UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Júlio de Mesquita Filho"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

ASPECTOS FISIOLÓGICOS E MORFOANATÔMICOS DE *Tabebuia aurea* SUBMETIDA AO ALAGAMENTO

LEDIANE ROBERTA COFFACCI

PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA
ORIENTADOR

Botucatu – SP
2016

Resumo

Quando submetidas ao alagamento, algumas plantas podem produzir alterações morfológicas e fisiológicas para melhor se adaptarem ao ambiente e difundir o oxigênio. O objetivo deste trabalho foi avaliar as possíveis alterações de raiz e caule em plântulas de *Tabebuia aurea* submetidas a diferentes níveis de alagamento, cujos tratamentos foram: controle, parcialmente alagado e totalmente alagado, com nove indivíduos cada, durante 60 dias. Foi analisada a fluorescência da clorofila *a*, a condutância estomática e as alterações morfológicas observadas após o período total destes tratamentos. A fluorescência da clorofila *a* não apresentou alteração relevante entre os tratamentos, mostrando que não houve degradação do ΦPSII durante o período de alagamento, porém houve uma diminuição na abertura estomática, resultando em decréscimo razoável da capacidade fotossintética das plantas alagadas. As raízes não apresentaram alterações anatômicas, porém o caule apresentou lenticelas hipertrofiadas para melhor difusão do oxigênio e as folhas apresentaram clorose e abscisão, devido à degradação da clorofila quando submetidas ao alagamento total e parcial. Isso revela que plântulas de *T. aurea* submetidas ao alagamento apresentam alterações anatômicas e fisiológicas mínimas, mostrando que não é preciso desenvolver adaptações morfoanatômicas, uma vez que o a raiz normalmente já supera a queda de oxigênio no solo.

Palavras chaves: sazonalidade, alagamento, fluorescência da clorofila *a*.

1. INTRODUÇÃO

O alagamento do solo reduz o oxigênio disponível para a planta. No entanto, determinadas espécies, quando submetidas ao alagamento, podem produzir modificações morfoanatômicas que permitem que o oxigênio se difunda da parte aérea até raízes, mantendo a respiração aeróbica. Estas modificações incluem as lenticelas hipertróficas (MEDRI; CORREA, 1985; LARSON et al., 1991, PIMENTA et al., 1996), a formação de aerênquima (MEDRI; CORREA, 1985; MCNAMARA; MITCHELL, 1990) e raízes adventícias (MCNAMARA; MITCHELL, 1990). Alguns autores, entretanto, sugerem que a adaptação das plantas a estes ambientes acontece devido a alterações de suas rotas metabólicas (CRAWFORD, 1978) ou, ainda, que pode haver a combinação de modificações morfoanatômicas e metabólicas (JOLY, 1994).

As formações monodominantes são aquelas onde mais de 50% dos invivíduos são da mesma espécie (CONELL; LOWMAN, 1989). Dentre essas formações, o paratudal - *Tabebuia aurea* (Manso) Benth & Hook. f.ex S. Moore - tem grande destaque. A tolerância ao alagamento é uma estratégia adaptativa de *T. aurea* a qual pode ser responsável pela manutenção da população nos paratudais. O alagamento sazonal da área é uma de suas características ocasionada pelo Rio Paraguai e seus afluentes, como o rio Miranda (GOLTZ et al., 2006).

O Pantanal de Miranda é localizado próximo ao município de Corumbá-MS e corresponde a uma área de Cerrado com formação monodominante de extrato arbóreo, com mais de 50% de indivíduos de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth & Hook. f.ex S. Moore pertencentes a família Bignoniaceae. A espécie é conhecida como caraíba, caraibeira, cinco-em-rama, ipê, ipê do cerrado, paratudo, pau d'arco, carnaúba do campo, entre outros (LORENZI, 1992; ALMEIDA et al., 1998). *T. aurea* também é utilizada em diversas regiões como planta medicinal. Sua floração acontece durante os meses de agosto-setembro (DAMASCENO JÚNIOR et al., 2014).

Muitos dos paratudos se estabelecem sob murundus, na qual sua origem ainda está sendo estudada, porém há hipóteses de que eles surgiram através de erosões que rebaixaram o solo de forma desigual fazendo com que eles se sobressaíssem ou que esses montes seriam cupinzeiros desativados que se mantiveram no local. Independente de sua origem, os murundus podem trazer benefícios, propiciando que as *T. aurea* se beneficiem na época de cheia (DAMASCENO JÚNIOR et al., 2014).

As alterações fisiológicas geralmente são definidas por um fator ambiental que exige habilidade/plasticidade da planta em se manter viva, podendo exercer uma função positiva ou negativa para o metabolismo. Neste caso, os ambientes secos e o excesso de água nas plântulas são os principais fatores que restringem o estabelecimento das plantas, sobretudo no início do ciclo de vida. (MCLAREN; MCDONALD, 2003; NIPPERT; KNAP; BRING, 2006; WEIEGAND; SALTZ; WARD, 2006).

Nossa hipótese é que plântulas de *T. aurea* submetidas ao alagamento apresentem alterações fisiológicas e modificações anatômicas no caule e em suas raízes que permitam a superação da época de cheias e a manutenção de sua população no pantanal.

2. OBJETIVO

Verificar a possível ocorrência de alterações fisiológicas e morfológicas presentes em raízes, caules e folhas de *Tabebuia aurea* submetidas a diferentes níveis de alagamento para fundamentar a tolerância desta espécie.

3. METODOLOGIA

3.1 Material biológico

As sementes foram coletadas no Pantanal de Miranda- município de Corumbá-MS, em sacos de papel permeável e armazenado em câmara fria a 15°C, no Departamento de Botânica da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho – Campus Botucatu, durante 120 dias. O material foi submetido à aclimatação em casa de vegetação, também do Departamento de Botânica.

3.2 Delineamento experimental

As sementes foram escolhidas de modo aleatório para serem germinadas. Suas alas foram retiradas, e inseridas em uma solução de 1L de água deionizada com 0,1L de água sanitária para desinfestação durante 10 minutos. Em seguida, foram lavadas apenas em água deionizada e inseridas em placas de petri umedecidas também com água deionizada, durante 10 dias. As sementes germinadas foram inseridas em substrato. Com cerca de 30 cm foram transferidas para vasos de terra e substrato Carolina soil II para aclimatação por 90 dias, em alagamento.

