

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



Viviane Camila de Oliveira

**SOBREVIVÊNCIA, MORFO-ANATOMIA, CRESCIMENTO
E ASSIMILAÇÃO DE CARBONO DE SEIS ESPÉCIES
ARBÓREAS NEOTROPICAIS SUBMETIDAS À
SATURAÇÃO HÍDRICA DO SOLO**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
VIVIANE CAMILA DE OLIVEIRA
e aprovada pela Comissão Julgadora.

**Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade de
Campinas para a obtenção do título
de Doutor em Biologia Vegetal.**

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

CAMPINAS, 2011

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

OL43s	<p>Oliveira, Viviane Camila de Sobrevivência, morfo-anatomia, crescimento e assimilação de carbono de seis espécies arbóreas neotropicais submetidas à saturação hídrica do solo / Viviane Camila de Oliveira. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.</p> <p>Orientador: Carlos Alfredo Joly. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Plantas - Sobrevivência. 2. Plantas - Crescimento. 3. Assimilação de carbono. 4. Alagamento. 5. Espécies arbóreas neotropicais. I. Joly, Carlos Alfredo, 1955-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p> <p style="text-align: right;">(rcdt/ib)</p>
--------------	--

Título em inglês: Survival, morpho-anatomy, growth and carbon assimilation of six neotropical tree species submitted to flooding.

Palavras-chave em inglês: Plants - Survival; Plants - Growth; Carbon assimilation; Waterlogging (Soils); Neotropical tree species.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Carlos Alfredo Joly, Marcos Pereira Marinho Aidar, Cláudia Regina Baptista Haddad, Márcia Cristina Mendes Marques, Maria Teresa Fernandez Piedade.

Data da defesa: 28/02/2011.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 28 de fevereiro de 2011

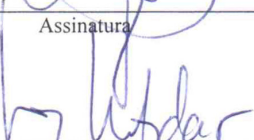
BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly (Orientador)




Assinatura

Prof. Dr. Marcos Pereira Marinho Aidar



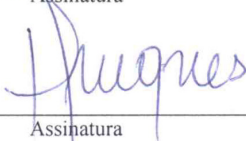
Assinatura

Profa. Dra. Claudia Regina Baptista Haddad



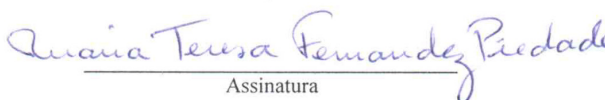
Assinatura

Profa. Dra. Márcia Cristina Mendes Marques



Assinatura

Profa. Dra. Maria Tereza Fernandez Piedade



Assinatura

Profa. Dra. Sandra Maria Carmello-Guereiro

Assinatura

Prof. Dr. Fábio Rubio Scarano

Assinatura

Profa. Dra. Rosana Marta Kolb

Assinatura

Aos meus pais e ao Daniel, que tanto me incentivaram neste trabalho. Dedico.

AGRADECIMENTOS

As agências de pesquisa CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela bolsa concedida.

A FAPESP (Fundação de Apoio a Pesquisa do Estado de São Paulo), no âmbito do Projeto Temático Biota-Gradiente Funcional, do qual este trabalho fez parte.

Ao Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly, pela orientação, confiança, apoio e amizade.

Aos professores Dra. Márcia C.M. Marques e Dr. Marcos P. M. Aidar e à Dra. Pia Parolin pelas valiosas sugestões na pré-banca.

Aos Professores do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia da UNICAMP, pela acessoria e valiosos ensinamentos.

Aos amigos do Departamento de Biologia Vegetal que, de uma forma ou outra, participaram colaborando com a execução deste trabalho (Maria Lúcia, Lívia, Maíra, Renato, Roseli, Tiago e tantos outros), seja nas pesquisas de campo como no laboratório.

À minha família, em especial aos meus pais, pelo incentivo e apoio de sempre.

Ao Daniel De Angeles, pelos dias de paciência, companheirismo e cumplicidade, a quem tanto amo.

E enfim, à Deus, que permitiu a presença de todas estas pessoas em minha vida.

OBRIGADA!

SUMÁRIO

RELAÇÃO DE FIGURAS.....	viii
RELAÇÃO DE TABELAS.....	xi
RESUMO.....	xii
ABSTRACT.....	xiii
I. INTRODUÇÃO GERAL	1
II. OBJETIVOS GERAIS	8
III. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE COLETA.....	9
IV. ESCOLHA E CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES ESTUDADAS.....	14
V. CAPÍTULO 1: SOBREVIVÊNCIA E MORFO-ANATOMIA DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS SUBMETIDAS À SATURAÇÃO HÍDRICA DO SOLO.....	18
1. Introdução	18
2. Material e Métodos	21
2.1. Material vegetal e condições de cultivo.....	21
2.2. Imposição dos tratamentos.....	22
2.3. Sobrevivência e alterações morfológicas.....	23
2.4. Análise estatística.....	25
3. Resultados.....	26
4. Discussão.....	36
VI. CAPÍTULO 2: EFEITO DA SATURAÇÃO HÍDRICA DO SOLO NO CRESCIMENTO DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS.....	42
1. Introdução	42
2. Material e Métodos	45
2.1. Material vegetal e condições de cultivo.....	45
2.2. Imposição dos tratamentos.....	46
2.3. Análise de crescimento.....	47
2.6. Análise estatística.....	48
3. Resultados.....	49
4. Discussão.....	62

VII. CAPÍTULO 2: EFEITO DA SATURAÇÃO HÍDRICA DO SOLO NA TAXA DE ASSIMILAÇÃO DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS.....	66
1. Introdução.....	66
2. Material e Métodos.....	69
2.1. Material vegetal e condições de cultivo.....	70
2.2. Imposição dos tratamentos.....	71
2.3. Determinação das trocas gasosas e quantificação de pigmentos fotossintéticos.....	73
2.4. Análise estatística.....	74
3. Resultados.....	85
4. Discussão.....	75
VIII. CONCLUSÕES GERAIS.....	90
IX. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	95
X. ANEXOS.....	124

RELAÇÃO DE FIGURAS

- Figura 1.** Distribuição da precipitação mensal e das temperaturas máxima e mínima para o Município de Ubatuba, São Paulo, durante os meses de janeiro/2008 a dezembro/2009.....13
- Figura 2.** *Alchornea triplinervia* apresentando lenticelas hipertrofiadas no colo da raiz principal (1) e no caule (2), onde também foi observada a formação de raízes adventícias. *Nectandra oppositifolia* apresentando lenticelas hipertrofiadas (3) e raízes de crescimento diageotrópico (4). *Guapira opposita* também apresentando lenticelas hipertrofiadas na raiz principal (5) e no caule (6).....29
- Figura 3.** Seções transversais da base do caule (1), colo da raiz principal (2) e raiz adventícia (3) de *Alchornea triplinervia*; base do caule de *Nectandra oppositifolia* (4); base do caule (5) e colo da raiz principal de *Guapira opposita* (6). Lenticela hipertrofiada (LH), lenticela (LE), periderme (PE), epiderme (EP), espaços intercelulares (ESP).....30
- Figura 4.** Conteúdo de umidade específico (SUC) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....31
- Figura 5.** Densidade foliar (DEN) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....32
- Figura 6.** Índice de esclerofilia foliar (IE) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....33
- Figura 7.** Massa específica foliar (MFA) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....34
- Figura 8.** Altura de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....52
- Figura 9.** Diâmetro da base do caule de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....53

Figura 10. Número de folhas de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	54
Figura 11. Área foliar total de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	55
Figura 12. Massa seca das folhas de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	56
Figura 13. Massa seca dão caule de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	57
Figura 14. Massa seca das raízes de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	58
Figura 15. Massa seca total de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	59
Figura 16. Razão entre raiz e parte aérea de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	60
Figura 17. Taxa de crescimento relativo (TCR) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	61
Figura 18. Taxa de assimilação de carbono (A) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de <i>Alchornea triplinervia</i> , <i>Nectandra oppositifolia</i> , <i>Eugenia umbelliflora</i> e <i>Gomidesia schaueriana</i>	77
Figura 19. Taxa de assimilação de carbono (A) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de <i>Guapira opposita</i> e <i>Guatteria gomeziana</i>	79
Figura 20. Concentração interna de carbono na cavidade sub-estomática (Ci) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de <i>Alchornea triplinervia</i> , <i>Nectandra oppositifolia</i> , <i>Eugenia umbelliflora</i> e <i>Gomidesia schaueriana</i>	80

Figura 21. Concentração interna de carbono na cavidade sub-estomática (Ci) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de <i>Guapira opposita</i> e <i>Guatteria gomeziana</i>	81
Figura 22. Eficiência do uso da água (EUA) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	82
Figura 23. Concentração de clorofila (Chl) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	83
Figura 24. Concentração de xantofila + carotenóides (Xan + Car) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios).....	84

RELAÇÃO DE TABELAS

- Tabela 1.** Número de indivíduos (N) e Valor de Importância (VI) de espécies amostradas na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba/SP, em uma parcela de 1ha (Joly & Martinelli 2008).....17
- Tabela 2.** Ocorrência de abscisão de folhas, murcha, clorose foliar, necrose radicular e morte em plantas alagadas durante todo o período experimental de 180 dias.....28
- Tabela 3.** Sobrevivência, produção de folhas e sinais visíveis de estresse (clorose, murcha e abscisão foliar) em plantas que foram alagadas após a drenagem do solo.....35
- Tabela 4.** Principais características que indicaram resistência e sensibilidade ao alagamento do solo ao longo do período experimental.....91

RESUMO

Alchornea triplinervia, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora*, *Gomidesia schaueriana*, *Guapira opposita* e *Guatteria gomeziana* são espécies arbóreas típicas das áreas alagadas da Floresta de Restinga do sudeste do Brasil. A fim de determinar os efeitos do alagamento sazonal do solo sazonal na sobrevivência, morfo-anatomia, crescimento e taxa de assimilação de carbono nestas espécies, foram avaliadas as respostas de crescimento, os parâmetros fotossintéticos básicos, a concentração de pigmentos fotossintéticos, as características foliares e as alterações morfo-anatômicas de indivíduos jovens crescendo experimentalmente em condições não alagadas (controle) e alagadas. *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* foram capazes de sobreviver e crescer durante o período de alagamento do solo, embora este crescimento tenha sido reduzido em comparação às plantas não alagadas. Lenticelas hipertrofiadas foram observadas em *A. triplinervia* e *N. oppositifolia* e a formação de raízes adventícias somente em *A. triplinervia*. Nas plantas alagadas de *G. opposita* e *G. gomeziana* o crescimento cessou e a sobrevivência foi comprometida, tendo ocorrido a morte de alguns indivíduos a partir da segunda semana de alagamento do solo. A taxa de assimilação de carbono foi reduzida em todas as espécies quando submetidas ao alagamento do solo, em função tanto de fatores estomáticos como não estomáticos, mas apenas *G. opposita* e *G. gomeziana* apresentaram valores negativos. Após a drenagem do solo, *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* foram capazes de recuperar a taxa de assimilação de carbono, mas *N. oppositifolia* e *G. schaueriana* continuaram a apresentar valores reduzidos em comparação às plantas que não foram alagadas. Os resultados sugerem que *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* são espécies resistentes ao alagamento do solo e por isso são capazes de sobreviver a longos períodos nesta condição, enquanto que *G. opposita* e *G. gomeziana* são espécies sensíveis a tal condição. As respostas observadas neste estudo justificam a ocorrência das espécies estudadas na Floresta de Restinga inundável.

ABSTRACT

Alchornea triplinervia, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora*, *Gomidesia schaueriana*, *Guapira opposita* and *Guatteria gomeziana* are typical tree species of swampy areas of Restinga Forest in Southeastern Brazil. To elucidate effects of seasonal flooding on survival, morpho-anatomy, growth and carbon assimilation rate in these species, were evaluated growth responses, basic photosynthetic parameters, concentration of photosynthetic pigments, leaf characteristics and morpho-anatomical changes of young plants growing experimentally in non-flooded (control) and flooded conditions. *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* and *G. schaueriana* were able to survive and grown in flooding conditions, but with reduced performance compared to non-flooded plants. Hypertrophied lenticels were observed in *A. triplinervia* and *N. oppositifolia* and adventitious roots only in *A. triplinervia*. Flooded plants of *G. opposita* and *G. gomeziana* ceased growth and survival was compromised, with death of some individuals after the second week of flooding. Carbon assimilation rate was reduced in all species when subjected to waterlogging due to both stomatal and non-stomatal limitations, but only *G. opposita* and *G. gomeziana* showed negative values. After soil drainage *A. triplinervia* and *E. umbelliflora* were able to recover the carbon assimilation rate, but *N. oppositifolia* and *G. schaueriana* continued to show reduced values in relation to non-flooded individuals. Results suggest that *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* and *G. schaueriana* are resistant species and therefore able to survive long periods in this condition, while *G. opposita* and *G. gomeziana* are species non resistant to flooding. Responses observed in this study explain the occurrence of studied species in swampy areas of Restinga Forest.

I. INTRODUÇÃO GERAL

A planície litorânea brasileira compreende um mosaico de diferentes formações vegetais, incluindo desde as formações não florestais às formações florestais (Pedroni 2001, Scarano *et al.* 1997, Scarano 2002, 2006). As variações florísticas e estruturais entre as vegetações ocorrentes sobre a planície litorânea são bastante consideráveis e decorrem em parte das diferentes terminologias usadas para designar tal formação vegetal (Andrade & Lamberti 1965, Eiten 1970, Lacerda & Esteves 2000, Scarano 2002, Kromka *et al.* 2005, Souza *et al.* 2008, Marques *et al.* 2011). Segundo Marques *et al.* (2011), existe uma forte influência de fatores edáficos e geoclimáticos na determinação da distribuição florística destas áreas. No estado de São Paulo, a maioria dos estudos florísticos em planícies litorâneas foi realizada no litoral sul (Assis 1999), como os trabalhos realizados na Ilha do Cardoso por De Grande & Lopez (1981) e Sugyama (1998), na Ilha Comprida por Carrasco (2003), na base Saibadela do Parque Estadual Intervales (Zipparo *et al.* 2005) e na Estação Ecológica Juréia-Itatins por Mamede *et al.* (2004); no litoral norte paulista destacam-se os trabalhos realizados em Caraguatatuba por Mantovani (1992), em Bertioga por Guedes *et al.* (2006) e em Ubatuba por Cesar e Monteiro (1995), Assis (1999), Lacerda (2001), Pedroni (2001) e Diniz (2009).

Assis (1999) dividiu o mosaico vegetacional da baixada litorânea na qual se insere o Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba/SP) em formações não florestais (formação herbácea antedunas costeiras, formação arbustiva esclerófila de dunas costeiras, campo brejoso de planície costeira e manguezal) e florestais (florestas sobre dunas, florestas coluvionares, florestas aluvionares, caxetais e florestas sobre cordões litorâneos). De acordo com Rizzini (1997), esta área, juntamente com toda a vegetação litorânea, é reconhecida como uma única grande unidade vegetacional brasileira, a Floresta Pluvial Atlântica. No entanto, dados recentes do Projeto Temático Biota-Gradiente

Funcional (Processo FAPESP 03/12595-7) indicam consideráveis diferenças florísticas e estruturais entre a Floresta de Restinga e a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Submontana, ocorrentes no Núcleo Picinguaba (Joly & Martinelli 2007, 2008). Diniz (2009) também comparou a vegetação da Floresta de Restinga que ocorre na planície litorânea e da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas que ocorre na encosta da Serra do Mar, ambas também no Núcleo Picinguaba e destacou que são as condições ambientais (principalmente as características do solo e a incidência luminosa) que determinam a estrutura de cada uma das comunidades, floristicamente e estruturalmente distintas.

A vegetação florestal da planície litorânea do Núcleo Picinguaba possui uma grande heterogeneidade ambiental, ocorrendo em áreas que permanecem alagadas o ano todo, em áreas que são sazonalmente inundáveis em função do afloramento do lençol freático e em áreas que praticamente não são alagadas. Segundo Lacerda (2001) e Diniz (2009) as características físicas, químicas e hidromórficas do solo impostas pelo afloramento do lençol freático que ocorre na área ocupada pela Floresta de Restinga estão entre as principais características ambientais que condicionam a distribuição das espécies nesta área.

O ambiente afeta os organismos de várias maneiras, ao longo do tempo, em função da variação dos fatores bióticos e abióticos (Schulze *et al.* 2005). Nem todas as formações vegetacionais crescem sob condições ótimas e estas têm que se esforçar para sobreviver às adversidades (Harborne 1997). Segundo Larcher (2006), em qualquer lugar em que as plantas cresçam, elas estarão sujeitas a múltiplos fatores estressantes, os quais limitarão seu desenvolvimento e suas chances de sobrevivência (Larcher 2006). Qualquer fator externo (biótico ou abiótico) pode se tornar um fator estressante, se sua dosagem é muito alta ou muito baixa (Lüttge 1997). De acordo com Levitt (1972), o termo estresse remete a qualquer fator potencialmente desfavorável aos organismos vivos, capaz de induzir uma pressão potencialmente injuriosa, e resistência ao estresse à habilidade das plantas de sobreviver a este fator desfavorável. Essa resistência pode ser elástica, que é a habilidade de um organismo de evitar danos reversíveis

(ou elásticos) quando exposto ao fator estressante; ou plástica, que é a habilidade de um organismo de evitar danos irreversíveis (ou plásticos) quando exposto ao fator estressante (Levitt 1972). Ainda segundo este autor, dois tipos básicos de resistência são possíveis: i) a evitação do estresse, onde a planta é capaz de excluir o fator estressante parcialmente ou completamente; e ii) a tolerância ao estresse, onde a planta é capaz de prevenir, reduzir ou reparar os danos ocasionados pelo estresse.

Harborne (1997), por sua vez, fala em adaptação ao estresse, que representa a flexibilidade de um organismo de se ajustar às mudanças ambientais e ao mesmo tempo aumentar suas chances de sobrevivência e, em última instância, de reproduzir-se. A adaptação ocorre ao longo de uma ampla escala de tempo, envolvendo muitas gerações, mas também tem lugar durante o ciclo de vida de um indivíduo e, neste caso, é chamada de aclimatação (Harborne 1997).

De acordo com Lüttge (1997), uma situação de estresse intenso pode levar a uma fase de alarme que, mais ou menos rapidamente leva a uma fase de exaustão, seguida de danos agudos e morte; ou ainda, a fase de alarme pode ser seguida de reparos e assim que o estresse é removido, o sistema retorna a seus níveis anteriores. Estas respostas das plantas ao estresse ocorrem em todos os níveis funcionais do organismo e podem ser reversíveis a princípio, mas podem tornar-se permanentes, dependendo da duração e intensidade do fator estressante (Schulze *et al.* 2005).

Os mecanismos que compensam os efeitos negativos do estresse operam em diferentes escalas de tempo de acordo com a natureza do fator estressante e os processos fisiológicos que são afetados, podendo possibilitar que a planta mantenha relativamente constantes as taxas dos processos fisiológicos, mesmo sob condições estressantes (Lambers *et al.* 1998). Segundo Harborne (1997), as plantas têm uma enorme flexibilidade para adaptar-se à diversidade ambientes e condições de crescimento; e esta adaptação pode envolver modificações nas características anatômicas e morfológicas, fisiológicas ou metabólicas.

O estresse imposto pela saturação hídrica do solo teve, ao longo do processo evolutivo, um caráter fortemente seletivo (Lobo & Joly 2000). Isso por que essa condição de estresse modifica uma série de parâmetros físicos, químicos e biológicos do solo, alterando drasticamente o meio em que o sistema radicular das plantas se desenvolve (Pezeshki 1994a, 2001). Com o alagamento, a água ocupa os espaços de ar do solo, limitando as trocas gasosas com a atmosfera, criando regiões de anaerobiose devido à exaustão do O_2 e acúmulo de CO_2 e metano, em função da respiração radicular das plantas e também da atividade microbiana (Ponnamperuma 1984, Camargo *et al.* 1999). As concentrações de compostos potencialmente tóxicos, como as formas reduzidas de Fe^{+2} e Mn^{+2} , H_2S e S^{-2} , freqüentemente aumentam e ocorrem mudanças no pH e no potencial de redox do solo (Ponnamperuma 1984, Camargo 1992, Camargo *et al.* 1999, Sousa *et al.* 2002).

Para as plantas, os efeitos do alagamento do solo são múltiplos e complexos, incluindo desde danos mecânicos, limitação na difusão de gases e aumento na susceptibilidade das plantas a pestes e doenças (Singh *et al.* 2001). Colmer & Voeselek (2009) elencaram os principais problemas induzidos pelo alagamento do solo no metabolismo vegetal, são eles: (i) a crise energética, pois quando as células tornam-se anóxicas a fosforilação oxidativa cessa e o ATP passa a ser produzido anaerobicamente, o que reduz sua disponibilidade; (ii) a crise de carboidratos quando ocorre a submergência, pois a limitação de luz e CO_2 impede que as reservas de açúcares e amido sejam repostas; (iii) a toxicidade ocasionada por compostos potencialmente tóxicos como ácidos orgânicos e íons reduzidos que podem se acumular nos tecidos da raiz; (iv) a formação excessiva de espécies reativas de oxigênio (ROS) que podem ocasionar danos celulares; (v) déficit hídrico em função da redução da condutividade hidráulica das raízes. Em relação à crise energética, Lobo & Joly (2000) destacam ainda que para compensar o baixo rendimento energético sob condições anaeróbicas há uma aceleração da via fermentativa com a quebra de um número maior de moles de glicose por unidade de tempo, produzindo quantidades de etanol e lactato a níveis tóxicos. Nestas condições, freqüentemente é observada a redução da taxa

fotossintética, da atividade metabólica e do crescimento vegetal, aceleração da senescência foliar, degeneração do sistema radicular e até mesmo a morte do indivíduo (Tang & Koslowski 1982, Kozlowski 1984, Blom *et al.* 1994, Pezeshki 1994a, 1994b, Kozlowski 1997, Gravatt & Kirby 1998, Lopez & Kursar 1999). Algumas espécies resistentes a esta condição, no entanto, são capazes também de desenvolver mecanismos que possibilitam ao sistema radicular voltar a ter acesso ao O₂, difundido da parte aérea através de canais de aerênquima (Drew 1997).

O padrão de resposta apresentado por um indivíduo de determinada espécie frente ao alagamento do solo depende de fatores bióticos (estágio de desenvolvimento do indivíduo e a habilidade da espécie de adaptar-se em termos morfológicos, fisiológicos e/ou metabólicos) e de fatores abióticos (intensidade, duração e frequência do alagamento do solo, época do ano em que esta condição ocorre e a qualidade da água) (Glenz *et al.* 2006, Jackson & Colmer 2005). Segundo Joly (1991), durante o processo evolutivo, diferentes espécies desenvolveram estratégias distintas que as capacitaram a ocupar áreas alagadas, que na maioria dos casos consistem em uma combinação de adaptações morfológicas, anatômicas e metabólicas. Algumas espécies resistentes ao alagamento do solo são capazes de desenvolver estruturas, tais como raízes adventícias, lenticelas hipertrofiadas e aerênquima, que possibilitam ao sistema radicular voltar a ter acesso ao O₂ (Drew 1997). É possível também que o metabolismo vegetal, sob condições de hipoxia, torne-se heterogêneo, ou seja, ocorra tanto a respiração aeróbica embora limitada, como a fermentação (metabolismo anaeróbico) (Ricard *et al.* 1994).

Tanto os indivíduos que são submetidos ao alagamento quanto aqueles que experienciam a reoxigenação após o período de anoxia são sujeitos também ao estresse oxidativo em função da produção excessiva de espécies reativas de oxigênio, tais como radical hidroxila (OH), anion superóxido (O₂⁻) e peróxido de hidrogênio (H₂O₂), que causam danos severos às células vegetais como acúmulo de radicais livres, peroxidação de lipídios, desnaturação de proteínas e danos

severos no DNA (Browler *et al.* 1992, Foyer *et al.* 1994, Rawyler *et al.* 2002, Blokhina *et al.* 2003), impossibilitando muitas vezes a sobrevivência do indivíduo. As respostas dos indivíduos após a drenagem do solo raramente são observadas (Crawford & Bräendle 1996, Lopez & Kursar 2003), no entanto, em muitos casos a maior parte das injúrias severas ocorrem após a re-aeração de órgãos anteriormente privados de O₂, fenômeno conhecido como o paradoxo do O₂ (Hendry & Crawford 1994, Pfister-Sieber & Braendle 1994, 1995, Pavelic *et al.* 2000).

