



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL - UFMS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
MESTRADO



FERNANDA POLLI PINHEIRO

**RESTAURAÇÃO DE MATAS CILIARES POR PLANTAS
TOLERANTES AO ALAGAMENTO: UM ESTUDO DE CASO COM
HYMENAEA COURBARIL L. (FABACEAE)**

Campo Grande - MS
DEZEMBRO - 2021

FERNANDA POLLI PINHEIRO

**RESTAURAÇÃO DE MATAS CILIARES POR PLANTAS
TOLERANTES AO ALAGAMENTO: UM ESTUDO DE CASO COM
*HYMENAEA COURBARIL L. (FABACEAE)***

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Prof^a Dra. Edna Scremin Dias

Coorientadora: Prof^a Dra. Zildamara dos Reis Holsback

Campo Grande - MS

DEZEMBRO - 2021

Ficha Catalográfica

Pinheiro, Fernanda Polli

Restauração de matas ciliares por plantas tolerantes ao alagamento: um estudo de caso com *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae). Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

1. Matas Ciliares. 2. Sazonalidade. 3. *Hymenaea courbaril* L.

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Instituto de Biociências

Comissão Julgadora

Prof^a Dr^a Gisele Catian

Prof^a Dr^a Jane Rodrigues da Silva

Prof. Dr. Marcelo Leandro Bueno

Prof^a Dr^a Vanessa Pontara

Prof (a) Dr. (a) Edna Scremin Dias

Agradecimentos

Antes de tudo agradeço à minha família. Eles tornaram possível cada momento que já vivi durante este curso, me apoiando de todas as maneiras possíveis (e até as impossíveis).

Agradeço à minha orientadora Prof^a Dra. Edna Scremin Dias e à minha coorientadora Prof^a Dra. Zildamara dos Reis Holsback, pelos conhecimentos valiosos que adquiri por meio delas e por todo o tempo dispendido para me auxiliar.

Agradeço aos consultores responsáveis pela correção de meu projeto de pesquisa, Prof. Dr. Arnildo Pott, Prof. Dr. Geraldo Alves Damasceno Junior e Prof^a Dra. Vanessa Pontara, por suas contribuições e dicas preciosas.

Agradeço aos policiais ambientais do 3º grupamento da Polícia Militar Ambiental de Mato Grosso do Sul em Batayporã, pelo suporte logístico durante a coleta de frutos para a realização do presente trabalho.

Agradeço à Prof^a Dra. Ângela Sartori, pela identificação da espécie estudada.

Agradeço ao Prof. Dr. Valdemir Antônio Laura pelo empréstimo de materiais para o experimento e montagem do mesmo.

Agradeço à Prof^a Dra. Jane Rodrigues da Silva pelo auxílio durante a construção deste trabalho.

Agradeço à Prof^a Dra. Glaucia Moraes, que continua tirando minhas dúvidas mesmo depois de eu ter concluído a graduação.

Agradeço à minha banca de defesa: Prof^a Dr^a Gisele Catian, Prof^a Dr^a Jane Rodrigues da Silva, Prof. Dr. Marcelo Leandro Bueno e Prof^a Dr^a Vanessa Pontara.

Agradeço a todos os professores e colegas mestrandos que tive a oportunidade de conhecer e trabalhar durante a disciplina de Botânica de Campo em 2019, foram momentos marcantes durante este curso. Agradeço em especial a Larissa e Amanda, duas colegas de turma que se tornaram amigas.

Enfim, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), pela bolsa concedida – Código de Financiamento, e ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal pelo suporte para o desenvolvimento desta dissertação.

SUMÁRIO

Resumo Geral	6
General Abstract	7
Introdução geral	8
Artigo	11
Resumo	12
Abstract	13
Introdução	14
Material e métodos	16
Resultados	19
Discussão	30
Considerações finais	35
Referências	36

Resumo Geral

A vegetação de mata ciliar é pauta cada vez mais discutida devido ao papel fundamental desempenhado na manutenção da integridade ecológica dos corpos d'água e pelos seus serviços ambientais. As matas ciliares são legalmente definidas pelo Código Florestal como Áreas de Preservação Permanente (APP) e, apesar de estarem respaldadas por ele, têm sofrido diretamente os danos causados pelas ações humanas especialmente nas últimas décadas. Atividades como a exploração madeireira, o uso agropecuário e as alterações estruturais decorrentes da construção de hidrelétricas têm afetado diretamente esses ambientes. Além disso, a vegetação das APP's está sob constante influência do regime de cheia dos rios, que reflete tanto no grupo de espécies vegetais que ali ocorrem, quanto na aptidão das mesmas sobreviverem em ambiente com alterações na disponibilidade hídrica no solo. Neste contexto, o conhecimento da biologia de espécies plenamente adaptadas às mudanças na saturação hídrica do solo provocadas pelos ciclos de cheia, torna-se primordial para implementação de projetos de restauração ambiental. Nesta dissertação é apresentado um capítulo intitulado "Respostas ao alagamento em plantas jovens de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae)", no qual foi desenvolvido experimento controlado em casa de vegetação, e avaliadas as respostas ecofisiológicas e morfoanatômicas das plântulas.

Palavras-chave: Matas Ciliares, Sazonalidade, *Hymenaea courbaril*.

General Abstract

Riparian forest vegetation is increasingly discussed due to the fundamental role played in maintaining the ecological integrity of water bodies and for their environmental services. Riparian forests are legally defined by the Forest Code as Areas of Permanent Preservation (APP) and, despite being protected by it, they have directly suffered damage caused by human actions, especially in recent decades. Activities such as logging, agricultural use and structural changes resulting from the construction of hydroelectric plants have directly affected these environments. In addition, the APP's vegetation is under constant influence of the flood regime of the rivers, which reflects both on the group of plant species that occur there, and on their ability to survive in an environment with changes in water availability in the soil. In this context, knowledge of the biology of species fully adapted to changes in soil water saturation caused by flood cycles becomes essential for the implementation of environmental restoration projects. This dissertation presents a chapter entitled "Responses to flooding in young plants of *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae)", in which a controlled experiment was carried out in a greenhouse, and the ecophysiological and morphoanatomical responses of seedlings were evaluated.

Keywords: Riparian Forests, Seasonality, *Hymenaea courbaril* L..

Introdução geral

A importância da preservação da integridade de matas ciliares é indiscutível, pela sua contribuição na manutenção de corpos de água que, por sua vez, são imprescindíveis e desempenham inúmeros serviços ecossistêmicos (CAMPOS & LANDGRAF 2001). Matas ciliares contribuem para redução da erosão do solo e, quando localizadas em encostas, morros, ao longo de rios, córregos, lagos, lagoas e represas, constitui importante barreira para minimizar os impactos do escoamento pelas enxurradas, pois reduz a velocidade da água e permitem que ela percole e infiltre no solo (CAMPOS & LANDGRAF 2001). Para esses autores as matas ciliares contribuem de forma positiva para a recarga de águas subterrâneas, bem como para evitar os processos de assoreamento. Além disso, matas ciliares colaboram com a manutenção da biodiversidade sendo fonte essencial para abrigo e alimento para a fauna local.

Nas últimas décadas muito se discute sobre as necessidades de restauração de locais em que matas ciliares foram suprimidas ou perturbadas, e da necessidade de sua manutenção e preservação em locais que ainda estão íntegras. Sob diferentes pontos de vista, essas áreas também chamadas de zonas ripárias, estão sendo utilizadas para a criação de gado, por permitirem acesso direto a água dos rios (LIMA et al. 2000), para dessedentação animal. Além disso, a ocorrência de espécies arbóreas de interesse econômico nestas áreas de solos muito férteis, desperta interesse na exploração madeireira e de acesso aos recursos hídricos para vários fins, bem como para a produção de energia hidroelétrica.

As Matas Ciliares são áreas protegidas pelo Código Florestal Brasileiro (Lei 12651/2012), definidas como Áreas de Preservação Permanente (APP's) e constituem “*faixas marginais de qualquer curso d'água*”. O artigo 3º, II da Lei 12651/2012, relaciona a função das APP's para “preservar os recursos hídricos, paisagem, estabilidade geológica, biodiversidade, facilitar o fluxo gênico de fauna e flora, proteger o solo e assegurar o bem-estar de populações humanas”. No Código Florestal, especificamente no artigo 7º, cita que a vegetação presente em APP's deve ser mantida e preservada (BRASIL 2012). Apesar dos dispositivos legais e do amplo conhecimento sobre a importância da manutenção e preservação de Matas Ciliares, os conflitos relacionados ao uso de APP's ocorrem em todos os estados e regiões do Brasil. Diversos fatores levaram à superexploração e supressão da vegetação destas áreas, especialmente por ser difícil demarcar os limites da zona ripária que, em tese, ocupa os limites das planícies de inundação, com variações temporais e sazonais dos níveis de água no solo (LIMA et al. 2000).

Importante também considerar que o aquecimento global, resultante das mudanças climáticas observadas ao longo das últimas décadas, impacta diretamente os níveis de precipitação em todo o planeta (TRENBERTH 2011). A nova série de cenários de emissões de CO₂ publicada pela AR6, mostra os resultados do Projeto de Intercomparação de Modelos Climáticos Versão 6 (CMIP6) para estudos de alta confiança sobre a atribuição da influência humana no aumento da precipitação extrema, associada a ciclones tropicais, e que as mudanças do clima já estão afetando todas as regiões do planeta. Em todos os cenários apresentados no CNIP6 a marca de 1,5°C, que foi o limite mais ambicioso do Acordo de Paris, deve ser ultrapassada entre 2021 e 2040. Para cada aumento adicional do aquecimento global há mudanças maiores nos eventos extremos a exemplo da frequência de ondas de calor, tempestades e secas que afetam a agricultura. Para a Região da Monção da América do Sul, que compreende parte do Centro-Oeste brasileiro, haverá maiores aumentos de temperatura nos dias mais quentes do ano, com até duas vezes mais que a taxa de aquecimento global afetando, por exemplo, regiões produtoras de alimentos.

Ressalta-se que o IPCC é bastante conservador em seus relatórios aos tomadores de decisão, evidenciando que as estimativas regionalizadas apresentadas para os próximos 30 anos podem estar subestimadas (www.ipcc.ch). Neste cenário, estudos com enfoque no ecossistema ripário são primordiais pois oferecem informações para o manejo dos recursos hídricos, incluindo a restauração das matas ciliares. Estas ações são vitais para manter a quantidade e a qualidade dos recursos hídricos dentro das premissas da sustentabilidade. No entanto, estes aspectos nem sempre estão incorporados em políticas públicas na maioria das regiões brasileiras.

A importância vital das matas ciliares para a manutenção da quantidade e da qualidade e da quantidade de água nos distintos biomas brasileiros, foi uma das razões, para propor o presente trabalho. Também, a carência de informações sobre a história de vida de espécies arbóreas que vivem nestas áreas, nos motivou a estruturar esta dissertação, cujo objetivo foi desenvolver um estudo prático de alagamento de plântulas, usando como modelo a espécie *Hymenaea courbaril* L.

Desta forma esta dissertação conta com um capítulo elaborado em ambiente experimental com alagamento do solo de plântulas da espécie *Hymenaea courbaril* L., que ocorre naturalmente em formação de mata ciliar. No artigo: **Respostas ao alagamento em plantas jovens de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae)**, foi desenvolvido experimento

controlado em casa de vegetação, e avaliadas as respostas ecofisiológicas e morfoanatômicas das plântulas.