Foram 45 indivíduos aos quais foram submetidos a cada um dos três tratamentos (de 15 indivíduos cada): Controle: manutenção da Capacidade de Campo (sem acúmulo de água); T1: caules 2/3 alagados; T2: caules totalmente submersos (deixando o ultimo par de folhas novas fora da água).

3.3 Variáveis fisiológicas avaliadas

3.3.1 Condutância estomática (gs): As medições da condutância estomática foram efetuadas utilizando um porômetro em estado de equilíbrio dinâmico (Leaf Prometer Modelo SC-1; DECAGON DEVICES, EUA). As medições foram realizadas em 10 indivíduos, sendo uma folha por indivíduo, totalizando 10 repetições.

3.3.2 Fluorescência da clorofila *a*: As variáveis da fluorescência da clorofila *a* foram obtidas com auxílio de um fluorômetro PAM – Junior (WALZ/Alemanha). Diversas variáveis fotoquímicas foram calculadas com base em parâmetros de fluorescência da clorofila *a*: a eficiência quântica máxima do PSII (Fv/Fm), rendimento quântico efetivo do ΦPSII (ΦPSII = ΔF/Fm') de acordo com Genty et al. (1989), taxa de transporte de elétrons (ETR = ΔF/Fm'× DFFF × 0,5 × 0,84), dissipação fotoquímica [qP = (Fm'-Fs)/(Fm'-Fo')] e dissipação não-fotoquímica [NPQ = (Fm-Fm')/Fm'] (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Para a estimativa do ETR, 0,5 foi usada como a fração de energia de excitação distribuída entre os fotossistemas, e 0,84 como a fração de absorção de luz (BAKER, 2008). As amostras das folhas foram cobertas com papel alumínio e mantidas no escuro durante aproximadamente 30 minutos. A intensidade da curva de luz emitida pelo fluorômetro chega até 1500 μmol/m²s de DFFF. Os parâmetros da fluorescência da clorofila foram analisados concomitantemente as medidas fisiológicas de trocas gasosas.

3.4 Avaliação Visual

Foi acompanhado o desempenho de plantas jovens de *T. aurea* durante os tratamentos e observadas às mudanças externas como abscisão foliar, mortalidade, modificação do caule e surgimento de lenticelas hipertrofiadas. A partir desses dados foram determinadas e analisadas suas alterações e quais danos futuros podem afetar a planta jovem.

4. ANÁLISES MORFOANATÔMICAS

4.1. Microscopia de luz

Para o estudo anatômico da raiz e do caule de *T. aurea* foram confeccionadas lâminas permanentes. Amostras de ápices radiculares de ramificações secundárias e do primeiro entrenó foram fixadas em FAA 50% (JOHANSEN, 1940), desidratada em série etílica e embebida em resina metacrilato (GERRITS, 1991). Secções transversais com cerca de 8 μm de espessura obtidas em micrótomo rotativo foram coradas com Azul de toluidina 0,05%, pH 4,3 (O'BRIEN, 1964), e lâminas permanentes foram montadas com Entellan.

Os dados foram documentados em microscópio Leica M205C acoplado ao sistema de captura de imagens. Os dados quantitativos como espessura de córtex, cilindro vascular e epiderme foram mensurados utilizando o software LAS (Leica Application Suite).

5. ANÁLISE DOS DADOS

Todas as médias foram submetidas à análise de variância ANOVA e posteriormente feito o teste Tukey com valor de significância a 5% entre as médias.

6. RESULTADOS

6.1 Análises fisiológicas

Em geral, os indíviduos dos três tratamentos responderam bem ao alagamento, não havendo injúrias nem mortalidade. Todos os tratamentos avaliados apresentaram o mesmo padrão de resposta nas variáveis ΦPSII e ETR entre os tratamentos controle, alagamento parcial e alagamento completo (Figura 1), mostrando queda nos valores no 28º dia de avaliação em todos os tratamentos, ocasionado possivelmente pela queda de temperatura do dia (24,9ºC),abaixo da média dos dias anteriores de 27,9º, porém sem diferença significativa entre eles.

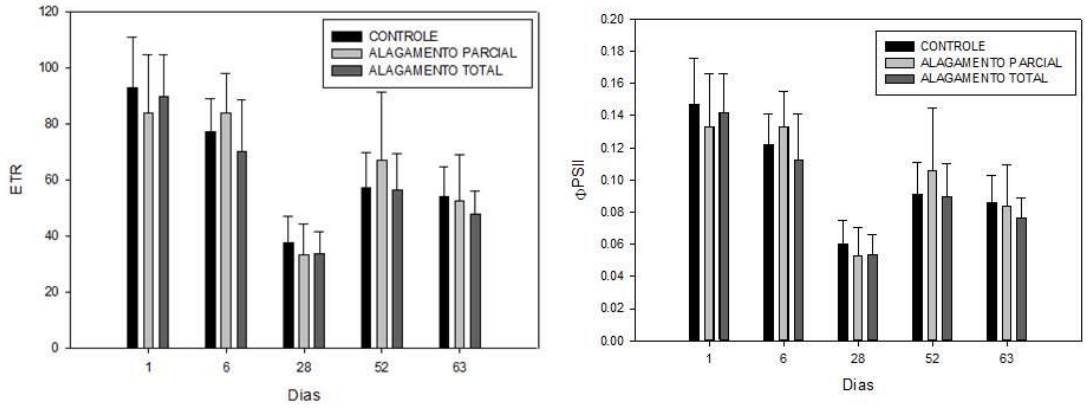


Figura 1. Taxa de transporte de elétrons (ETR) e Rendimento quântico efetivo do fotossistema II (ΦPSII) durante os dias de tratamento.

Os valores de NPQ se mantiveram constantes ao longo dos 63 dias de experimento (Figura 2). Com o alagamento total, o aumento das taxas de NPQ no 1º e no 53º dia apresentaram diferença significativa entre os tratamentos (F = 1.164, p= 0.337 e F= 5.594 p=0.014, respectivamente). Em qP os valores oscilaram no decorrer dos dias de experimento, indicando queda no 28º dia como visto em ΦPSII e ETR, porém os dias que obtiveram diferença significativa foram o 6º e novamente no 53º dia (F = 8.962, p = 0.002 e F= 1.355 p = 0.286, respectivamente).