Mesmo considerando apenas espécies neotropicais, a diversidade de respostas observadas em plantas arbóreas submetidas a períodos de alagamento do solo é grande (Joly 1991, Lobo & Joly 2000, Parolin & Wittmann 2010) e estudos recentes têm relatado que muitas espécies neotropicais apresentam consideráveis níveis de resistência ao alagamento do solo (Lopez & Kursar 1999, Lobo & Joly 2000, Parolin *et al.* 2004, Kolb & Joly 2009, Medina *et al.* 2009, Oliveira & Joly 2010, Parolin & Wittmann 2010). No Brasil, a maioria dos estudos que investigaram as respostas de plantas nativas tropicais ao alagamento do solo foi centrada em espécies das planícies alagáveis da Amazônia Central e de Florestas de Galeria do interior do sudeste brasileiro (Joly & Crawford 1982, Joly 1991, Lieberg & Joly 1993, Schlüter *et al.* 1993, Lobo & Joly 1995, Rogge *et al.* 1998, Parolin 2000, 2001, 2003, Parolin *et al.* 2004, Costa *et al.* 2006, Medri *et al.* 2007, Batista *et al.* 2008, Ferreira *et al.* 2009, Fonseca Júnior *et al.* 2009, Parolin 2009), enquanto que poucos têm avaliado as respostas de espécies da Floresta Atlântica Costeira do Brasil (Scarano *et al.* 1997, Scarano 2002, 2006, Medina *et al.* 2009, Oliveira & Joly 2010, Kolb & Joly 2009).

Considerando que em regiões neotropicais existe uma grande diversidade de ecossistemas sujeitos a inundações (Joly 1991, Ghazoul & Sheil 2010), é importante que se conheça o comportamento ecofisiológico das espécies tropicais quando submetidas a esta condição de estresse, bem como as estratégias que permitem a sobrevivência daquelas que conseguem ocupar tais áreas. Faltam ainda estudos que contribuam para uma previsão das prováveis respostas das

plantas tropicais à natureza interativa das condições ambientais (De Mattos 1998, De Mattos *et al.* 2004). Face à grande preocupação atual com a preservação de áreas naturais e recuperação de áreas já degradadas, o conhecimento das respostas das plantas neotropicais frente às condições ambientais a que são submetidas, bem como as estratégias que permitem a sua sobrevivência nestas condições, são indispensáveis para o desenvolvimento de planos de manejo e reintrodução de espécies nativas. De acordo com Lobo & Joly (2000), deve-se procurar aliar estudos morfo-anatômicos, bioquímicos e ecofisiológicos, buscando gerar o conhecimento necessário para a prática da conservação e manejo de fragmentos florestais, especialmente aqueles sazonalmente e permanentemente alagáveis, raramente estudados.

II. OBJETIVOS GERAIS

O presente estudo teve como objetivo ampliar o conhecimento a cerca das estratégias adaptativas que capacitam certas espécies a ocupar ambientes com solo exposto à saturação hídrica da Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba/SP), avaliando experimentalmente as respostas de plantas jovens à inundação e também comparando a capacidade de resistência das mesmas a tal condição. Para tanto, foram escolhidas as espécies *Alchornea triplinervia*, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora*, *Gomidesia schaueriana*, *Guapira opposita* e *Guatteria gomeziana*. Mais especificamente, o estudo visou responder as seguintes questões:

♣ Qual o efeito da saturação hídrica do solo na sobrevivência, morfo-anatomia, crescimento e taxa de assimilação de carbono de indivíduos juvenis destas espécies crescendo sob condições experimentais?

♣ É possível classificar tais espécies como resistentes ou sensíveis à saturação hídrica do solo?

♣ Estas espécies possuem estratégias adaptativas que expliquem a sua ocorrência na Floresta de Restinga inundável? Quais são estas estratégias?

III. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE COLETA

Localizado no norte do município de Ubatuba-SP (23°21'S e 44°51'W), o Núcleo Picinguaba, faz parte do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), uma Unidade de Conservação que possui 315.390 ha, sob responsabilidade da Fundação Florestal do Estado de São Paulo e da Secretaria de Meio Ambiente (Instituto Florestal 2010). O Núcleo Picinguaba possui uma planície litorânea de aproximadamente 8 km², sendo a única porção protegida do PESM cujos limites estendem-se até a orla marítima, com altitude entre 2 e 4 metros acima d nível do mar e aspecto semicircular, limitada lateralmente e ao fundo pelas vertentes serranas e cortada pela Rodovia BR-101, responsável por inúmeras modificações no ambiente (Assis 1999). A planície litorânea do Núcleo Picinguaba compreende um mosaico de diferentes formações vegetais, incluindo as não florestais como formações herbáceas, arbustivas e maguezais; e as florestais como a Floresta de Restinga ou Floresta sobre cordões (Assis 1999, Pedroni 2001), onde os frutos das espécies utilizadas para este experimento foram coletados.

Os cordões litorâneos regressivos, corpos arenosos alongados, predominantemente marinhos, dispostos paralelamente à linha da praia, compoem uma série de pequenas ondulações de baixa amplitude (Assis 1999, Villwock *et al.* 2005). O levantamento topográfico do relevo de uma parcela de 1 hectare localizada nesta planície litorânea mostrou a existência de áreas mais elevadas de amplitude máxima de 10,40 metros acima do nível do mar e de áreas de menor elevação de amplitude mínima de 9,63 metros acima do nível do mar (dados não publicados do Projeto Temático Biota-Gradiente Funcional, Processo FAPESP 03/12595-7). Embora a diferença de amplitude entre as áreas de maior e menor elevação seja pequena, ainda assim é responsável pela existência de microssítios de alagamento: os locais mais altos (sobre os cordões) da Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba com largura máxima de 2 metros são bem drenados, enquanto que nas regiões mais baixas (entre os cordões) quase sempre ocorre o

afloramento sazonal do lençol freático em decorrência do alto índice pluviométrico da região (principalmente durante os meses do verão) e das condições deficientes de drenagem do solo (Garcia 1995, Guedes *et al.* 2006, Diniz 2009, Ballione 2010). Apesar da proximidade com o mar, a água que aflora e se acumula nestas partes mais baixas do terreno tem baixíssima salinidade, equivalente à encontrada nos rios do município de Ubatuba sem interferência de maré (Plínio B. Camargo, comunicação pessoal).

Segundo Diniz (2009) as áreas entre os cordões, além de sofrerem alagamentos periódicos, são locais de maior lixiviação de partículas menores (como argila) e de matéria orgânica, maior pH e maior quantidade de areia do que as áreas sobre os cordões. No entanto, ainda que exista alguma diferença nos parâmetros físicos e químicos dos solos que ocorrem sobre e entre os cordões arenosos, não é possível afirmar que se tratam de solos diferentes (Diniz 2009). O solo desta planície litorânea de maneira geral é ácido, pobre em nutrientes, intensamente lixiviado, tendo como principal fonte de nutrientes o *spray* marinho, elevado teor de alumínio e matéria orgânica, baixa fertilidade, formado principalmente por areia (Lacerda 2001, Martins 2010).

O clima da região é do tipo Af segundo o sistema de classificação de Köppen (1948), que indica clima tropical chuvoso com precipitações durante o ano todo, principalmente de dezembro a março, que representa a estação de maior pluviosidade, não havendo períodos consideráveis de déficit hídrico (Fig. 1). A cadeia montanhosa (Serra do Mar) impede que as massas úmidas de ar, vindas do Oceano Atlântico, se movam para o continente, causando chuvas orográficas no litoral (Marques *et al.* 2011). Existem dois períodos durante o ano nesta região: um superúmido (de outubro a abril), com chuvas freqüentes e pluviosidade total de cerca de 180 mm mensais; e outro menos úmido (de maio a setembro), com chuvas menos constantes e precipitação de 80 a 160 mm mensais (Diniz 2009). A umidade relativa do ar é sempre superior a 85% e a temperatura média anual é de 21°C (Ciiagro 2010).

As características dos eventos de alagamento que ocorrem nesta área (como sazonalidade, intensidade, altura da água, intermitência), juntamente com as características do clima (principalmente altas temperaturas e elevada pluviosidade em determinado período do ano) e do solo (como elevada quantidade de areia, pobreza e acidez), fazem com que este seja um tipo peculiar de inundação, diferente daquele encontrado em outras regiões do Brasil passíveis de inundações, como as Matas de Várzea da Floresta Amazônica, o Pantanal Matogrossense e as Florestas de Galeria do interior do país. A somatória destas características geram uma complexidade de nichos para que as plantas se estabeleçam, de forma que se espera que apenas espécies bem adaptadas às condições existentes na área consigam se estabelecer com sucesso.

A Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba é constituída principalmente pelos estratos arbustivo e arbóreo, com grande número de indivíduos apresentando entre 5 a 10 metros de altura e poucos indivíduos emergentes atingindo 15 metros de altura (Joly & Martinelli 2008). Numa parcela de 1 hectare desta Floresta de Restinga foram amostrados 1619 indivíduos arbóreos pertencentes a 88 gêneros e 35 famílias (Joly & Martinelli 2007). As principais famílias que compõem o dossel são Myrtaceae, Melastomataceae, Clusiaceae e Euphorbiaceae (Cesar & Monteiro 1995). As espécies arbóreas mais representativas são *Pera glabrata*, *Myrcia acuminatissima*, *Guatteria gomeziana*, *Jacaranda puberula*, *Gomidesia schaueriana*, *Alchornea triplinervia*, *Myrcia multiflora* e *Guarea macrophylla* (Joly & Martinelli 2007). Espécies arbustivas e herbáceas das famílias Rubiaceae (principalmente espécies do gênero *Psychotria*), Piperaceae (principalmente espécies do gênero *Piper*) e Bromeliaceae são as mais abundantes no sub-bosque (Talora & Morellato 2000, Pedroni 2001). Cerca de 90% das espécies arbóreas não são decíduas e a queda das folhas e a frutificação ocorrem ao longo do ano todo, com predomínio da dispersão por animais, enquanto que a floração e o brotamento são mais intensos nos meses mais úmidos (Talora & Morellato 2000).

A composição florística e a estrutura desta comunidade vegetal estão mais proximamente relacionadas às condições físicas e químicas extremas do solo (como o elevado teor de areia, elevada acidez e pH, baixa disponibilidade de nutrientes e saturação hídrica) do que às condições de temperatura e pluviosidade (Diniz 2009). Segundo Lacerda (2001), o afloramento sazonal do lençol freático está entre as principais características ambientais que condicionam a distribuição das espécies nesta área. Embora a presença dos cordões litorâneos possibilite uma grande heterogeneidade ambiental, criando mosaicos de umidade, não são observadas diferenças florísticas entre as regiões sobre os cordões e entre os cordões, apenas uma maior densidade de indivíduos e maior área basal nas áreas sobre os cordões (Diniz 2009). Também Guedes *et al.* (2006), em estudos na Floresta de Restinga no município de Bertoga, destacaram que as florestas que ocorre sobre e entre os cordões, embora apresentem condições de drenagem do solo diferentes, são muito semelhantes floristicamente e estruturalmente. Segundo Diniz (2009), a Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba possui um número pequeno de espécies com muitos indivíduos e muitas espécies com poucos indivíduos, pois são poucas as espécies capazes de sobreviver sob condições ambientais tão extremas. O alagamento do solo é uma condição ambiental tão limitante que, quando seu efeito diminui em função do assoreamento dos microcanais interligantes, a densidade da comunidade que se desenvolve entre os cordões aumenta (Diniz 2009).

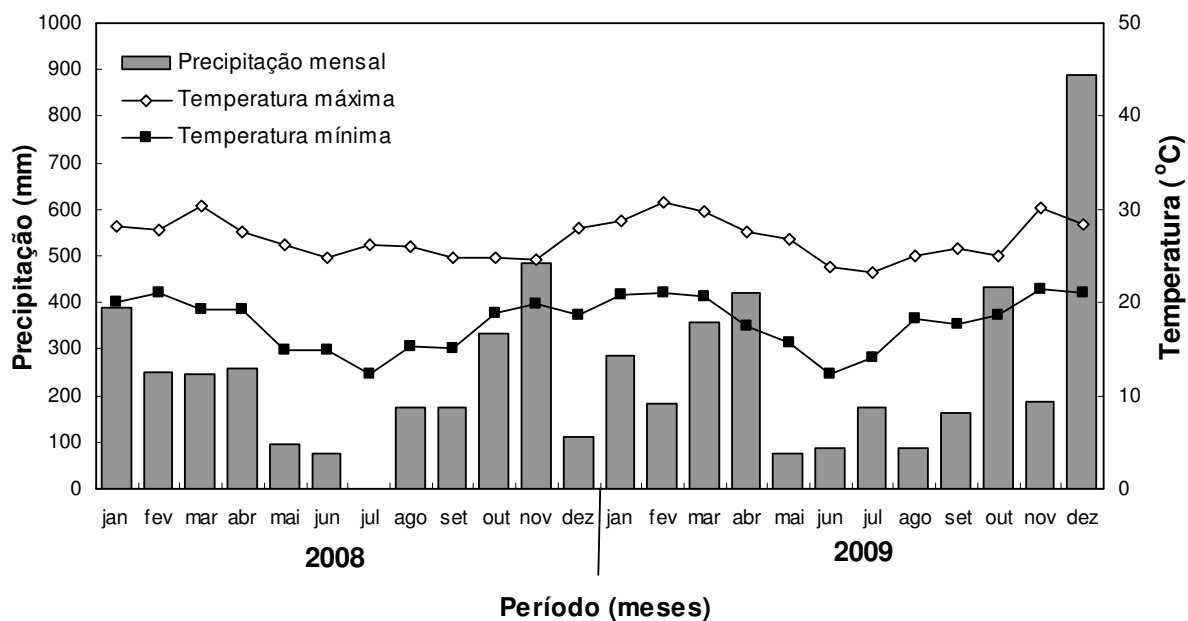


Figura 1 – Distribuição da precipitação mensal e das temperaturas máxima e mínima para o Município de Ubatuba, São Paulo, durante os meses de janeiro/2008 a dezembro/2009. Fonte: CIIAGRO 2010. Disponível em: <<http://www.ciiagro.gov.sp.br>>. Acesso em: 25 set. 2010.

IV. ESCOLHA E CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES

Durante oito meses, de julho de 2007 a fevereiro de 2008, foram realizadas visitas mensais à Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba/SP, para a coleta de sementes de espécies arbóreas nativas desta formação vegetal. Juntamente com a coleta de sementes, também foi coletado material vegetal para a identificação das espécies segundo Angiosperm Phylogeny Group (2003). Foram escolhidas para o estudo as espécies cujas sementes germinaram e para as quais foi obtido um número mínimo de indivíduos juvenis necessário para a execução dos experimentos e também a representatividade da espécie na área, de acordo com estudo fitossociológico (Tabela 1) (Joly & Martinelli 2008). Foram elas:

♣ ***Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae)**: espécie de porte arbóreo, podendo atingir 15 a 30 metros de altura, perenefólia, heliófita, pioneira (Lorenzi 1992). A floração ocorre entre novembro e dezembro, a frutificação em janeiro, a queda foliar e o brotamento durante o ano todo (Talora & Morellato 2000). Possui fruto simples do tipo cápsula deiscente, disperso por animais. É característica da Floresta Pluvial da encosta Atlântica, ocorrendo desde a Bahia ao Rio Grande do Sul e menos comumente nas demais Florestas Pluviais do interior do país (Lorenzi 1992). No Núcleo Picinguaba do PESM em Ubatuba/SP, esta espécie ocorre tanto na Floresta de Restinga como na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Submontana (Joly & Martinelli 2008). Tem ocorrência relatada também nas áreas alagáveis da Floresta de Restinga da Ilha do Mel (Marques & Oliveira 2004) e nas áreas alagáveis e não alagáveis da Floresta de Restinga do município de Bertioga (Guedes *et al.* 2006).

♣ ***Nectandra oppositifolia* Nees & Mart. (Lauraceae)**: espécie de porte arbóreo, podendo atingir 15 a 20 metros de altura, perenefólia, heliófita, secundária tardia. A floração ocorre entre março e maio, a frutificação entre abril e junho (Talora & Morellato 2000). Possui fruto simples do tipo drupa, com mesocarpo carnoso e

endocarpo bastante resistente e aderente à semente, disperso por animais. Pode ser encontrada em Matas Ciliares de solos úmidos do interior do país e em Florestas de Restinga na costa litorânea (Lorenzi 1992). Tem ocorrência relatada tanto nas áreas alagáveis e não alagáveis da Floresta de Restinga do município de Bertioga-SP (Guedes *et al.* 2006).

♣ ***Eugenia umbelliflora* O. Berg (Myrtaceae)**: espécie de porte arbóreo, com 4 a 7 metros de altura, perenefólia, climácica. A floração ocorre no mês de abril e a frutificação de junho a novembro (Staggemeier *et al.* 2007). Possui fruto simples do tipo drupa, com mesocarpo carnoso, disperso por animais (Talora & Morellato 2000, Gressler *et al.* 2006, Côrtes *et al.* 2009, Cazzeta & Galetti 2009). As sementes têm elevado teor de água e são sensíveis à dessecação (Delgado & Barbedo 2007). É uma espécie exclusiva de Floresta de Restinga, com vasta dispersão pela costa litorânea do sudeste do Brasil (Legrand & Klein 1969, Cesar & Monteiro 1995, Assis 1999, Lacerda 2001, Pedroni 2001, Assis *et al.* 2004, Marques & Oliveira 2004, Guedes *et al.* 2006, Delgado & Barbedo 2007, Diniz 2009). Tem ocorrência relatada nas áreas alagáveis da Floresta de Restinga da Ilha do Mel (Marques & Oliveira 2004) e nas áreas alagáveis e não alagáveis da Floresta de Restinga do município de Bertioga-SP (Guedes *et al.* 2006).

♣ ***Gomidesia schaueriana* O. Berg (Myrtaceae)**: espécie de porte arbóreo, pode atingir mais de 15 metros de altura, perenefólia, secundária tardia. A floração ocorre entre dezembro e março e a frutificação entre março e junho (Staggemeier *et al.* 2007). Possui fruto do tipo baga com mesocarpo carnoso e adocicado, disperso por animais (Talora & Morellato 2000, Gressler *et al.* 2006). É uma espécie típica de Florestas de Restinga, ocorrendo na costa litorânea do sudeste ao sul do Brasil (Legrand & Klein 1967, Assis 1999, Lacerda 2001, Marques & Oliveira 2004, Staggemeier *et al.* 2007, Schmidlin *et al.* 2005, Diniz 2009). Tem ocorrência relatada nas áreas alagáveis da Floresta de Restinga da Ilha do Mel (Marques & Oliveira 2004) e na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba tanto nas áreas sobre cordões, com solos drenados, como nas áreas entre cordões litorâneos, com solos sazonalmente alagados (Diniz 2009).

♣ ***Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae)**: espécie de porte arbóreo, podendo atingir 6 a 20 metros de altura, perenefólia, heliófita, higrófito, secundária inicial (Lorenzi 1998). A floração ocorre de julho a outubro e a frutificação de novembro a fevereiro (Lorenzi 1998). Possui fruto simples do tipo drupa, com mesocarpo carnoso possuindo grande quantidade de proteína, disperso por animais (Talora & Morellato 2000, Passos 2001). A espécie é amplamente distribuída nas áreas florestais da América do Sul, estendendo-se da Floresta Amazônica ao sudeste brasileiro, bastante comum nas Florestas Pluviais da encosta Atlântica e de Florestas de Restingas na costa sul e sudeste do Brasil, ocorrendo de modo menos freqüente nas Florestas Pluviais do interior do país (Furlan 1996, Lorenzi 1998, Assis 1999, Lacerda 2001, Assis *et al.* 2004, Marques & Oliveira 2004, Guedes *et al.* 2006, Zipparo *et al.* 2007, Diniz 2009). No Núcleo Picinguaba do PESH em Ubatuba/SP, esta espécie ocorre tanto na Floresta de Restinga, nas áreas com solos drenados e nas áreas com solos saturados hidricamente, como na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Submontana (Diniz 2009, Joly & Martinelli 2008). Tem ocorrência relatada também nas áreas não alagáveis da Floresta de Restinga da Ilha do Mel (Marques & Oliveira 2004).

♣ ***Guatteria gomeziana* A. St.-Hil. – Annonaceae**: planta de porte arbóreo, podendo atingir 15 a 20 metros de altura, perenefólia, heliófita, secundária tardia. A frutificação ocorre em outubro (Viviane C. de Oliveira, dados não publicados). Possui fruto simples do tipo drupa, com mesocarpo carnoso e endocarpo bastante resistente. A dispersão dos frutos é feita por animais (Diniz 2009). A semente é indiferente à luz (Gonçalves *et al.* 2006). No Núcleo Picinguaba do PESH em Ubatuba/SP, esta espécie ocorre tanto na Floresta de Restinga, nas áreas com solos bem drenados e nas áreas com solos sazonalmente saturados hidricamente, como na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Submontana (Diniz 2009, Joly & Martinelli 2008).

Tabela 1. Número de indivíduos (N) e Valor de Importância (VI) de espécies amostradas em uma parcela de 1ha na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba/SP (Joly & Martinelli 2008).

Espécie	N	VI
<i>Alchornea triplinervia</i>	86	19,65
<i>Eugenia umbelliflora</i>	16	2,45
<i>Gomidesia schaueriana</i>	97	26,90
<i>Guapira opposita</i>	29	5,22
<i>Guatteria gomeziana</i>	100	10,12
<i>Nectandra oppositifolia</i>	28	8,94
Total de indivíduos arbóreos na parcela	1619	

V. CAPÍTULO 1

SOBREVIVÊNCIA E MORFO-ANATOMIA DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS NEOTROPICAIS SUBMETIDAS À SATURAÇÃO HÍDRICA DO SOLO

1. INTRODUÇÃO

As espécies arbóreas são basicamente organismos terrestres e, em geral, respondem rapidamente ao alagamento (Larcher 2006), pois tal condição implica na alteração de uma série de parâmetros físicos, químicos e biológicos do solo, dentre eles, a redução ou mesmo exaustão do O₂ disponível para a respiração radicular, o aumento da presença de íons potencialmente tóxicos e de CO₂ e alteração do pH do solo (Lobo & Joly 2000). Nestas condições, freqüentemente o crescimento, a produtividade e a sobrevivência das plantas terrestres são reduzidos (Voeselek *et al.* 2006).

Visando compensar o declínio na performance individual ocasionado pelo estresse, muitas plantas produzem alterações morfológicas após a resposta inicial ao estresse (Lambers *et al.* 1998). Segundo Drew (1997), a capacidade que muitas espécies vegetais têm de resistirem a períodos de alagamento do solo, germinando, emitindo raízes e crescendo nestas condições, pode ser atribuída a mecanismos de adaptações morfo-anatômicas que facilitam o transporte de oxigênio e a difusão de gases nos órgãos submersos das plantas. Um exemplo de alteração morfo-anatômica bastante observada é a hipertrofia de lenticelas (Yamamoto *et al.* 1995, Vartapetian & Jackson 1997, Jackson & Colmer 2005). Estas estruturas além de proporcionar a entrada do O₂ na planta, são permeáveis à água (Groh *et al.* 2002) e podem funcionar na liberação de produtos tóxicos do metabolismo anaeróbico (Crawford 1989), por isso são freqüentemente

associadas com o aumento da resistência ao alagamento do solo. Também a formação de raízes adventícias pode facilitar o transporte de O₂ para as raízes, além de manter algumas funções do sistema radicular original (Jackson & Drew 1984).

Alterações morfológicas, como a hipertrofia de lenticelas e o enraizamento adventício, podem alterar o metabolismo, facilitando o crescimento e a sobrevivência do indivíduo sob condições de alagamento do solo (Crawford 1989). Diversos trabalhos relatam o restabelecimento das trocas gasosas em indivíduos alagados após o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias (Pezeshki 1996, Gravatt & Kirby 1998, Folzer *et al.* 2006). Zotz *et al.* (1997) ressaltam que o desenvolvimento destas alterações morfológicas é responsável pela manutenção de altas taxas fotossintéticas em plantas de *Annona glabra* submetidas a longos períodos de alagamentos. Segundo Parent *et al.* (2008a), a presença destas estruturas está associada também à manutenção do estado hídrico durante o alagamento do solo em espécies de *Quercus*.

Contudo, a formação de alterações morfológicas é custosa para o indivíduo e somente é selecionada em ambientes onde os benefícios ocasionados por tais estruturas excede o custo de sua produção (Bailey-Serres & Voesenek 2008). Ainda segundo estes autores, o regime de alagamento é um importante determinante na seleção desta estratégia, que ocorre em geral em espécies de habitats onde o alagamento do solo é prolongado, mas raso. Quando o alagamento do solo é de curta duração e a coluna d'água é profunda, é mais vantajoso limitar o crescimento e conservar energia e carboidratos (Bailey-Serres & Voesenek 2008).

Para algumas espécies vegetais o alagamento do solo resulta em morte prematura enquanto que outras têm a capacidade de resistir a tais condições e, ainda, certas espécies podem crescer vigorosamente em resposta a tal condição (Bailey-Serres & Voesenek 2008). Essa variação interespecífica tem um forte

impacto na abundância e distribuição das espécies vegetais (Blom & Voeselek 1996; Silvertown *et al.* 1999, Van Eck *et al.* 2004).