Referências bibliográficas

Brasil (2012) Lei nº 12.651, de 25 maio de 2012. Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa. Brasília.

Campos JC, Landgraf PRC (2001) Análise de regeneração natural de espécies florestais em matas ciliares de acordo com a distância da margem do lago. *Ciência Florestal*, 11:143—151.

IPCC (2021) Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (IPCC AR6 WG1): Summary for Policymakers: Resumo comentado – Observatório do Clima. www.ipcc.ch

Lima WP, Zakia MJB, José M (2000) Hidrologia de matas ciliares. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Edusp, São Paulo, p. 33—44.

Trenberth KE (2011) Changes in precipitation with climate change. *Clim Res* 47:123—138.

Artigo

Título: Respostas ao alagamento em plantas jovens de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae)

Autores e afiliações: Fernanda Polli Pinheiro¹, Zildamara dos Reis Holsback² e Edna Scremin-Dias^{1,3}.

Pinheiro, F.P. (fernanda-polli@hotmail.com)

Scremin-Dias, E. (edna-scremin.dias@ufms.br)

Holsback, Z.R. (zildamara@uems.br)

1 Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, 79070-900, Brasil.

2 Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Ivinhema, Mato Grosso do Sul, 79740000, Brasil

3 Laboratório de Anatomia Vegetal, Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, 79070-900, Brasil.

Resumo

Avaliamos o potencial de desenvolvimento (taxas de crescimento e alterações morfológicas e anatômicas, principalmente no xilema secundário neoformado) de plantas jovens de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae), submetidas ao alagamento experimental do substrato. A análise de crescimento foi obtida em plantas com 110 dias de desenvolvimento, mantidas em vasos plásticos com 3 cm de água acima do solo (tratamentos com água corrente e água parada) e em capacidade de campo com drenagem (controle). Realizamos mensurações periódicas por 90 dias de tratamento, avaliando o desenvolvimento das plantas e as respostas morfoanatômicas da região do colo e raízes. As plantas dos tratamentos com alagamento apresentaram menor crescimento em altura quando comparadas ao controle. Os indivíduos alagados também apresentaram menor desenvolvimento de raízes, com deterioração da raiz principal e surgimento de poucas raízes na região do colo, além de alterações nas células do xilema secundário nesta região. O alagamento não afetou a sobrevivência e o desenvolvimento das plântulas, mas induziu importantes alterações anatômicas no xilema secundário, com menor quantidades de fibras e vasos, paredes celulares mais finas e menos lignificadas, principalmente na região do colo de plantas alagadas. As estratégias apresentadas por *H. courbaril* evidenciam o *fitness* desta espécie no ambiente de mata ciliar. A sobrevivência de 100% e bom desenvolvimento das plântulas nas condições avaliadas, é um indicativo de que esta espécie é uma excelente opção para uso em processos de recuperação de ambientes naturais, com condições semelhantes às do presente estudo.

Palavras-chave: Anatomia Ecológica, Anóxia, Hipóxia, Inundação, Plasticidade fenotípica.

Abstract

We evaluated the development potential (growth rates and morphological and anatomical alterations, mainly in the neofomed secondary xylem) of young plants of *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae), that was submitted to experimental flooding of the substrate. Growth analysis was performed on plants with 110 days of development, kept in plastic pots with 3 cm of water above the ground (treatments with running water and standing water) and at field capacity with drainage (control). We performed periodic measurements for 90 days of treatment, evaluating the development of the plants and the morphoanatomical responses of the neck and roots region. The plants in the treatments with flooding showed lower growth in height when compared to the control. The flooded individuals also showed lower root development, with deterioration of the main root and emergence of few roots in the neck region, in addition to alterations in the secondary xylem cells in this region. Flooding did not affect seedling survival and development, but induced important anatomical changes in the secondary xylem, with lower amounts of fibers and vessels, thinner cell walls and less lignification, especially in the neck region of flooded plants. The strategies presented by *H. courbaril* evidence the fitness of this species in the riparian forest environment. The 100% survival and good development of seedlings under the conditions evaluated is an indication that this species is an excellent option for use in natural environments recovery processes, with conditions similar to those of the present study.

Keywords: Ecological Anatomy, Anoxia, Hypoxia, Flood, Phenotypic Plasticity.

Introdução

Espécies nativas de matas ciliares estão sujeitas ao encharcamento do solo devido a variações do nível de água dos rios em períodos chuvosos, que resulta no extravasamento das águas dos rios e no alagamento da vegetação ciliar em diferentes níveis. Estas formações que compõem Áreas de Preservação Permanente (APP), em períodos de estiagem permanecem em solo drenado, quando os poros do solo estão preenchidos por ar, havendo comunicação da atmosfera acima da superfície solo com o sistema subterrâneo de plantas. Os poros entre as partículas do solo, em diferentes períodos e intensidade de alagamento, são preenchidos por água e, com isso, há redução da disponibilidade de O₂ para o sistema radical como um todo. Isto decorre em parte pelo consumo de oxigênio durante o processo de respiração dos microrganismos do solo e das partes subterrâneas das plantas, bem como pela baixa capacidade de difusão de gases no meio aquático, submetendo todo o sistema radicular a hipóxia ou mesmo anoxia (CRAWFORF & BRÄNDLE 1996, LOBO & JOLY 2000).

A variação na disponibilidade de oxigênio para o sistema subterrâneo em resposta ao alagamento é fator altamente seletivo e pode induzir estratégias ecofisiológicas e/ou morfoanatômicas nas plantas. Especialmente em espécies arbóreas a deficiência de O₂ no solo alagado pode ser considerada condição de estresse pois altera o crescimento e o desenvolvimento das plantas (CRAWFORF & BRÄNDLE 1996, ASHRAF 2012, FUKAO *et al.* 2019), resultando na sua sobrevivência em ambientes com baixa disponibilidade de O₂, com distintos grupos de plantas combinando respostas morfoanatômicas e ecofisiológicas (CRAWFORF & BRÄNDLE 1996). A plasticidade morfológica e fisiológica em plântulas e as respostas na germinação de sementes em condições de alagamento do substrato, são adaptações comuns para espécies de ambientes alagáveis (MEDRI *et al.* 2007, OLIVEIRA & GUALTIERI 2017), decorrente de suas expressões genótípicas intrínsecas (REENTS *et al.* 2020).

Contudo, mecanismos ecofisiológicos em resposta ao alagamento podem variar de acordo com a idade da planta e a intensidade do estresse causado pela inundação (PONTARA *et al.* 2016). Para Vartapetian *et al.* (1978) as espécies podem se adaptar a condições de hipóxia e anoxia de três maneiras: tolerando o alagamento por meio de alterações metabólicas, espécies denominadas verdadeiramente tolerantes; adaptam-se morfológicamente e fisiologicamente para evitar a anoxia, espécies aparentemente tolerantes; não se adaptam e perecerem, as intolerantes à condição imposta pela anoxia ou hipoxia.

Entre as respostas fisiológicas ao alagamento do substrato de espécies arbóreas, já foram descritas o fechamento estomático, a redução na taxa fotossintética, alterações hormonais, diminuição no crescimento de plantas, clorose prematura, epinastia e abscisão foliar (KOZLOWSKI 1982). Estas

respostas fisiológicas podem induzir alterações morfoanatômicas, sendo comum a hipertrofia de lenticelas, formação de tecidos aeríferos e surgimento de raízes adventícias no colo de plantas jovens, descritas como importantes estratégias adaptativas por facilitar e/ou permitir o transporte e difusão de ar da parte aérea para a parte subterrânea da planta (MEDRI *et al.* 1998, LOBO & JOLY 2000). Além disso, alterações no processo de diferenciação do sistema vascular são induzidas por sinais hormonais (ALONI 2014), com a hipótese de que há um aumento na área de vasos e a diminuição de sua densidade em decorrência do gradiente decrescente de auxina das folhas às raízes, conforme estabelecido por Aloni & Zimmermann (1983).

Compreender os mecanismos disparados em espécies de mata ciliar que são capazes de crescer e se desenvolver em situação de estresse de alagamento é importante quando se pretende aplicar este conhecimento em processos de restauração e/ou preservação de espécies. Estudos sobre a aptidão de espécies nativas de formações ciliares desenvolvidas em solo com maior ou menor potencial de inundação, são importantes para embasar a produção de plântulas, e para traçar as estratégias para a distribuição espacial na implementação dos processos de restauração ambiental, especialmente no momento atual em que eventos climáticos extremos estão cada vez mais frequentes. A espécie nativa *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) tem ampla distribuição geográfica no Brasil, é encontrada em diversos ambientes, como as matas ciliares (FLORA DO BRASIL 2020). Informações geradas para as espécies que compõem as APP, fornecem os parâmetros técnicos para produção de plântulas, além de auxiliar na fundamentação de regras de restauração ambiental de áreas de preservação permanentes, ligadas a manutenção da quantidade e qualidade de recursos hídricos.

Neste trabalho nós avaliamos o crescimento, as respostas morfoanatômicas do caule e da raiz, e o desenvolvimento de plantas jovens da espécie *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae), submetidas ao alagamento do substrato num modelo com água corrente e água parada. Nossas hipóteses são que: 1) o crescimento e o desenvolvimento das plântulas será comprometido (crescimento e desenvolvimento serão menores) quando submetidas ao alagamento experimental em comparação com plântulas mantidas em substrato drenado; 2) possíveis alterações morfológicas e anatômicas na região do colo das plântulas como a hipertrofia de lenticelas, formação de raízes adventícias e alterações no xilema secundário estão correlacionadas aos processos adaptativos da espécie ao alagamento do substrato; 3) o xilema secundário formado durante o período de alagamento, refletirá ajustes importantes para otimizar o processo de condução durante o período de alagamento: aumento no diâmetro de vasos e na quantidade de fibras.

Material e métodos

Área de estudo, seleção da espécie e coleta de sementes

Conduzimos este estudo a partir de sementes coletadas em matrizes de mata ciliar nas margens do Rio Ivinhema no município de Nova Andradina-MS. A espécie selecionada foi *Hymenaea courbaril*, e o critério de seleção foi a disponibilidade de frutos para a coleta, visto que esta dispersa suas sementes no período de chuvas.

Hymenaea courbaril é uma espécie arbórea, nativa, não endêmica do Brasil; está presente em todas as regiões do país, nos domínios Fitogeográficos da Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal, em diversos tipos de vegetação, como o cerrado (*lato sensu*) e mata ciliar, por exemplo; caracterizada por possuir caule com casca escamosa, folhas compostas e frutos marrons que contém de 3 a 7 sementes (FLORA DO BRASIL 2020).

Coletamos frutos de 7 matrizes da espécie *H. courbaril* no mês de dezembro de 2019. A coleta ocorreu por deslocamento fluvial dentro das coordenadas 22°02'39.7"S 53°41'11.4"W e 22°14'53.9"S 53°34'28.1"W. Os frutos foram coletados em matrizes de uma única população e as sementes foram homogeneizadas para obter um único lote, que foi utilizado na obtenção das plântulas para o experimento. Conduzimos o experimento no Laboratório de Sementes e no viveiro do Laboratório de Botânica do Instituto de Biociências – INBIO, da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, localizado no município de Campo Grande.

