produção de folhas menores ou pela abscisão de alguns folíolos.

Davanso *et al.* (2003) em estudos realizados com plantas alagadas de *T. avellanadae*, relataram que estas apresentaram uma diminuição da área foliar e nos tratamentos com plantas em substrato drenado ou alagado que receberam aplicação de “Ethrel”, a diminuição da área poderia ser causada pela menor produção de folhas e pela intensa abscisão devido à aplicação do fitoregulador, além de causar uma menor produção de folhas e uma maior abscisão de folhas. Pimenta (1998) observou que plantas alagadas de *Campomanesia xanthocarpa* formaram uma menor quantidade de folhas novas. O alagamento reduziu o número de folhas em *C. urucurana* e *C. floribundus* devido à abscisão destas, o que possivelmente seria uma consequência do aumento da produção de etileno verificado em plantas destas espécies (Colli 1998). Semelhantemente, Tang & Kozlowski (1982b) observaram um aumento da abscisão de folhas em plantas de *Betula papyrifera* sujeitas a baixo teor de O₂ no solo. Porém, de forma semelhante à *S. virgata*, outras espécies também não tiveram abscisão pronunciada quando submetidas ao alagamento, como observado em *T. ovata* (Lobo & Joly 1995) e *L. molleoides* (Medri *et al.* 2007), provavelmente devido à grande adaptação destas a ambientes alagados.

Plantas de *G. ulmifolia* submetidas ao alagamento apresentaram a formação de lenticelas hipertrofiadas nas porções submersas do caule, enquanto que em plantas mantidas em substrato drenado com aplicação de “Ethrel” também apresentaram o desenvolvimento desta estrutura, porém, em menor quantidade, sendo que, a aplicação de “Ethrel” acelerou o aparecimento destas estruturas. Segundo Rogge *et al.* 1998, estas estruturas colaboraram na recuperação da respiração aeróbica nas raízes de plantas alagadas de *S. commersoniana*. Estudos realizados com plantas de *P. dubium* (Medri *et al.* 1998) tratadas com diferentes concentrações de “Ethrel” (120 e 240 mg.l⁻¹) mostraram a formação de um maior número de lenticelas quando comparadas às plantas-controle, sugerindo assim, um efeito sinérgico do alagamento com “Ethrel”. Segundo Armstrong *et al.* (1994), a proliferação de lenticelas hipertrofiadas está associada a uma intensa atividade felogênica logo acima do nível da água, auxiliando na oxigenação das raízes. Além disso, elas também têm a função de auxiliar na liberação de produtos tóxicos como etanol e etileno (Tsukahara & Kozlowski 1985).

Apesar de *S. virgata* não apresentar lenticelas hipertrofiadas, ela desenvolveu rachaduras, tanto em substrato alagado como drenado, porém, quando alagadas, estas rachaduras apresentaram-se mais largas, principalmente com aplicação de

“Ethrel”, além de tomarem praticamente toda a extensão do caule. A aplicação de “Ethrel” promoveu a formação de rachaduras com maior comprimento quando comparado aos demais tratamentos, observando-se que as respostas foram mais pronunciadas nas plantas submetidas à ação conjunta do alagamento e da aplicação de “Ethrel”, porém, o nitrato de prata não inibiu a ação do etileno na formação de rachaduras mais extensas. Em *S. virgata*, as rachaduras podem ampliar consideravelmente a exposição do tecido cortical aerenquimatoso à atmosfera, otimizando, assim, as trocas gasosas (Medri *et al.* 2002). A formação de rachaduras em plantas alagadas já foi observada nessa mesma espécie por Davanso-Fabro *et al.* (1998), e também em *J. puberula* (Pimenta *et al.* 1996), *T. avellanadae* (Davanso *et al.* 2002) e *Cytherexylum myrianthum* (Davanso-Fabro 2004; Gonçalves 2006).