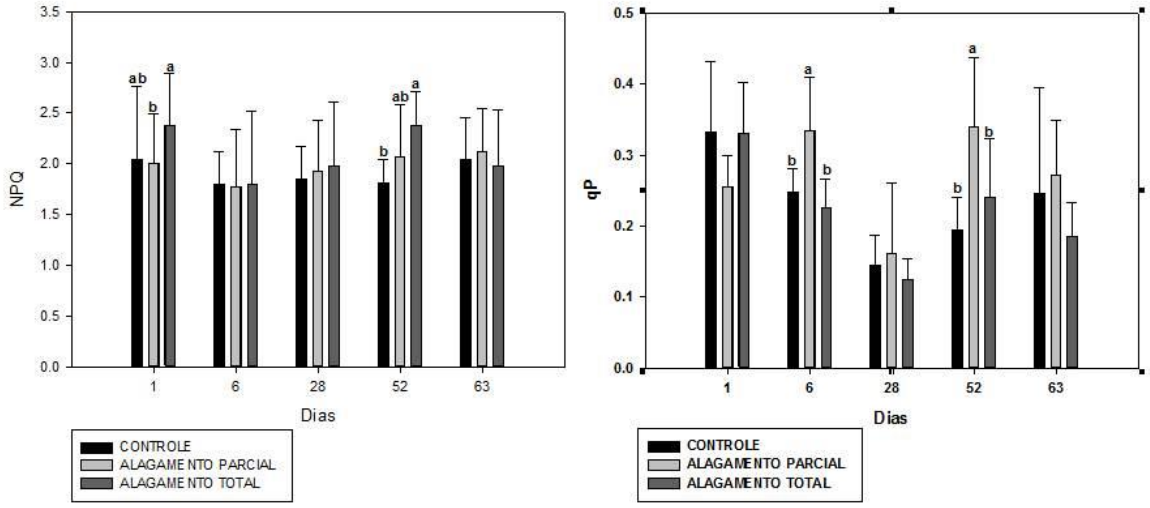


Figura 2. Dissipação não-fotoquímica (NPQ) e dissipação fotoquímica (qP) durante os dias de tratamento.

Os valores de Fv/Fm não variaram expressivamente durante os tratamentos (Figura 3). Entretanto a partir do 28º dia de avaliação, os valores indicaram uma leve fotoinibição, principalmente no tratamento parcialmente alagado, com menores valores. A eficiência do ΦPSII obtida pela razão Fv/Fm não apresentou redução expressiva,

indicando que o déficit de oxigênio não causou injúrias ao ΦPSII. Os dias que apresentaram diferença entre os tratamentos foram 6º, 52º e 63º dia (F = 5.997, p = 0.011, F = 8.170, p = 0.004, F = 4.076, p = 0.037, respectivamente).

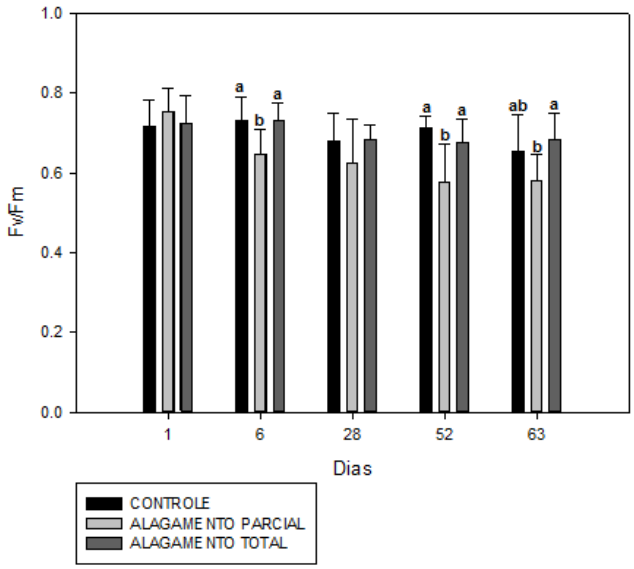


Figura 3. Eficiência quântica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) durante os dias de tratamento.

A condutância estomática mostrou queda nos valores durante todo o período de alagamento (Figura 4), onde no 63º dia os valores foram abaixo de 100 mmol.m^{-2}s^{-1} e com diferença entre os tratamentos no 28º e 52º dia de experimento (F = 1.891, p=0.188 e F = 6.749, p = 0.009, respectivamente).

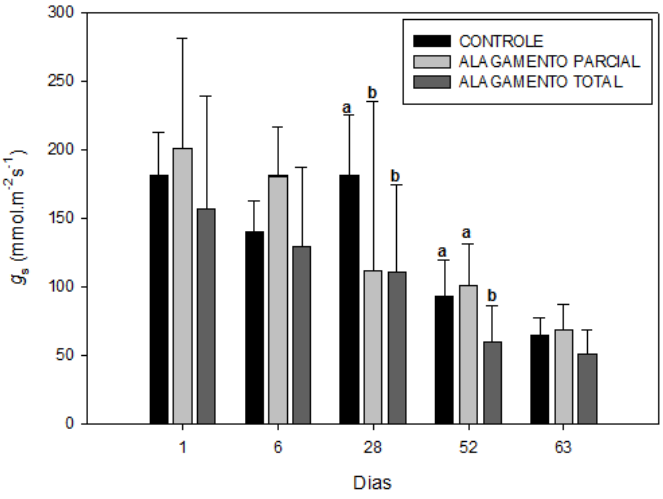


Figura 4. Condutância estomática (g_s – mmol.m^{-2}s^{-1}) durante os dias de tratamento.

6.2 Descrição morfológica do caule e da raiz

Foi observada abscisão das folhas que ficaram submergidas nos tratamentos parcial e totalmente alagados (Figura 5).