Quebra de dormência e germinação

Realizamos quebra mecânica dos frutos e a extração das sementes, sendo que estas últimas foram processadas manualmente. Com objetivo de quebrar a dormência, utilizamos metodologia proposta por Almeida, Ferraz & Bassini (1999). Para isso, realizamos o processo de escarificação mecânica no lado oposto ao hilo, em arco e com uso de lixa de parede nº120, até a visualização do cotilédone. Seguindo o protocolo, colocamos as sementes imersas em água durante 24 horas. Após este procedimento, dispusemos as sementes em caixas plásticas com areia úmida com regas diariamente durante 19 dias.

Desenvolvimento de plantas

Após 19 dias da semeadura transplantamos as plântulas para vasos plásticos de 1,5 L contendo solo rico em matéria orgânica Fertisani[®] em proporção de 3 partes para 1 de areia. Após 110 dias de

desenvolvimento e aclimatação das plântulas em estufa, iniciamos o experimento, com desenho experimental totalmente aleatório. Utilizamos 54 plântulas no estudo: 18 mantidas em condição controle, 18 em substrato alagado com água parada, 18 plantas em substrato alagado com água corrente.

Sorteamos plantas para compor os tratamentos, que consistiu de três repetições com seis indivíduos para cada tratamento. Para o experimento de alagamento, acondicionamos os vasos em caixas plásticas imperfuradas. A manutenção do solo drenado foi possível pois mantivemos as plantas controle em caixas perfuradas em sua parte inferior, possibilitando a drenagem do solo. Para o alagamento as plantas mantivemos uma lâmina d'água constante de 3 cm acima do solo. Para a manutenção do tratamento com água corrente utilizamos três caixas plásticas interligadas por mangueiras, conectadas a um balde contendo água e uma bomba de aquário, formando um sistema fechado de circulação. Visando disponibilizar as mesmas quantidades de água por planta durante todo o período de experimento, realizamos rega/reposição manual diária de água nas plantas e nas caixas d'água, em viveiro com sombrite 50%.

Para análise do crescimento utilizamos metodologias não destrutivas em todas as 54 plantas em experimento. Utilizando régua milimetrada e paquímetro digital, mensuramos a altura e diâmetro do caule das plantas controle e alagadas aos 0, 14, 28, 42, 56 e 70 dias após o início do experimento. Consideramos a altura, a distância entre a borda do vaso até o meristema apical, e o diâmetro foi amostrado na região do colo, com o auxílio de paquímetro, próximo à superfície do solo, abaixo da lâmina d'água nas plantas alagadas.

Ao final do experimento, amostramos a biomassa em doze plantas controle e doze plantas alagadas, para cada tratamento. Separamos as raízes, caule e folhas de cada indivíduo. Acondicionamos estes órgãos em sacos de papel e secamos em estufa a 70°C por 72 horas, tempo suficiente para atingirem peso constante. Depois da secagem dos órgãos em estufa, mensuramos a biomassa seca com o auxílio de balança com aproximação de 1 mg.

Calculamos a taxa de crescimento relativo (TCR) de acordo com os procedimentos indicados por Benincasa (2003). Avaliamos a área foliar (AF) da primeira folha completamente expandida após 30, 60 e 90 dias de tratamento, por meio da digitalização usando folha milimétrica como referencial de medida. As imagens foram processadas usando o programa *ImageJ* (<https://imagej.nih.gov/ij/>). Obtivemos os valores de AF e massa seca das folhas, a área foliar específica (AFS) conforme descrito por Benincasa (2003).

Utilizamos a altura da planta e o diâmetro do colo para calcular a taxa de crescimento relativo das plantas $TCR = (\ln S1) - (\ln S2) / T2 - T1$. Com os dados de altura, diâmetro do colo e massa seca, calculamos o IQD - Índice de Qualidade de Dickson (DICKSON, LEAF & HOSNER 1960):

$$IQD = \frac{PMST (g)}{H (cm) / DC (mm) + PMSPA (g) / PMSR (g)}$$

Calculamos o IQD por meio da razão entre o peso da matéria seca total (PMST) e as médias de altura da parte aérea (H), diâmetro do colo (DC), peso da matéria seca da parte aérea (PMSPA) e peso da matéria seca das raízes (PMSR).

Estudo das respostas morfoanatômicas ao alagamento das plântulas

Ao final do experimento, avaliamos os aspectos morfoanatômicos qualitativo e/ou quantitativo expressos no colo das plântulas, no entrenó da região mediana do caule e nas raízes, em cinco indivíduos de cada tratamento, fixados em FAA₅₀ (JOHASEN, 1940). Mensuramos, com auxílio de um paquímetro, o comprimento da zona de transição entre o caule e a raiz. Realizamos secções transversais e empregamos dupla coloração com Azul de Astra e Safranina (BUKATSCH 1972), e confeccionamos lâminas semipermanentes, montadas em glicerina. Realizamos as análises com o auxílio de microscopia de luz, onde o laminário histológico foi documentado por meio de câmera acoplada em microscópio *Nikon Eclipse Ci* e fotomicrografias elaboradas com auxílio de câmera *Motic Moticom Pro 252B* do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFMS.

Analisamos o diâmetro da medula e seu percentual em contribuição para o diâmetro total do órgão. Mensuramos o diâmetro dos vasos mensurados em secção transversal e utilizamos a área do lúmen dos vasos para calcular o diâmetro equivalente dos vasos (De) seguindo Scholz *et al.* (2013) por meio da seguinte fórmula:

$$De = \sqrt{A/\pi}$$

onde A é a área do lúmen dos vasos. Mensuramos a área dos vasos em 30 vasos por indivíduo amostrado.

Realizamos a dissociação de células do xilema secundário formado durante o experimento (neoformado) utilizando o método descrito por Franklin (1945). Do material dissociado montamos lâminas em glicerina a 50%. Para esta etapa utilizamos três indivíduos de cada tratamento, com as lâminas fotografadas em microscópio de luz. Mensuramos o comprimento de 25 elementos de vaso

e 25 fibras de três indivíduos por tratamento, para região do colo e no entrenó mediano do caule. Realizamos todas as mensurações usando ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>).

Análise estatística

Realizamos a comparação entre plantas controle e alagadas utilizando o ANOVA e o teste de Tukey, quando observadas diferenças entre os tratamentos. As análises estatísticas foram realizadas por meio do programa Bioestat 5.0.

Resultados

Estudo do crescimento

Todos os indivíduos sobreviveram ao alagamento do substrato, até o final dos tratamentos. Os valores obtidos para a Taxa de Crescimento Relativo – TCR (Figura 1 A-F) evidenciaram que houve queda no crescimento das plantas em altura até o 42º dia de experimento (Figura 1-A). O maior crescimento em altura foi obtido para o grupo controle durante as duas últimas amostragens (Figura 1 E e C), evidenciado pela diferença em relação aos demais tratamentos ($F= 53,67$; $p<0,0001$). O diâmetro do colo das plantas controle foi maior do que o obtido para os dois tratamentos que não diferiram entre si ($F= 6,42$; $p= 0,0097$).

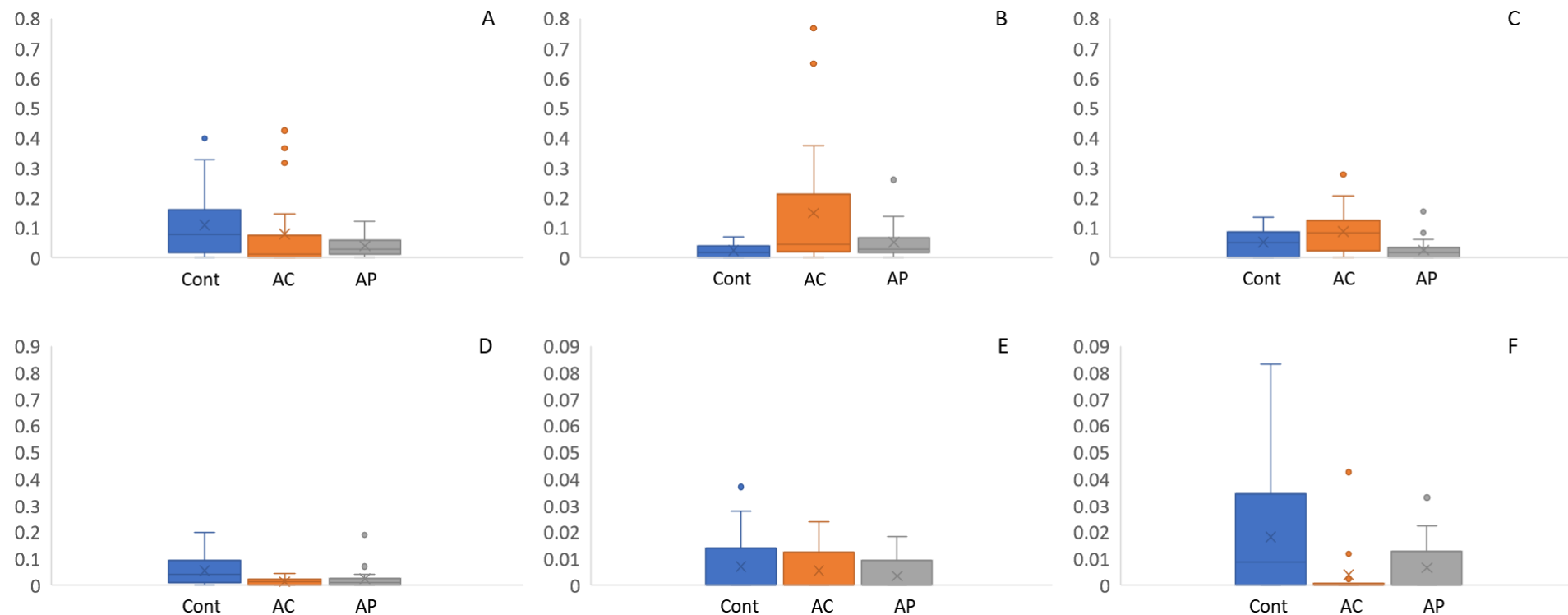


Figura 1. Taxa de Crescimento Relativo (TCR) obtidas para os diferentes tratamentos para a espécie *Hymenaea courbaril* L. A, B e C referem-se à TCR para diâmetro do colo, considerando as mensurações obtidas para as duas primeiras (A), segundas (B) e terceiras (C) quinzenas amostradas. D, E e F referem-se à Taxa de crescimento Relativo para altura, obtidas para as duas primeiras (D), segundas (E) e terceiras (F) quinzenas de tratamento. Legenda dos tratamentos: AC – alagado, água corrente; Cont – controle; AP – alagado, água parada.

Morfologia externa

Ao avaliar a região do colo das plântulas dos tratamentos alagados, verificamos maior comprimento da zona de transição entre o caule e a raiz, nos indivíduos de água parada e água corrente, que ocupou em média 6cm e 8,5cm respectivamente, visto que a zona de transição nos indivíduos controle obteve valor médio de 5cm.

As plantas controle apresentaram maior biomassa acumulada na raiz quando comparadas com os dois tratamentos alagados ($F= 9,92$; $p= 0,0006$) que não diferiram entre si. No entanto, não houve diferença na biomassa final de folhas ($F= 0,58$; $p= 0,57$) e caule ($F= 0,05$; $p= 0,96$) entre os tratamentos aplicados (Figura 2).