Em *G. ulmifolia*, houve o desenvolvimento de raízes adventícias apenas nas plantas alagadas e nas alagadas com aplicação de nitrato de prata, porém, este resultado não foi significativo. Em todas as plantas alagadas de *S. virgata* houve enraizamento adventício. Segundo Visser *et al.* (1995), a auxina seria o principal fator regulador na formação de raízes adventícias durante o alagamento e que o etileno estaria envolvido no aumento da sensibilidade dos tecidos à ação das auxinas. A aplicação de “Ethrel” em plantas alagadas de *C. urucurana* estimulou a formação de raízes adventícias, enquanto que a aplicação de nitrato de prata resultou em uma inibição desta resposta, já em *C. floribundus*, a presença de “Ethrel” em plantas alagadas ocasionou a diminuição da formação destas raízes (Colli 1998). O enraizamento adventício foi verificado em plantas alagadas de *P. occidentalis* (Tsukahara & Kozlowski 1985), *Fraxinus mandshurica* (Yamamoto *et al.* 1995b), *S. commersoniana* (Kolb *et al.* 1998) e *Lepidium latifolium* (Chen *et al.* 2002), *G. umlifolia*, *C. myrianthum* e *M. bimucronata* (Gonçalves 2006).

A aplicação de “Ethrel” em plantas de *G. ulmifolia* submetidas ao substrato tanto drenado como alagado e as que foram somente alagadas apresentaram o desenvolvimento de ramos na base do caule. Já, plantas alagadas que receberam aplicação de nitrato de prata não apresentaram o desenvolvimento desta estrutura, sugerindo, então, uma tendência do surgimento destes ramos como decorrência da ação do etileno. Em *S. virgata*, os ramos apareceram nas plantas mantidas em substrato drenado ou alagado que receberam aplicação de “Ethrel”, porém, estes resultados não diferiram das plantas dos demais tratamentos. Segundo Yamamoto *et al.* (1995a), o desenvolvimento destas estruturas poderia estar ligado aos altos

teores de etileno ou com o bloqueio de transporte polar de auxinas e com a perda da dominância apical em porções submersas de *A. japonica*.

Segundo Colli (1998), o nitrato de prata bloqueou a ação do etileno nas respostas morfo-anatômicas ligadas ao etileno produzido durante um período prolongado de hipoxia em duas espécies de *Croton*, porém, no presente trabalho, a aplicação de nitrato de prata, aparentemente, não impediu a ação do etileno na incorporação de massa seca de raízes, caule e da planta inteira, no incremento do alongamento do caule e da raiz, no incremento da espessura do caule, na produção e na abscisão de folhas e no número de raízes adventícias para ambas as espécies. E ainda não impediu a ação do etileno na incorporação de massa seca de folhas e no número de lenticelas hipertróficas em *G. ulmifolia* e nem a altura e a largura das rachaduras, a extensão do caule ocupada por elas e na formação de ramos em *S. virgata*. Entretanto, o nitrato de prata atenuou as respostas típicas provocadas pelo alagamento em *C. urucurana* e *C. floribundus* (Colli 1998) como a redução do crescimento, o desenvolvimento de lenticelas hipertróficas, formação de raízes adventícias e a abscisão foliar. No presente trabalho, a concentração utilizada da solução de nitrato de prata aparentemente foi ideal para impedir a inibição da incorporação de massa seca nas folhas em *S. virgata* e a formação de ramos em *G. ulmifolia*. Isso sugere que diferentes concentrações de nitrato de prata sejam necessárias para a inibição das respostas típicas da ação do etileno de maneira distinta em diferentes espécies. Outro aspecto que deve ser considerado é que, nos experimentos conduzidos por Colli (1998), as aplicações de nitrato de prata foram feitas de 2 em 2 dias e no presente trabalho de 3 em 3 dias, segundo trabalhos com *T. avellanedae* realizados por Davanzo *et al.* (2003), portanto a disponibilidade de nitrato de prata pode não ter sido suficiente para inibir a ação do etileno satisfatoriamente nestas espécies.