Considerando a distribuição das espécies *Alchornea triplinervia*, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora*, *Gomidesia schaueriana*, *Guapira opposita* e *Guatteria gomeziana* e mais especificamente a ocorrência das mesmas com alto valor de importância nas áreas periodicamente submetidas ao alagamento do solo da Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba do PESM (Lacerda 2001, Joly & Martinelli 2008), esperou-se que estas espécies fossem capazes de sobreviver à saturação hídrica do solo. Visando testar essa hipótese e conhecer as estratégias adaptativas que capacitam estas espécies a ocupar tal ambiente, foram avaliadas experimentalmente a sobrevivência e características morfo-anatômicas de plantas jovens à inundação. Mais especificamente, o estudo visou responder as seguintes questões:

- ♣ Qual o efeito da saturação hídrica do solo na sobrevivência de plantas jovens destas espécies crescendo sob condições experimentais?

- ♣ Quando submetidas ao alagamento do solo estas espécies alteram suas características morfo-anatômicas?

- ♣ No caso de conseguirem resistirem a um período longo de alagamento do solo, são capazes de sobreviver também ao período que segue à drenagem do solo?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal e condições de cultivo

Frutos de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana*, *G. opposita* e *G. gomeziana* foram coletados de várias matrizes de uma mesma população localizada no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (23°21'S e 44°51'W), Ubatuba-SP, Brasil, nas áreas alagáveis da Floresta de Restinga.

No Laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, foi retirado o epicarpo de todas as sementes e realizada a escarificação mecânica das sementes de *N. oppositifolia* e *G. gomeziana*. As sementes de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana* e *G. opposita* foram colocadas para germinar em caixas plásticas do tipo gerbox contendo 2 folhas de papel de filtro, acondicionadas em câmaras climáticas (102FC, FANEN, Brasil) com fotoperíodo de 12 horas de luz branca fluorescente e temperaturas alternadas entre 25 – 30°C; 1 a 2 semanas após a germinação, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos individuais de 2 litros contendo areia grossa lavada como substrato e mantidos em casa de vegetação do Departamento de Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Já as sementes de *N. oppositifolia* e *G. gomeziana* foram colocadas para germinar diretamente em sacos plásticos individuais de 2 litros contendo areia grossa lavada como substrato, mantidos em casa de vegetação. O protocolo para germinação foi estabelecido com base em estudos anteriores realizados neste mesmo laboratório (dados não publicados), que verificaram que espécies com endocarpo bastante resistente apresentam taxa de germinação mais elevada quando colocadas para germinar diretamente no solo.

Na casa de vegetação, todas as plantas foram irrigadas três vezes por dia e mantidas na capacidade de campo. A cada 4 meses, incluindo o período do experimento propriamente dito, foi administrada uma dose de 8 gramas por planta

de adubo de liberação lenta (Osmocote® 14:14:14), conforme as indicações do fabricante. O uso deste tipo de adubação foi escolhido por permitir um suprimento contínuo de nutrientes para as plantas. As condições de crescimento na casa de vegetação em dias claros são de cerca de $800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e a temperatura por volta dos 30°C no meio do dia (12 horas).

2.2. Imposição dos tratamentos

Para o experimento propriamente dito, ou seja, a fase de imposição do estresse, foram utilizados indivíduos no estágio juvenil. Fisiologicamente o estágio juvenil pode ser descrito como um período em que a planta é capaz de aumentar exponencialmente em tamanho, desenvolvendo formas morfológicamente características (como folhas, caule e raiz), embora o processo de florescimento não possa ser prontamente induzido (Leopold & Kriedemann 1975). Todos os indivíduos jovens utilizados, neste estágio de desenvolvimento, não possuíam mais cotilédones.

Quando as plantas completaram cerca de 6 meses de idade foi separado um lote homogêneo de cada espécie, em relação à altura e número de folhas, para o desenvolvimento do experimento. Foram estabelecidos dois tratamentos: (1) plantas não alagadas (que serviram como controle), regadas diariamente e mantidas na capacidade de campo (normoxia); e (2) plantas alagadas (submetidas à saturação hídrica do solo), colocadas em tanques com 3 cm de água acima do nível do solo (hipoxia), conforme descrito por Joly & Crawford (1982). As condições de luz e temperatura foram similares entre os tratamentos. Quinzenalmente a água dos tanques foi trocada a fim de evitar a proliferação de algas.

Os tratamentos foram mantidos por 180 dias, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos por espécie, durante os meses de outubro de 2008 a

abril de 2009. Este período corresponde aproximadamente ao mesmo que as plantas permanecem alagadas em seu hábitat natural na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba. Após o período de 180 dias de experimento, as plantas que foram capazes de sobreviver, foram retiradas dos tanques para drenagem do solo e passaram a ser mantidas na capacidade de campo (normoxia). As respostas das plantas à re-oxigenação foram observadas por 15 dias.

O número total de plantas utilizadas por espécie variou em função da disponibilidade das mesmas para execução do experimento. Para *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. opposita*, foram utilizados 75 indivíduos, sendo que 40 foram mantidos sob condições não alagadas e 35 sob condições alagadas. Para *G. schaueriana* e *G. gomeziana*, foram utilizados 55 indivíduos, sendo que 30 foram mantidos sob condições não alagadas e 25 sob condições alagadas.

2.3. Sobrevivência e alterações morfológicas

Semanalmente foram observadas a sobrevivência e as alterações morfológicas externas e/ou sinais visíveis de estresse, tais como abscisão foliar, murcha e necrose.

Amostras da região basal do caule e do colo da raiz principal (cerca de 2 cm abaixo do cotilédone) de 2 plantas não alagadas e 2 plantas alagadas após 30 dias da imposição dos tratamentos foram fixadas em FAA por 24 horas (Johansen 1940) e mantidas em etanol 70%. As porções de interesse foram incluídas em resina plástica (HistoResin, LEICA) seguindo as recomendações do fabricante. Foram montadas lâminas permanentes com secções transversais, obtidas com auxílio de micrótomo rotativo (RM 2245, LEICA) e coradas com Azul de Toluidina em tampão acetato pH 4,7. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio (BX51, OLYMPUS) e as escalas foram reproduzidas nas mesmas condições ópticas.

Para as análises das características foliares foram utilizadas cinco plantas por espécie antes da imposição dos tratamentos (valores de referência) e cinco plantas alagadas e não alagadas, das espécies *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. opposita*, após 30, 60, 90, 120, 150 e 180 dias de tratamento, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. Para *G. schaueriana* e *G. gomeziana*, em função do número mais limitado de indivíduos, foram utilizadas cinco plantas por espécie antes da imposição dos tratamentos (valores de referência) e cinco plantas alagadas e não alagadas, por espécie, após 30, 60, 90 e 180 dias de tratamento, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. Com o auxílio de um cortador de metal foram retirados três discos foliares de área conhecida de duas folhas de cada indivíduo (as mesmas folhas em que foram determinadas as trocas gasosas, conforme capítulo 2), evitando-se a nervura principal. Os discos foram hidratados em água destilada por um período mínimo de 4 horas. Após a hidratação, a espessura da folha foi medida com um paquímetro digital e a massa saturada com uma balança analítica (AE240, Mettler, São Paulo, Brasil). Os discos hidratados foram colocados em estufa a 55°C por 72 horas e novamente pesados para obtenção da massa seca.

A partir destes valores, foram calculados o conteúdo de umidade específico (SUC), a massa foliar específica (MFA) e a densidade foliar (DEN), segundo Witkowski & Lamont (1991), onde: $SUC = \text{massa saturada} - \text{massa seca} / \text{área}$; $MFA = \text{massa seca} / \text{área}$; $DEN = \text{massa foliar específica} / \text{espessura}$.

Para a determinação do índice de esclerofilia foliar foi mensurado o peso seco das folhas obtido com uma balança analítica e a área foliar total utilizando um scanner (Scanjet ADF, Hewlett Packard) e o software ImajeJ 1.41o (Rasband 2008). Segundo Rizzini (1976), o $IE = \text{massa seca das folhas (g)} / 2 \times \text{área foliar total (cm}^2\text{)}$.

Após 180 dias de experimento, as plantas alagadas que foram capazes de sobreviver a este período foram retiradas dos tanques e passaram a ser mantidas novamente na capacidade de campo (normoxia). Diariamente foi observada a

sobrevivência destes indivíduos, bem como o possível aparecimento de sinais visíveis de estresse e/ou injúria, tais como murcha, necrose e abscisão foliar. Este período de re-oxigenação foi mantido por 15 dias.

2.4. Análise Estatística

A análise de variância de 2 fatores foi utilizada para avaliar o efeito dos tratamentos (alagado e não alagado) ao longo do tempo (medidas mensais) nas características foliares (Zar 1999). O Teste de Tukey ($\alpha=0,05$) foi utilizado para verificar as diferenças entre os tratamentos para cada período de tempo.

3. RESULTADOS

Sinais de estresse foram observados nas plantas alagadas de todas as espécies, com mais intensidade em *G. opposita* e *G. gomeziana* (Tabela 2). A abscisão das folhas mais velhas foi observada nas plantas alagadas de *A. triplinervia*, *G. schaueriana*, *G. opposita* e *G. gomeziana*, embora na primeira espécie tenha ocorrido também em indivíduos não alagados, já murcha e clorose foliar foram observadas somente nas plantas alagadas de *G. opposita* e *G. gomeziana*. O sistema radicular subterrâneo original das plantas alagadas de todas as espécies estudadas, ao final do primeiro mês de imposição do estresse, apresentou raízes secundárias consideravelmente deterioradas, em função da morte e decomposição das mesmas. Ao longo do período experimental, no entanto, as plantas alagadas de *A. triplinervia* e *N. oppositifolia* formaram raízes de crescimento diageotrópico (horizontais à superfície do solo), principalmente na porção próxima do colo da raiz principal. Nestas espécies, foi observada também a formação de novas raízes secundárias ao longo de todo o sistema radicular original.

Não houve morte de indivíduos alagados de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* durante todo o período experimental. Já entre os indivíduos de *G. gomeziana* e *G. opposita* começaram a ocorrer as primeiras mortes na segunda e terceira semana, respectivamente, após o início do estresse. Após 90 dias da imposição do estresse, dos 25 indivíduos de *G. gomeziana* submetidos ao tratamento alagado, 15 foram utilizados para as análises (destrutivas, conforme capítulos 2 e 3) e 7 morreram em função do estresse a que foram submetidas ao longo do período experimental (os 3 indivíduos excedentes que sobreviveram foram descartados ao final do experimento). Neste mesmo período, dos 35 indivíduos de *G. opposita* submetidos ao tratamento alagado, 15 foram utilizados para as análises e 18 morreram em função do estresse a que foram submetidas ao longo do período experimental (os 2 indivíduos excedentes que sobreviveram foram descartados ao final do experimento). Devido a tal

mortalidade, o experimento foi encerrado com estas duas espécies após 90 dias do seu início.

Cerca de 15 a 20 dias após a imposição do estresse foi observada a hipertrofia de lenticelas em *A. triplinervia* e *G. opposita*, na porção submersa do caule e no colo da raiz principal; e em *N. oppositifolia*, apenas na porção submersa do caule (Fig. 2). De maneira geral, as lenticelas hipertrofiadas apresentaram aspecto circular, coloração branca em função da exposição do tecido esponjoso e tamanho suficiente para poder ser observadas a olho nu. Neste mesmo período foi observado também o desenvolvimento de raízes adventícias na porção submersa do caule (Fig. 2.2), sendo estas mais espessas do que as raízes do sistema radicular original, sem ramificação, de coloração branca e crescimento horizontal à superfície da água. Tanto as lenticelas hipertrofiadas como as raízes adventícias aumentaram em quantidade e em tamanho com o prolongamento do estresse. As demais espécies, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana* e *G. gomeziana*, não apresentaram hipertrofia de lenticelas e formação de raízes adventícias.

O estudo anatômico mostrou que não houve mais nenhuma alteração na anatomia interna do caule e da raiz principal das plantas alagadas em comparação às não alagadas, além da hipertrofia de lenticelas em *A. triplinervia*, *N. oppositifolia* e *G. opposita* (Fig. 3). Já as células da região do córtex das raízes adventícias das plantas de *A. triplinervia*, por sua vez, apresentaram um arranjo frouxo em comparação ao córtex da raiz principal, com inúmeros espaços intercelulares (Fig. 3.3).

Algumas características foliares foram alteradas nas plantas alagadas em comparação às plantas não alagadas: em *A. triplinervia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* o conteúdo de umidade específico das folhas (SUC) foi menor nas plantas alagadas, mas não houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto (Fig. 4); a densidade foliar (DEN) foi maior nas plantas alagadas de *A. triplinervia* e *G. schaueriana* e menor nas plantas alagadas de *G.*

opposita, mas somente houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto nas duas primeiras (Fig. 5); o índice de esclerofilia (IE) e a massa foliar específica (MFA) foram maiores apenas nas plantas alagadas de *G. schaueriana*, (Fig. 6 – Fig. 7), mas somente para IE houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto. Os resultados na análise estatística (valor-*F* e a significância) de cada uma destas características analisadas, por espécie, encontram-se em ANEXOS.

Dentre as espécies que foram capazes de sobreviver ao longo período de estresse, *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, apenas os indivíduos de *N. oppositifolia* não foram capazes de sobreviver após a drenagem do solo, morrendo após 7 dias aproximadamente (Tabela 3). Já nas demais espécies, não foram observados sinais visíveis de estresse neste período de recuperação, tais como abscisão foliar, clorose, murcha; sendo que em *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* foi observada a continuidade na produção de folhas.

Tabela 2. Ocorrência de abscisão de folhas, murcha, clorose foliar, necrose radicular e morte em plantas alagadas durante todo o período experimental de 180 dias. (+) presença, (-) ausência.

Espécies	Abscisão	Murcha	Clorose foliar	Necrose radicular	Morte
<i>A. triplinervia</i>	+	-	-	+	-
<i>N. oppositifolia</i>	-	-	-	+	-
<i>E. umbelliflora</i>	-	-	-	+	-
<i>G. schaueriana</i>	+	-	-	+	-
<i>G. opposita</i>	+	+	+	+	+
<i>G. gomeziana</i>	+	+	+	+	+

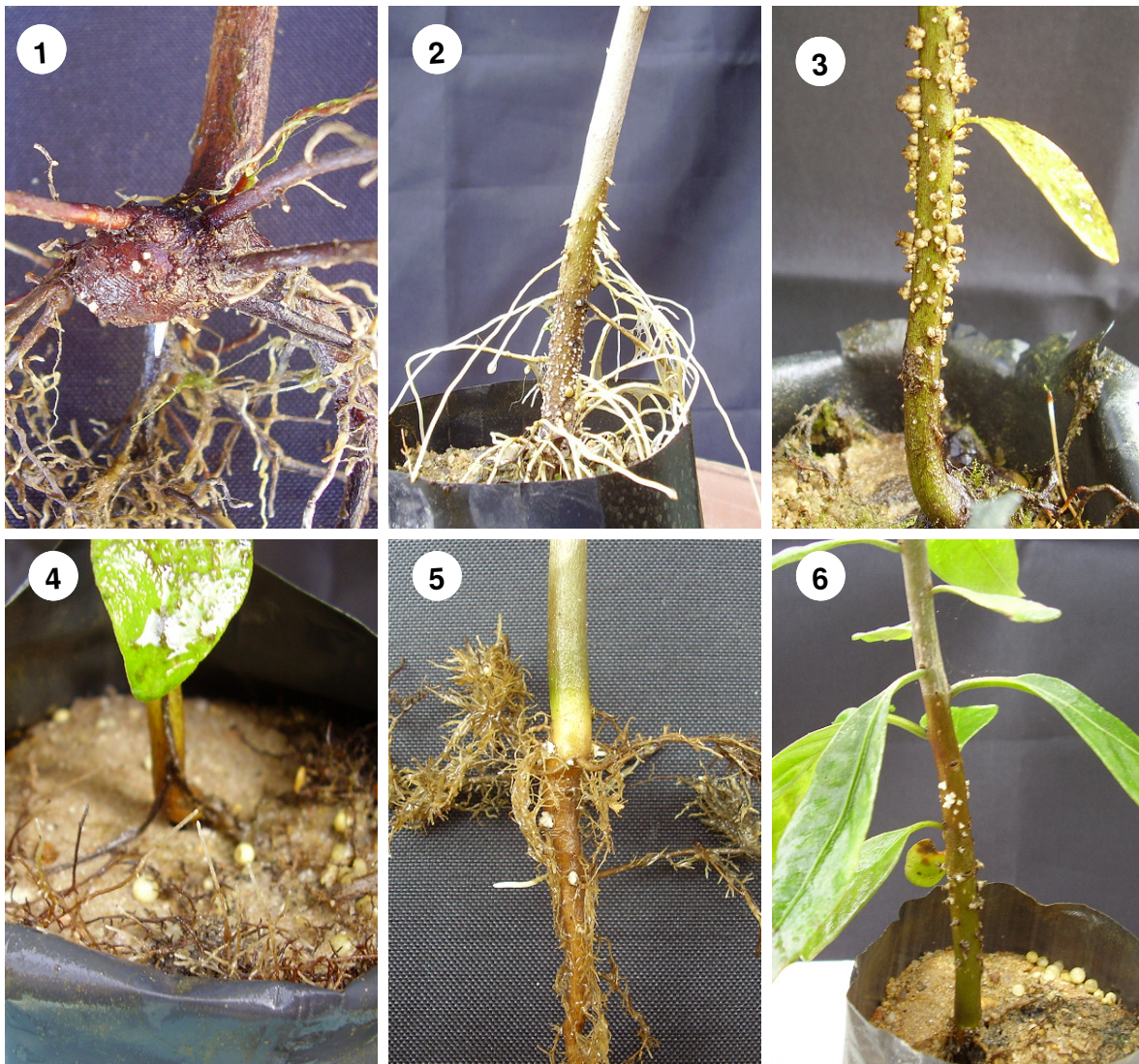


Figura 2. *Alchornea triplinervia* apresentando lenticelas hipertrofiadas no colo da raiz principal (1) e no caule (2), onde também foi observada a formação de raízes adventícias. *Nectandra oppositifolia* apresentando lenticelas hipertrofiadas (3) e raízes de crescimento diageotrópico (4). *Guapira opposita* também apresentando lenticelas hipertrofiadas na raiz principal (5) e no caule (6). Todos os indivíduos permaneceram alagados por 40 dias.

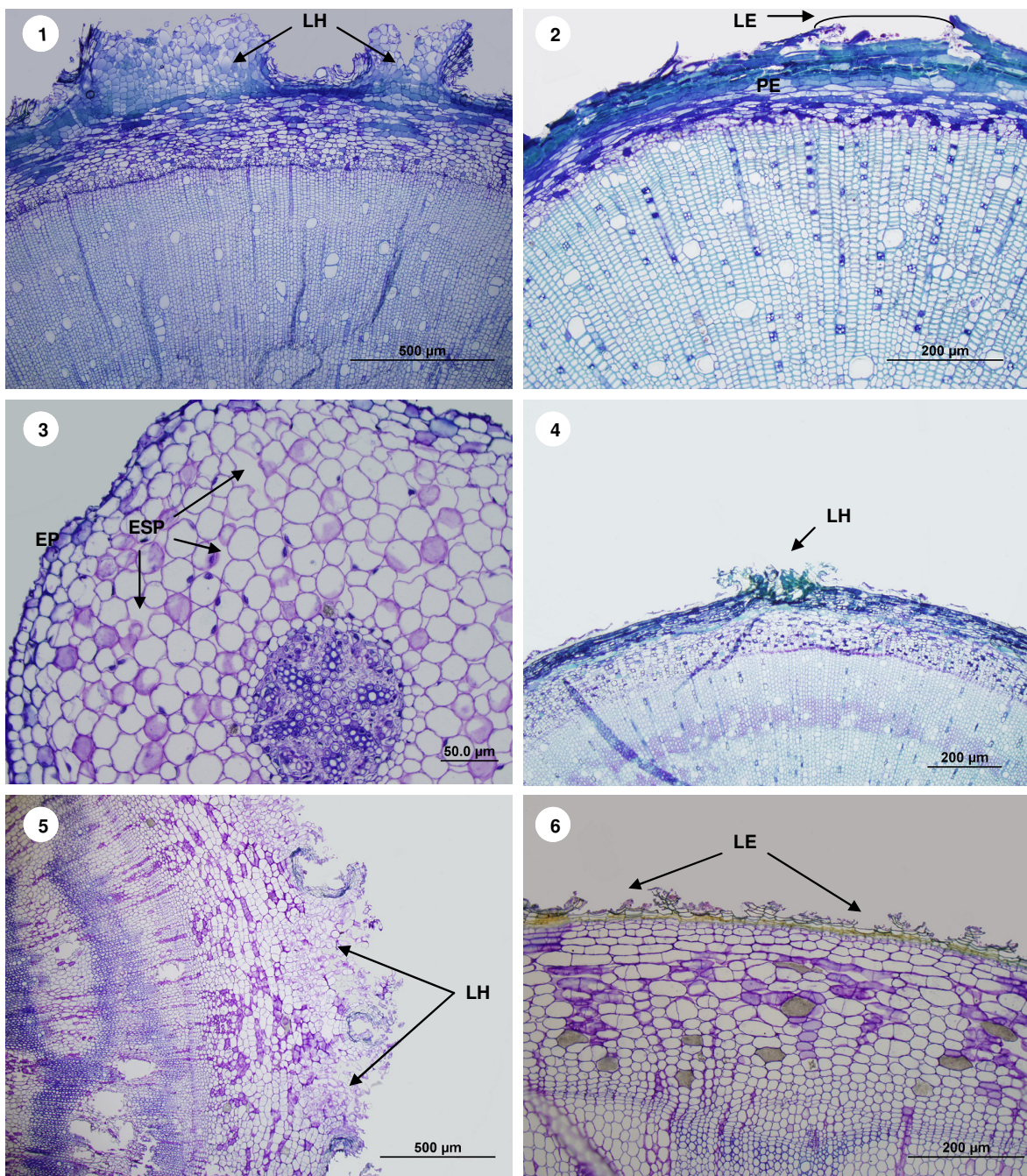


Figura 3. Seções transversais da base do caule (1), colo da raiz principal (2) e raiz adventícia (3) de *Alchornea triplinervia*; base do caule de *Nectandra oppositifolia* (4); base do caule (5) e colo da raiz principal de *Guapira opposita* (6). Lenticela hipertrofiada (LH), lenticela (LE), periderme (PE), epiderme (EP), espaços intercelulares (ESP). Todos os indivíduos permaneceram alagados por 30 dias.