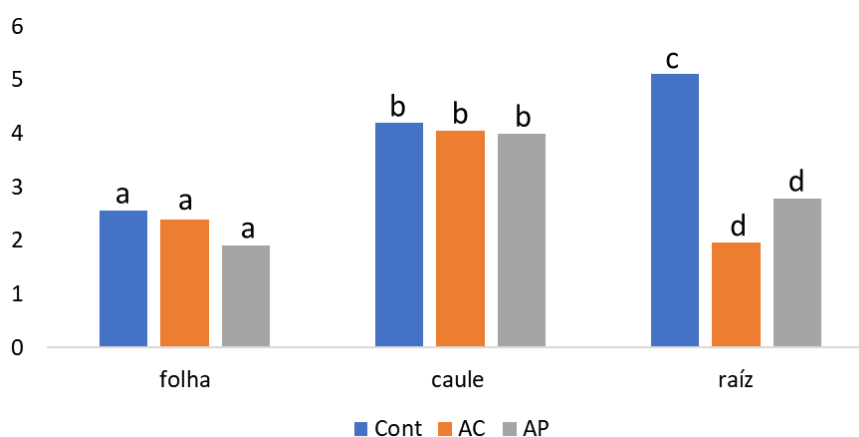


Figura 2. Valores médios (gramas) de biomassa seca para folhas, caules e raízes obtidos para os diferentes tratamentos para a espécie *Hymenaea courbaril* L. Para cada órgão, letras iguais indicam valores sem diferença estatística pelo teste ANOVA e Tukey. Legenda dos tratamentos: AC – alagado, água corrente; Cont – controle; AP – alagado, água parada.

Morfologia interna

Ao final do experimento, as plantas controle apresentaram raízes mais ramificadas (Figura 3-A) do que as plantas alagadas (Figura 3 B-C), nas quais observamos que houve a deterioração de parte da raiz principal. Em todos os tratamentos observamos a presença de restos de córtex e também que o crescimento secundário (sistema vascular e de revestimento) já estava estabelecido, evidenciado pelo estabelecimento do câmbio vascular e da periderme (Figuras 4 a 6).

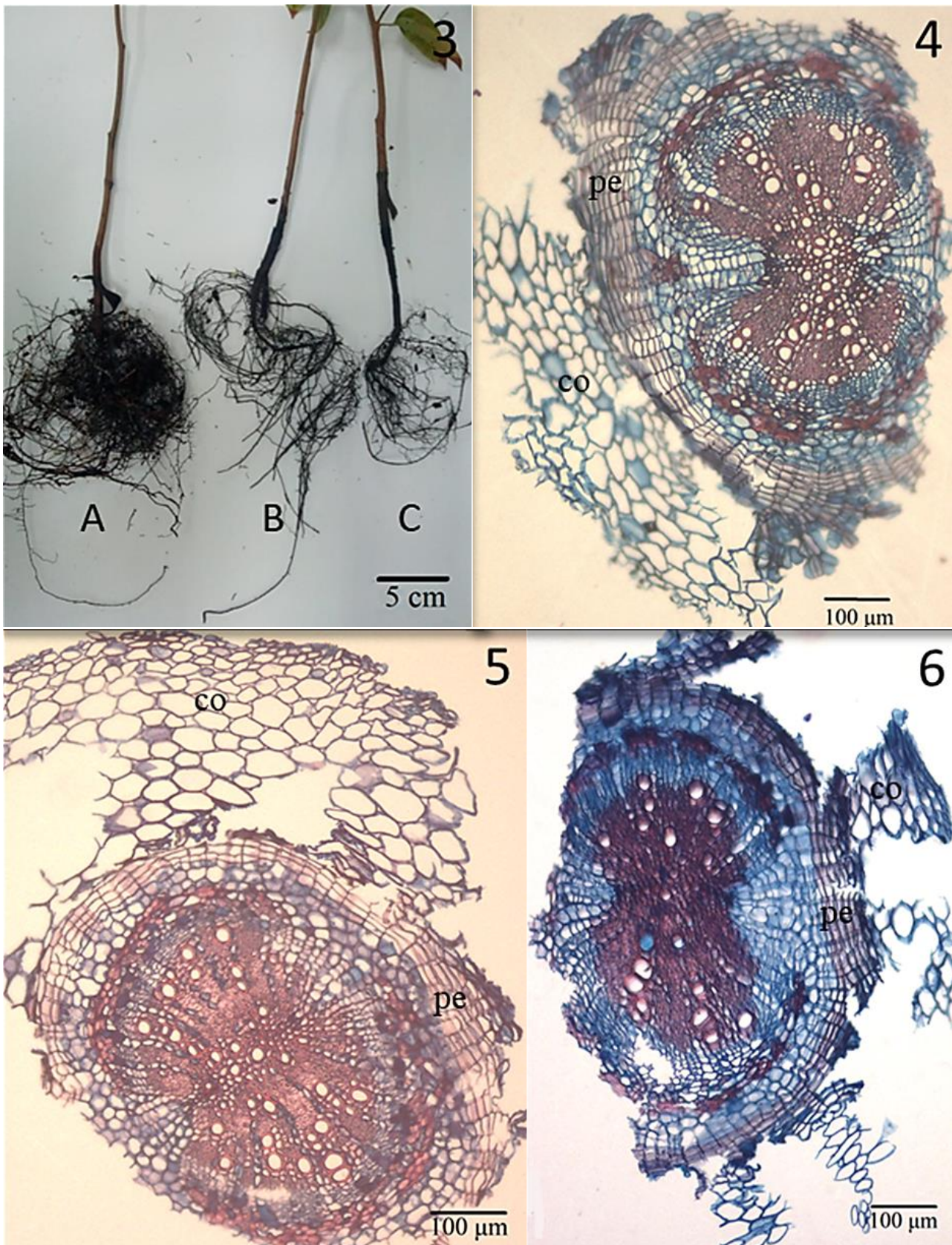
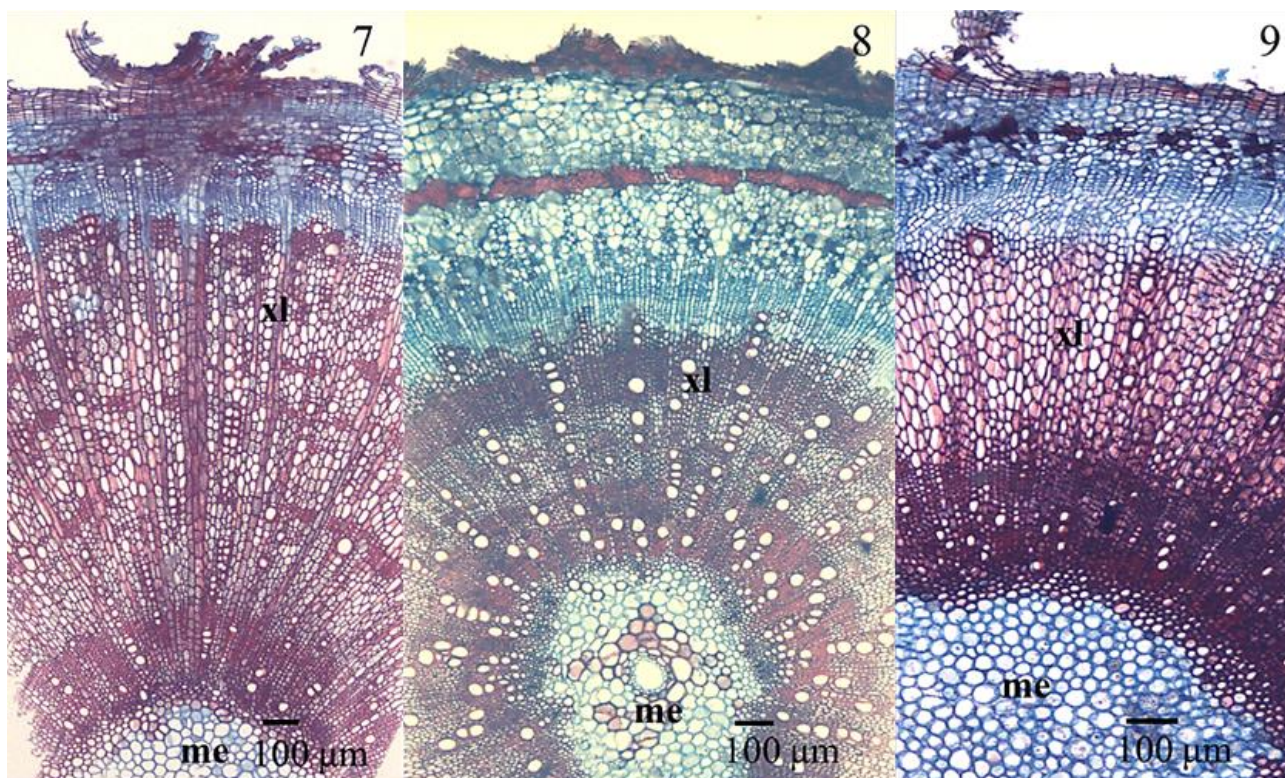


Figura 3 a 6: Raízes de *Hymenaea courbaril* L. ao final do experimento. Sistema radical de planta controle (3A), alagado com água corrente (3B) e do tratamento alagado com água parada (3C), evidenciando maior densidade e ramificação das raízes em planta controle comparada aos demais

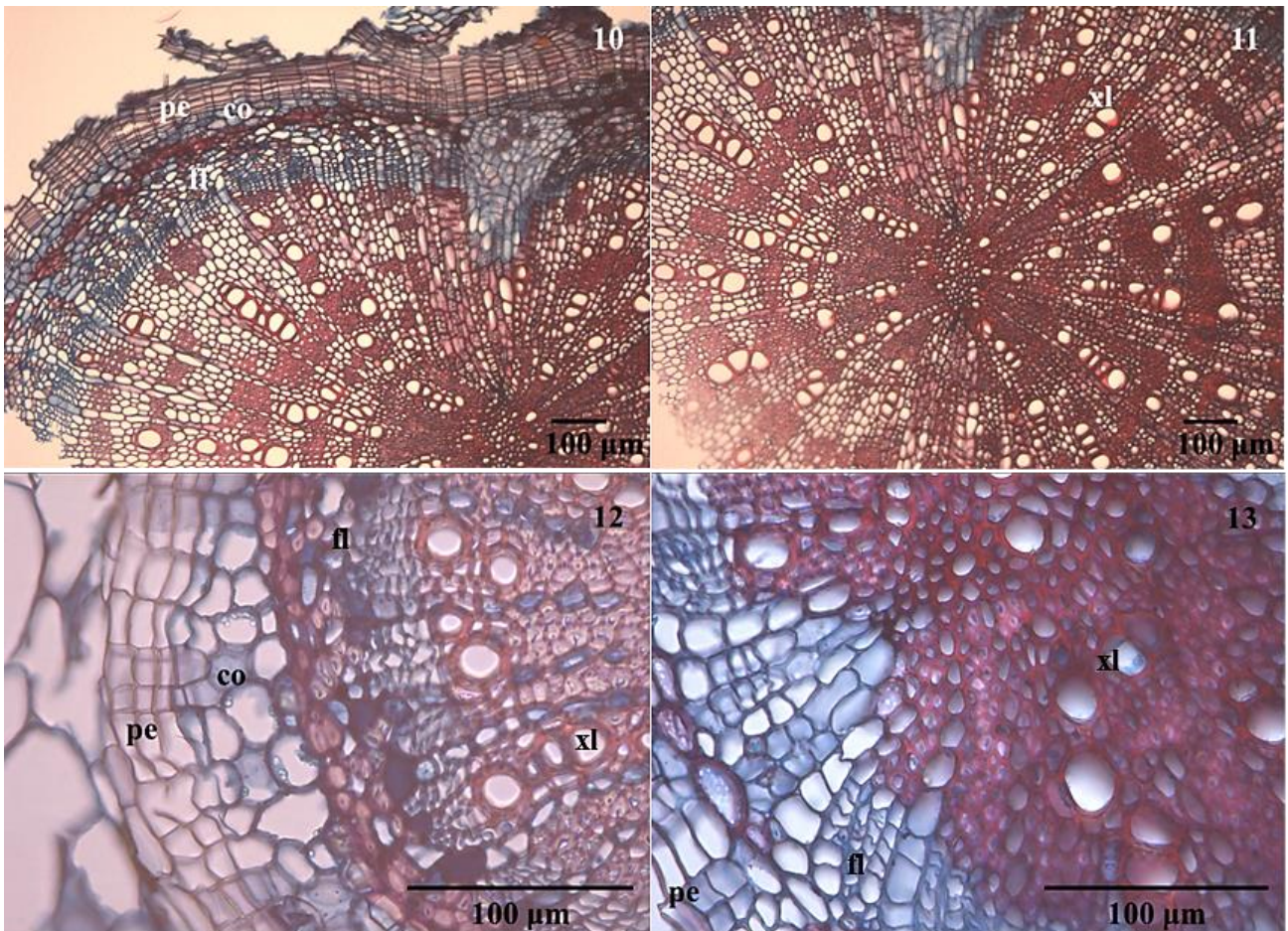
tratamentos. Secções transversais das raízes de plantas controle (4); do tratamento alagado com água corrente (5) e do tratamento de água parada (6), evidenciando o crescimento secundário já estabelecido. Co: córtex primário; Pe: periderme.