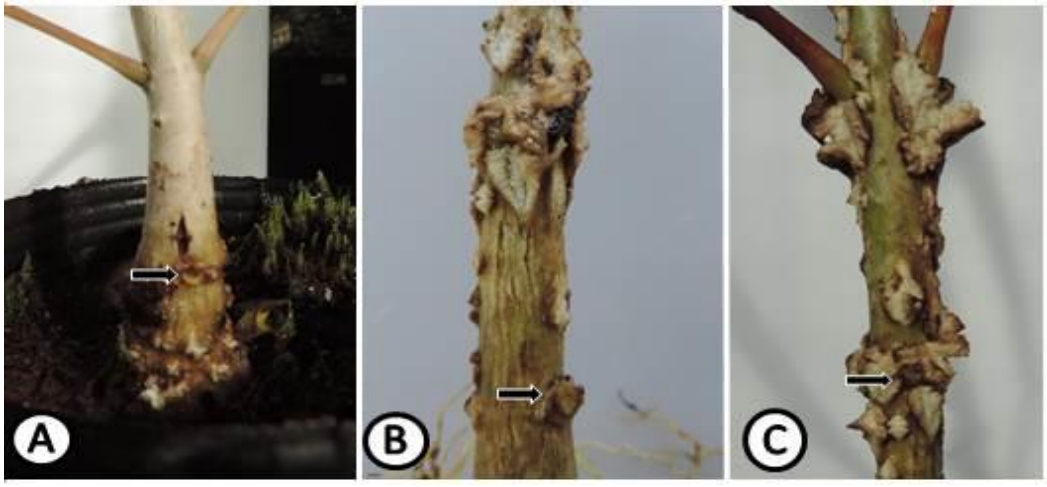


Figura 5. Plantas de *Tabebuia aurea* que apresentaram queda de folhas durante o alagamento. (A) queda de folhas de um indíviduo submetido ao tratamento de alagamento parcial. (B) e (C) queda de folha de um indivíduo submetido ao tratamento de alagamento completo.

As plantas submetidas ao tratamento controle apresentou caule com aspecto homogêneo, sem rachaduras nem hipertrofia de lenticelas (Fig. 6A). As plantas submetidas ao alagamento parcial apresentaram lenticelas hipertrofiadas na base do caule (Fig. 6B-detalhe). Já as plantas submetidas ao alagamento total, apresentaram lenticelas hipertrofiadas ao longo do eixo caulinar (Fig. 6C).

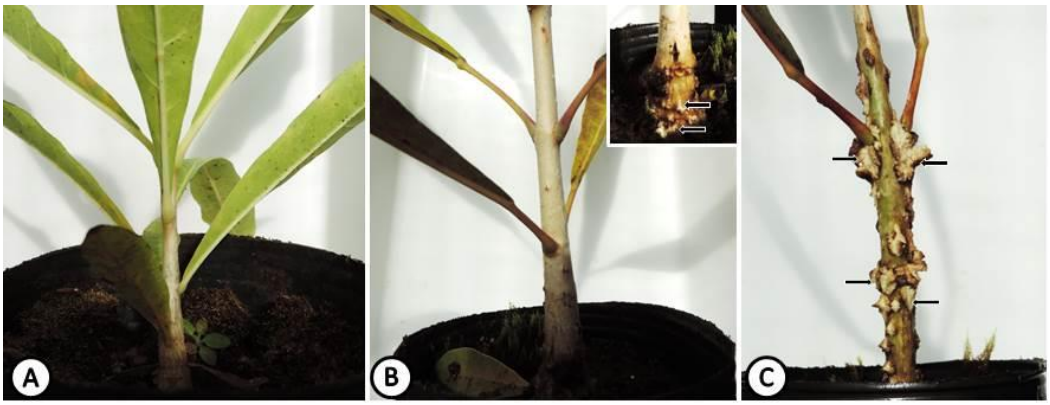


Figura 6. Plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao tratamento controle (A), T1 (B) e a T2 (C). Setas indicam lenticelas hipertrofiadas no caule.

Foram observadas folhas com clorose em ambos os tratamentos alagados (Figura 7).

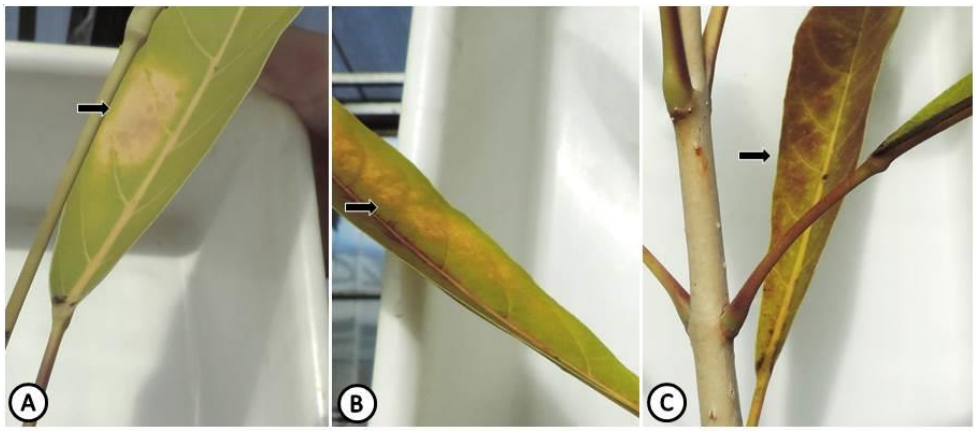


Figura 7. Plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao tratamento T1 (A) e T2 (B) e (C). Setas indicam clorose em suas folhas.

A secção transversal da porção caulinar localizada no primeiro entrenó de *Tabebuia aurea* submetida ao controle (Fig. 8A) apresentou início da diferenciação da periderme com cerca de 3-8 camadas de células (Fig. 8B). Córtex composto por cerca de 20 camadas de células parenquimáticas com espaços intercelulares conspícuos (Fig. 8A-B). Calotas de fibras foram localizadas próximo ao floema, circundando todo o cilindro vascular (Fig. 8C). O início da instalação cambial foi observado, produzindo células de xilema e de floema. A medula é composta por parênquima (Fig. 8C). O tratamento parcialmente alagado (Fig. 8D) apresentou características semelhantes ao controle (Fig. 8A-C). O totalmente alagado (Fig. 8E) apresentou atraso no início da diferenciação do tecido de revestimento, podendo ser localizada apenas a epiderme neste tratamento (Fig. 8F); o córtex apresentou menor quantidade de fibras. Além disso, foram identificados apenas xilema e floema primários (Fig. 8G).