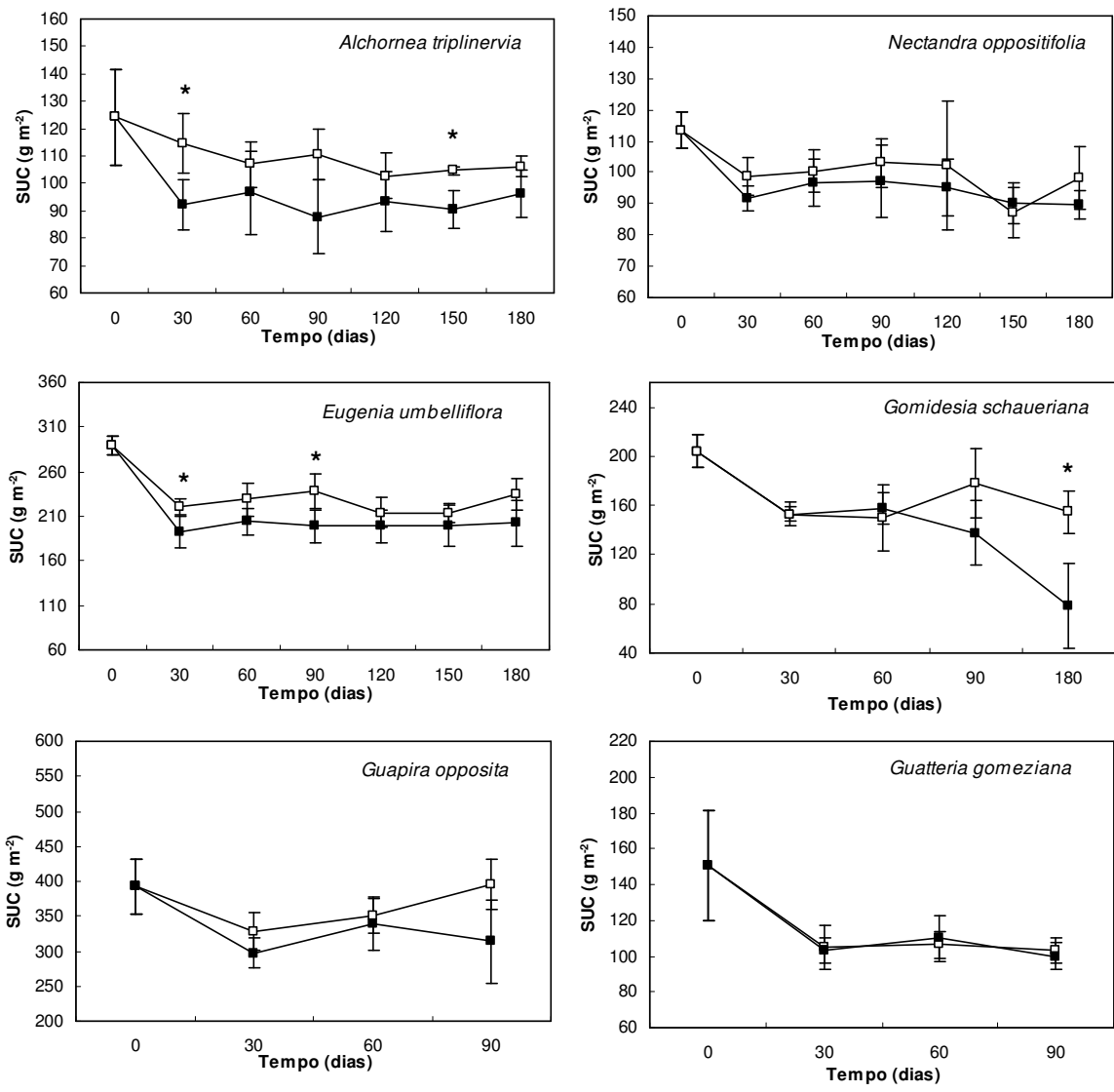


Figura 4. Conteúdo de umidade específico (SUC) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias ± erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

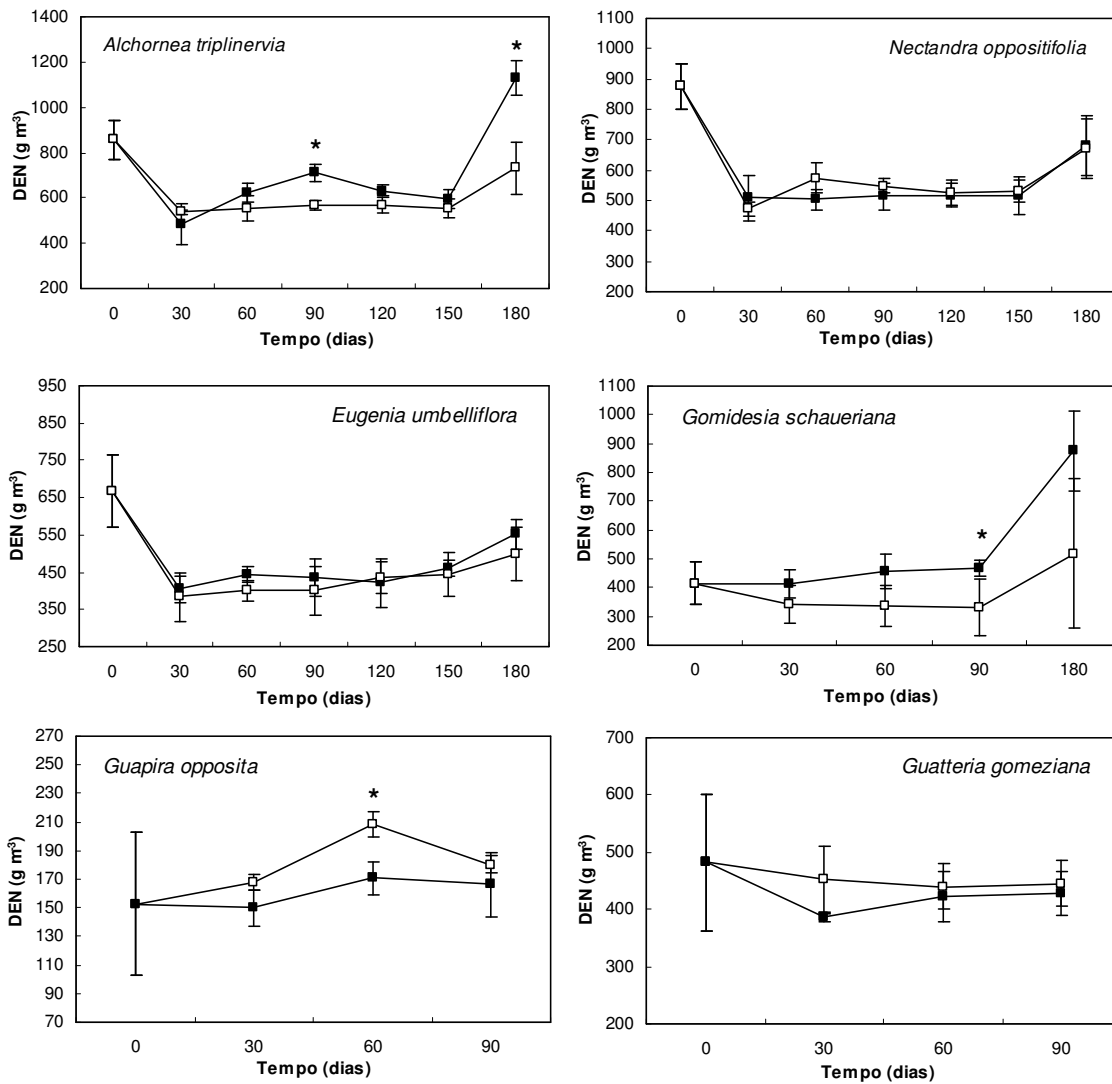


Figura 5. Densidade foliar (DEN) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

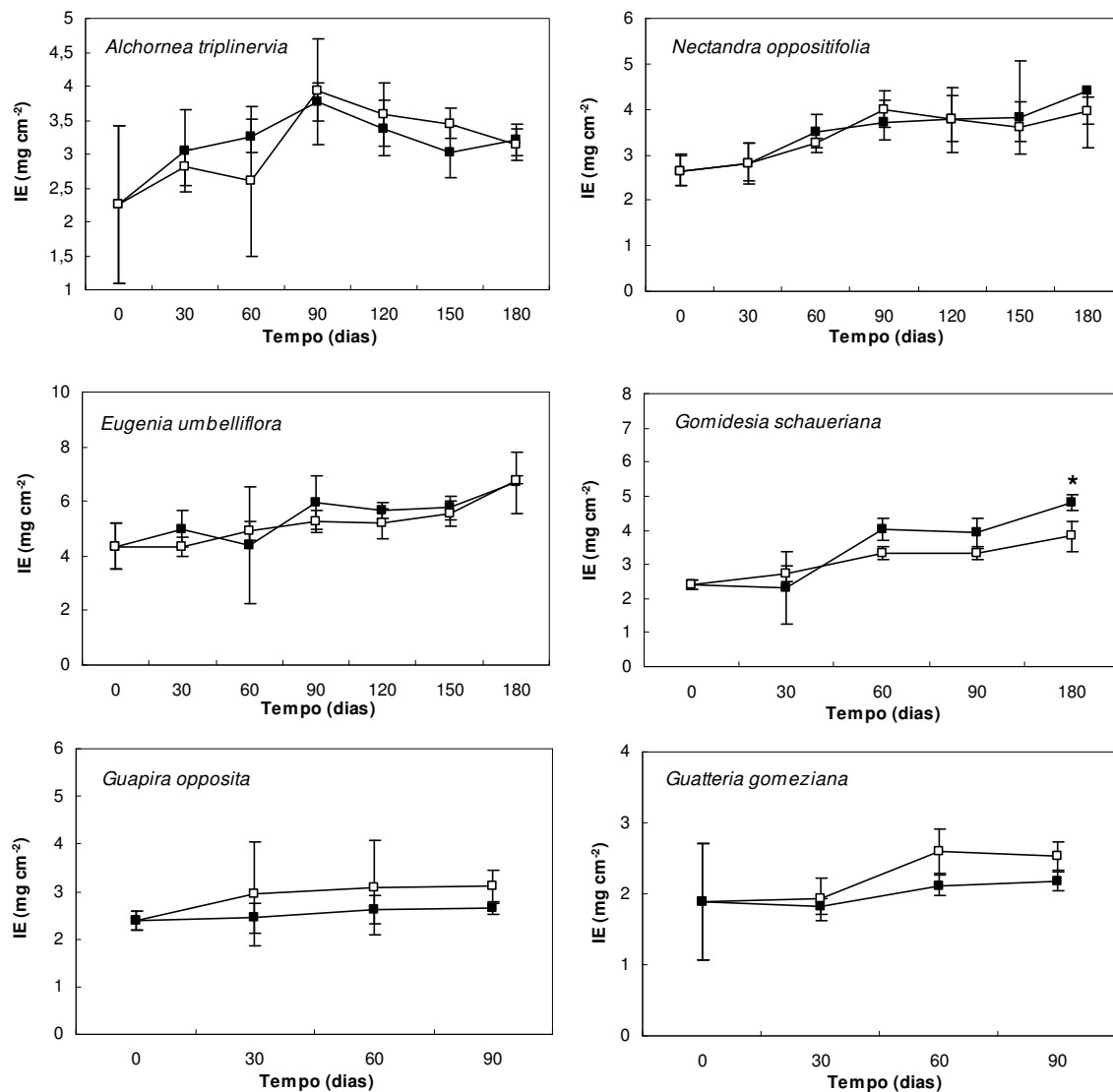


Figura 6. Índice de esclerofilia foliar (IE) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão ($n=5$). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P<0,05$, Teste de Tukey).

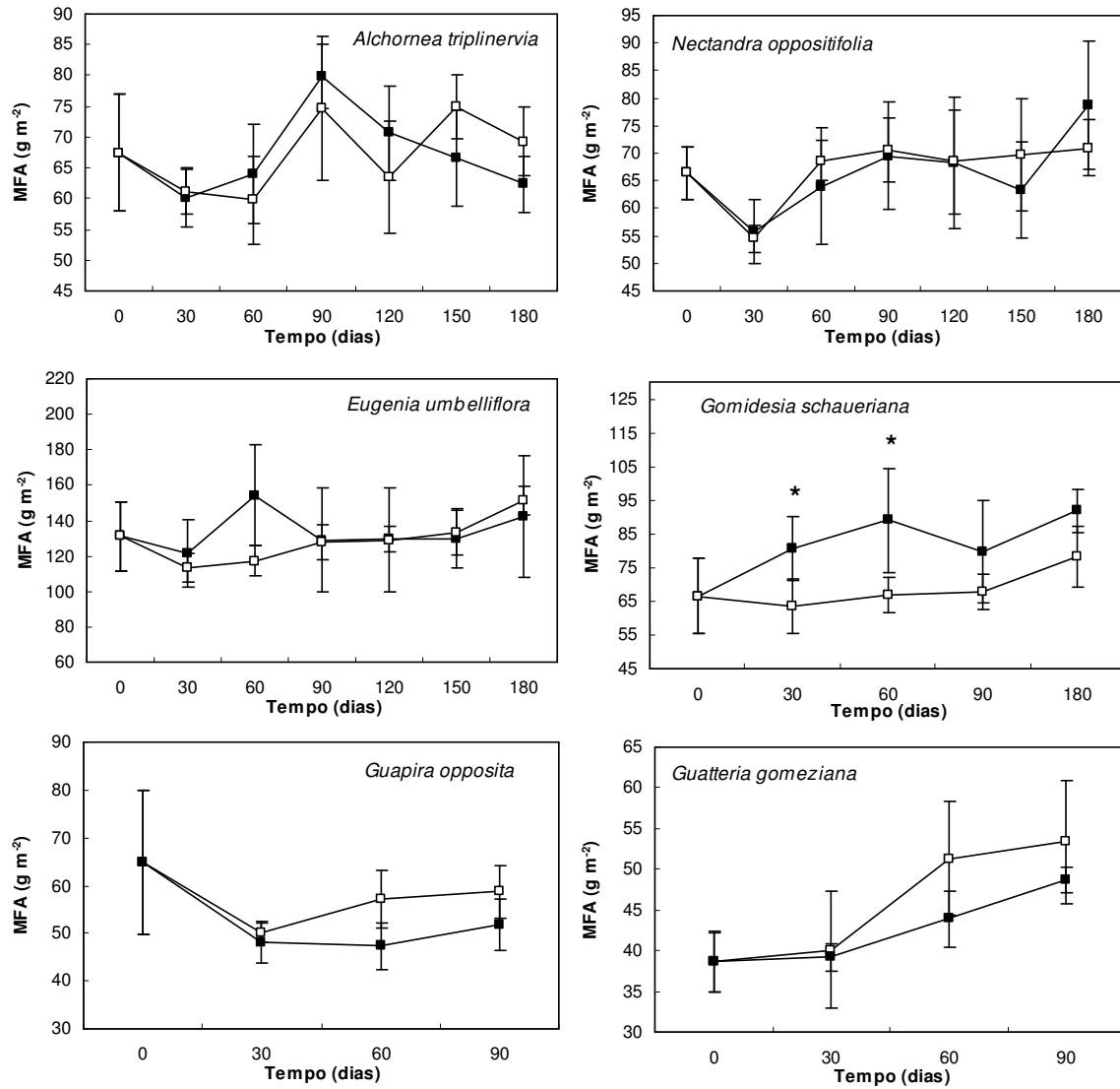


Figura 7. Massa foliar específica (MFA) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão ($n=5$). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

Tabela 3. Sobrevivência, produção de folhas e sinais de estresse (clorose, murcha e abscisão foliar) em plantas que foram alagadas após a drenagem do solo. (+) presença, (-) ausência.

Espécies	Sobrevivência	Produção de folhas	Sinais de estresse
<i>A. triplinervia</i>	+	+	-
<i>N. oppositifolia</i>	-	-	+
<i>E. umbelliflora</i>	+	+	-
<i>G. schaueriana</i>	+	-	-

4. DISCUSSÃO

As alterações morfológicas observadas nas plantas alagadas estudadas neste experimento mostraram que, mesmo se tratando de espécies naturalmente localizadas em áreas de florestas sujeitas a inundações, o tratamento imposto constituiu numa situação de estresse, principalmente para *G. opposita* e *G. gomeziana*, as quais mesmo a sobrevivência foi comprometida.

Neste experimento, o sistema radicular foi consideravelmente comprometido pelo estresse imposto, visto que todas as espécies estudadas apresentaram raízes secundárias necrosadas. Sob tais condições, o sistema radicular das plantas sofre com a baixa disponibilidade de recursos para manutenção do seu crescimento (Crawford 1992, Joly & Braendle 1995, Drew 1997), o aumento da concentração de etanol e lactato a níveis potencialmente tóxicos (Ferreira 2002, Lobo & Joly 2000), a presença de íons tóxicos na região adjacente às raízes e o ataque de patógenos, que podem levar à morte destas raízes (Kozlowski 1997). Segundo Colmer & Voesenek (2008), as raízes experienciam os efeitos diretos do alagamento do solo, entretanto, a parte aérea das plantas também sofre conseqüências dessa disfunção radicular, como deficiência de nutrientes minerais e influxo de toxinas. Por isso, a produção de novas raízes superficiais como as de crescimento diageotrópico e adventícias, produzidas neste experimento por *A. triplinervia* e *N. oppositifolia*, é um mecanismo adaptativo importante na resistência ao alagamento do solo, pois podem ser capazes de retomar a função perdida pelo sistema radicular original prejudicado, substituindo-o (Jackson & Drew 1984). Estas raízes emergem e crescem paralelas à superfície da água, próximas da região mais arejada do solo, podendo garantir algum suprimento de oxigênio que favoreça a retomada de um metabolismo radicular parcialmente aeróbico e adicionalmente, podem também ser responsáveis pelo aumento da capacidade de aquisição de nutrientes, pela oxigenação da rizosfera adjacente e pela produção de hormônios (Drew *et al.* 1985, Joly 1991, Lobo & Joly 1995, Rubin Filho 1997, Pohv *et al.* 2005). Outros autores também relataram a formação de raízes superficiais em resposta ao

alagamento do solo (Joly & Crawford 1982, Lobo & Joly 1995, Armstrong *et al.* 1994, Parolin 2001, Santiago & Paoli 2003, Pohv *et al.* 2005, Kolb & Joly 2009). Segundo Dat *et al.* 2006, o declínio do sistema radicular original pode ser considerado como um sacrifício que permite o uso mais eficiente da energia para o desenvolvimento de um sistema radicular mais adaptado.

Outra alteração morfológica que freqüentemente está relacionada à sobrevivência de indivíduos alagados é a hipertrofia de lenticelas (Joly 1991, Blom & Voeselek 1996, Kozlowski 1997, Waldhoff *et al.* 1998, Lobo & Joly 2000, Haase *et al.* 2003, Glenz *et al.* 2006, Mommer *et al.* 2006), apresentada neste experimento por *A. triplinervia*, *N. oppositifolia* e *G. opposita*. Estas estruturas podem proporcionar a entrada de oxigênio e a saída de compostos voláteis tais como etileno, etanol e acetaldeído, produtos tóxicos do metabolismo anaeróbico (Chirkova & Gutman 1972, Kozlowski 1984, Joly 1996, Botelho *et al.* 1998, Medri *et al.* 1998, Rogge *et al.* 1998, Lobo & Joly 1995, Haase *et al.* 2003, Rättsch & Haase 2007, Kolb & Joly 2009). Parent *et al.* (2008b) relacionaram também a participação de lenticelas na manutenção da homeostase hídrica em plantas durante o alagamento.

Em muitos casos, tanto as lenticelas hipertrofiadas como as raízes adventícias, são conectadas a canais de aerênquima que facilitam o transporte de oxigênio da parte aérea para o sistema radicular (Kawase 1981, Smirnov & Crawford 1983, De Simone *et al.* 2002a, 2002b, Colmer 2003, Rättsch & Haase 2007, Kolb & Joly 2009). Neste experimento, os estudos anatômicos mostraram não haver formação de aerênquima no caule e no colo da raiz principal dos indivíduos alagados das espécies estudadas, mas as raízes adventícias formadas em *A. triplinervia* apresentaram o córtex com um arranjo celular frouxo em comparação ao das raízes do sistema radicular subterrâneo, com inúmeros espaços intercelulares, que podem também facilitar o transporte do oxigênio dentro da raiz. De acordo com Bailey-Serres & Voeselek (2008), esta estratégia pode ser classificada como *Low Oxygen Escape Syndrome* (LOES) ou síndrome de escape à deficiência de oxigênio, caracterizada pelo desenvolvimento de

estruturas anatômicas que facilitam o transporte e a troca de gases entre a planta e seu ambiente submerso. O escape ou evitação do sistema radicular à anaerobiose é um eficiente mecanismo que contribui para a adaptação de espécies ao alagamento de longo prazo (Piedade *et al.* 2010).

Os resultados obtidos neste experimento apontam para a capacidade potencial das espécies *A. triplinervia*, *N. oppositifolia* e *G. opposita* em produzir alterações morfo-anatômicas. No entanto, sob condições de campo tais estruturas podem não ser formadas. Parolin (2001) relata que a hipertrofia de lenticelas e a formação de raízes adventícias ocorre em apenas alguns indivíduos jovens e adultos de seis espécies amazônicas crescendo sob condições de campo, enquanto que em indivíduos crescendo em casa de vegetação tal formação foi pronunciada. Ainda segundo Parolin (2001), este fato pode estar relacionado à constante mudança no nível da água sob condições de campo, diferentemente das condições experimentais em que o nível da água é mantido constante.

A formação de raízes adventícias e a hipertrofia de lenticelas são decorrentes de alterações nos níveis hormonais em função da deficiência de oxigênio na região radicular, principalmente nos níveis do etileno (Wample & Reid 1979, Reid & Bradford 1984, Sairam *et al.* 2008). Por isso alguns autores destacam que nem sempre tais estruturas podem ser funcionais e representar uma adaptação (Kozlowski 1984, Joly 1996). Os sinais de estresse e a mortalidade dos indivíduos de *G. opposita* sob condições de alagamento sugerem que a hipertrofia de lenticelas nesta espécie pode ser apenas uma resposta hormonal não adaptativa, visto que não garantiu a sobrevivência dos indivíduos.

Por outro lado, alguns trabalhos têm relatado que a formação de raízes adventícias e/ou a hipertrofia de lenticelas foi nula ou desprezível em plantas alagadas, ainda que estas tenham suportado o período de alagamento a que foram impostas (Medri *et al.* 1998, Bianchini *et al.* 2000, Medri *et al.* 2007, Oliveira & Joly 2010). Este mesmo padrão de comportamento foi observado neste experimento, onde plantas de *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* submetidas ao

alagamento do solo, embora não tenham apresentado a hipertrofia de lenticelas e enraizamento adventício, sobreviveram ao longo período de estresse imposto. Este comportamento pode representar uma estratégia de uso econômico da energia produzida sob condições de estresse por alagamento (Bailey-Serres & Voesenek 2008), poupando carboidratos ao invés de investir em adaptações (Geigenberger 2003, Fukao *et al.* 2006).

Além das alterações morfo-anatômicas ocorridas no caule e na raiz das plantas alagadas de algumas espécies estudadas neste experimento, também ocorreram alterações em algumas características foliares, como o conteúdo de umidade específico (SUC) em *A. triplinervia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*; densidade foliar (DEN) em *A. triplinervia*, *G. schaueriana* e *G. opposita*; índice de esclerofilia foliar (IE) e massa foliar específica (MFA) em *G. schaueriana*, sugerindo que pode ter ocorrido dificuldades na absorção de água ou ainda na manutenção do estado hídrico da folha. O aumento nos valores de MFA, DEN e IE sob condições de estresse indica a ocorrência de mecanismos ligados à retenção de água na folha e maior resistência ao murchamento (Oertli *et al.* 1990, Turner 1994, Salleo *et al.* 1997, Niinemets 2001, Wright & Westoby 2002). Isso ocorre por que, mesmo estando os indivíduos com o sistema radicular alagado, pode haver dificuldade na absorção de água resultando numa condição de seca fisiológica (Kozlowski 1997, Colmer & Voesenek 2009). Quando isso ocorre, alterações na morfologia foliar que possibilitem menores perdas de água são importantes para a sobrevivência destes indivíduos. Este mesmo comportamento tem sido relatado para várias espécies da planície alagável amazônica, especialmente em períodos em que o nível da água atinge níveis extremamente altos (Waldhoff & Furch 2002).

Após 180 dias de experimento, com a re-oxigenação do solo, os indivíduos de *N. oppositifolia* passaram a apresentar sinais de estresse que não haviam apresentado até então (como clorose e murcha das folhas) e morreram cerca de 7 dias após a drenagem do solo, diferente dos indivíduos de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, que foram capazes de sobreviver. A incapacidade

dos indivíduos de *N. oppositifolia* de sobreviver após a re-oxigenação do solo observada neste experimento, pode estar relacionada à ocorrência de danos oxidativos. Tão importante quanto a tolerância ao período de alagamento do solo para espécies que ocupam áreas sujeitas a esta condição, são as respostas ao período de re-oxigenação que sucede o alagamento do solo (Van Toai & Bolles 1991, Crawford & Bräendle 1996, Lopez & Kursar 2003), pois a rápida drenagem e a re-introdução do oxigênio pode levar à formação de espécies reativas de oxigênio ocasionando sérios danos celulares e comprometendo a sobrevivência vegetal (Rawlyer *et al.* 2002, Blokhina *et al.* 2003).

Estes danos oxidativos podem ser evitados através da ativação de um sistema natural antioxidante, mas tal resposta varia entre as espécies (Monk *et al.* 1987, Larson 1988, Albrecht & Wiedenroth 1994, Sairam *et al.* 2008). Henzi & Braendle (1993), mostraram que espécies tolerantes a anoxia, tais como *Acorus calamus* L. (Acoraceae) e *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla (Cyperaceae), não apresentaram peroxidação lipídica durante o período de anoxia e pós-anoxia, enquanto que espécies sensíveis a anoxia, como *Iris germanica* L. (Iridaceae), tiveram a peroxidação lipídica marcadamente aumentada durante a re-oxigenação. Segundo Rawlyer *et al.* 2002, quanto maior for o período de anoxia ou hipoxia, maior será a possibilidade de ocorrerem danos oxidativos durante esse período e, conseqüentemente, menor será a possibilidade de recuperação após a re-oxigenação. Informações a respeito dos efeitos do estresse oxidativo, ocasionado pelo alagamento do solo e pela subsequente re-oxigenação em plantas tropicais são ainda escassas e sem dúvida necessitam de especial atenção.

Os resultados mostram que a resistência das espécies estudadas ao alagamento do solo envolveu duas estratégias: a de evitação do estresse, principalmente em *A. triplinervia* e *N. oppositifolia*, evidenciada pela formação de estruturas anatômicas como lenticelas hipertrofiadas, raízes adventícias e raízes de crescimento diageotrópico, em geral capazes de evitar completamente ou parcialmente o estresse imposto, principalmente através da facilitação da aeração

interna da planta e da liberação de compostos tóxicos do metabolismo anaeróbico; e a estratégia de tolerar o estresse, mais clara em *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, que embora tenham apresentado sinais de injúrias com a imposição do estresse, foram capazes de sobreviver. Quando o alagamento foi removido, um novo fator de estresse foi imposto, que foi a readmissão do oxigênio num ambiente anóxico (estresse oxidativo). Com a remoção do estresse, as plantas antes alagadas de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, que foram espécies muito provavelmente eficientes na evitação ou na redução e reparo dos danos ocasionados pelo estresse de alagamento do solo, ao que tudo indica, foram capazes de restabelecer seu metabolismo. Já as plantas antes alagadas de *N. oppositifolia*, cujos danos ocasionados pelo estresse de alagamento provavelmente foram mais acentuados, com a imposição do estresse oxidativo entraram numa fase de exaustão e de danos crônicos, culminando na morte destes indivíduos.