Entre as alterações anatômicas expressas nas plantas alagadas de *H. courbaril* destacam-se a redução da extensão ocupada pelo xilema secundário, quando comparadas com as plantas controle (Figuras 7 a 9), o aumento em fissuras longitudinais na região do colo em contato com a água, e a hipertrofia de lenticelas logo acima do nível da água. O córtex na região do colo das plantas do tratamento de alagamento com água corrente, teve acréscimo mais acentuado de células parenquimáticas, resultante da hiperplasia e hipertrofia celular (Figura 8).



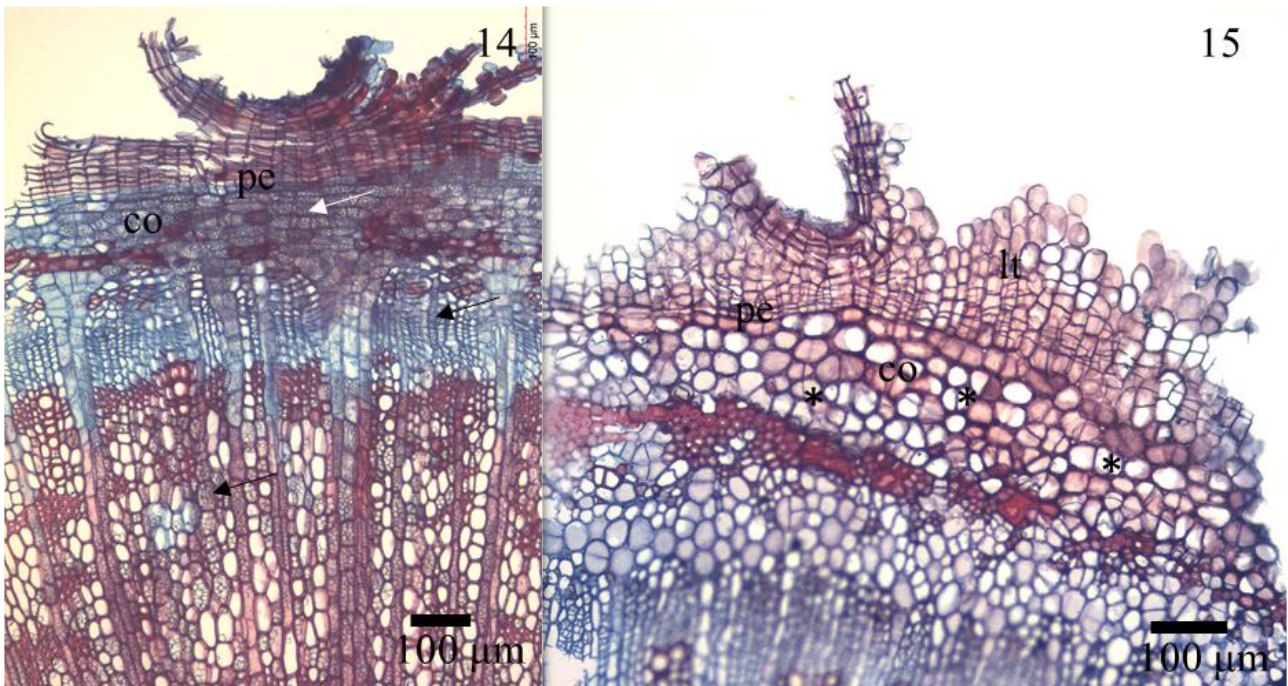
Figuras 7 a 9: Secções transversais das plântulas de *Hymenaea courbaril* L.: secções da região do colo de planta controle (7), do tratamento alagamento com água corrente (8) e do colo das plantas do alagamento com água parada (9). Xl: xilema secundário; Me: medula.

Na raiz das plantas controle a extensão ocupada pelo xilema e floema secundários é maior, a periderme continua bem estrutura (Figura 10 e 11) durante o período do experimento, diferindo das raízes das plantas dos tratamentos de alagamento – água corrente e parada – cuja extensão do floema e xilema é evidentemente menor e a periderme possui poucas camadas celulares (Figuras 12 e 13).



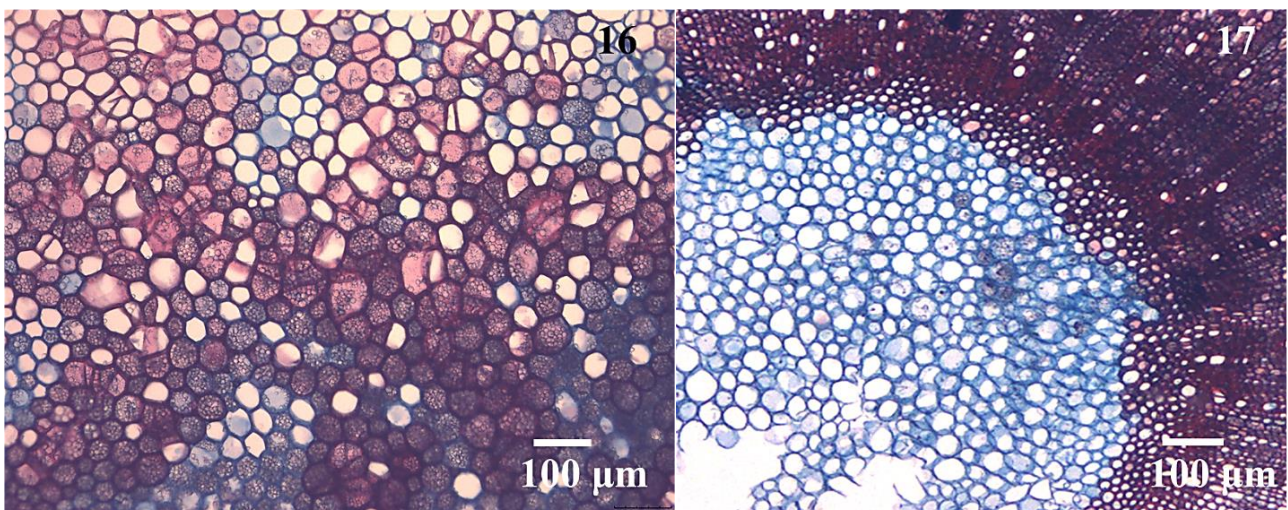
Figuras 10 a 13: Secções transversais das plântulas de *Hymenaea courbaril* L.: secções transversais da região de transição entre colo e raiz da planta controle (10 e 11), e da raiz da planta alagada com água corrente (12) e parada (13). Pe: periderme; Co: córtex; Fl: floema secundário; Xl: xilema secundário.

O alagamento resultou em alterações nas células de todos os tecidos na região do colo. As paredes celulares são evidentemente mais espessas, ricas em grãos de amido tanto no floema, quanto no xilema e no córtex (Figura 14) da planta controle. A periderme bem desenvolvida possui células achatadas e justapostas nas plantas controle. Nas plantas do tratamento de alagamento com água parada e de água corrente (Figura 15) ocorre hiperplasia das células do córtex, e a periderme possui células isodiamétricas e frouxamente arranjada, sem amiloplastos.



Figuras 14 e 15: Secções transversais da região do colo de plântulas de *Hymenaea courbaril* L., controle (14) e submetida ao tratamento de alagamento com água corrente (15), evidenciando grãos de amido (setas) em maior quantidade nas células do floema, xilema e no córtex da planta controle. Células da periderme achatadas e justapostas nas plantas controle. Plantas alagadas (15) evidenciando hiperplasia (*) das células do córtex, e a periderme com células isodiamétricas frouxamente arranjadas nestas plantas. Pe: periderme; Co: córtex; Lt: lenticela.

A medula, com células de paredes mais espessas e ricas em amiloplastos nas plantas controle (Figuras 16), contrasta com o parênquima de células de paredes finas e desprovidos de amiloplastos nas plantas alagadas (Figura 17). O evidente aumento de células no parênquima medular nos tratamentos alagados, contribui com o aumento do diâmetro da plântula, especialmente no caule das plantas mantidas em água parada (Figuras 18 e 19).



Figuras 16 e 17: Secções da região da medula de plântulas de *Hymenaea courbaril* L., controle (16) com células parenquimáticas de paredes espessas com riqueza em amiloplastos; Plantas do tratamento de alagamento com água parada (17) com medula de células de paredes finas e raros amiloplastos.

Contudo, as análises comparativas das mensurações do diâmetro da medula não refletiram na diferença entre os tratamentos para caule ($F= 1,46$; $p= 0,30$) e do colo superior – acima do solo ($F= 0,14$; $p= 0,87$), bem como não houve diferença no diâmetro do colo inferior – abaixo do solo ($F= 0,31$; $p= 0,75$) para as plantas avaliadas em todos os tratamentos (Figura 18).

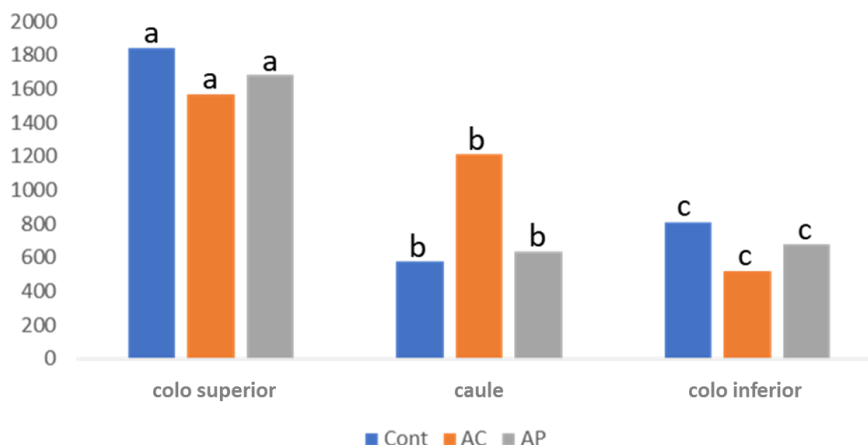


Figura 18. Diâmetro da medula de caule, colo superior (acima do solo) e colo inferior (abaixo do solo) de *Hymenaea courbaril* L. obtido para os tratamentos controle (Cont), alagado com água corrente (AC) e alagado com água parada (AP). As letras iguais indicam valores sem diferença estatística, e letras diferentes indicam valores diferentes estatisticamente.