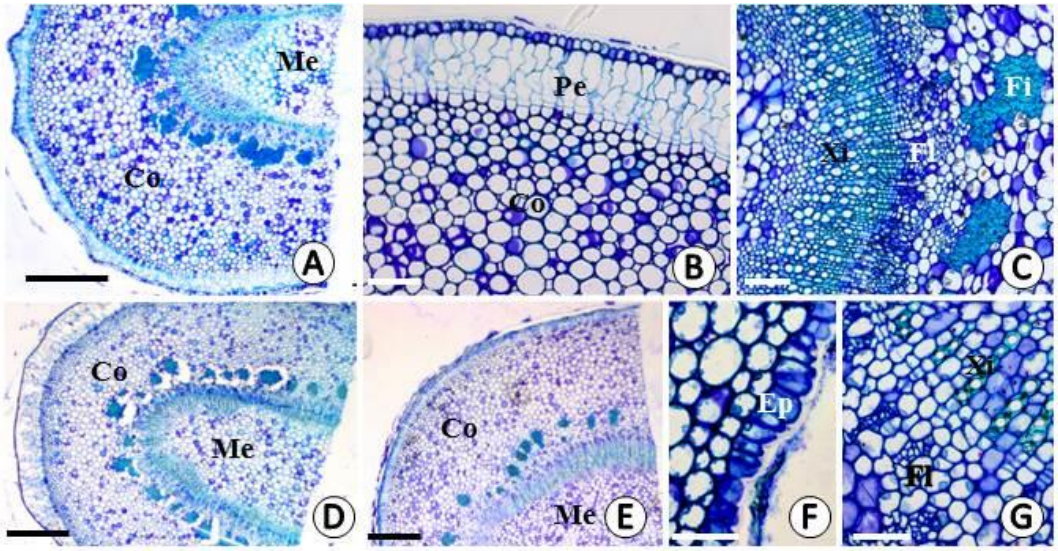


Figura 8. Anatomia da porção do primeiro entrenó do caule de *Tabebuia aurea* submetidas ao tratamento controle (A-C), T1 (D) e T2 (E-G). (A) Cortex (Co), Medula (Me). (B) Cortex (Co) e divisão celular da periderme (Pe). (C) detalhe do cilindro vascular com xilema (Xi), floema (Fl) e fibras vascular pelo córtex (Fi). (D) Cortex (Co) e Medula (Me) do tratamento submetido ao alagamento parcial. (E) Cortex (Co) e Medula (Me) do tratamento submetido ao alagamento total. (F) detalhe da epiderme (Ep) do tratamento submetido ao alagamento total. (G) cilindro vascular com células do xilema (Xi) e floema (Fl) submetidas ao tratamento de alagamento total. Barras: A-D-E = 500 µm; B-C = 100 µm e G = 50 µm.

A raiz primária de *T. aurea* apresenta epiderme unisseriada composta por células justapostas quadradas, com espessamento na parede periclinal externa. O córtex é composto por exoderme unisseriada composta por células volumosas, retangulares, com paredes lignificadas; pontoações foram observadas conectando as células adjacentes. Há cerca de oito camadas de células parenquimáticas com espaços intercelulares conspícuos. Endoderme parenquimática com estrias de caspary e sem espessamento adicional. O cilindro vascular é composto por periciclo parenquimático, com 4-5 polos de protoxilema alternados ao floema (Fig. 9B). Nenhuma alteração anatômica foi observada nas raízes de plantas submetidas ao alagamento parcial (Fig. 9C) ou completo (Fig. 9D).