Para as espécies *G. opposita* e *G. gomeziana*, por sua vez, o intenso estresse imposto pelo alagamento do solo levou alguns indivíduos já nas primeiras semanas à fase de exaustão, seguida de danos agudos e morte, ainda que os indivíduos de *G. opposita* tenham apresentado formação de estruturas anatômicas típicas de resistência a este tipo de estresse. Apenas alguns indivíduos destas espécies conseguiram se manter viáveis durante o período de estresse a que foram submetidos, o que sugere uma baixa resistência destas duas espécies ao alagamento do solo.

VI. CAPÍTULO 2

EFEITO DA SATURAÇÃO HÍDRICA DO SOLO NO CRESCIMENTO DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS NEOTROPICAIS

1. INTRODUÇÃO

O alagamento do solo tem sido considerado como um dos principais fatores de estresse abiótico para as plantas e a restrição imposta por tal condição ao sistema radicular tem efeitos marcantes no crescimento e desenvolvimento vegetal (Voesenek *et al.* 2006, Parent *et al.* 2008b). Processos químicos, físicos e biológicos do solo são modificados com o alagamento, alterando a sua capacidade de sustentar o crescimento vegetal (Ponnamperuma 1984, Kozlowski 1997).

Com o alagamento do solo, muitas espécies apresentam alterações morfológicas e fisiológicas que freqüentemente resultam em considerável impacto sobre a alocação de biomassa para órgãos como raízes, caule e folhas. A respiração radicular e a absorção de água e nutrientes, condição primária para o crescimento vegetal, são freqüentemente suspensas após o alagamento do solo (Haase & Rättsch 2010). Com a limitação de oxigênio para as raízes, sob condições de alagamento do solo, há uma troca do metabolismo aeróbico para o metabolismo anaeróbico, um processo muito menos eficiente na produção de energia, causando uma rápida diminuição nas reservas de carboidratos (Bailey-Serres & Voesenek 2008) e, em vista disto, a diminuição da atividade metabólica do indivíduo na tentativa de reduzir a demanda energética pode representar uma estratégia para resistir ao alagamento do solo, ainda que leve a reduções no crescimento do indivíduo como um todo (Geigenberger 2003).

A inibição do crescimento das raízes, por si só, pode resultar num sistema radicular incapaz de sustentar a parte aérea, culminando num *feed-back* de inibição da atividade fotossintética das folhas (Carmi *et al.* 1983). O alagamento do solo também pode acarretar reduções na síntese e translocação de substâncias reguladoras do crescimento, como giberelinas e citocininas, do sistema radicular para a parte aérea (Reid & Bradford 1984).

Em termos fenológicos, o alagamento do solo têm influenciado a queda foliar de muitas espécies decíduas e semi-decíduas das planícies alagáveis da Amazônia Central (Parolin *et al.* 2010a). Outras espécies, como *Pouteria glomerata*, por exemplo, conseguem manter as folhas mesmo sob condições de alagamento do solo, mas não é capaz de sustentar o seu crescimento e produzir novas folhas sob tais condições (Maurenza *et al.* 2009). Também a redução da atividade fotossintética durante o período de alagamento do solo pode afetar o crescimento e o desenvolvimento das diferentes partes da planta (Medri *et al.* 1998, Waldhoff *et al.* 1998, Davanso *et al.* 2002, Pryor *et al.* 2006).

Mesmo alterações morfológicas e anatômicas, como o enraizamento adventício, por exemplo, que podem ser importantes adaptações para garantir a sobrevivência dos indivíduos sob condições de alagamento do solo (Joly & Crawford 1982, Jackson & Drew 1984, Crawford 1989), podem ter impacto direto no crescimento do indivíduo, pois podem alterar a alocação de biomassa.

A resposta vegetal ao alagamento do solo está intimamente relacionada às características locais (como duração e intensidade da condição estressante) e principalmente às características individuais (como espécie e estágio de desenvolvimento) (Pezeshki 1994a). Essa variação interespecífica das respostas das plantas ao alagamento do solo tem um forte impacto na abundância e distribuição das espécies em ecossistemas sujeitos a tal condição (Joly 1991, Crawford 1992, Blom & Voeselek 1996, Drew 1997, Silvertown *et al.* 1999, Scarano *et al.* 2001, Wittmann *et al.* 2002, Van Eck *et al.* 2004, Parolin & Wittmann 2010). Muitas espécies sofrem uma severa redução do crescimento, ou mesmo

morrem, mesmo quando somente o sistema radicular é envolvido pelo excesso de água (Jackson & Drew 1984), enquanto outras têm uma capacidade considerável de resistir ao alagamento do solo e até mesmo de crescer vigorosamente em resposta a tal condição (Bailey-Serres & Voeselek 2008). De maneira geral, as espécies de ambientes tropicais parecem apresentar uma grande capacidade para resistir ao alagamento do solo por períodos longos, sobrevivendo e mantendo o crescimento (Parolin 2001, Ferreira *et al.* 2009, Medina *et al.* 2009, Mielke & Schaffer 2010). Ainda assim, um menor crescimento das plantas quando alagadas foi relatado para diversas espécies arbóreas neotropicais consideradas resistentes à saturação hídrica do solo (Joly & Crawford 1982, Joly 1991, Lopez & Kursar 1999, Lobo & Joly 2000, Mielke *et al.* 2001, 2003, Maurenza *et al.* 2009, Oliveira & Joly 2010, Parolin & Wittmann 2010).

Visando ampliar o conhecimento a cerca das estratégias adaptativas que capacitam certas espécies a ocupar ambientes com solo exposto à saturação hídrica da Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba/SP), foi avaliado experimentalmente o crescimento de plantas jovens ao alagamento do solo. Para tanto, foram escolhidas as espécies *Alchornea triplinervia*, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora*, *Gomidesia schaueriana*, *Guapira opposita* e *Guatteria gomeziana*. Mais especificamente, o estudo visou responder a seguinte questão:

♣ Qual o efeito da saturação hídrica do solo no crescimento de indivíduos juvenis destas espécies crescendo sob condições experimentais?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal e condições de cultivo

Frutos de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana*, *G. opposita* e *G. gomeziana* foram coletados de várias matrizes de uma mesma população localizada no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (23°21'S e 44°51'W), Ubatuba-SP, Brasil, nas áreas alagáveis da Floresta de Restinga.

No Laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, foi retirado o epicarpo de todas as sementes e realizada a escarificação mecânica das sementes de *N. oppositifolia* e *G. gomeziana*. As sementes de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana* e *G. opposita* foram colocadas para germinar em caixas plásticas do tipo gerbox contendo 2 folhas de papel de filtro, acondicionadas em câmaras climáticas (102FC, FANEN, Brasil) com fotoperíodo de 12 horas de luz branca fluorescente e temperaturas alternadas entre 25 – 30°C; 1 a 2 semanas após a germinação, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos individuais de 2 litros contendo areia grossa lavada como substrato e mantidos em casa de vegetação do Departamento de Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Já as sementes de *N. oppositifolia* e *G. gomeziana* foram colocadas para germinar diretamente em sacos plásticos individuais de 2 litros contendo areia grossa lavada como substrato, mantidos em casa de vegetação. O protocolo para germinação foi estabelecido com base em estudos anteriores realizados neste mesmo laboratório (dados não publicados), que verificaram que espécies com endocarpo bastante resistente apresentam taxa de germinação mais elevada quando colocadas para germinar diretamente no solo.

Na casa de vegetação, todas as plantas foram irrigadas três vezes por dia e mantidas na capacidade de campo. A cada 4 meses, incluindo o período do experimento propriamente dito, foi administrada uma dose de 8 gramas por planta

de adubo de liberação lenta (Osmocote® 14:14:14), conforme as indicações do fabricante. O uso deste tipo de adubação foi escolhido por permitir um suprimento contínuo de nutrientes para as plantas. As condições de crescimento na casa de vegetação em dias claros são de cerca de $800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e a temperatura por volta dos 30°C no meio do dia (12 horas).

2.2. Imposição dos tratamentos

Para o experimento propriamente dito, ou seja, a fase de imposição do estresse, foram utilizados indivíduos no estágio juvenil. Fisiologicamente o estágio juvenil pode ser descrito como um período em que a planta é capaz de aumentar exponencialmente em tamanho, desenvolvendo formas morfológicamente características (como folhas, caule e raiz), embora o processo de florescimento não possa ser prontamente induzido (Leopold & Kriedemann 1975). Todos os indivíduos jovens utilizados, neste estágio de desenvolvimento, não possuíam mais cotilédones.

Quando as plantas completaram cerca de 6 meses de idade foi separado um lote homogêneo de cada espécie, em relação à altura e número de folhas, para o desenvolvimento do experimento. Foram estabelecidos dois tratamentos: (1) plantas não alagadas (que serviram como controle), regadas diariamente e mantidas em condições de capacidade de campo (normoxia); e (2) plantas alagadas (submetidas à saturação hídrica do solo), colocadas em tanques com 3 cm de água acima do nível do solo (hipoxia), conforme descrito por Joly & Crawford (1982). As condições de luz e temperatura foram similares entre os tratamentos. Quinzenalmente a água dos tanques foi trocada a fim de evitar a proliferação de algas.

Os tratamentos foram mantidos por 180 dias, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos por espécie, durante os meses de outubro de 2008 a

abril de 2009. Este período corresponde aproximadamente ao mesmo que as plantas permanecem alagadas em seu hábitat natural na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba. Após o período de 180 dias de experimento, as plantas que foram capazes de sobreviver a este período, foram retiradas dos tanques para drenagem do solo e passaram a ser mantidas na capacidade de campo (normoxia). As respostas das plantas à reoxigenação foram observadas por 15 dias.

O número total de plantas utilizadas por espécie variou em função da disponibilidade das mesmas para execução do experimento. Para *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. opposita*, foram utilizados 75 indivíduos, sendo que 40 foram mantidos sob condições não alagadas e 35 sob condições alagadas. Para *G. schaueriana* e *G. gomeziana*, foram utilizados 55 indivíduos, sendo que 30 foram mantidos sob condições não alagadas e 25 sob condições alagadas.

2.3. Análises de crescimento

Para as análises de crescimento foram utilizadas cinco plantas por espécie antes da imposição dos tratamentos (valores de referência) e cinco plantas alagadas e não alagadas, das espécies *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. opposita*, após 30, 60, 90, 120, 150 e 180 dias de tratamento, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. Para *G. schaueriana* e *G. gomeziana*, em função do número mais limitado de indivíduos, foram utilizadas cinco plantas por espécie antes da imposição dos tratamentos (valores de referência) e cinco plantas alagadas e não alagadas, por espécie, após 30, 60, 90 e 180 dias de tratamento, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos.

Foram determinadas as respostas de crescimento através de medidas de altura, número de folhas e diâmetro da base do caule. A altura foi obtida através da medição do comprimento da parte aérea, desde a base do caule, imediatamente acima do solo, até o ápice; o número de folhas foi contado e o

diâmetro da base do caule foi obtido através da medição da largura do caule, 3cm acima do solo, com paquímetro digital. Em seguida as folhas foram coletadas e digitalizadas em um scanner (Scanjet ADF, Hewlett Packard) e as imagens foram avaliadas pelo software ImajeJ versão 1.41o (Rasband 2008) para obtenção da área foliar.

Também foi analisada a massa seca (massa obtida após secagem em estufa a 80°C por 48 horas ou até obtenção de massa constante) do caule, das raízes e das folhas de plantas controle e de plantas submetidas ao alagamento.

A Taxa de Crescimento Relativo (TCR) foi calculada a partir da fórmula proposta por (Hunt 1978):

$$TCR = (\ln M2 - \ln M1) / (t2 - t1) \text{ g.g}^{-1}.\text{dia}^{-1}$$

Onde: $\ln M2$ é o logaritmo neperiano da massa seca da planta no tempo 2 ($t2$)

$\ln M1$ é o logaritmo neperiano da massa seca da planta no tempo 1 ($t1$).

2.4. Análise Estatística

A análise de variância de 2 fatores foi utilizada para avaliar o efeito dos tratamentos (alagado e não alagado) ao longo do tempo (medidas mensais) na altura da parte aérea, diâmetro do caule, área foliar, número de folhas e massa seca (Zar 1999). O Teste de Tukey ($\alpha=0,05$) foi utilizado para verificar as diferenças entre os tratamentos para cada período de tempo.

A análise de variância de 1 fator foi utilizada para identificar as diferenças na TCR entre os tratamentos (alagado e não alagado) (Zar 1999). O Teste de Tukey ($\alpha=0,05$) foi utilizado para verificar as diferenças na TCR entre os tratamentos.

3. RESULTADOS

Todas as espécies estudadas apresentaram um incremento em altura ao longo do período experimental, havendo diferenças significativas entre os diferentes períodos de medição. No entanto, a altura foi significativamente menor nas plantas alagadas em comparação às plantas não alagadas (Fig. 8). Em relação à altura das plantas, houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto para quase todas as espécies, com exceção apenas de *N. oppositifolia*.

Também houve incremento em diâmetro da base do caule, havendo diferenças significativas entre os diferentes períodos de medição e diferenças entre os tratamentos. Em *A. triplinervia* o diâmetro da base do caule foi maior nas plantas alagadas do que nas não alagadas, enquanto que nas demais espécies foi menor nas plantas alagadas (Fig. 9). Em todas as espécies houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto.

Houve diferenças significativas entre o número total de folhas nos diferentes períodos de medição em todas as espécies, sendo que em *A. triplinervia*, *G. schaueriana*, *G. opposita* e *G. gomeziana* esse número foi menor do que no início do experimento (Fig. 10). Em todas as espécies foram verificadas diferenças no número total de folhas entre os tratamentos, sendo menor nas plantas alagadas do que nas não alagadas. Os indivíduos alagados da maioria das espécies estudadas, com exceção apenas de *A. triplinervia*, não apresentaram produção significativa de novas folhas ao longo do período de experimento. Houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto somente nas espécies *E. umbellifera*, *G. schaueriana* e *Guapira opposita*.

Para área foliar total, também houve diferenças significativas entre os diferentes períodos de medição, sendo que em *A. triplinervia*, *G. opposita* e *G. gomeziana* esse número foi menor do que no início do experimento (Fig. 11). Em todas as espécies a área foliar total foi menor nas plantas alagadas do que nas

não alagadas e houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto.

Houve diferenças significativas entre a massa seca do caule nos diferentes períodos de medição em todas as espécies e entre os tratamentos em quase todas as espécies, exceto em *A. triplinervia* (Fig. 13). Em *A. triplinervia* não houve diferença na massa seca do caule de plantas alagadas e não alagadas, mas nas demais espécies foi menor nas plantas alagadas, mas apenas para *E. umbelliflora*, *G. schaueriana*, *Guapira opposita* e *G. gomeziana* houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto somente nas espécies.

A massa seca das folhas foi diferentes em todas as espécies nos diferentes períodos de medição, sendo que em *A. triplinervia*, *G. opposita* e *G. gomeziana* esse número foi menor do que no início do experimento (Fig. 12). Em todas as espécies foram verificadas diferenças na massa seca das folhas entre os tratamentos, sendo menor nas plantas alagadas do que nas não alagadas. Só não houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto na espécie *A. triplinervia*. Da mesma forma, a massa seca das raízes foi diferente em todas as espécies nos diferentes períodos de medição e menor nas plantas alagadas do que nas não alagadas (Fig. 14) e só não houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto na espécie *A. triplinervia*.

Houve diferenças significativas entre a massa seca total nos diferentes períodos de medição em todas as espécies e entre os tratamentos em quase todas as espécies, exceto em *A. triplinervia* (Fig. 15). Em *A. triplinervia* não houve diferença na massa seca do caule de plantas alagadas e não alagadas, mas nas demais espécies, a massa seca total foi menor nas plantas alagadas, mas apenas para *E. umbelliflora*, *G. schaueriana*, *Guapira opposita* e *G. gomeziana* houve interação entre tempo de experimento e tratamento imposto.

A razão entre massa seca da raiz e massa seca da parte aérea foi diferente em quase todas as espécies nos diferentes períodos de medição, exceto para *G. opposita* (Fig. 16). No entanto, foi observada uma menor razão entre massa seca

da raiz e da parte aérea nas plantas alagadas apenas de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. gomeziana*, mas a interação entre tempo de experimento e tratamento imposto ocorreu somente em *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora*.

Por fim, as taxas de crescimento relativo (TCR) das plantas alagadas foram reduzidas em comparação às plantas não alagadas. Nas plantas alagadas de *A. triplinervia* foi reduzida a TCR do caule, raiz e total; em *N. oppositifolia* foi a TCR da raiz e total; e nas demais espécies a TCR do caule, folhas e raiz e a TCR total foram reduzidas (Fig. 17). Nas plantas alagadas de *A. triplinervia* o valor negativo na TCR das folhas foi ocasionado, possivelmente, pela redução tanto no número de folhas, em função da abscisão foliar observada, (conforme capítulo 1), como na expansão da área foliar. *G. opposita* e *G. gomeziana* foram as únicas espécies estudadas que apresentaram valores negativos em todas as TCR quando alagadas, o que sugere que não houve crescimento neste período.

Entre os indivíduos de *G. gomeziana* e *G. opposita* começaram a ocorrer as primeiras mortes na segunda e terceira semana respectivamente, após o início do estresse, estendendo-se ao longo do período experimental (conforme capítulo 1). Por isso, as análises de crescimento foram encerradas com estas duas espécies após 90 dias do seu início, em função da não disponibilidade de plantas.

Os resultados na análise estatística (valor-*F* e a significância) de cada característica analisada, por espécie, encontram-se em ANEXOS.

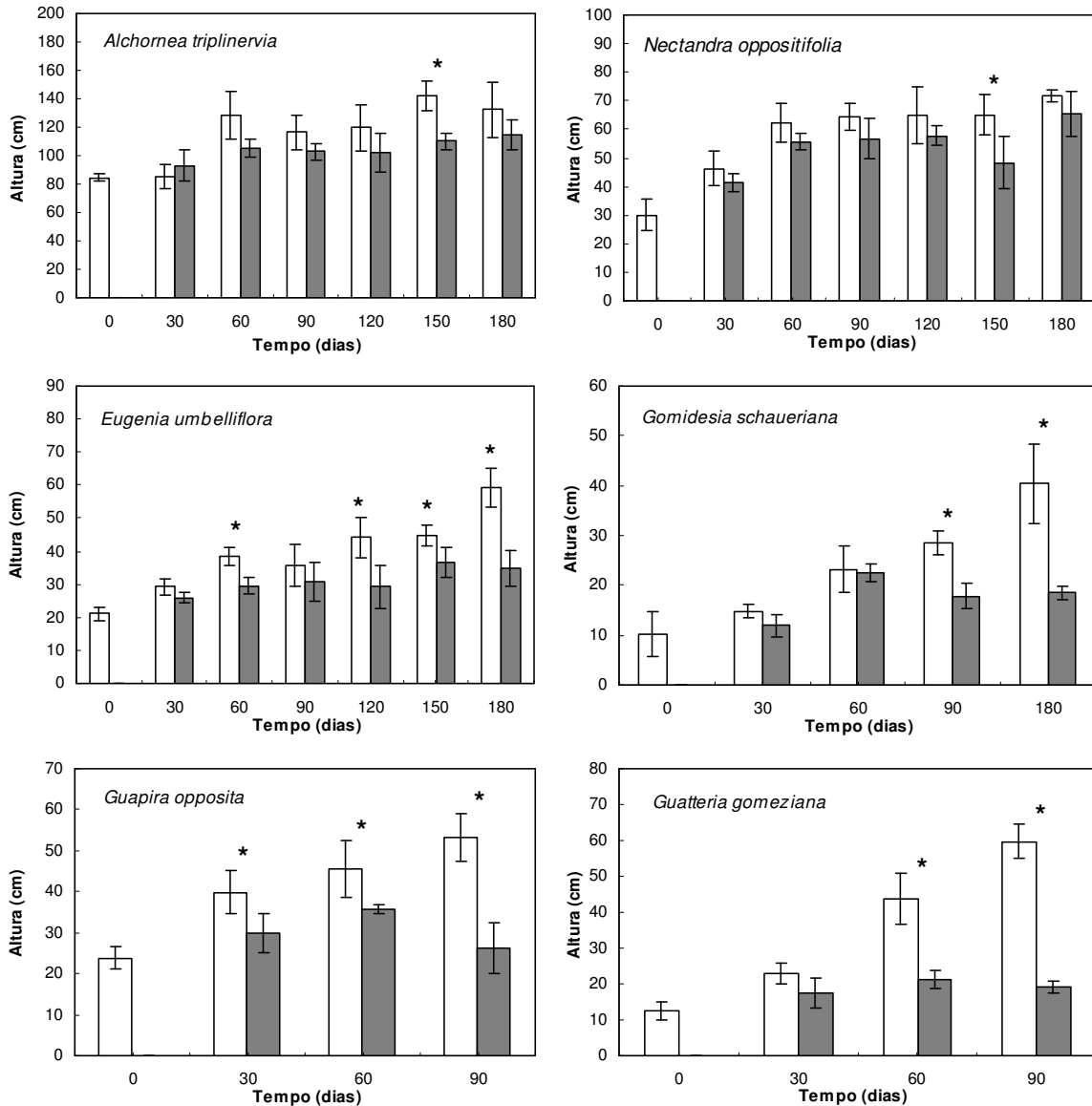


Figura 8. Altura de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão ($n=5$). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

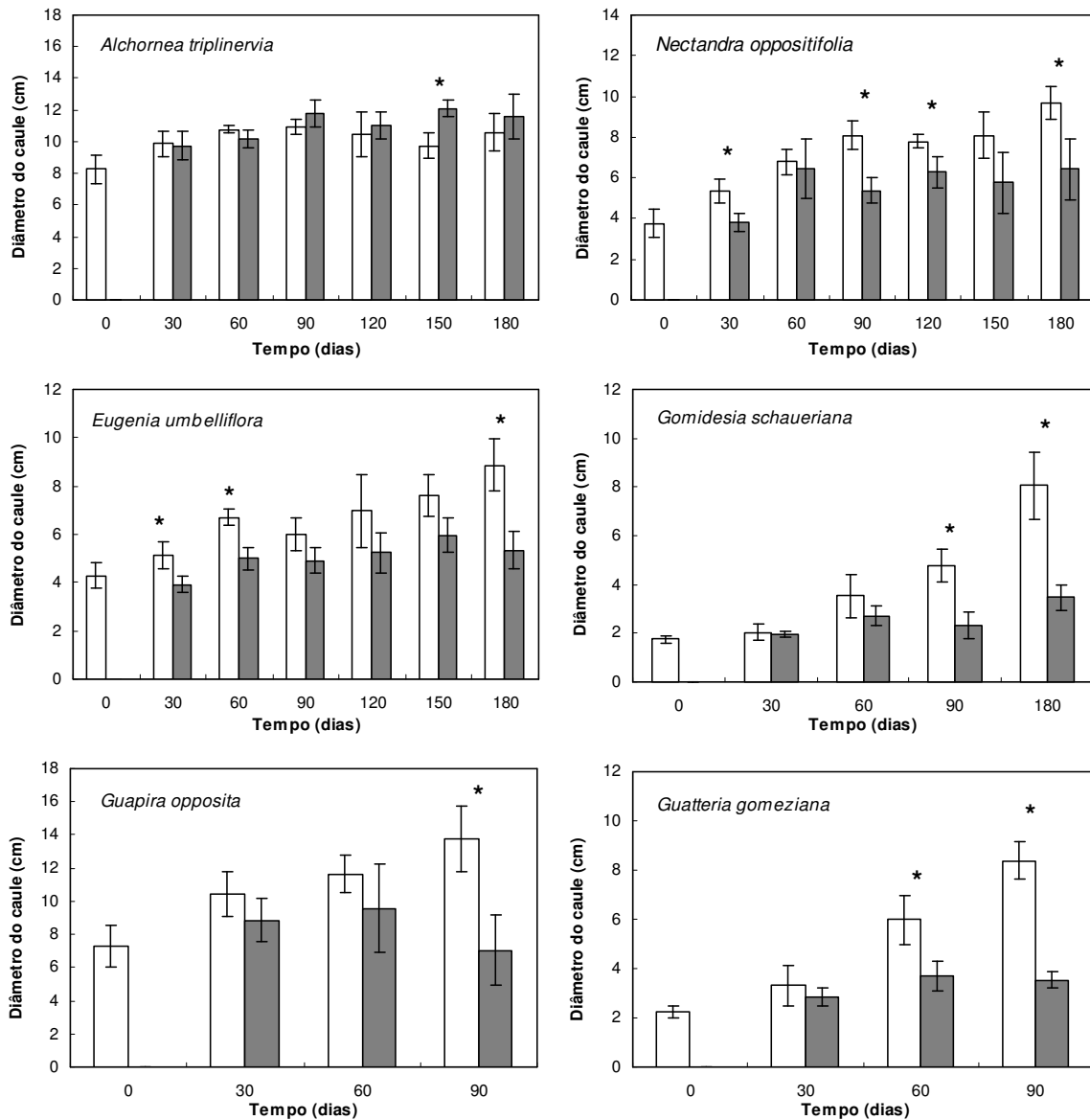


Figura 9. Diâmetro da base do caule de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