5.1. Experimento 2

A formação de ramos na base do caule, observada em plantas de *G. ulmifolia*, teve como consequência, a diminuição do incremento no alongamento do caule. A aplicação de “Ethrel” exógeno somada à possível síntese de etileno endógeno pelas plantas alagadas estimulou um maior número de ramos e possivelmente, este foi o

motivo de uma diminuição do incremento no alongamento do caule. A aplicação de nitrato de prata inibiu esta resposta, reforçando o envolvimento do etileno na formação de ramos. Segundo Shimizu-Sato & Mori (2001), a aplicação de fitorreguladores indica que estes possuem um importante papel na regulação do crescimento dos ramos axilares. A brotação se relaciona não só com o aumento da produção de etileno, mas também com a presença de auxinas e citocininas, sendo que as auxinas derivadas do ápice da parte aérea possuem um papel repressor/inibitório sobre o crescimento das gemas laterais, enquanto as citocininas derivadas das raízes exercem papel promotor.

Kerbauy & Colli (1997) verificaram que a aplicação de “Ethrel” ou ACC (precursor do etileno) estimulava a brotação em ápices radiculares de *Catsetum fimbriatum* cultivado *in vitro*. Estes autores sugeriram que o efeito do etileno poderia estar relacionado com a redução do teor de auxinas, propiciando uma alteração no balanço endógeno de citocinina-auxina, com um aumento do teor da citocinina e uma diminuição do teor de auxina, favorecendo a brotação. Em trabalhos realizados por Peres & Kerbauy (1999) foi observado que o acúmulo de auxina em raízes isoladas de duas cultivares de *C. fimbriatum* e sua alta capacidade de biossíntese de citocininas estimula a brotação, sendo que esse evento é mediado pela razão auxina/citocinina. O envolvimento do etileno na quebra da dominância apical foi observado por Colli (1998), que verificou quantidade significativa de gemas laterais na base do caule de duas espécies de *Croton* submetidas ao solo alagado ou não, tratadas com “Ethrel”. Estudos realizados com *C. urucurana* (Semprebom 2004) submetidas à aplicação de “Ethrel” ou com a associação de “Ethrel” e citocinina sugeriram que o etileno parece ser importante nos processos que levam à brotação dessas plantas, já que reduziu o crescimento em altura de plantas intactas e apresentou os maiores alongamentos dos ramos laterais quando aplicados especialmente associados com a citocinina. Em experimentos realizados por Haver *et al.* (2003), a aplicação de 1,7 mM de “Ethepon” diminuiu a dominância apical, provocando uma diminuição da razão auxina/citocinina 1 hora após a aplicação do “Ethepon”, promovendo o crescimento de ramos laterais.

No presente trabalho, somente plantas de *S. virgata* que receberam apenas aplicação de 6-BA apresentaram um grande desenvolvimento de ramos na gema selecionada para aplicação do fitorregulador e mostraram um menor incremento no alongamento do caule. A aplicação de “Ethrel” e 6-BA causou a redução do

desenvolvimento desses ramos, sugerindo que, para essa espécie, esta resposta pode não estar ligada ao etileno e sim, com a aplicação de uma citocinina.

À medida que foram surgindo os ramos, observou-se uma redução no incremento do alongamento do caule, tanto em *G. ulmifolia* quanto em *S. virgata*, que pode ser explicado como um crescimento compensatório, como sugerido por Yeang & Hillman (1981), em trabalhos realizados com *P. vulgaris*, em que concluíram que a inibição do crescimento apical fez com que os nutrientes e outros fatores de crescimento fossem canalizados para os ramos laterais como se fosse um crescimento contrabalanceado.

Ambas as espécies estudadas, *G. ulmifolia* e *S. virgata*, sobreviveram por um período de 100 dias de alagamento. Durante esse período, as plantas apresentaram diferentes respostas morfoanatômicas devido às condições de hipoxia impostas pelo alagamento o que, provavelmente, possibilitou sua sobrevivência durante esse período, devido à adaptação a esse ambiente hipóxico. A aplicação de "Ethrel" intensificou algumas destas respostas em ambas as espécies.