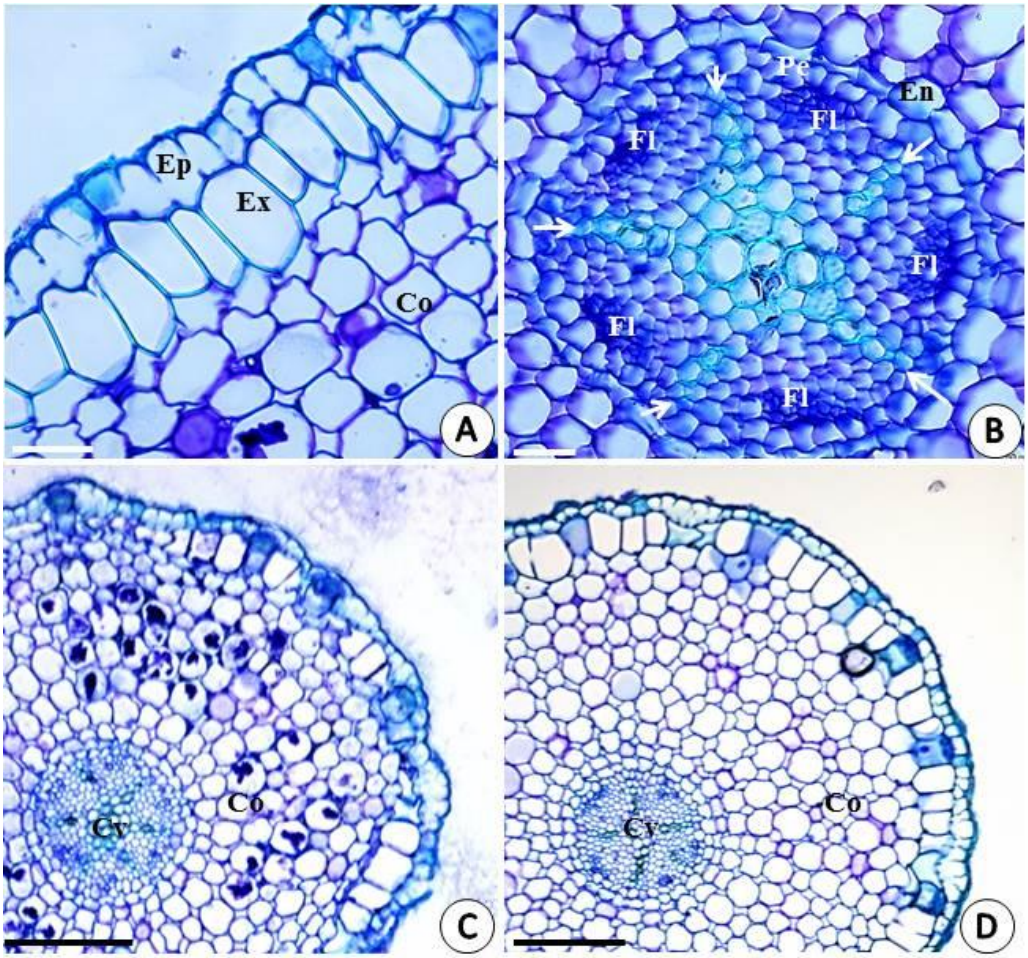


Figura 9. Anatomia da raiz primária de *Tabebuia aurea* submetidas ao tratamento controle (A-B), T1 (C) e T2 (D). (A) Epiderme unisseriada (Ep), exorderme (Ex) com paredes lignificadas e córtex (Co) parenquimático. (B) Detalhe mostrando a endoderme (En) parenquimática, e o cilindro vascular com periciclo (Pe), cinco polos de protoxilmea (setas) alternado com floema (Fl). (C) Raiz de planta submetida ao alagamento parcial e completo (D) mostrando características anatômicas semelhantes ao controle (A-B). Cv: cilindro vascular, Co: córtex. Barras: A-B = 25 µm; C-D = 100 µm.

Quantitativamente, plantas submetidas ao controle e tratamentos apresentaram a mesma espessura do córtex ($F_{(2,3)}$ = 0,259; p = 0,780) e mesma área do cilindro vascular ($F_{(2,3)}$ = 3,955; p = 0,080).

7. DISCUSSÃO

Ao passar por um período de alagamento, as plantas produzem sinais metabólicos de vários tipos relacionados ao metabolismo secundário como: produção de etileno, fechamento estomático hidro ativo em resposta ao aumento da síntese de ABA, formação de lenticelas hipertrofiadas, abscisão foliar, degradação da clorofila em resposta à diminuição dos níveis endógenos de oxigênio. Nesse período, elas alteram sua anatomia, fisiologia e crescimento como estratégia de sobrevivência

(BAILEY-SERRES ; VOESENEK, 2008). Plantas com deficiência de oxigênio tendem a mobilizar reservas de armazenamento para atender a demanda necessária e manter o metabolismo de carbono (KOZLOWSKI, 1997; KOLB et al., 1998; GRANDIS et al., 2010). Os cotilédones podem conter grande quantidade de compostos de reserva, que são consumidos durante a germinação e no crescimento inicial da planta (BUCKERIDGE et al., 2004; CORTE et al., 2006) como visto inicialmente neste trabalho, que por cerca de 90 dias as plântulas de *T. aurea* transplantadas ainda possuíam seus cotilédones. Cabral et al. (2004) verificaram que os cotilédones permaneceram por 120 dias ligado às plantas de *T. aurea,* podendo indicar que as estas plântulas alagadas utilizaram desse órgão de reserva para se nutrir durante as primeiras semanas de experimento, visto que a alteração de suas variáveis foram mínimas.

As alterações que se formaram se apresentam como ajustes ao ambiente. Quando acontece o alagamento, diminui a quantidade de oxigênio disponível no solo, e, dessa forma, as folhas fecham seus estômatos devido à produção de ácido abscísico. (ELSE et al., 1996; VARTAPETIAN; JACKSON, 1997). Dias-Filho e Carvalho (2000) apontaram que a redução na abertura estomática, com decréscimo do nível de absorção de gás carbônico seria a principal causa da diminuição da capacidade fotossintética das plantas alagadas. Isso foi visto neste trabalho, observando-se os valores de condutância estomática, podendo assim inferir que com o decréscimo da absorção de gás carbônico e o aumento no acúmulo de oxigênio nos tecidos, estes poderiam ser transportados até as raízes em situações de hipóxia ou anóxia.

A diminuição na energia fotoquímica pela baixa quantidade de oxigênio no solo pode afetar a eficiência fotossintética, devido às alterações causadas nas raízes ou parte aérea e dos danos em suas estruturas responsáveis pela fase fotoquímica da fotossíntese (ALLEN et al., 1996).

O alagamento induziu uma queda no ΦPSII, consequente da diminuição dos *quenching* fotoquímicos diminuindo a capacidade de transformação de energia luminosa em energia química para o processo de fotossíntese e um leve aumento no *quenching* não fotoquímico, indicando uma dissipação na forma de calor para proteger os centros de reação e lesões induzidas pela luz (MAXWELL; JOHNSON, 2000). O *quenching* não fotoquímico pode ser definido pelo aumento dos níveis na dissipação em forma de calor e seu aumento sob o alagamento pode indicar sua adaptação fotossintética (PANDA et al., 2006).

A parte aérea responde ao estresse que ocorre nas raízes são avaliadas por mudanças no fluxo de substâncias entre os sistemas (JACKSON, 1993). Dentre elas é importante ressaltar o acúmulo de ACC (ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico) nas raízes que sofrem o alagamento, e seu transporte até as folhas, onde é convertido em etileno (BRADFORD; YANG 1980). Sugerindo assim que o etileno seja o responsável pelas modificações morfoanatômicas observadas nos caules e folhas (JACKSON et al., 1987; VOESENEK et al., 1992) como visto neste trabalho, onde ocorre abscisão foliar e a hipertrofia de lenticelas por todo o caule das plantas submetidas ao alagamento total e parcial.

Outra consequência do alagamento é a ocorrência de clorose nas folhas, devido à degradação da clorofila em condição de inundação e baixo nível de nutrientes (HUANG et al., 1994). Outros autores sugerem que a redução na síntese de clorofila é devido ao acúmulo de etileno (SENA GOMES; KOZLOWSKI, 1988) e/ou redução na síntese de citocininas (ZHANG et al., 2000).