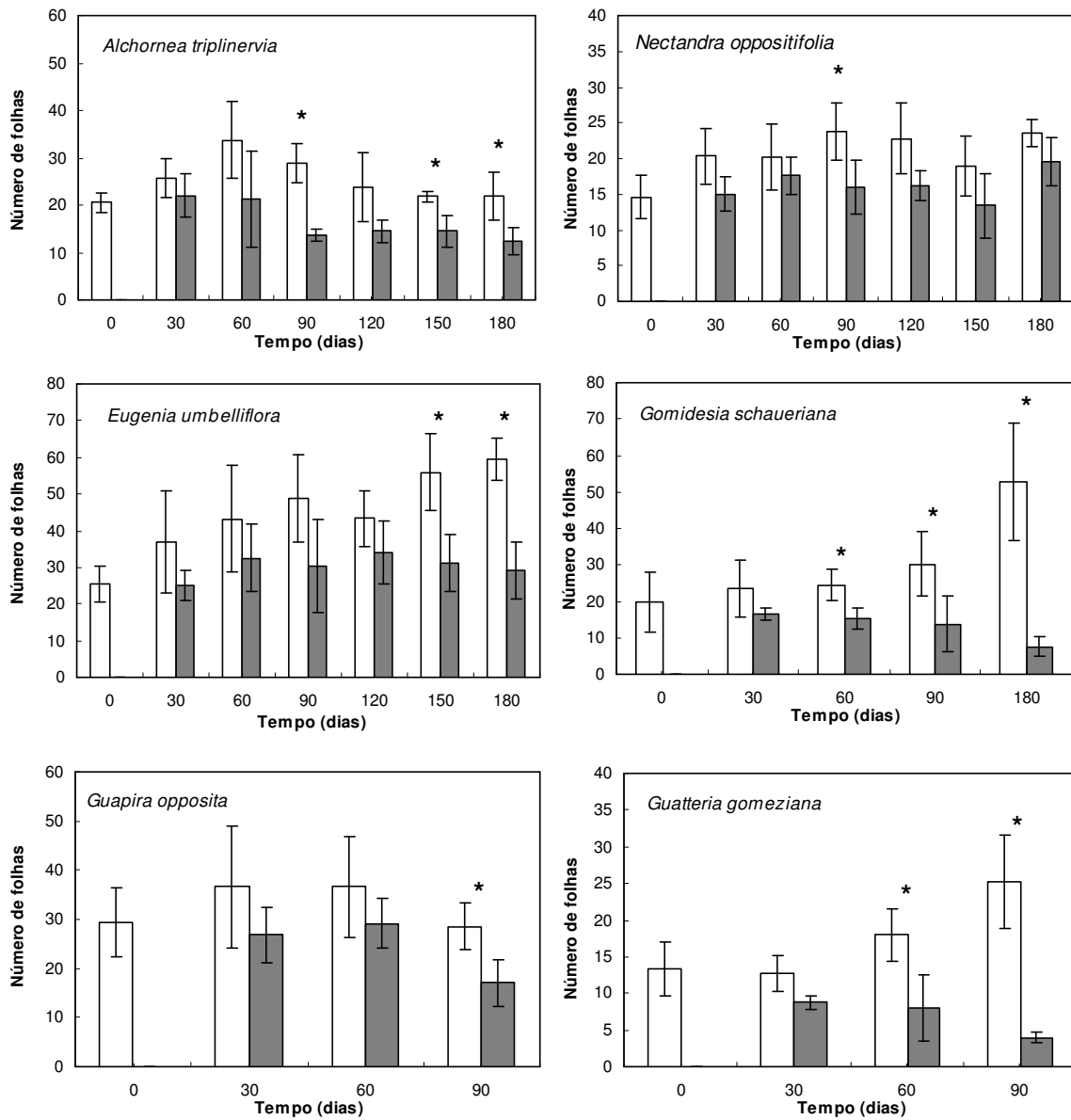


Figura 10. Número de folhas de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

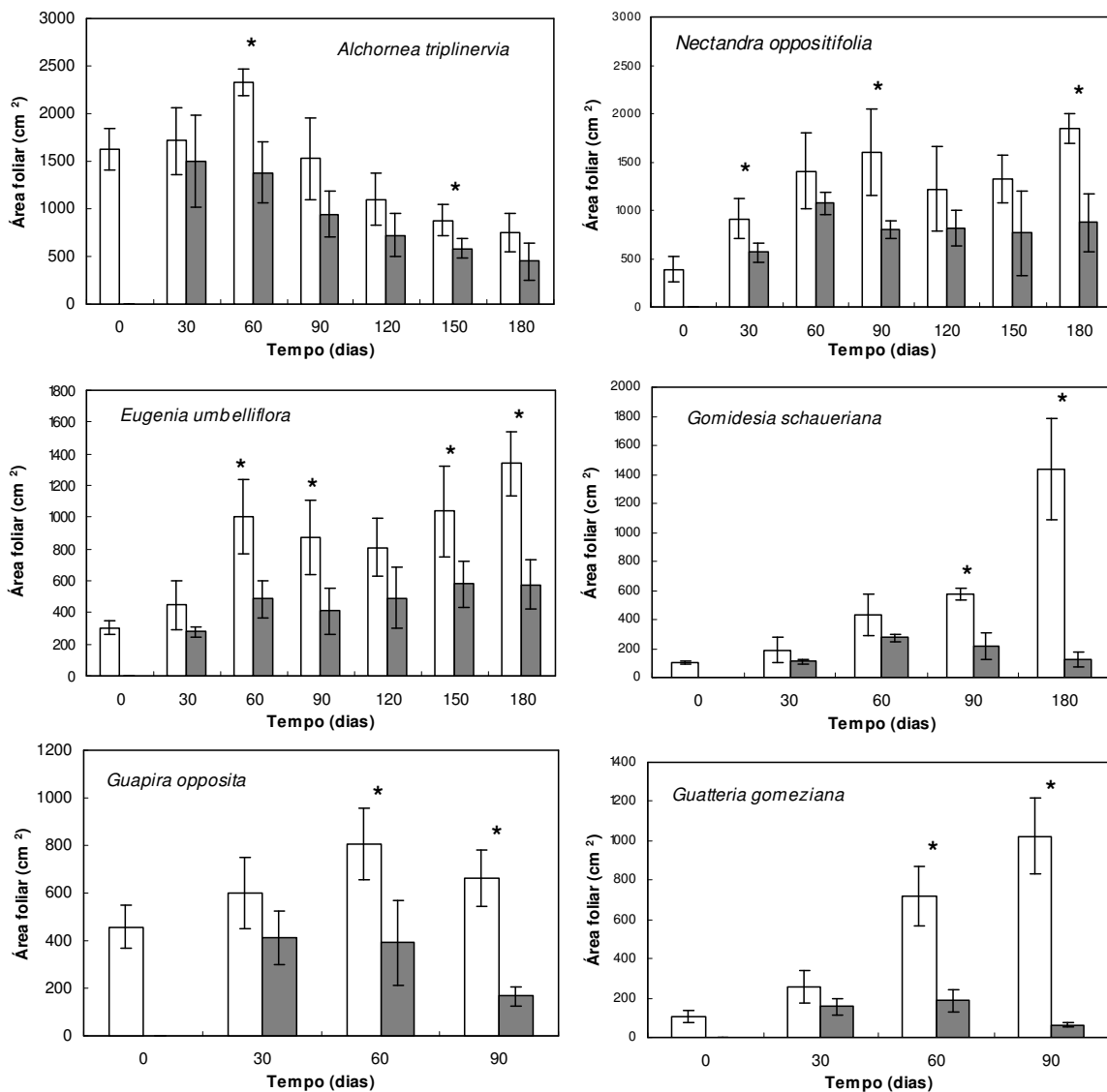


Figura 11. Área foliar de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão ($n=5$). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

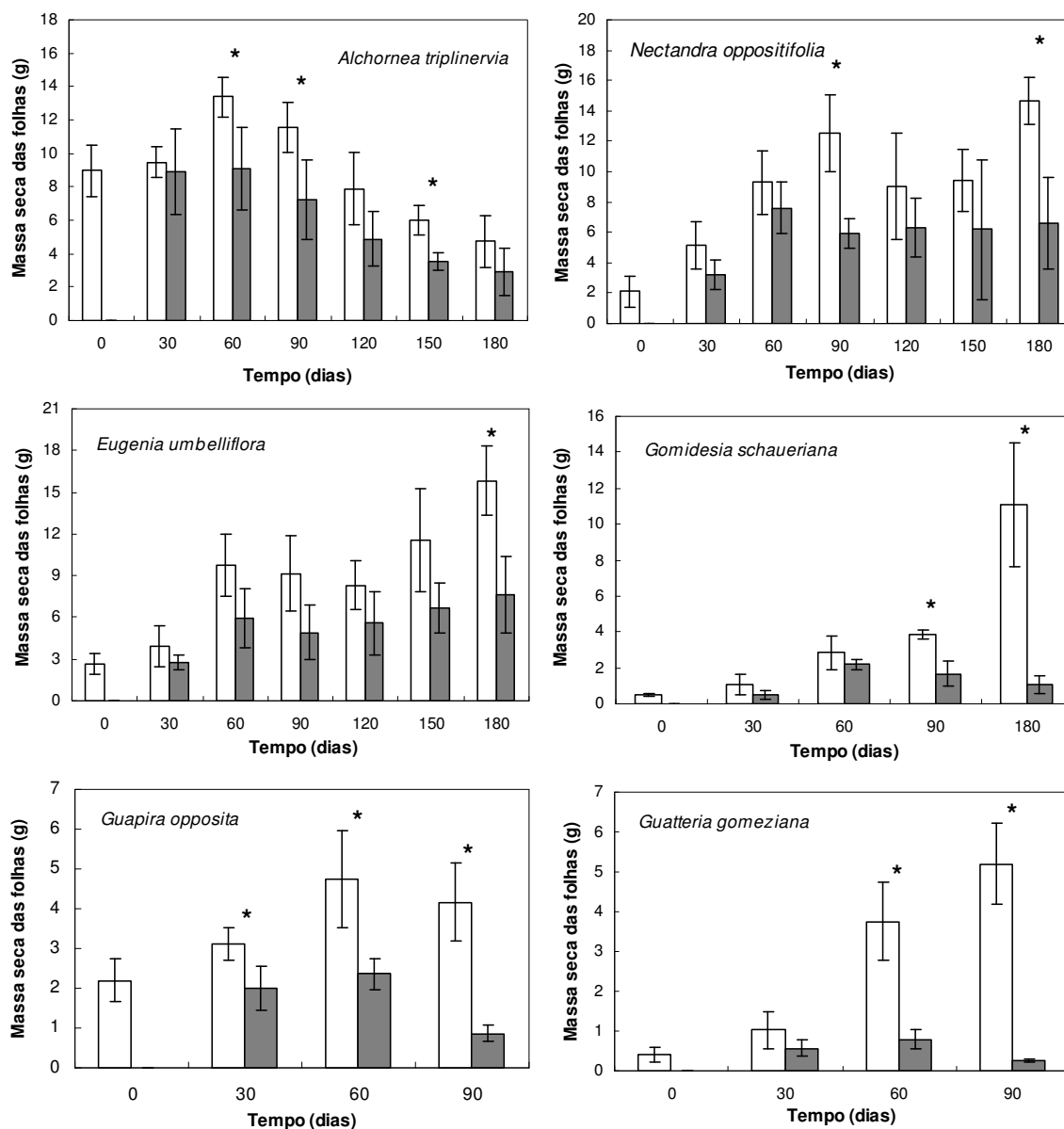


Figura 12. Massa seca das folhas de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

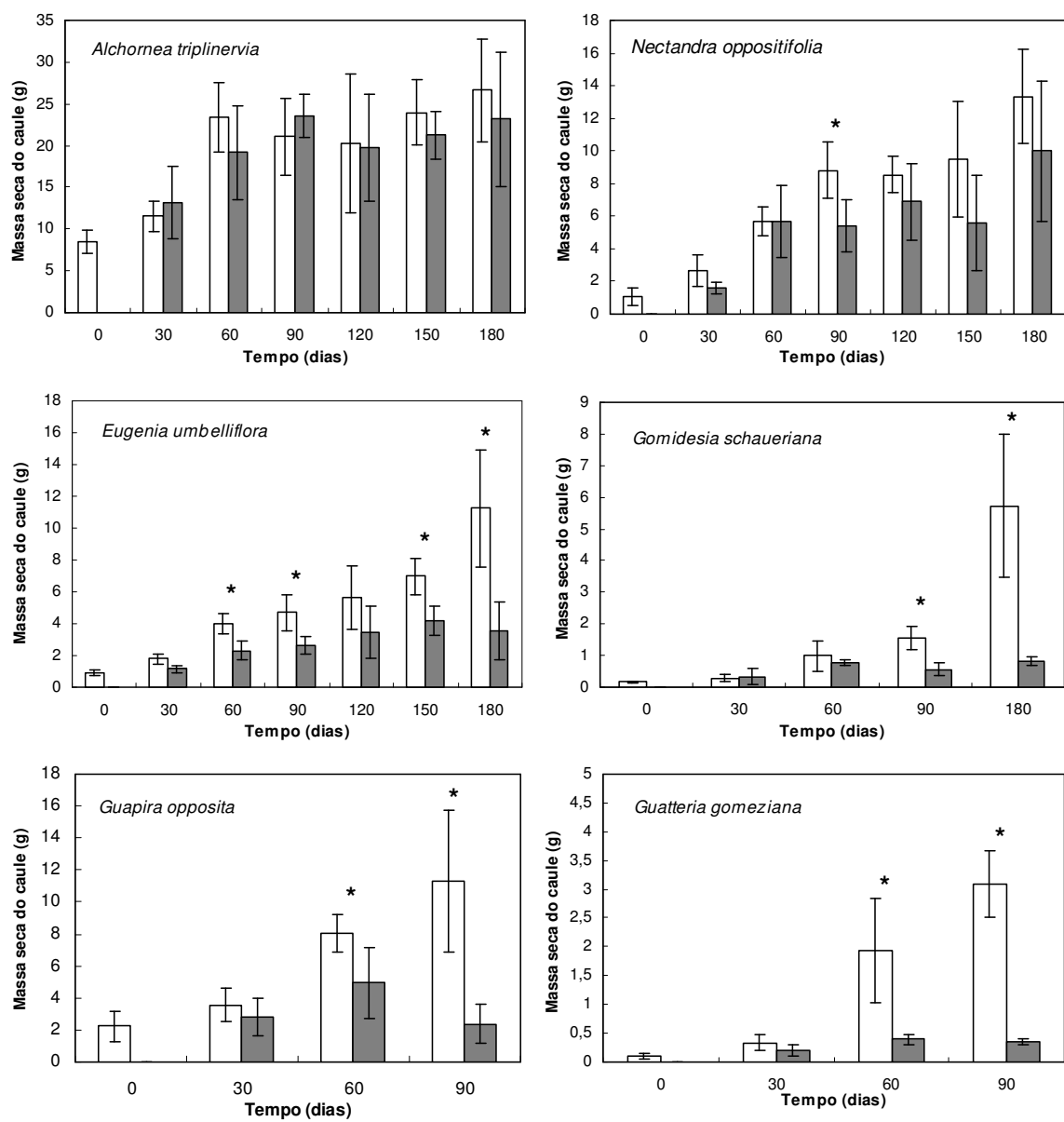


Figura 13. Massa seca do caule de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

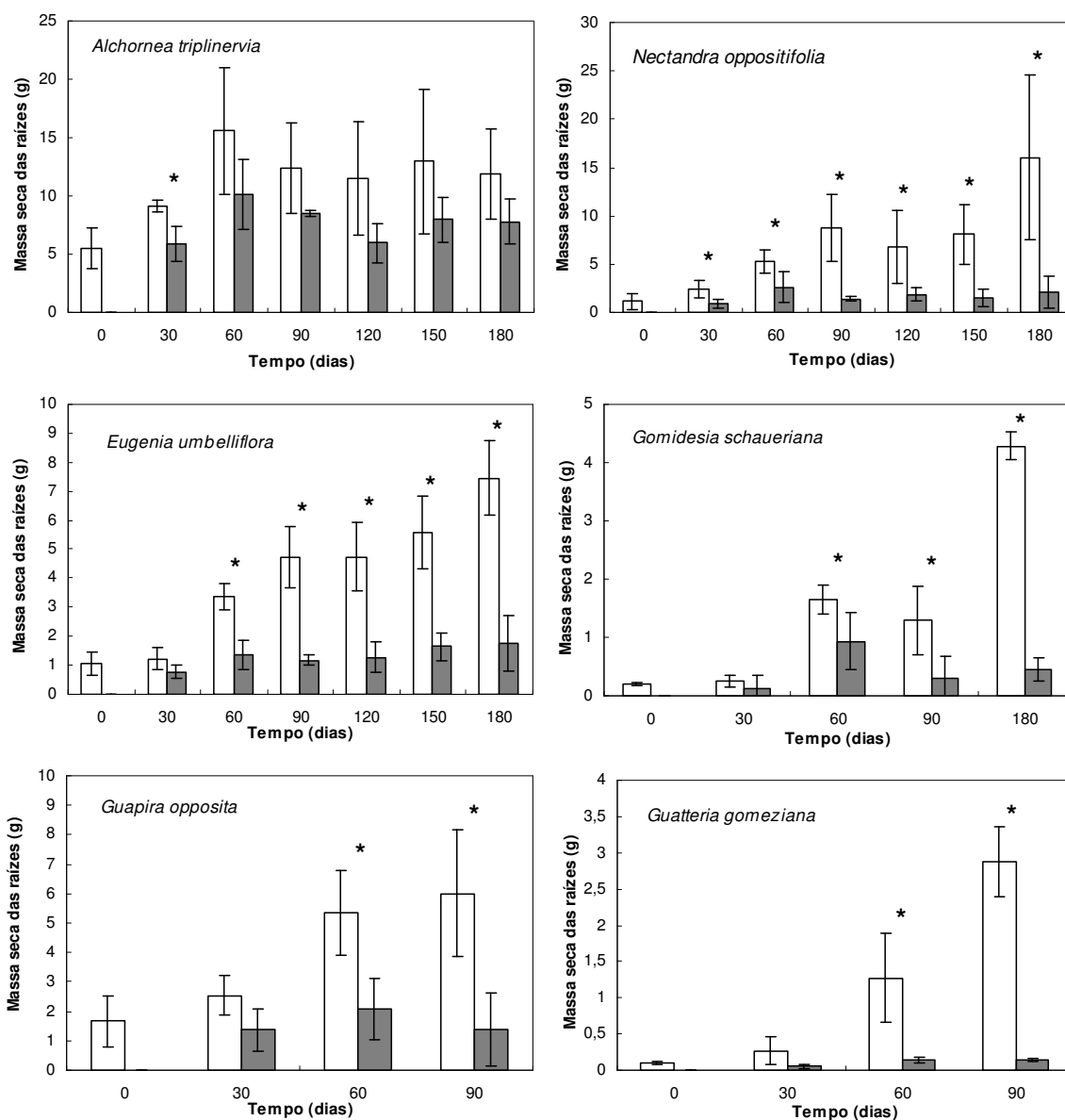


Figura 14. Massa seca das raízes de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

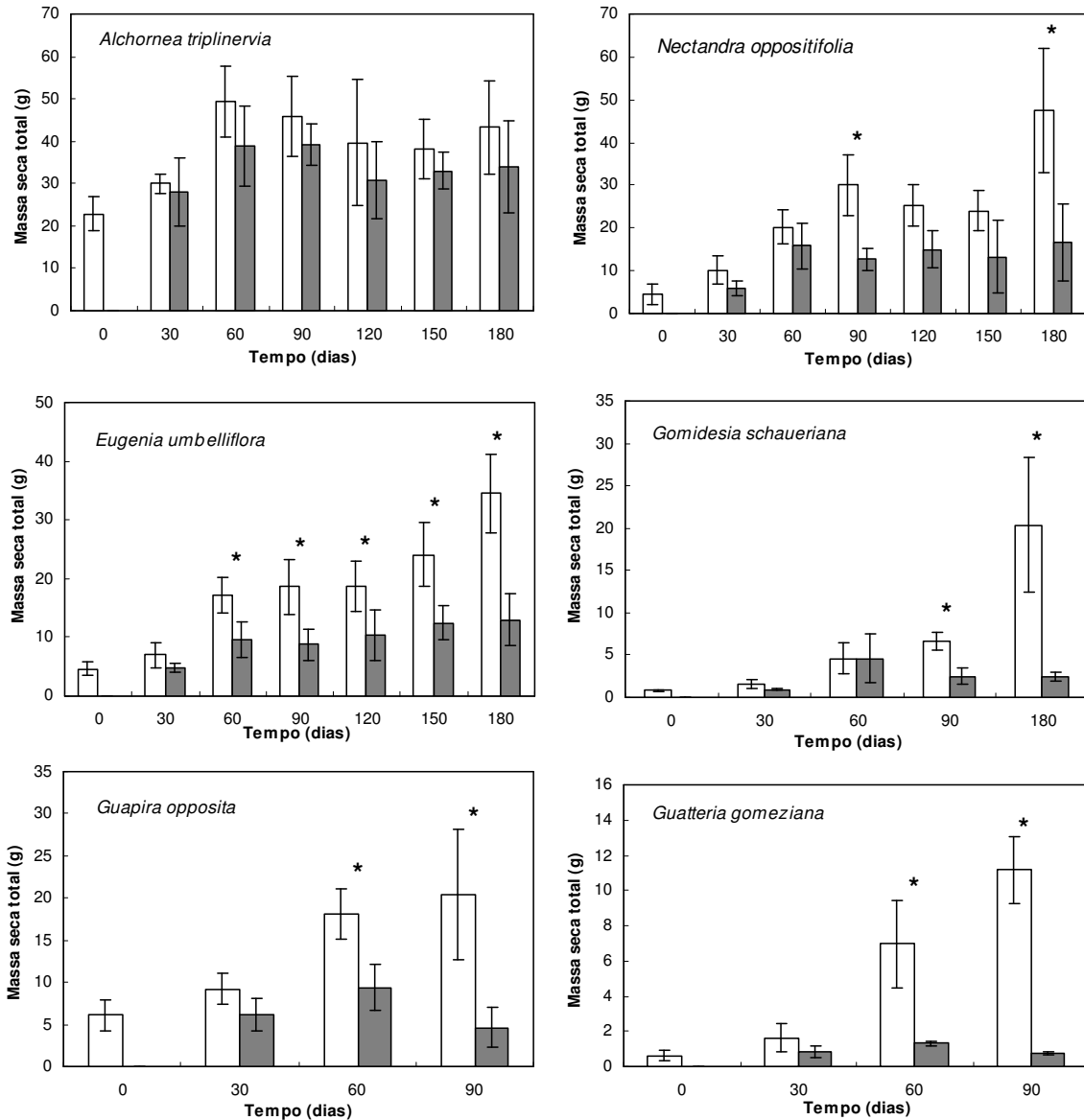


Figura 15. Massa seca total de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão ($n=5$). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