Não houve diferença nas porcentagens de contribuição da expansão medula para o diâmetro total dos órgãos (Figura 19), entre os tratamentos (colo superior: $F= 0,06$; $p= 0,94$, caule: $F= 2,21$; $p= 0,19$ e colo inferior: $F= 0,17$; $p= 0,89$).

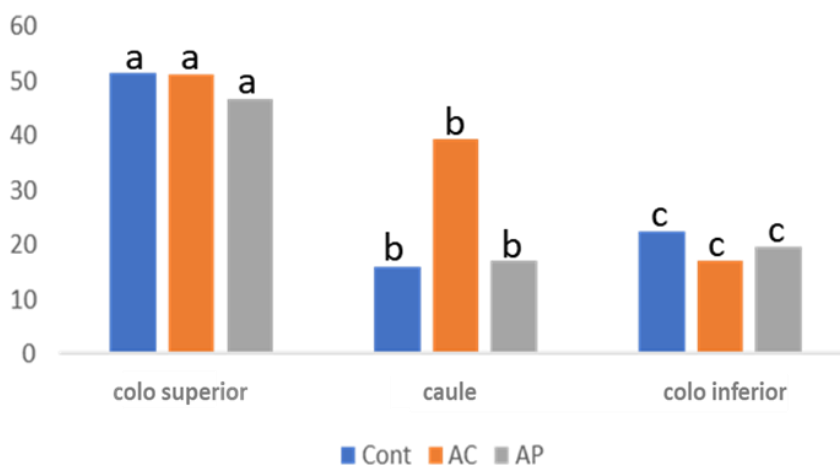
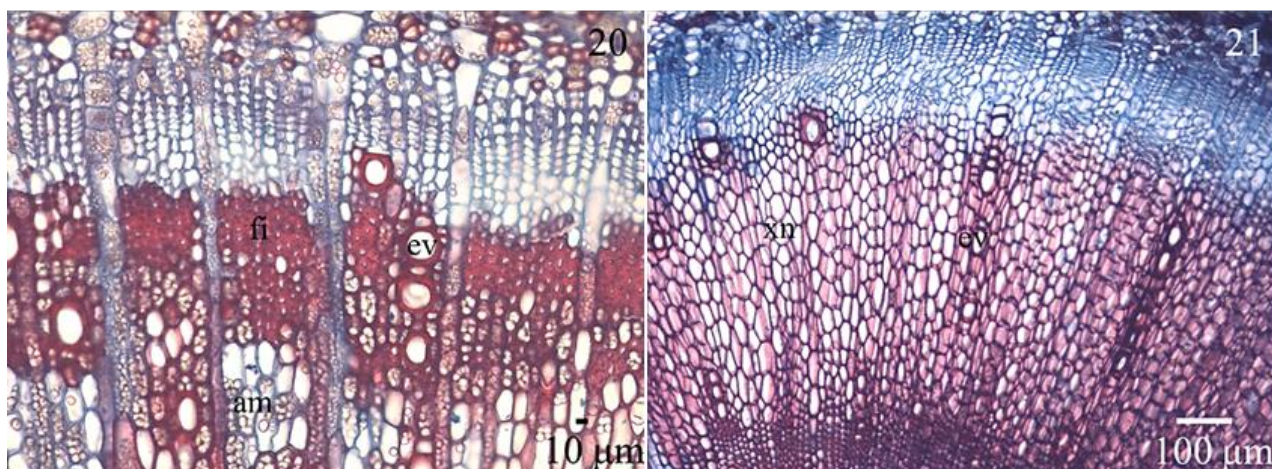


Figura 19. Porcentagem de contribuição da medula para o diâmetro total dos órgãos (colo superior – acima do solo, caule e colo inferior – abaixo do solo) nos tratamentos controle, alagado corrente e alagado água parada para *Hymenaea courbaril* L. Para cada órgão letras iguais indicam valores sem diferença estatística, e letras diferentes indicam valores diferentes estatisticamente.

Alterações na diferenciação dos elementos celulares que compõem o xilema secundário ocorreram especialmente na espessura diferencial das paredes celulares e no alongamento radial das células (Figuras 20 e 21), que compõem tanto o sistema axial quanto o radial.

No sistema axial, a quantidade de fibra e as características morfológicas dos vasos, das fibras e dos parênquimas são visivelmente diferenciáveis (espessura de parede, lignificação, densidade de vasos, entre outros), quando comparados os tratamentos controle e alagado. Os vasos das plantas alagadas que se originaram durante o experimento são mais alongados radialmente em cortes transversais, com paredes mais finas e menos lignificadas em comparação às plantas controle. Também observamos uma menor quantidade de fibras nesse tecido quando comparado ao controle (Figuras 20 e 21).



Figuras 20 e 21: Secções transversais evidenciando a região do colo das plantas de *Hymenaea courbaril* L. dos tratamentos controle (20) e alagado parado (21). Nota-se a presença de fibras e dos elementos de vaso com paredes espessas e amiloplastos nos parênquimas no espécime controle, não evidentes na planta alagada. Os elementos do xilema “neoformado” têm paredes celulares predominante mais delgadas, quando comparadas com as mesmas células da planta controle. Fi: fibras; Am: amiloplasto; Ev: elementos de vaso; Xn: “elementos de xilema neoformado”.

Mensurações das células

A área dos vasos obtidas para o caule ($F= 1,52$, $p= 0,22$) e o diâmetro equivalente (DE) de vaso ($F=2,13$, $p= 0,12$) não diferiu entre os tratamentos. Na região do colo a área dos vasos ($F= 13,14$, $p<0,01$) e seu diâmetro equivalente ($F=15,09$, $p<0,01$). Não observamos diferença para a área dos vasos de raízes adventícias ($F=0,61$, $p= 0,55$) e para o diâmetro equivalente desses vasos ($F=0,17$, $p= 0,84$), Tabela 1.

Na Tabela 1 fica evidente que as alterações resultantes do alagamento foram mais efetivas nos elementos de xilema secundário na região do colo. Houve aumento do diâmetro equivalente dos vasos na parte aérea do colo das plântulas alagadas, quando comparadas as células dessa região com as plantas controle. Indivíduos do tratamento com água corrente apresentaram vasos e fibras do xilema secundário com comprimentos variáveis quando comparados com as demais plântulas. Na porção aérea do colo os elementos de vaso do tratamento de alagamento com água parada apresentaram menor comprimento que os demais tratamentos, já na porção subterrânea do colo esses elementos de vaso apresentaram maior comprimento. A porção subterrânea do colo também apresentou elementos de vaso com menor comprimento para o tratamento com água parada.

Tabela 1. Valores médios seguidos de desvio padrão obtidos para cada tratamento de alagamento, nos diferentes parâmetros avaliados para células do xilema secundário de plântulas de *Hymenaea courbaril* L. Os valores médios são exibidos em micrômetro (μm). Letras diferentes indicam variação significativa dentro de cada parâmetro (ANOVA, $p < 0,05$).

	Caule				Colo (superior)				Colo (inferior)				Raiz			
	AC	AP	CNT	F (p)	AC	AP	CNT	F (p)	AC	AP	CNT	F (p)	AC	AP	CNT	F (p)
DE	8,67a ($\pm 4,11$)	9,89a ($\pm 3,72$)	9,49a ($\pm 4,29$)	2,13 ($p=0,12$)	12,24a ($\pm 4,38$)	8,84a ($\pm 2,07$)	7,90a ($\pm 2,93$)	1,80 ($p=0,17$)	-	-	-	-	6,87a ($\pm 3,84$)	6,65a ($\pm 5,88$)	6,47a ($\pm 3,79$)	0,17 ($p=0,84$)
CF	557,25a ($\pm 178,49$)	598,29a ($\pm 262,59$)	546,41a ($\pm 144,76$)	1,38 ($p=0,25$)	531,81a ($\pm 191,01$)	442,96b ($\pm 128,21$)	505,38a ($\pm 116,78$)	7,06 ($p < 0,01$)	521,31ab ($\pm 167,61$)	562,94b ($\pm 300,78$)	435,65a ($\pm 120,78$)	4,03 ($p=0,02$)	-	-	-	--
CEL	169,05a ($\pm 54,67$)	178,93a ($\pm 63,78$)	165,69a ($\pm 43,36$)	1,19 ($p=0,31$)	162,89a (± 58)	158,59a (± 49)	145,13a ($\pm 46,79$)	2,43 ($p=0,09$)	128,16a (± 16)	103,49b ($\pm 62,23$)	117,32ab ($\pm 72,21$)	3,02 ($p < 0,05$)	-	-	-	-

AC – Alagado com água corrente; AP – alagado com água parada; CNT - controle. DE – diâmetro equivalente de vaso. CF – comprimento das fibras. CEL – comprimento dos elementos de vaso. Colo (superior) - parte do colo acima do solo; Colo (inferior) – parte do colo abaixo da superfície do solo. As áreas em branco (-) na tabela referem-se a valores não amostrados.

Discussão

Taxa de crescimento

A condição experimental de alagamento induziu alterações perceptíveis durante o crescimento de plântulas da espécie *Hymenaea courbaril*. O menor crescimento em altura obtido para as plantas alagadas e o menor desenvolvimento do sistema radical nos dois tratamentos, bem como e a deterioração da raiz principal, deixa evidente que o alagamento provocou o desvio do ótimo, o que caracteriza condição de estresse (LARCHER 2000), e já foi relatado para espécies arbóreas neotropicais, que são consideradas tolerantes à saturação hídrica do solo. Esta afirmação se embasa na limitação tanto do crescimento da parte aérea, resultado da redução do incremento em altura e diâmetro do caule, quanto na incorporação de biomassa, especialmente, a redução no sistema radicular.

Há três possíveis causas para o menor desenvolvimento das raízes nas plantas alagadas de *H. courbaril*. Com a menor disponibilidade de oxigênio no solo inundado, pode ter havido redução do volume das raízes porque elas necessitam deste suprimento para a respiração celular e outras atividades metabólicas (YU *et al.* 1969). Também, devido a respiração anaeróbica, que gera compostos que podem influenciar o desenvolvimento da planta, reflete na produção insuficiente de energia para suprir as necessidades dos tecidos das raízes, resultando na morte de células desse órgão (YU *et al.* 1969). Além disso, é possível que a presença da água no solo pode gerar a quebra de grandes partículas em partículas menores, diminuindo os espaços entre elas, aumentando a resistência mecânica para a penetração das raízes das plantas durante seu crescimento (BLOM & VOESENEK 1996).