Os resultados obtidos no presente trabalho corroboram ao que foi proposto por Yamamoto (1995a), sugerindo o envolvimento do etileno na formação de ramos em *G. ulmifolia*, especialmente pela inibição pelo nitrato de prata, entretanto, aparentemente, a citocinina também contribui para a formação de ramos em *G. ulmifolia*. Já em *S. virgata*, o desenvolvimento dos ramos parece estar envolvido com a citocinina, pois a presença do etileno exógeno liberado pela aplicação de "Ethrel" associado à citocinina diminuiu a formação dos mesmos.

6. Referências

- ARMSTRONG, W.; BRÄNDLE, R.; JACKSON, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, v.43, n.4, p.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**, v.25, n.009, p.436-441.
- BRADFORD, K. J.; DILLEY, D. R. 1978. Effects of root anaerobiosis on ethylene production, epinasty, and growth of tomato plants. **Plant Physiology**, v.61, p.506-509.
- BRADFORD, K. J.; YANG, S. F. 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropano-1-carboxylic acid an ethylene precursor in waterlogged tomato plants. **Plant Physiology**, v.65, p.322-326.
- 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* L. in response to sub-ambient partial pressures of oxygen. **Plant Cell and Environment**, v.16, p.1071-1080.
- 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**, v.48, p.119-128.
- CLINE, M. G. 1997. Concepts and terminology of apical dominance. **American Journal of Botany**, v.84, p.2064-1069.
- CLINE, M. G. 2000. Execution of the auxin replacement apical dominance experiment in temperate woody species. **American Journal of Botany**, v.87, p.182-190.
- 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.
- COLLI, S. 2004. Etileno. In: KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Guanabara Koogan, p.308-332.
- CÔME, D.; CORBINEAU, F.; SOUNDAIN, P. 1991. Beneficial effects of oxygen deprivation on germination and plant development. In JACKSON, M. B.; DAVIES, D. D.; LAMBERS H. (eds.). **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry**. SBP Academic Publishing, The Hague, p.69-83.

DAT, J. F.; CAPELLI, N.; FOLZER, H.; BOURGEADE, P.; BADOT, P. 2004. Sensing and signalling during plant flooding. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.42, p.273-282.

DAVANSO-FABRO, V. M. 2004. **Tolerância à inundação: ecofisiologia e morfo-anatomia de *Citharexillum myrianthum* Cahm. (Verbenaceae)**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.

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**, v.41, p.475-482.

DAVANSO, V. M.; MEDRI, M. E.; SOUZA, L. A.; COLLI, S. 2003. *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) Submitted at the flooding and the "Ethrel" and Silver Nitrate application. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.46, n.1, p.57-64.

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**, v.45, n.3, p.375-384.

DUN, E. A.; FERGUSON, B. J.; BEVERIDGE, C. A. 2006. Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms? **Plant Physiology**, v.142, p.812-819.

EINSINGER, S. M. 1984. **Levantamento dos gêneros *Sesbania*, *Indigofera* e *Tephrosia* no Rio Grande do Sul**. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.

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**, v.25, p.453-458.

ERNST, W. H. O. 1990. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environment. **Aquatic Botany**, v.38. p.73-90.

ESAU, K. 1990. **Anatomia das plantas com sementes**. Edgard Bluscher, São Paulo.

GONÇALVES, R. C. 2006. **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.

HARRISON, M. A.; KAUFMAN, P. B. 1982. Does ethylene play a role in the release of lateral buds (Tillers) from apical dominance in oats? **Plant Physiology**, v.70, p.811-814.

HAYER, D. L.; SCHUCH, U. K.; LOVATT, C. J. 2003. Exposure of petunia seedlings to ethylene decreased apical dominance by reducing the ratio of auxin to cytokinin. **Journal of Plant Growth regulation**. v.21, n.4, p.459-468.