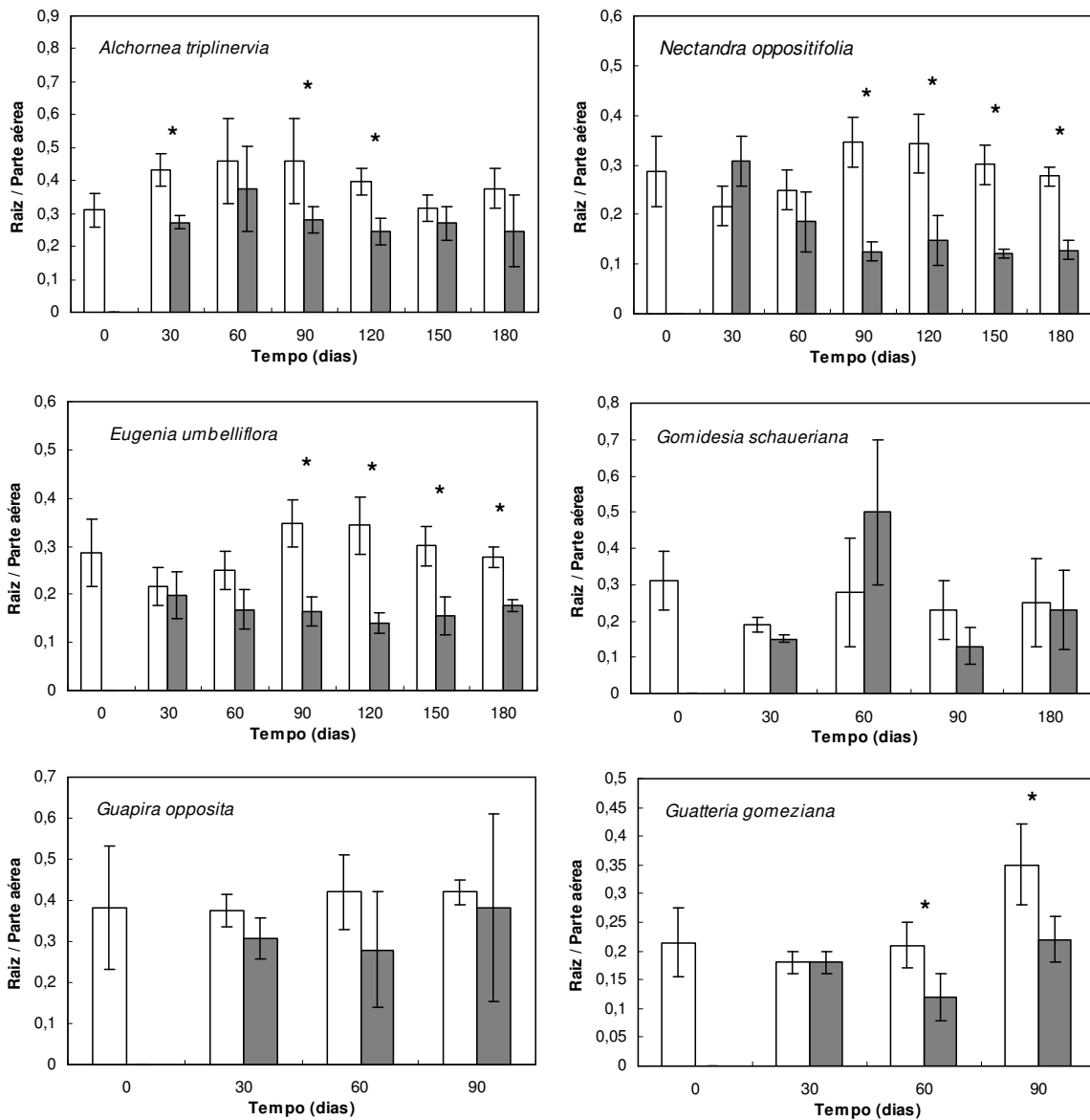


Figura 16. Razão entre a massa seca da raiz e a massa seca da parte aérea de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

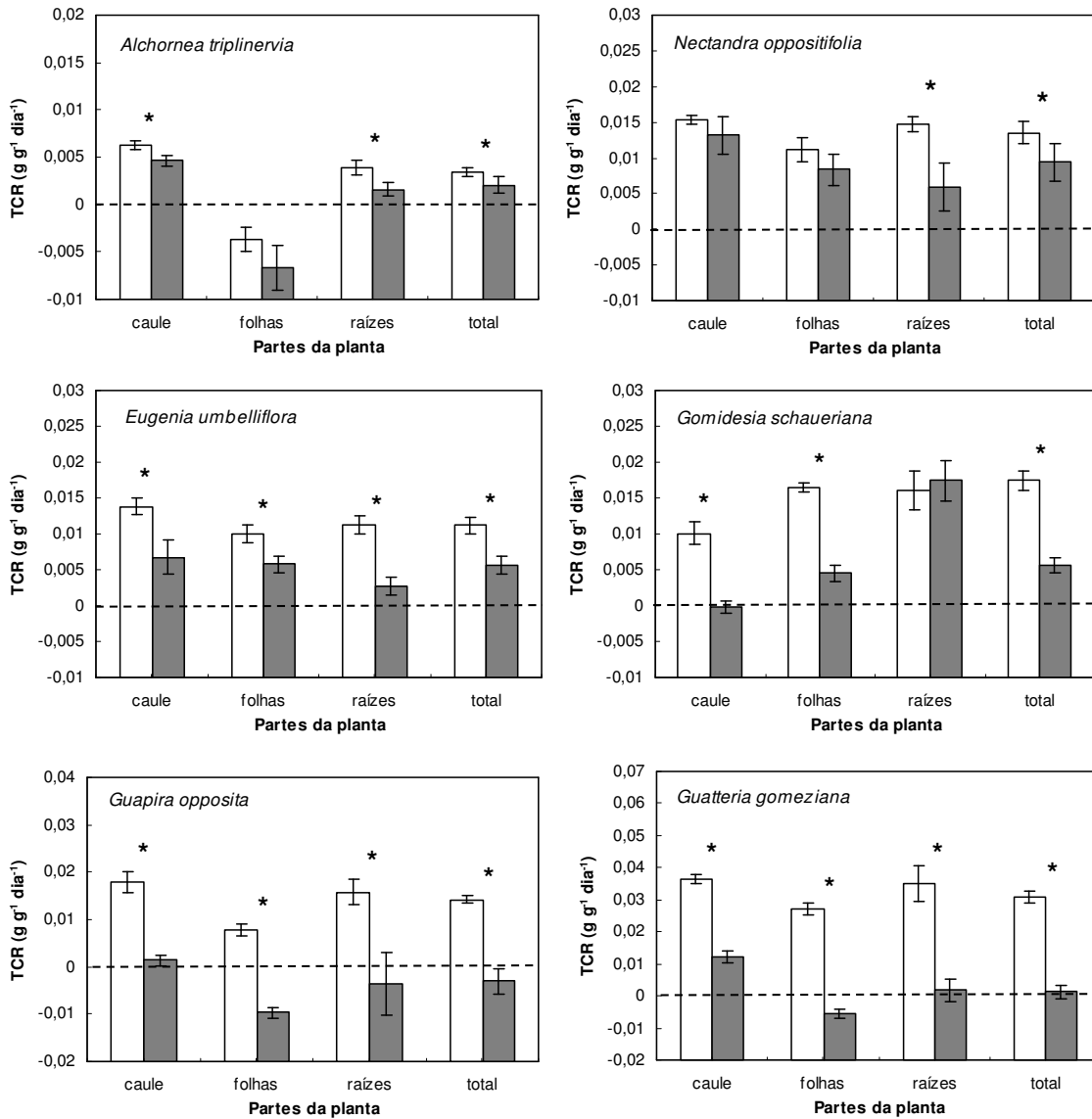


Figura 17. Taxa de crescimento relativo (TCR) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de *Alchornea triplinervia*, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora* e *Gomidesia schaueriana* após 180 dias de experimento e de *Guapira opposita* e *Guatteria gomeziana* após 90 dias de experimento. Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($P < 0,05$, Teste de Tukey).

4. DISCUSSÃO

Um menor crescimento quando submetidas a condições de alagamento, como observado neste experimento, foi relatado para diversas espécies arbóreas neotropicais consideradas tolerantes à saturação hídrica do solo e por isso tal redução não deve ser entendida como sinal de intolerância ao estresse (Joly & Crawford 1982, Joly 1991, Lieberg & Joly 1993, Davanso 1994, 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, Banach *et al.* 2009, Oliveira & Joly 2010, Parolin & Wittmann 2010). De uma forma geral, as espécies estudadas neste experimento tiveram uma limitação tanto do crescimento da parte aérea, resultado da redução do incremento em altura e diâmetro do caule, produção e expansão das folhas e redução de incorporação de biomassa seca; como também redução de incorporação de biomassa seca no sistema radicular.

A. triplinervia, em particular, embora tenha apresentado reduções no número e área foliar, foi a única espécie estudada capaz de manter a produção de massa seca total, sem que fossem observadas diferenças entre os tratamentos alagado e não alagado e tal fato pode ter relação com as alterações morfológicas produzidas por esta espécie (conforme capítulo 1), freqüentemente relacionadas com o aumento na tolerância ao alagamento do solo (Parent *et al.* 2008b). Alguns estudos relatam ainda a capacidade de espécies típicas de ambientes alagados de estimular o crescimento da parte aérea sob tais condições (Joly 1991, McKevlin *et al.* 1995, Davanso-Fabro *et al.* 1998, Andrade *et al.* 1999, Parolin 2001, Kolb & Joly 2009). Ainda em relação às plantas de *A. triplinervia*, a abscisão foliar observada neste experimento, tanto em plantas alagadas como não alagadas, pode não ter ocorrido diretamente em função do estresse imposto, mas ser uma característica particular desta espécie, que apresenta uma menor longevidade das folhas.

N. oppositifolia, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* conseguiram manter alguma incorporação de massa seca total sob condições alagadas ao longo do

período experimental, mas o crescimento de uma maneira geral foi reduzido em comparação às plantas não alagadas. Bailey-Serres & Voeselek (2008) destacaram que uma das estratégias vegetais para resistir ao período de alagamento do solo, chamada de *Low Oxygen Quiescence Syndrome* (LOQS), é justamente economizar ATP através da limitação do crescimento, conservando energia e prolongando a sobrevivência da planta até a suspensão do alagamento (Colmer & Voeselek 2009). As TCR dos indivíduos alagados de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* foram reduzidas em comparação aos indivíduos não alagados, mas a ausência de valores negativos (com exceção apenas da TCR das folhas dos indivíduos alagados de *A. triplinervia*) evidencia que houve algum crescimento, embora reduzido, durante o período experimental.

O padrão de alocação de biomassa de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia* e *E. umbelliflora* também foi alterado pelo alagamento do solo. A redução da razão entre massa seca da raiz e massa seca da parte aérea indica que a maior parte da biomassa foi alocada para a parte aérea, o que pode ter possibilitado a manutenção do incremento da sua massa seca e a formação de alterações morfológicas como lenticelas hipertrofiadas em *A. triplinervia* e *N. oppositifolia*. Medina *et al.* (2009) também observaram a redução da razão entre raiz e parte aérea em plantas de *Erythrina speciosa* (Fabaceae) e atribuíram esse fato a alterações nas atividades metabólicas da raiz. Segundo Visser *et al.* (2000), algumas espécies ajustam seu padrão de alocação de biomassa a fim de aumentar os investimentos na parte aérea para adquirir oxigênio e reduzir investimentos no sistema radicular para reduzir a demanda de oxigênio.

Por sua vez, o crescimento em *G. opposita* foi totalmente cessado sob condições de alagamento do solo, não apresentando crescimento em altura e diâmetro do caule, produção e expansão de folhas e incorporação de massa seca. O mesmo ocorreu com as plantas alagadas de *G. gomeziana* (com exceção de um discreto incremento em altura, diâmetro da base do caule e massa seca do caule). A TCR das folhas dos indivíduos alagados de *G. opposita* e *G. gomeziana* foi negativa em função da redução do crescimento e também da abscisão das folhas

mais velhas (conforme capítulo 1). As TCR dos indivíduos alagados destas duas espécies foram reduzidas em comparação aos indivíduos não alagados e iguais ou menores do que zero (com exceção apenas da TCR do caule dos indivíduos alagados de *G. gomeziana*), evidenciando que não houve crescimento durante o período experimental. No caso de espécies sensíveis ao alagamento do solo, tal condição freqüentemente inibe o crescimento, induz clorose e abscisão foliar, degeneração do sistema radicular, provocando senescência precoce e morte do indivíduo (Tang & Kozlowski 1982, Kozlowski 1984), como observado neste experimento com indivíduos alagados de *G. opposita* e *G. gomeziana*.

A interação entre tempo de experimento e tratamento imposto, ocorrida para a maioria das características analisadas, indica que a duração do alagamento foi um fator determinante na redução do crescimento em todas as espécies estudadas. A resposta apresentada por um indivíduo quando alagado depende não só de fatores bióticos como o seu estágio de desenvolvimento e capacidade de aclimatar-se, mas também de fatores abióticos como intensidade, duração e freqüência do alagamento (Glenz *et al.* 2006, Jackson & Colmer 2005). Neste experimento, o prolongamento do estresse foi decisivo na redução do crescimento principalmente para as espécies *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, visto que alguns efeitos negativos deram-se somente algumas semanas ou meses após o início do período experimental. Já *G. opposita* e *G. gomeziana* tiveram o crescimento cessado já no início do período de imposição do estresse e o prolongamento do alagamento do solo foi decisivo na baixa sobrevivência dos indivíduos ao longo do tratamento (conforme capítulo 1).

Os resultados obtidos mostram que as espécies estudadas apresentaram três diferentes padrões de crescimento em resposta ao alagamento do solo, embora para todas elas a condição imposta tenha representado uma situação de estresse. *A. triplinervia* foi capaz de manter a produção de matéria seca total mesmo, sem que fossem observadas diferenças entre os tratamentos. Esta capacidade pode estar relacionada com as alterações morfoanatômicas observadas nos indivíduos alagados, tais como a hipertrofia de lenticelas, a

produção de raízes de crescimento diageotrópico e raízes adventícias, bem como a reposição do sistema radicular original perdido nos primeiros dias após a imposição do estresse (conforme capítulo 1). As plantas alagadas de *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, embora tenham tido o crescimento diminuído em função do estresse, conseguiram incorporar matéria seca, ainda que de forma reduzida. A TCR total dos indivíduos destas espécies confirma que o crescimento de uma forma geral não cessou durante este período. A redução do crescimento então provavelmente constitui a estratégia destas espécies para resistir ao longo período de alagamento do solo, reduzindo dessa forma a demanda energética, garantindo a sua sobrevivência. Estas respostas de crescimento das espécies frente ao alagamento do solo podem ajudar a inferir a respeito da resistência das mesmas a tal condição de estresse. O fato destas espécies, *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, terem apresentado alguma redução no crescimento, mas este não ser totalmente limitado durante o período de estresse, infere que estas espécies são resistentes ao alagamento do solo.

Já nos indivíduos alagados de *G. opposita* e *G. gomeziana* o crescimento foi totalmente cessado e por isso não pôde ser acompanhado por 180 dias, como nas demais espécies, devido à mortalidade dos indivíduos. A cessação do crescimento, neste caso, parece estar mais relacionada com a uma maior sensibilidade destas espécies ao alagamento do que com a redução do metabolismo como forma estratégica.

VII. CAPÍTULO 3

EFEITO DA SATURAÇÃO HÍDRICA DO SOLO NAS TROCAS GASOSAS E NA CONCENTRAÇÃO DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS DE SEIS ESPÉCIES ARBÓREAS NEOTROPICAIS

1. INTRODUÇÃO

A assimilação fotossintética de CO₂ é uma expressão direta da atividade metabólica do vegetal (Parolin 2000). A fotossíntese e as condições fisiológicas da folha são cruciais para o balanço energético das plantas (Parolin *et al.* 2010b). Reduções na assimilação fotossintética são causadas pela senescência foliar, deficiências no suprimento de nutrientes e também em função de fatores ambientais (Pezeshki 1993, Sesták 1985). Este declínio é uma resposta frequentemente observada sob condições de alagamento do solo (Kozłowski & Pallardy 1979, Pezeshki 1993, Kozłowski 1997, Pezeshki & DeLaune 1998, Li *et al.* 2004, Naumann *et al.* 2008, Mielke & Scaffer 2010).

Segundo Pezeshki (2001), o declínio na capacidade fotossintética, encontrado na maioria das espécies em resposta à saturação hídrica do solo pode ser atribuído tanto a limitações estomáticas como não estomáticas. Nas primeiras horas após o alagamento do solo, o decréscimo na fotossíntese frequentemente é ocasionado pelo fechamento estomático (Gravatt & Kirby 1998, Pezeshki & DeLaune 1998, Jackson 2002), mas o estresse prolongado pode acarretar alterações nas reações bioquímicas da fotossíntese, como reduções na atividade da Rubisco, danos ao PS II e degeneração da clorofila (Pezeshki 1991, 1993, 1994a, 1994b, Wagner & Dreyer 1997, Ahmed *et al.* 2002, Yordanova & Popova 2007). O alagamento prolongado pode levar não somente à inibição da

capacidade fotossintética do mesófilo (Pezeshki *et al.* 1996), mas também à redução da atividade metabólica e translocação de fotossintatos (Pezeshki 1994, Drew 1997, Pezeshki 2001).

Outras alterações internas no metabolismo vegetal também podem acarretar reduções na assimilação do carbono. Mudanças na concentração de reguladores de crescimento, como o ABA, estão entre essas alterações (Else *et al.* 1995, 1996). Também a inibição do crescimento das raízes, por si só, pode resultar num sistema radicular incapaz de sustentar a parte aérea, culminando num *feed-back* de inibição da atividade fotossintética das folhas (Carmi *et al.* 1983).

O conteúdo de clorofila foliar, da mesma forma que a assimilação fotossintética, também é reduzido pela idade foliar, assim como pela disponibilidade e suprimento de água e nutrientes (Sesták 1985, Parolin *et al.* 2010b). Ainda segundo estes autores, com o alagamento do solo, o conteúdo de clorofila das folhas é menor do que sem o alagamento do solo. O conteúdo de clorofila é um importante parâmetro para determinar a condição fisiológica e a atividade fotossintética das folhas, uma vez que limita a fixação fotossintética do carbono (Parolin 2010b).

Mesmo considerando apenas espécies neotropicais, há uma variação muito grande em relação ao padrão de resposta da fotossíntese frente ao alagamento do solo, aos níveis de tolerância a esta condição e ao envolvimento de fatores estomáticos e não estomáticos (Nuñez-Elisea *et al.* 1999, Davanso *et al.* 2002, Lopez & Kursar 2003, Mielke *et al.* 2003, 2005, Medina *et al.* 2009, Oliveira & Joly 2010, Parolin *et al.* 2010b). Segundo Pezeshki & Delaune 1998, a intensidade da redução das trocas gasosas é mais pronunciada nas espécies sensíveis ao alagamento do solo nestas condições do que nas espécies tolerantes. Ainda assim, existem espécies capazes de aumentar a taxa fotossintética sob condições de alagamento do solo (Joly & Crawford 1982, Parolin *et al.* 2010b), embora esse comportamento seja consideravelmente menos relatado.

Visando ampliar o conhecimento a cerca das estratégias adaptativas que capacitam certas espécies a ocupar ambientes com solo exposto à saturação hídrica da Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba/SP), foram avaliadas experimentalmente as trocas gasosas e a concentração de pigmentos fotossintéticos de plantas jovens sob alagamento do solo. Para tanto, foram escolhidas as espécies *Alchornea triplinervia*, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora*, *Gomidesia schaueriana*, *Guapira opposita* e *Guatteria gomeziana*. Mais especificamente, o estudo visou responder às seguintes questões:

- ♣ Qual o efeito da saturação hídrica do solo na taxa de assimilação de carbono de indivíduos juvenis destas espécies crescendo sob condições experimentais?

- ♣ No caso de conseguirem resistir ao período longo de alagamento do solo imposto, são capazes de restabelecer as trocas gasosas após a drenagem do solo?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material vegetal e condições de cultivo

Frutos de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana*, *G. opposita* e *G. gomeziana* foram coletados de várias matrizes de uma mesma população localizada no Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (23°21'S e 44°51'W), Ubatuba-SP, Brasil, nas áreas alagáveis da Floresta de Restinga.

No Laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, foi retirado o epicarpo de todas as sementes e realizada a escarificação mecânica das sementes de *N. oppositifolia* e *G. gomeziana*. As sementes de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana* e *G. opposita* foram colocadas para germinar em caixas plásticas do tipo gerbox contendo 2 folhas de papel de filtro, acondicionadas em câmaras climáticas (102FC, FANEN, Brasil) com fotoperíodo de 12 horas de luz branca fluorescente e temperaturas alternadas entre 25 – 30°C; 1 a 2 semanas após a germinação, as plântulas foram transferidas para sacos plásticos individuais de 2 litros contendo areia grossa lavada como substrato e mantidos em casa de vegetação do Departamento de Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Já as sementes de *N. oppositifolia* e *G. gomeziana* foram colocadas para germinar diretamente em sacos plásticos individuais de 2 litros contendo areia grossa lavada como substrato, mantidos em casa de vegetação. O protocolo para germinação foi estabelecido com base em estudos anteriores realizados neste mesmo laboratório (dados não publicados), que verificaram que espécies com endocarpo bastante resistente apresentam taxa de germinação mais elevada quando colocadas para germinar diretamente no solo.

Na casa de vegetação, todas as plantas foram irrigadas três vezes por dia e mantidas na capacidade de campo. A cada 4 meses, incluindo o período do experimento propriamente dito, foi administrada uma dose de 8 gramas por planta

de adubo de liberação lenta (Osmocote® 14:14:14), conforme as indicações do fabricante. O uso deste tipo de adubação foi escolhido por permitir um suprimento contínuo de nutrientes para as plantas. As condições de crescimento na casa de vegetação em dias claros são de cerca de $800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e a temperatura por volta dos 30°C no meio do dia (12 horas).

2.2. Imposição dos tratamentos

Para o experimento propriamente dito, ou seja, a fase de imposição do estresse, foram utilizados indivíduos no estágio juvenil. Fisiologicamente o estágio juvenil pode ser descrito como um período em que a planta é capaz de aumentar exponencialmente em tamanho, desenvolvendo formas morfológicamente características (como folhas, caule e raiz), embora o processo de florescimento não possa ser prontamente induzido (Leopold & Kriedemann 1975). Todos os indivíduos jovens utilizados, neste estágio de desenvolvimento, não possuíam mais cotilédones.

Quando as plantas completaram cerca de 6 meses de idade foi separado um lote homogêneo de cada espécie, em relação a altura e número de folhas, para o desenvolvimento do experimento. Foram estabelecidos dois tratamentos: (1) plantas não alagadas (que serviram como controle), regadas diariamente e mantidas em condições de capacidade de campo (normoxia); e (2) plantas alagadas (submetidas à saturação hídrica do solo), colocadas em tanques com 3 cm de água acima do nível do solo (hipoxia), conforme descrito por Joly & Crawford (1982). As condições de luz e temperatura foram similares entre os tratamentos. Quinzenalmente a água dos tanques foi trocada a fim de evitar a proliferação de algas.

Os tratamentos foram mantidos por 180 dias, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos por espécie, durante os meses de outubro de 2008 a

abril de 2009. Este período corresponde aproximadamente ao mesmo que as plantas permanecem alagadas em seu hábitat natural na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba. Após o período de 180 dias de experimento, as plantas que foram capazes de sobreviver a este período, foram retiradas dos tanques para drenagem do solo e passaram a ser mantidas na capacidade de campo (normoxia). As respostas das plantas à re-oxigenação foram observadas por 15 dias.

O número total de plantas utilizadas por espécie variou em função da disponibilidade das mesmas para execução do experimento. Para *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. opposita*, foram utilizados 75 indivíduos, sendo que 40 foram mantidos sob condições não alagadas e 35 sob condições alagadas. Para *G. schaueriana* e *G. gomeziana*, foram utilizados 55 indivíduos, sendo que 30 foram mantidos sob condições não alagadas e 25 sob condições alagadas.

2.3. Determinação das trocas gasosas e quantificação de pigmentos fotossintéticos

Para as análises de trocas gasosas foram utilizadas cinco plantas por espécie antes da imposição dos tratamentos (valores de referência) e cinco plantas alagadas e não alagadas, também por espécie, após 1, 2, 7, 15, 30, 60, 90, 120, 150 e 180 dias de tratamento. Novas análises foram realizadas 1, 2, 7 e 15 dias após a drenagem do solo de acordo com a sobrevivência dos indivíduos.

A taxa de assimilação de carbono (A), condutância estomática (g_s) e a concentração interna de carbono na cavidade sub-estomática (C_i) foram medidas sempre no período entre 9 e 11 horas da manhã, com $PAR > 700 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, em folhas totalmente expandidas (as mesmas foram utilizadas posteriormente para determinação das características foliares e massa seca foliar, conforme capítulos 1 e 2, respectivamente), usando um Analisador de Fotossíntese Portátil em sistema aberto (LCA-4, ADC, Hoddesdon, UK) e calculadas de acordo com as

equações descritas por Von Caemmerer & Farquhar (1981). Este aparelho possui uma câmara foliar de 6,25 cm² de área acoplada a um sistema de Peltier, que mantém a temperatura da câmara próxima à do ar. Em seu interior, existe uma ventoinha que promove um fluxo de ar suficiente para a manutenção de uma elevada condutância da camada envolvente (maior que 2,8 molm⁻²s⁻¹). As folhas foram inseridas na câmara foliar (sem que fosse necessário removê-las da planta) e a variação no fluxo líquido de CO₂ e H₂O foram monitoradas até o estabelecimento de níveis constantes.

A Eficiência do Uso da Água (EUA) foi calculada de acordo com Souza *et al.* (2001), onde:

$$EUA = A / E \text{ (}\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O)}$$

Para a extração de pigmentos fotossintéticos, foram utilizadas folhas de cinco plantas por espécie no início do tratamento (valores de referência) e cinco plantas alagadas e não alagadas, também por espécie, após 30, 60, 90, 120, 150 e 180 dias de tratamento, de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. Para tanto, foram utilizadas as mesmas folhas usadas para a determinação das trocas gasosas.

Com o auxílio de um cortador de metal foram retirados seis discos foliares de área conhecida, evitando a nervura principal. Três discos foram imediatamente imersos em etanol 96%, acondicionados no escuro para posterior obtenção do extrato de acordo com Lichtenthaler & Wellburn (1983). As leituras de densidade óptica do extrato foram determinadas em espectrofotômetro (DU[®]-65, Beckman, USA) na faixa de absorvância de 470, 645 e 649 nm. Os outros três discos foliares foram submetidos à secagem por 48 horas em estufa a 80°C, para a obtenção da massa seca e cálculo das concentrações de pigmentos. As concentrações de clorofila e de xantofilas + carotenóides foram calculadas seguindo as equações usadas por Lichtenthaler & Wellburn (1983) e Wellburn (1994).