Um estudo conduzido com esta mesma espécie, porém proveniente do Cerrado e inundação experimental com duração de um mês, demonstrou que a plântula não apresentou alterações de crescimento, lenticelas hipertróficas ou formação de raízes adventícias, mas teve aumento na massa seca da parte aérea das plantas alagadas (JOLY & CRAWFORD 1982). As diferenças entre os resultados obtidos podem decorrer da diferença na população fornecedora das sementes bem como do tempo ao qual as plantas ficaram submetidas ao tratamento, haja vistas que estes autores mantiveram *H. courbaril* por apenas um mês de alagamento. Em nossos experimentos, as plantas ficaram alagadas durante quatro meses e, este tempo maior de alagamento das plântulas, resultou em alterações significativas de crescimento apenas a partir do segundo mês de tratamento.

Entretanto, autores consideram que a redução nas taxas de crescimento em espécies neotropicais alagadas não deve ser entendida como intolerância ao estresse (JOLY & CRAWFORD 1982, JOLY 1991, LIEBERG & JOLY 1993, LOPEZ & KURSAR 1999, WITTMANN & PAROLIN 1999, LOBO & JOLY 2000, PAROLIN 2001, 2002, 2003, PAROLIN *et al.* 2004, FERREIRA *et al.* 2007, MEDRI *et al.* 2007, OLIVEIRA & JOLY 2010, PAROLIN & WITTMANN 2010). Não ter um padrão na produção de biomassa seca considerando os tratamentos e os órgãos avaliados, bem como não encontrar diferenças entre os tratamentos alagado – água parada e corrente -, e não alagado, pode ter relação com as alterações morfológicas produzidas por esta espécie. As alterações encontradas frequentemente são relacionadas com o aumento na tolerância ao alagamento do solo (PARENT *et al.* 2008) evidenciando que, mesmo em ambientes alagados algumas espécies ainda têm a capacidade de promover o crescimento da parte aérea sob tais condições (MCKEVLIN *et al.* 1995, DAVANSO-FABRO *et al.* 1998, ANDRADE *et al.* 1999, PAROLIN 2001, KOLB & JOLY 2009).

Para Levitt (1972), estresse remete a qualquer fator que, potencialmente, é desfavorável ao organismo e induz uma pressão potencialmente injuriosa. Resistência ao estresse é a habilidade das plantas de sobreviverem ao fator desfavorável e, para este autor, são dois tipos básicos de resistência possíveis, a evitação do estresse, em que a planta é capaz de excluir o fator estressante parcialmente ou completamente; e a tolerância ao estresse, em que a planta é capaz de prevenir, reduzir ou reparar os danos ocasionados pelo estresse. Pelos resultados obtidos, podemos considerar as plântulas da espécie *Hymenaea courbaril* tolerantes ao estresse de alagamento. Isto porque, para as plantas alagadas as estratégias de evitação envolvem a resistência ao estresse conferida pelos ajustes metabólicos e estruturais que procuram manter a constância do meio interno da planta em ajuste com as alterações do meio.

Morfoanatomia

O processo de evitação ao alagamento em plantas alagadas envolve a formação de lenticelas hiperplásicas no caule abaixo ou pouco acima do nível da água, adaptação morfo-anatômica necessária para a tomada de oxigênio na atmosfera e seu transporte até ao sistema, característica não observada em plântulas de *Hymenaea courbaril*. Contudo, entre as estratégias de tolerância, os ajustes metabólicos e estruturais que conferem resistência ao estresse ao alagamento, integram às novas condições do ambiente ao meio interno da planta, sem tentar manter a

constância do meio interno (LEVITT 1972, LARCHER 2000). No período de alagamento, as plântulas alteram o crescimento e anatomia em decorrência de alterações fisiológicas, como estratégia de sobrevivência (BAILEY-SERRES & VOESENEK 2008), condições evidenciadas em nossos resultados que, claramente, são ajustes das plântulas ao ambiente experimental. O alagamento, resulta na diminuição da quantidade de oxigênio disponível no solo e, com isso, segundo alguns autores os estômatos das folhas se fecham, em resposta as alterações na produção de ácido abscísico (ELSE *et al.* 1996, VARTAPETIAN & JACKSON 1997). Como resultado, ocorre a redução na abertura estomática e decréscimo do nível de absorção de gás carbônico, provocando diminuição da capacidade fotossintética das plantas alagadas (DIAS-FILHO & CARVALHO 2000).

Apesar da presença de amiloplastos ser mais evidente nas células corticais, medulares e parenquimáticas do xilema e floema em plantas controle, estas organelas também estiveram presentes nestes tecidos na região do colo das plantas alagadas – em água parada e água corrente. Isso demonstra que apesar de ter havido redução na produção de fotoassimilados, sua produção foi mantida ao longo de todo o experimento, com a possibilidade, inclusive, de seu armazenamento nas áreas basais do caule. É comum plantas com deficiência de oxigênio mobilizarem e armazenarem reservas para as regiões submersas da planta, possibilitando atender sua demanda para a manutenção do metabolismo local de carbono (KOZLOWSKI 1997, KOLB *et al.* 1998, GRANDIS *et al.* 2010).

Os menores valores de diâmetro do colo obtido para as plantas do tratamento com água parada, evidenciam que, apesar de ter havido afrouxamento dos tecidos corticais e das lenticelas na área basal das plantas alagadas, este fator não foi suficiente para formação de aerênquima nesta região e, em consequência, refletir no aumento substancial do diâmetro do colo nas plantas deste tratamento. Vários estudos apontam que tanto a hipertrofia de lenticelas quanto fissuras longitudinais na periderme e o aerênquima no córtex, ocorrem em muitas espécies submetidas a inundação (SHIMAMURA *et al.* 2010, TEAKLE *et al.* 2011; PAROLIN 2009; PIMENTA *et al.* 1994; PIMENTA *et al.* 1996) e podem resultar, em consequência, no aumento da região basal das plantas, considerando os tecidos esponjosos neoformados. Estas estruturas hipertrofiadas podem surgir em distintas espécies e, aparentemente, contribuem para o aumento nas trocas gasosas entre a atmosfera em plantas sujeitas ao alagamento (PIMENTA *et al.* 1994; PIMENTA *et al.* 1996), mas podem também estarem envolvidas na eliminação de metabólitos tóxicos resultantes da respiração anaeróbica (HOOK & SCHOLTENS 1978). Para Kozlowski

(1997), esta modificação anatômica aparentemente é induzida pelo etileno que se forma após à inundação, provocando a dissolução de paredes celulares, bem como a proliferação de células do córtex em algumas espécies submetidas à anóxia/hipóxia. Podemos considerar que o menor diâmetro no colo das plantas dos tratamentos com alagamento durante o experimento, quando comparadas ao controle, evidencia que a produção contínua de elementos de xilema secundário nas plantas controle contribuíram efetivamente para o aumento de diâmetro do colo desta região. Contudo, nas plantas submetidas ao alagamento experimental, não houve investimento substancial na produção de novos elementos de xilema, refletindo o gasto energético para manutenção do metabolismo da planta num nível aceitável para manutenção de suas taxas de crescimento, por exemplo.

Apesar de estudos indicarem que a presença de aerênquima e lenticelas hipertrofiadas pode facilitar a entrada de oxigênio na planta (SHIMAMURA *et al.* 2010, TEAKLE *et al.* 2011; MEDRI *et al.* 1998, PIMENTA *et al.* 1994, PIMENTA *et al.* 1996, entre outros), com o alagamento do solo e a conseqüente redução da disponibilidade de oxigênio, a difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes ainda pode ocorrer, contribuindo para a manutenção da respiração aeróbica (MEDRI *et al.*, 1998, por exemplo). Considerando que não houve substancial hipertrofia de lenticelas e formação de aerênquima cortical nas plântulas de *Hymenaea courbaril* após o período de alagamento, havendo apenas um afrouxamento destes tecidos, é provável que o oxigênio capturado nas partes aéreas foi conduzido até as raízes, sem a necessidade de formação de aerênquima, lenticelas hipertrofiadas e de raízes adventícias. Mesmo que, para muitas espécies as lenticelas hipertrofiadas se “conectam” às raízes adventícias por meio de canais de aerênquima, facilitando o transporte de oxigênio da parte aérea para o sistema radical (KAWASE 1981, SMIRNOFF & CRAWFORD 1983, DE SIMONE *et al.* 2002, RÄTSCH & HAASE 2007, KOLB & JOLY 2009), nosso experimento evidenciou que esta não foi a estratégia para a espécie *Hymenaea courbaril*. Não houve formação de aerênquima no colo e raiz dos indivíduos alagados, nem raízes adventícias, apenas um arranjo celular levemente mais frouxo da periderme e do córtex da região do colo, em comparação as plantas controle. Estes pequenos espaços intercelulares, poderiam estar facilitando o transporte do oxigênio nesta região e dentro da raiz, estratégia classificada como *Low Oxygen Escape Syndrome* (LOES) ou síndrome de escape à deficiência de oxigênio (BAILEY-SERRES & VOESENEK 2008). Esta estratégia pode ser interpretada como uma forma de escape ou evitação da anaerobiose no sistema radicular, mecanismo adaptativo

eficiente para espécies com alagamento de longo prazo (PIEDADE *et al.* 2010). Estes aspectos demonstram a habilidade das plantas desta espécie evitarem dos efeitos da hipoxia e anoxia.

Tamanho dos vasos

Assim como diversos outros fatores, a inundação pode alterar de forma expressiva a anatomia do xilema secundário (APEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO 2006) e variações na disponibilidade de água no ambiente afetam diretamente os elementos de vaso. Nas plantas de ambiente mesofíticos e xerofíticos com suprimento hídrico adequado, os elementos de vaso são maiores e ocorrem em maior número do que plantas sujeitas ao déficit hídrico (APEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO 2006). As alterações anatômicas na produção de vasos e fibras formados após o alagamento obtidas para o xilema secundário de *H. courbari* já haviam sido observadas para *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) que, testadas em um gradiente de umidade, apresentaram aumento no diâmetro e frequência dos vasos e diâmetro das fibras (LUCCHI 2004).

Em outro estudo realizado por Davanso-Fabro *et al.* (1998) com a espécie *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae) submetida ao alagamento do substrato, ficou evidente que a espécie apresentava importantes alterações do xilema no caule, com células mais lignificadas havendo também aumento no comprimento das raízes. Os resultados obtidos pelo autor diferem dos obtidos para *H. courbaril* no presente estudo, especialmente por terem sido observadas alterações de crescimento, maior massa seca nas plantas do tratamento e maior diâmetro nos vasos do caule (contudo, sem as alterações no comprimento vistas em *H. courbaril*). Essas últimas respostas também foram observadas em *H. courbaril* no presente estudo.

As alterações anatômicas expressas em *H. courbaril* decorrem do estímulo ambiental pós alagamento do substrato. Aloni (2014) expõe que a diferenciação vascular em uma planta é regulada por sinais ambientais por meio de mecanismos hormonais simples, sendo a auxina o principal hormônio que regula essa diferenciação. Esses autores ainda relatam que gradientes de auxina polar em árvores regulam o aumento do diâmetro de vasos e a diminuição de sua densidade, desde as folhas até as raízes da planta. No entanto, outros hormônios também atuam na diferenciação vascular. A giberelina promove a atividade cambial e lenhosa, sendo um sinal indutor para fibras; o etileno é sintetizado em resposta a um estresse (vento, alagamento,

elevados níveis de auxina, dentre outros) e promove a inibição do crescimento do caule, abscisão foliar e de frutos, dentre outras respostas (ALONI 2014).