JOLY, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In JACKSON, M. B.; DAVIES, D. D.; LAMBERS H. (eds.). **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry**. SBP Academic Publishing, The Hague, p.23-34.

KENDE, H.; VAN DER KNAAP, E.; CHO, H. T. 1998. Deepwater rice: a model plant to study stem elongation. **Plant Physiology**, v.118, p.1105-1110.

KERBAUY, G.B.; COLLI, S. 1997. Increased conversion of root tip meristem of *Catsetum fimbriatum* into protocorm-like bodies mediated by ethylene. **Lindleyana**, v.12, p.59-63.

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**, v.21, p.305-312.

KRASNY, M.E.; VOGT, K. A.; ZASADA, J. C. 1988. Establishment of four Salicaceae species on river bars in interior Alaska. **Holarctic Ecology**, v. 11, p. 210-219.

KUO, C. G.; CHEN, B. W. 1980. Physiological of tomato cultivars to flooding. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 105, n. 5, p. 751-755.

LARSON, K. D.; SCHAFFER, B.; DAVIES, F. S. 1991. Flooding, leaf gas exchange, and growth of mango in containers. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 116, n. 1, p. 156-160.

LEVITT, J. 1980. **Responses of plants to environmental stresses**. Academic Press, v.2, New York, p. 213-228.

LIU, J. H.; REID, D. M. 1992. Auxin and ethylene-stimulated adventitious rooting in relation to tissue sensitivity to auxin and ethylene production in sunflower hypocotyls. **Journal of Experimental Botany**, v. 43, p. 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 matas de brejo. **Revista Brasileira de Botânica**, v.18, p.177-183.

LORENZI, H. 2002. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. vol. 1. Instituto Plantarum, São Paulo.

MALTBY, E. 1991. Wetlands – their status and role in the biosphere. In JACKSON, M. B.; DAVIES, D. D.; LAMBERS H. (eds.). **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry**. 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. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 39, p.385-392.

MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; COLLI, S. MÜLLER, C. 2002. Estudos sobre tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In BIANCHINI, E.; SHIBATTA, O. A.; PIMENTA, J. A. (Eds.) **A Bacia do Rio Tibagi**. Londrina, PR: MC Gráfica. p.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**, v.21, p.261-267.

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 as alagamento. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 29, n. 1, p.15-22.

NIE, XIANZHOU; SINGH, RUDRA P.; TAI, GEORGE C. C. 2002. Molecular characterization and expression analysis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase homologs from potato under abiotic and biotic stress. **Genome**, v. 45, p.905-913.

PERATA, P.; ALPI, A. 1993. Plant responses to anaerobiosis. **Plant Science**, v.93, p.1-17.

PERES, L. E. P.; KERBAUY, G. B. 1999. High cytokinin accumulation following root tip excision changes the endogenous auxin-to-cytokinin ratio during root-to-shoot conversion in *Catasetum fimbriatum* Lindl (Orchidaceae). **Plant Cell Reports**, v.18, p.1002-1006.

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

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**, v.19, p.215-220.

PIMENTA, J. A.; ORSI, M. M.; MEDRI, M. E. 1994. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Coleus blumei* Benth. submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. **Revista Brasileira Biologia**, v.53, p.427-433.

POTT, A.; POTT, V. 1994. **Plantas do Pantanal**. Brasília: EMBRAPA-SPL, 320 p.

PRASAD, T. K.; CLINE, M.G. 1985. Mechanical perturbation-induced ethylene releases apical dominance in *Pharbitis nil* by restricting shoot growth **Plant Science**, v.41, p.217-222.

PRASAD, T. K.; CLINE, M.G. 1987. The role of gravity in apical dominance: Effects of clinostating on shoot inversion-induced ethylene production shoot elongation and lateral bud growth. **Plant Physiology**, v.83, p.505-509.

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, p.153-158.