A queda foliar pode ser devido ao alagamento, que reduz a absorção e o transporte de íons, resulta em estresse mineral para a parte aérea, e geralmente é acontece a senescência e abscisão da parte aérea (DREW, 1991). Além disso, Pimenta (1998) afirmou que pode estar relacionado com queda na condutância estomática e taxa fotossintética, observadas neste trabalho nos tratamentos parcial e totalmente alagados, onde a condutância estomática e a dissipação fotoquímica apresentaram queda a partir do 28º e 63º dias respectivamente, inferindo que há uma redução na taxa fotossintética.

Além das questões fisiológicas apontadas anteriormente, algumas características anatômicas importantes frente à adaptação ao alagamento foram detectadas. No caule, foi possível verificar que houve diminuição na quantidade de fibras encontradas nos tratamentos em relação ao controle. Isso pode sugerir que houve retardo no desenvolvimento dos caules quando submetidos ao alagamento. Além disso, as estrias de Caspary podem desenvolver uma função importante de acordo com Mauseth (1988) que afirma que endodermes com estrias de Caspary, em caules de plantas submersas, isolam o aerênquima cortical do tecido vascular, evitando a inundação das câmaras de ar pela água do xilema. Mesmo não possuindo aerênquima, os caules de *Tabebuia aurea* também são protegidos por estrias de Caspary onde interferem em possíveis inundações nos seus espaços intercelulares.

Observada a hipertrofia de lenticelas ao longo dos dois tratamentos submetidos ao alagamento parcial e total neste trabalho, Pimenta et al. (1994) e Pimenta (1996)

também as observaram em plantas submetidas à inundação, e sugeriram que estas contribuem para o aumento nas trocas gasosas entre a atmosfera e a planta. Hook e Scholtens (1978) afirmaram que as lenticelas estão envolvidas com a eliminação de metabólitos tóxicos, que são resultados da respiração anaeróbica. Várias linhas de evidência indicam que a presença destas estruturas facilita a entrada de oxigênio na planta (SHIMAMURA et al., 2010; TEAKLE et al., 2011).

O alagamento do solo reduz a disponibilidade de oxigênio para a planta. No entanto, determinadas espécies, quando submetidas ao alagamento, podem produzir modificações morfoanatômicas, as quais permitiriam a difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes, mantendo a respiração aeróbica (MEDRI et al., 1998). Isso pode ter sido justificado neste experimento, uma vez que constatada a hipertrofia de lenticelas, o oxigênio capturado pode ser conduzido até as raízes sem a necessidade de formação de aerênquima.

Segundo Collin-Belgrand et al. (1991) e Crawford (1992), as raízes são muito sensíveis a hipóxia e a sobrevivência de espécies tolerantes a ambientes pouco arejados depende da produção de novas raízes, porém em *Tabebuia aurea* não ocorreu redução nesses órgãos nem o desenvolvimento de raízes adventícias, mostrando assim que este órgão suportou a queda de oxigênio no solo.

8. CONCLUSÃO

Plântulas de *T. áurea* se mostraram resistentes e adaptadas aos períodos de alagamento nos dois tratamentos, mostrando que as alterações fisiológicas e morfológicas surgiram para facilitar a troca gasosa com o ambiente.

Mesmo submetidas ao alagamento, plântulas de *T. aurea* são capazes de permanecerem vivas, sem alterações morfológicas em suas raízes, mas com a hipertrofia de lenticelas no caule, que pode ser fundamental para sua manutenção durante esse período, principalmente na difusão de oxigênio.

O Fechamento estomático evidenciado, por sua vez é um mecanismo de adaptação dessas plantas durante o alagamento, podendo assim armazenar oxigênio e realoca-los nas raízes em anóxia, podendo retomar sua atividade normal quando o período de alagamento for ultrapassado. Além disso, apesar de ter ocorrido uma diminuição no PSII devido às alterações nos *quenchings* fotoquímicos e não

fotoquímicos, a planta mostrou que maiores danos não foram causados no seu fotossistema devido ao alagamento.

Lembrando que não temos a influência que os murundus podem causar, porém as plântulas que tem seu crescimento acima deles podem levar vantagens para sobreviver durante os pulsos de cheia.

9. REFERÊNCIAS

ALLEN, J.A.; PEZENSKY, S.R.; CHAMBERS, J.L. Interaction of flooding and salinity stress on balcypress (Taxodium disticum). **Tree Physiology**, v. 16, p. 307–313, 1996.

ALMEIDA, S.P.; PROENÇA, C.E. B.; SANO, S. M.; RIBEIRO, J. F. Cerrado: espécies vegetais úteis. **Planaltina: Embrapa – CPAC**. 464p, 1998.

BAILEY-SERRES, J.; VOESENEK, L.A.C.J. Flooding stress: aclimations and genetic diversity. **Annual Review Plant Biology** v. 59, p. 313-339, 2008.

BAKER, N. R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 89-113, 2008.

BRADFORD, K.J.; YANG, S.F. Xylem transport of 1-aminocyclopropano-1-carboxylic acid an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. **Plant Physiology.** v. 65, p. 322-326, 1980.

BUCKERIDGE, M. S.; AIDAR, M. P. M.; SANTOS, H. D.; TINÉ, M. A. S. Acúmulo de reservas. Germinação: do básico ao aplicado. **Porto Alegre: Artmed**, p. 31-50, 2004.

CABRAL, E. L.; BARBOSA, D. D. A.; SIMABUKURO, E. A. (2004). Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. **Acta botânica brasílica**, v. 18, n. 2, p. 241-251, 2004.

COLIN-BELGRAND, M.; DREYER, E.; BIRON, P. Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition. **Annals of Forest Science**, v. 48, p. 193-204, 1991.

CONNELL, J.H.; LOWMAN, M.D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. **The American Naturalist**, v. 134, p. 88-119, 1989.

CORTE, V.B.; DE LIMA, E.E.; BORGES, C.A.P. Mobilização de reservas durante a germinação das sementes. **Revista Árvore**, v. 30, n. 6, p. 941-949, 2006.

CRAWFORD, R.M.M. Metabolic adaptation to anoxia. **In Plant Life in Anaerobic Environments**, p. 119-136, 1978.