Todas as alterações ecofisiológicas e morfoanatômicas obtidas para *H. courbaril* compõem um conjunto de estratégias que permitem a sobrevivência e o desenvolvimento desta espécie em ambientes naturais semelhantes ao simulado neste experimento. Para esta espécie, estar alagada por 90 dias, não foi impedimento para ela manter sua TCR mesmo que baixa, continuar com suas folhas pois não houve abscisão e/ou queda foliar, havendo plena atividade cambial ao longo do período de experimento. O órgão mais afetado pelo alagamento em *H. courbaril* foi o sistema radical que, claramente, não teve incremento substancial. Com isso, pode-se concluir que esta espécie é estratégica para uso em processos de restauração, cujos plantios ocorrem geralmente no início dos períodos chuvosos e, considerando as alterações que os níveis dos rios estão sujeitos neste período, esta espécie potencialmente não será excluída do local.

Importante pontuar que, em processos de recuperação ambiental é preferível e altamente desejável o uso de espécies nativas, específicas do domínio fitogeográfico a ser restaurado (ASSIS *et al.* 2013), especialmente devido as espécies estarem ajustadas às condições ambientais (SCREMIN-DIAS *et al.* 2011). Este fato foi evidenciado pelos resultados obtidos no presente estudo experimental de alagamento em *H. courbaril*, espécie que ocorre naturalmente em matas ciliares em todas as regiões do Brasil (FLORA DO BRASIL 2020).

Considerações finais

A espécie *Hymenaea courbaril* teve seu desenvolvimento afetado pelo alagamento. *H. courbaril* pois apresentou déficit de crescimento de raiz e alterações anatômicas importantes principalmente na região do colo, com aumento no diâmetro dos vasos de plantas alagadas e alterações no comprimento desses vasos e de fibras. Estas estratégias foram importantes durante o período dos tratamentos e evidenciam o *fitness* desta espécie no ambiente de mata ciliar. Considerando que esta espécie teve 100% de sobrevivência e bom desenvolvimento nas condições amostradas, ela pode ser fortemente indicada para fins de recuperação de ambientes naturais com condições semelhantes às do presente estudo.

Referências

- Apezzato-da-Glória B & Carmello-Guerreiro SM (2006). Anatomia vegetal. atual. da Universidade Federal de Viçosa.
- Almeida MJB, Ferraz ID, Bassini F (1999) Estudos sobre a permeabilidade do tegumento e a germinação de sementes de *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpinoideae), uma espécie de uso múltiplo. Revista da Universidade do Amazonas: Série Ciências Agrárias, Manaus, 8:63—71.
- Aloni R (2014) Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution. *Trees*, 29:1—16.
- Aloni R & Zimmermann MH (1983) The control of vessel size and density along the plant axis: a new hypothesis. *Differentiation*, 24:203—208.
- Andrade ACS, Ramos FN, Souza AF, Loureiro MB, Bastos R (1999) Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 281—285.
- Ashraf M (2012) Estresse de alagamento nas plantas: Uma revisão. *African Journal of Agricultural Research*, 7:1976—1981.
- Assis GBD, Suganuma MS, Melo ACGD, Durigan G (2013) Uso de espécies nativas e exóticas na restauração de matas ciliares no estado de São Paulo (1957-2008). *Revista Árvore*, 37:599—609.
- Bailey-Serres J & Voesenek LACJ (2008) Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review Plant Biology*, 59:313—339.
- Benincasa MMP (2003) Análise de crescimento de plantas (noções básicas). Jaboticabal: FUNEP, p.41.
- Blom CWPM & Voesenek LACJ (1996) Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 11:290—295.
- Bukatsch F (1972) Bemerkungen Zur Doppelfarbnung. Astrablau – Safranin. *Mikrokosmos*. Stuttgart – Alemanha, 61—225.
- Crawford RMM, Brändle R (1996) Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J. Exp. Bot.*, 47:145—159.

- Davanso-Fabro VM, Medri ME, Bianchini E, Pimenta JA (1998) Tolerância a inundações: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41: 475—482.
- De Simone O, Haase K, Müller E, Junk WJ, Gonsior GA, Schmidt W (2002) Impact of root morphology on metabolism and oxygen distribution in roots and rhizosphere from two Central Amazon floodplain tree species. *Functional Plant Biology*, 29: 1025—1035.
- Dias-Filho MB & Carvalho CJRD (2000) Physiological and Morphological Responses of *Brachiaria* spp. to Flooding. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 35:1959—1966.
- Dickson A, Leaf AL, Hosner JF (1960) Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *The Forestry Chronicle*, 36:10—13.
- Else MA, Tiekstra AE, Croker SJ, Davies WJ, Jackson MB (1996) Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically unidentified anti-transpirant in xylem sap. *Plant Physiology*, 112:239—247.
- Ferreira CS, Piedade MTF, Junk WJ, Parolin P (2007) Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: Effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany*, 60:447—483.
- Flora do Brasil 2020 em construção (2020) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB22972>>. Acesso em: 23 dez. 2020.
- Franklin GL (1945) Preparation of thin sections of synthetic resins and wood: resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155:51.
- Fukao T, Barrera-Figueroa BE, Juntawong P, Peña-Castro, J M (2019) Submersão e estresse de alagamento nas plantas: Uma revisão destacando oportunidades de pesquisa e aspectos subestudados. *Fronteiras em Ciência Vegetal*, 10:340.
- Grandis A, Godoi S, Buckeridge MS (2010) Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. *Revista Brasileira de Botânica*, 33:1—12.
- Hook DD & Scholtens JR (1978) Adaptations and flood tolerance of tree species. In: *Plant Life in Anaerobic Environments*, eds. Hook DD, Crawford RMM Ann Arbor Science, Michigan, 299—331.
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Co., New York.

- Joly CA (1991) Flooding tolerance in tropical trees. In: Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry. M.B. Jackson; D.D. Davies & H. Lambers (eds.). SBP Academic Publishing, The Hague, 23—34.
- Joly CA & Crawford RMM (1982) Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, 33:799—809.
- Kawase M (1981) Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *Hortscience* 16:30—34.
- Kolb RM & Joly CA (2009) Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: metabolic, morphological and growth responses. *Flora* 204: 528—535.
- Kolb RM, Medri ME, Bianchini E, Pimenta JÁ, Giloni PC, Correa GT (1998) Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Brazilian Journal of Botany*, 21:3.
- Kozlowski TT (1982b). Water supply and tree growth. Part II. Flooding. *Forestry Abstracts*, 43:145—158.
- Kozlowski TT (1997) Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree physiology*, 17:490—490.
- Larcher W (2000) *Ecofisiologia Vegetal. Rimas artes e textos*. São Carlos, 531.
- Levitt J (1972) *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press Inc., New York. 697.
- Lieberg SA & Joly CA (1993) *Inga affinis* DC (Mimosaceae): Germinação e tolerância de plântulas à submersão. *Revista Brasileira de Botânica*. São Paulo. 16:175—179.
- Lobo PC, Joly CA (2000) Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In *Matas ciliares: conservação e recuperação* (Rodrigues RR, Leitão-Filho HF, eds.). Edusp, São Paulo, 1: 143—157.
- Lopez OR & Kursar TA (1999) Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology*, 19:925—932.
- Luchi AE (2004) Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica*, 27: 271—280.

- Mckevlin MR, Hook DD, Mckee WH (1995) Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. *Tree Physiology*, 15:753—758.
- Medri ME, Bianchini E, Pimenta JÁ, Delgado MT, Correa GT (1998) Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de ethrel. *Revista Brasileira de Botânica*, 21:261—267.
- Medri ME, Ferreira AC, Kolb RM, Bianchini E, Pimenta JÁ, Davanso-Fabro VM, Medri C (2007) Alterações morfoanatômicas em plantas de *lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Sci. Biol. Sci. Maringá*, 29:15—22.
- Oliveira VC & Joly CA (2010) Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. *Trees*, 24:185—193.
- Oliveira AKMD & Gualtieri SCJ (2017) Trocas gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Paratudo) submetidas a alagamento. *Ciência Florestal*, 27:181—191.
- Parent C, Capelli N, Berger A, Crèvecoeur M, Dat JF (2008) An overview of plant responses to soil waetrlogging. *Plant Stress* 2: 20—27.
- Parolin P (2001) Morphological and physiological adjustmants to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128: 326—335.
- Parolin P (2002) Submergence tolerance vs. escape from submergence: two strategies of seedling establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and experimental botany*, 48: 177—186.
- Parolin P (2003) Extreme sites and diversity-an example from Amazonian floodplain forests. *The Botanica*, 53:23—34.
- Parolin PD, De Simone O, Haase K, Waldhoff D, Rottenberger S, Kuhn U, Kesselmeier J, Kleiss B, Schmidt W, Pledade MTF, Junk WJ (2004) Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *The Botanical Review*, 70:357—380.
- Parolin P & Wittmann F (2010) Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants*, 2010.
- Parolin P (2009) Submerged in darkness: adaptation to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany, Oxford*, 103:359—376.

- Piedade MT, Ferreira CS, de Oliveira Wittmann A, Buckeridge M, Parolin P (2010) Biochemistry of Amazonian floodplain trees. In Amazonian floodplain forests, Springer, Dordrecht, 127—139.
- Pimenta J, Orsi MM, Medri ME (1994) Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Colleus blumei* Benth. submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. *Revista Brasileira de Biologia*, 53:427—433.
- Pimenta J, Medri ME, Bianchini, Muller C, Okamoto JM, Francisconi LMJ, Correa GT (1996) Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipóxia. *Revista Brasileira de Botânica*, 19:15—220.
- Pontara V, Bueno ML, Scremin-Dias E (2016) Flooding avoidance *Triplaris gardneriana* Wedd. (Polygonaceae): growth and morpho-anatomical aspects. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 38:341—346.
- Rätsch G & Haase K (2007) Internal root aeration and anatomic prerequisites of three tree species of the Amazonian inundation forest. *Amazoniana*, 19:185—197.
- Reents S, Mueller P, Tang H, Jensen K, Nolte S (2020) Plant genotype determines biomass response to flooding frequency in tidal wetlands. *Biogeosciences Discussions*, p.1—12.
- Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S. (2013) How to quantify conduits in wood? *Frontiers in plant science*, 4:56.
- Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP, Oliveira AKM (2011) The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology*, 71: 275—282.
- Shimamura S, Yamamoto R, Nakamura T, Shimada S, Komatsu S (2010) Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany*, 106:277—284.
- Scholz A, Klepsch M, Karimi Z & Jansen S (2013) How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, 4:1—11.
- Smirnoff N & Crawford RMM (1983) Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Annals of Botany*, 51:237—249.
- Teakle NL, Armstrong J, Barrett-Lennard EG, Colmer TD (2011) Aerenchymatous phellem in hypocotyl and roots enables O₂ transport in *Melilotus siculus*. *New Phytologist*, 190:340—350.

Vartapetian BB & Jackson MB (1997) Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 79:3—20.

Vartapetian BB, Andreeva IN, Nuritdinov N (1978) Plant cells under oxygen stress. *Plant life in anaerobic environments*, 13—88.

Wittmann F & Parolin P (1999) Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. *Ecotropica*, 5:51—57.

Yu PT, Stolzy LH, Letey J (1969) Survival of Plants under Prolonged Flooded Conditions. *Agronomy Journal*, 61:844—847.