SCHAFFER, B. 1998. Flooding responses and water-use efficiency of subtropical and tropical fruit trees in a environmentally-sensitive wetland. **Annals of Botany**, v.81, p.475-481.

SCHAFFER, B.; ANDERSEN, P. C.; PLOETZ, R. C. 1992. Responses of fruit crops to flooding. **Horticultural Reviews**, v.13, p.257-313.

SEMPREBOM, T. R. 2004. **Efeito do Ethrel e da Citocinina sobre a brotação de Croton**. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

SENA GOMES, A. R.; KOZLOWSKI, T. T. 1988. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. **Biotropica**, v. 20, p.286-293.

SERÔDIO, M. I.; NOVAIS, M. C. 1991. Nutrients, photosynthesis and growth of wheat unnder waterlogging soil conditions. **Revista Brasileira de Botânica**, v.14, p.97-101.

SHIMIZU-SATO, S.; MORI, H. 2001. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. **Plant Physiology**, v.127, p.1405-1413.

TANAKA, M.; TAKEI, K.; KOJIMA, M.; SAKAKIBARA, H.; MORI, H. 2006. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. **The Plant Journal**, v.45, p.1028-1036.

TANG, Z. C.; KOZLOWSKI, T. T. 1982a. Physiological, morphological, and growth responses of *Platanus occidentalis* seedlings to flooding. **Plant and Soil**, v.66, p.243-255.

TANG, Z. C.; KOZLOWSKI, T. T. 1982b. Some physiological and growth responses of *Betula papyfera* seedling to flooding. **Physiologia Plantarum**, v.55, p.415-420.

TEJO, J. M. 2003. **Efeito do "Ethrel", nitrato de prata e cloreto de cobalto em plantas de Cecropia pachystachya Trec. (Cecropiaceae) submetidas ao alagamento**. Trabalho de Conclusão de Curso. Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

TSUKAHARA, H.; KOLOWSKI, T. T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. **Plant and Soil**, v. 88, p.123-132.

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

VISSER, E. J. W.; BÖGEMANN, G. M.; BLOM, V. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. 1996a. Ethylene accumulation in waterlogged *Rumex* plants promotes formation of adventitious roots. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 296, p.403-410.

VISSER, E. J. W.; COHEN, J. D.; BARENDSE, G. W. M.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. 1996b. An ethylene-mediated increased in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. **Plant Physiology**, v.112, p.1687-1692.

VISSER, E. J. W.; HEIJINK, C. J.; CAN 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 waterlogging. **Physiologia Plantarum**, v. 93, p.116-122.

VISSER, E. J. W.; VOESENEK, L. A. C. J.; VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. 2003. Flooding and plant growth. **Annals of Botany**, v.91, p.107-109.

VOESENEK, 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**, v.91, p.263-270.

VOESENEK, L. A. C. J.; BLOM, C. W. P. M. 1989. Growth responses of *Rumex* species in relation to submergence and ethylene. **Plant, Cell & Environment**, v.12, p.433-439.

VRIEZEN, W. H.; ZHOU, Z.; VAN DER STRAETEN, D. 2003. Regulation of submergence-induced enhanced shoot elongation in *Oryza sativa* L. **Annals of Botany**, v.91, p.263-270.

YAMAMOTO, F. & KOZLOWSKI, T. T. 1987. Regulation by auxin and ethylene of responses of *Acer negundo* seedlings to flooding of soil. **Environmental and Experimental Botany**, v.27, p.329-340.

YAMAMOTO, F.; SAKATA, T.; TERAZAWA, K. 1995a. Growth, morphology, stem anatomy, and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. **IAWA Journal**, v.16, n.1, p.47-59.

YAMAMOTO, F.; SAKATA, T.; TERAZAWA, K. 1995b. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. **Tree Physiology**, v. 15, p.713-719.

YEANG, H. Y.; HILLMAN, J. R. 1981. Control of lateral bud growth in *Phaseolus vulgaris* L. by ethylene in the apical shoot. **Journal of Experimental Botany**, v.32, n.127, p.395-404.