CRAWFORD, R.M.M. Oxygen Availability as an Ecological Limit to Plant Distribution. **Advances in Ecological Research**, v. 23, p. 93-185, 1992.

DAMASCENO JÚNIOR, G.A.; SIMÕES, M.G.; TREVELIN, C.C.; MANOEL, P.S.; GUIMARÃES, E.; FREITAS, A.C.D.; NIERO, I.R.D.A. Pantanal: Fauna, Flora e Paisagens. **Coleção PROEX Digital (UNESP)**, 83p, 2014.

DIAS-FILHO, M.B.; CARVALHO, C.J. R. D. Physiological and Morphological Responces of *Brachiaria spp*. to Flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 10, p. 1959-1966, 2000.

DREW, M. C. Oxygen Deficiency in the Root Environment and Plant Mineral Nutrition. Plant life under deprivation. **SPB Academic Publishing**, p. 303-316, 1991.

ELSE, M.A.; TIEKSTRA, A.E.; CROKER, S.J.; DAVIES, W.J.; JACKSON, M.B. Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically unidentified anti-transpirant in xylem sap. **Plant Physiology**, v. 112, n.1, p. 239-247, 1996.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 990, p. 87-92, 1989.

GERRITS, P.O. The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Netherlands: Departament of Anatomy and Embriology State University, Gröningen. 1991.

GOLTZ, E.; BRANDÃO, D.; TOMÁS, L.R.; MANTELLI, L.R.; ADAMI, M.; SHIMABUKURO, Y.E.; FORMAGGIO, A.R. Utilização de índices espectrais de vegetação (MODIS) na determinação de áreas suscetíveis a alagamento no Pantanal Sul-matogrossense. **Simpósio de geotecnologias no pantanal**, v. 1, 2006.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n.1, p. 1-12, 2010.

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

HUANG, B.; JOHNSON, J.W.; NESMITH, S.; BRIDGES, D.C. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. **Journal of Experimental Botany**. v. 45, n. 271, p. 193-202. 1994.

JACKSON, M.B. Are plant hormones involved in root to shoot communication? **Advances in botanical research**, v. 19, p. 103-187, 1993.

JACKSON, M.B.; WATERS, I.; SETTER, T; GREENWAY, H. Injury to rice plants caused by complete submergence: a contribution by ethylene (ethene). **Journal of Experimental Botany**. v. 38, p. 1826-1838, 1987.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**, 196p, 1940.

JOLY, C.A. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford´s metabolic theory. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh**. v. 102B, p. 343-354, 1994.

KOLB, R.M., MEDRI, M.E., BIANCHINI, E., PIMENTA, J.A., GILONI, P.C., CORREA, G.T. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Brazilian Journal of Botany**, v. 21, n.3, 1998.

KOZLOWSKI, T.T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree physiology**, 1997.

LARSON, K.D.; DAVIES, F.S; SCHAFFER, B. Flood water temperature and stem lenticel hypertrophy in *Mangifera indica* (Anacardiaceae). **American Journal of Botany**. v. 78, p. 1397-1403, 1991.

LORENZI, H. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. **Plantarum**, v.1. 352p., 1992.

MAUSETH, J.D. **Plant anatomy**. v. 560, 1988.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chorophyll fluorescence a practical guide. **Journal Experimental Botanic**, n. 51, p. 659-668, 2000.

MCLAREN, K.P.; MCDONALD, M.A. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. **Forest Ecology and Management**, v. 183, p. 61-75, 2003.

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

MEDRI, M.E.; CORREA M.A. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia princip*s e *Spathodea campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 6.3, p. 147-154, 1985.

MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J.A.; DELGADO, M.T.; CORREA, G.T. Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de ethrel. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 3, p. 261-267, 1998.

NIPPERT, J.B.; KNAPP, A.K.; BRIGGS, J.M. Intra-annual rainfall variability and grassland productivity: can the past predict the future? **Plant Ecology**, v. 184, p. 65-74, 2006.

O'BRIEN, T.P.; FEDER, N.; MCCULLY, M.E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v. *59*, n. 2, p. 368-373, 1964.

PANDA, D.; RAO, D.N.; SHARMA, S.G.; STRASSER, R.J.; SARKAR, R.K. Submergence effects on Rice genotypes during stage: probing of submergence drives changes of photosystem 2 by chlorophyll a fluorescence induction O-J-IP transients. **Photosynthetica**, v.44, n.1, p.69-75, 2006.

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

PIMENTA, J.A.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; MULLER, C.; OKAMOTO, J.M.; FRANCISCONI, L.M.J.; CORREA, G.T. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipóxia. **Revista Brasileira de Botânica**. v. 19, p. 215-220, 1996.

PIMENTA, J.A. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. 150 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.

SENA GOMES, A.R.; KOZLOWSKI, T.T. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. **Biotropica**, v. 20, p. 286-296, 1988

SHIMAMURA, S; YAMAMOTO, R; NAKAMURA, T; SHIMADA, S; KOMATSU, S. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. **Annals of Botany**, v. 106, p. 277–284, 2010.

TEAKLE, N.L.; ARMSTRONG, J.; BARRETT-LENNARD, E.G.; COLMER, T.D. Aerenchymatous phellem in hypocotyl and roots enables O_2 transport in *Melilotus siculus*. **New Phytologist**, v. 190, p. 340–350, 2011.

VARTAPETIAN, B.B.; JACKSON, M.B. Plant adaptations to anaerobic stress. **Annals of Botany**, v. 79 (supplement A), p. 3-20, 1997.

VOESENEK, L.A.C.J.; VAN DER SMAN, A.J.M.; HARREN, F.J.M.; BLOOM, C.W.P.M. An amalgamation between hormone physiology and plant ecology: a review on flooding resistance and ethylene. **Journal of Plant Growth Regulation**. v. 11, p.171-188, 1992.

ZHANG, J.; TOAI, T. van; HUYNH, L.; PREISZNER, J.; van TOAI T. Development of flooding-tolerant *Arabidopsis thaliana* by autoregulated cytokinin production. **Molecular Breeding**, v. 6, n. 2, p. 135-144, 2000.

WIEGAND, K.; SALTZ, D.; WARD, D. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment-insights from an arid savanna. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 7, p. 229-242, 2006