2.5. Análise Estatística

A análise de variância de 2 fatores foi utilizada para avaliar o efeito dos tratamentos (alagado e não alagado) ao longo do tempo (medidas mensais) nas trocas gasosas e na concentração de pigmentos fotossintéticos (Zar 1999). O Teste de Tukey ($\alpha=0,05$) foi utilizado para verificar as diferenças entre os tratamentos para cada período de tempo.

3. RESULTADOS

O alagamento do solo induziu uma redução da taxa de assimilação de carbono em todas as espécies estudadas neste experimento, mas tal redução variou entre as espécies em relação a sua magnitude e período de ocorrência. As plantas alagadas de *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* foram capazes de manter a taxa de assimilação de carbono durante um período inicial de imposição do estresse, enquanto as plantas alagadas de *N. oppositifolia* apresentaram valores maiores em relação às plantas não alagadas (Fig. 18). Neste período inicial, a condutância estomática das plantas alagadas de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora* e *N. oppositifolia* permaneceu maior em comparação às plantas não alagadas. Com o decorrer do período experimental, ocorreu uma queda significativa da condutância estomática (após 15 dias para as plantas alagadas de *N. oppositifolia* e 30 dias para as plantas alagadas de *A. triplinervia* e *E. umbelliflora*), acompanhada também por uma redução significativa da taxa de assimilação de carbono neste mesmo período, permanecendo ambas reduzidas em comparação às plantas não alagadas até o final do período de imposição do alagamento do solo.

As plantas alagadas de *G. schaueriana* foram capazes de manter a taxa de assimilação de carbono apenas durante os dois primeiros dias de imposição do estresse, apresentando uma queda significativa em relação às plantas não alagadas após sete dias de imposição do estresse (Fig. 18). A condutância estomática por outro lado, foi mantida nas plantas alagadas durante os 15 dias que sucederam o início do experimento, sendo reduzida em comparação às plantas não alagadas somente após 30 dias.

Já as plantas alagadas de *G. opposita* e *G. gomeziana* apresentaram uma queda significativa da taxa de assimilação de carbono em comparação às plantas não alagadas no primeiro dia após a imposição do estresse (Fig. 19). A condutância estomática dos indivíduos destas duas espécies foi mantida por 7 e 2 dias, respectivamente, depois aumentou em comparação às plantas não alagadas e por fim, foi fortemente reduzida após 30 dias da imposição do estresse,

permanecendo dessa forma até o final do período de imposição do alagamento do solo. As plantas alagadas destas duas espécies foram as únicas a apresentar taxas de assimilação de carbono negativas durante o período de imposição do alagamento do solo. Noventa dias após a imposição dos tratamentos, o experimento foi suspenso com estas espécies em função da mortalidade dos indivíduos alagados (conforme capítulo 1).

A Ci dos indivíduos alagados de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* foi maior somente em alguns períodos após a imposição do estresse, enquanto que para *N. oppositifolia* não foi observada diferença entre os tratamentos (Fig. 20). Os indivíduos alagados de *G. opposita* e *G. gomeziana*, por sua vez, apresentaram valores de Ci bem mais elevados do que os indivíduos não alagados, permanecendo assim pela maior parte do período de imposição do estresse (Fig. 21).

A eficiência do uso da água foi menor em alguns momentos nas plantas alagadas das espécies estudadas (Fig. 22). Em *A. triplinervia*, *N. oppositifolia* e *G. opposita* a eficiência do uso da água foi menor nas plantas alagadas no mesmo período em que a condutância estomática permaneceu maior do que nas plantas não alagadas, igualando-se quando a condutância estomática foi reduzida. *N. oppositifolia* apresentou um aumento da eficiência do uso da água, mas somente no período de 60 a 120 dias do início do experimento. *E. umbelliflora* também apresentou menor eficiência do uso da água no início do experimento (7 e 60 dias após a imposição do estresse), igualando-se no período restante. *G. schaueriana* apresentou também uma pequena diferença entre os tratamentos em alguns períodos do experimento. As plantas alagadas de *G. gomeziana* tiveram a eficiência do uso da água menor em comparação às plantas não alagadas quase o período todo do experimento.

Além das diferenças entre os tratamentos, foram observadas em todas as espécies estudadas diferenças significativas na taxa de assimilação de carbono, na condutância estomática e na eficiência do uso da água entre os diferentes

períodos de medição ($P < 0,001$) e interação entre tempo de experimento e tratamento imposto ($P < 0,05$).

A concentração de clorofila foi reduzida em todas as espécies estudadas neste experimento em função do alagamento do solo, com exceção das plantas alagadas de *G. opposita*, ainda que tal redução não tenha permanecido por todo o período de estresse (Fig. 23). A concentração de xantofilas + carotenóides em plantas alagadas de *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* foi maior em comparação às plantas não alagadas (Fig. 24). Já nas plantas alagadas de *G. gomeziana* a concentração de xantofilas + carotenóides foi menor em comparação às plantas não alagadas, mas também somente em alguns momentos do período experimental, não no período todo de estresse. Já em relação a *N. oppositifolia*, *G. schaueriana* e *G. opposita* não foram observadas diferenças significativas na concentração de xantofilas + carotenóides entre os tratamentos. A interação entre tempo de experimento e tratamento imposto para concentração de xantofilas + carotenóides foi observada somente em *E. umbelliflora* ($P < 0,05$).

Após a drenagem do solo, as plantas de *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* que foram alagadas conseguiram restabelecer as trocas gasosas, sem que fossem observadas diferenças entre as plantas que foram alagadas e as que não foram, ao final do período de recuperação (Fig. 18). *A. triplinervia* apresentou uma recuperação dos valores de condutância estomática imediatamente após a suspensão do alagamento, sendo a taxa de assimilação do carbono recuperada após 7 dias. *E. umbelliflora* por outro lado, apresentou uma recuperação primeiramente da taxa de assimilação de carbono, 2 dias após a suspensão do alagamento e depois da condutância estomática, 7 dias após a suspensão do alagamento. *N. oppositifolia* e *G. schaueriana* não apresentaram restabelecimento das taxas de assimilação de carbono e condutância estomática, continuando a apresentar valores inferiores aos das plantas que não foram alagadas (Fig. 18). Não foram observadas diferenças entre a eficiência do uso da água das plantas de *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* que foram alagadas e das plantas que não foram alagadas 15 dias após a suspensão do estresse, mas as plantas que foram

alagadas de *N. oppositifolia* e *G. schaueriana* não foram capazes de restabelecer a eficiência do uso da água após a drenagem do solo (Fig. 18).

Os resultados na análise estatística (valor-*F* e a significância) de cada uma das características analisadas, por espécie, encontram-se em ANEXOS.

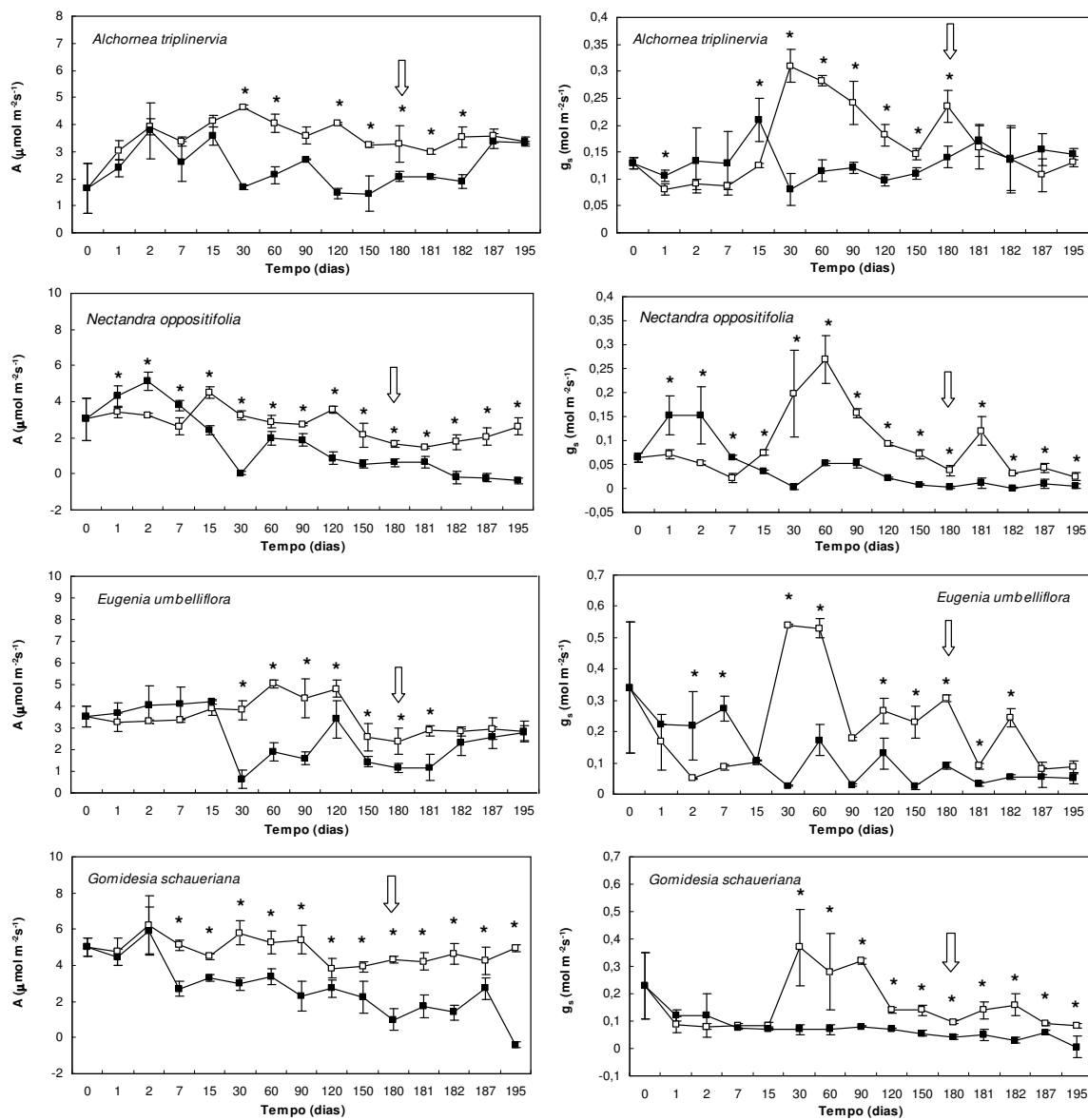


Figura 18. Taxa de assimilação de carbono (A) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de *Alchornea triplinervia*, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora* e *Gomidesia schaueriana*. Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). A seta indica o período em que ocorreu a drenagem do solo. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($p < 0,05$).

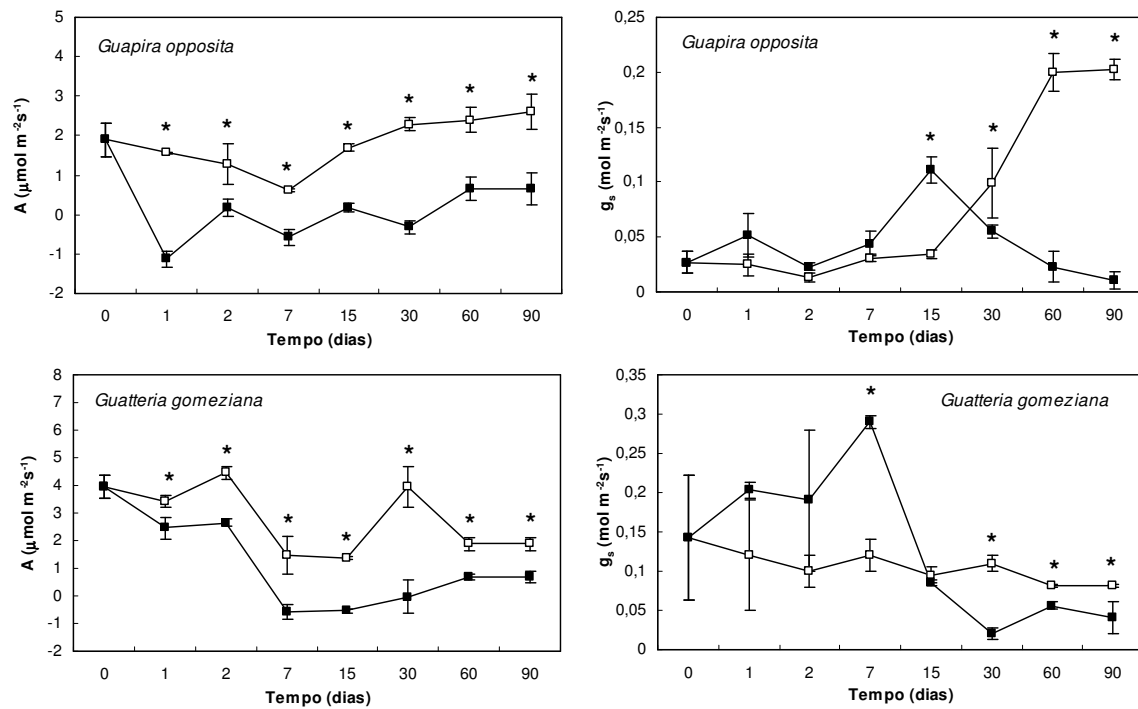


Figura 19. Taxa de assimilação de carbono (A) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de *Guapira opposita* e *Guatteria gomeziana*. Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). A seta indica o período em que ocorreu a drenagem do solo. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($p < 0,05$).

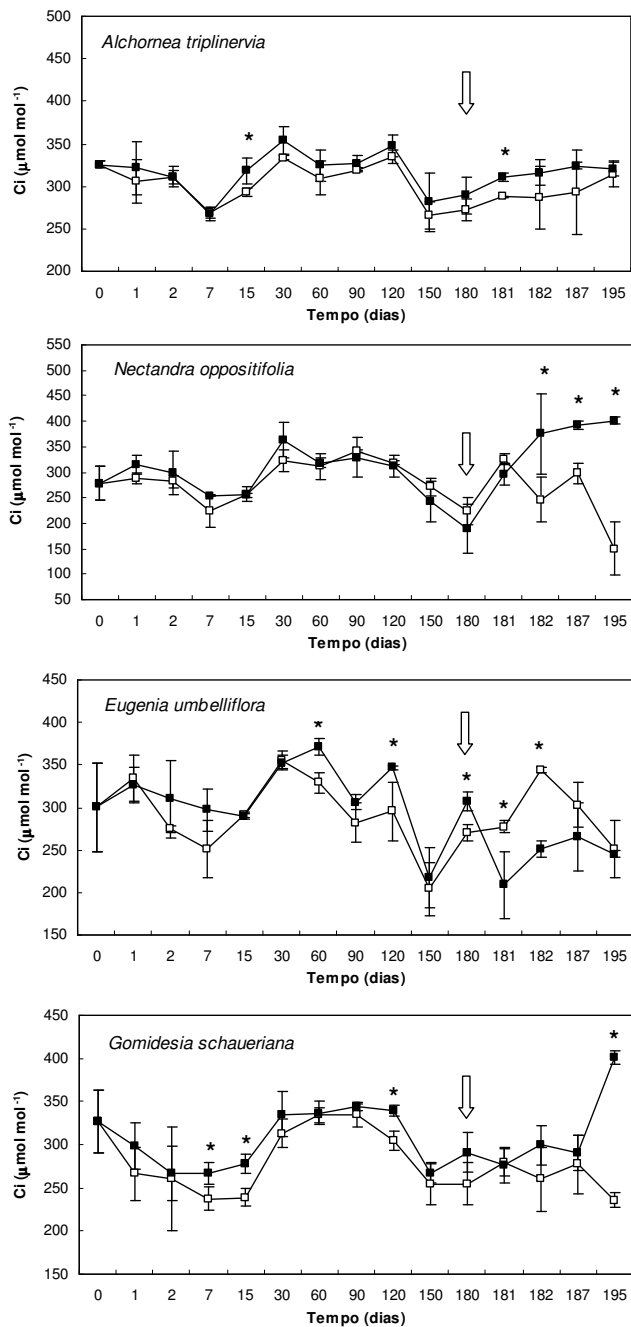


Figura 20. Concentração interna de carbono na cavidade sub-estomática (Ci) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de *Alchornea triplinervia*, *Nectandra oppositifolia*, *Eugenia umbelliflora* e *Gomidesia schaueriana*. Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). A seta indica o período em que ocorreu a drenagem do solo. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($p < 0,05$).

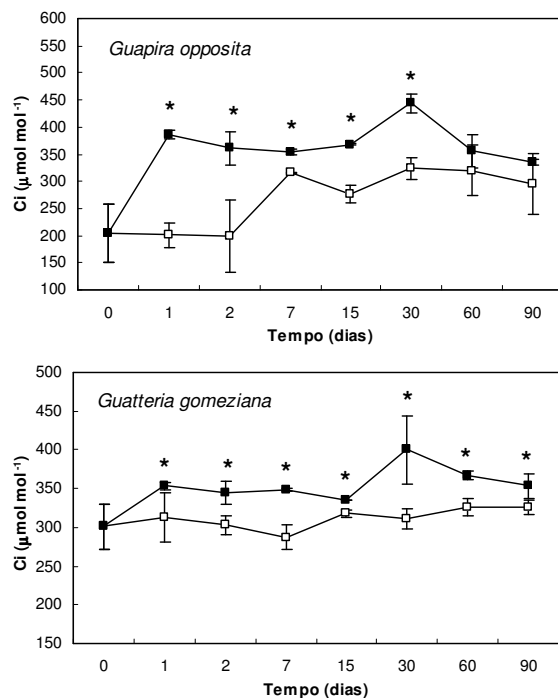


Figura 21. Concentração interna de carbono na cavidade sub-estomática (Ci) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios) de *Guapira opposita* e *G. gomeziana*. Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). A seta indica o período em que ocorreu a drenagem do solo. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($p < 0,05$).

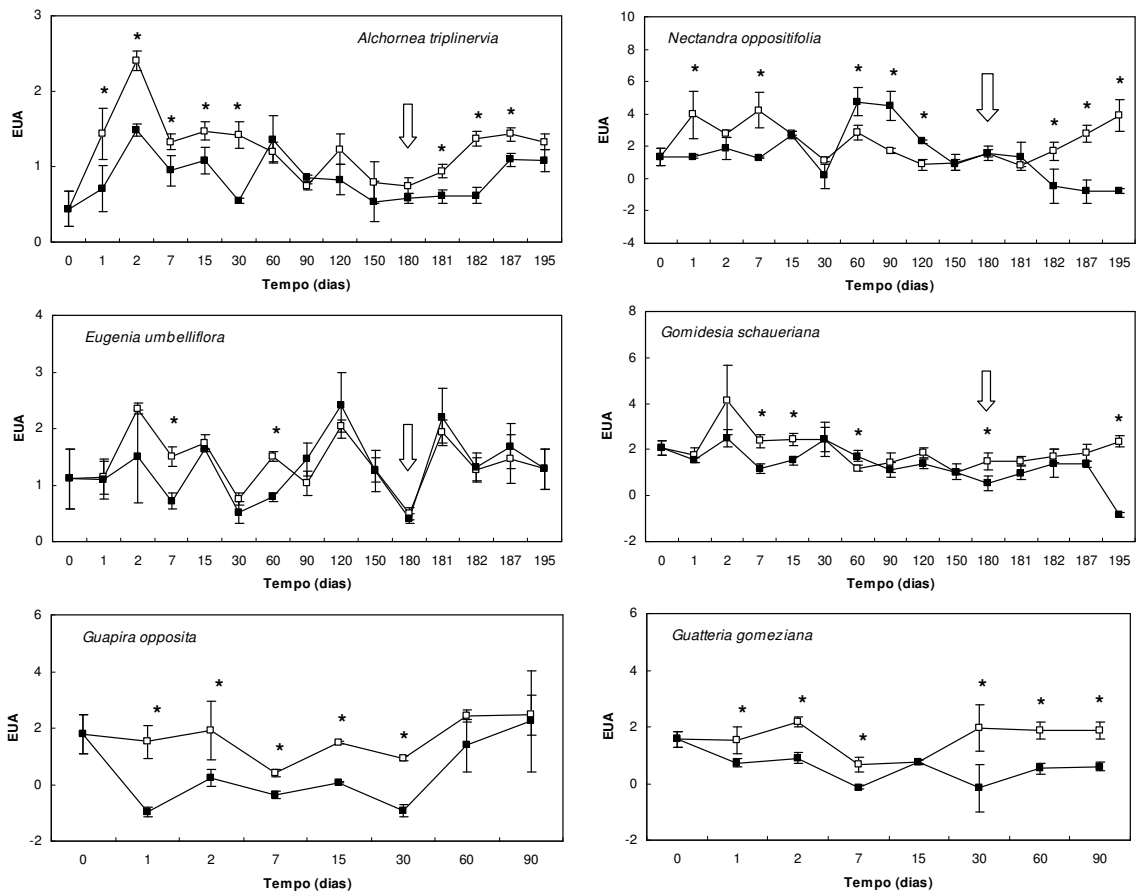


Figura 22. Eficiência do uso da água (EUA) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. A seta indica o período em que ocorreu a drenagem do solo. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($p < 0,05$).

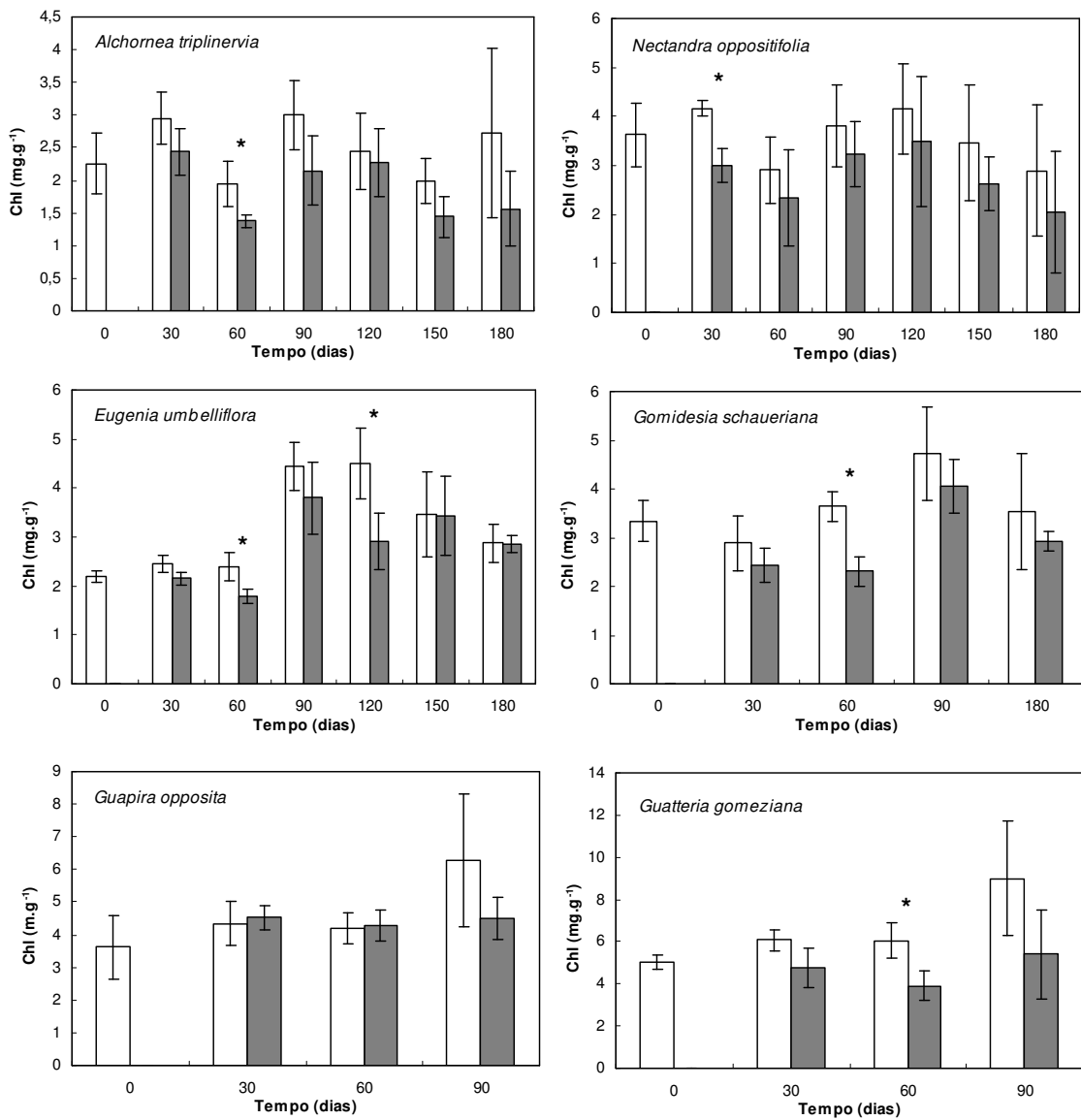


Figura 23. Concentração de clorofila (Chl) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. A seta indica o período em que ocorreu a drenagem do solo. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($p < 0,05$).

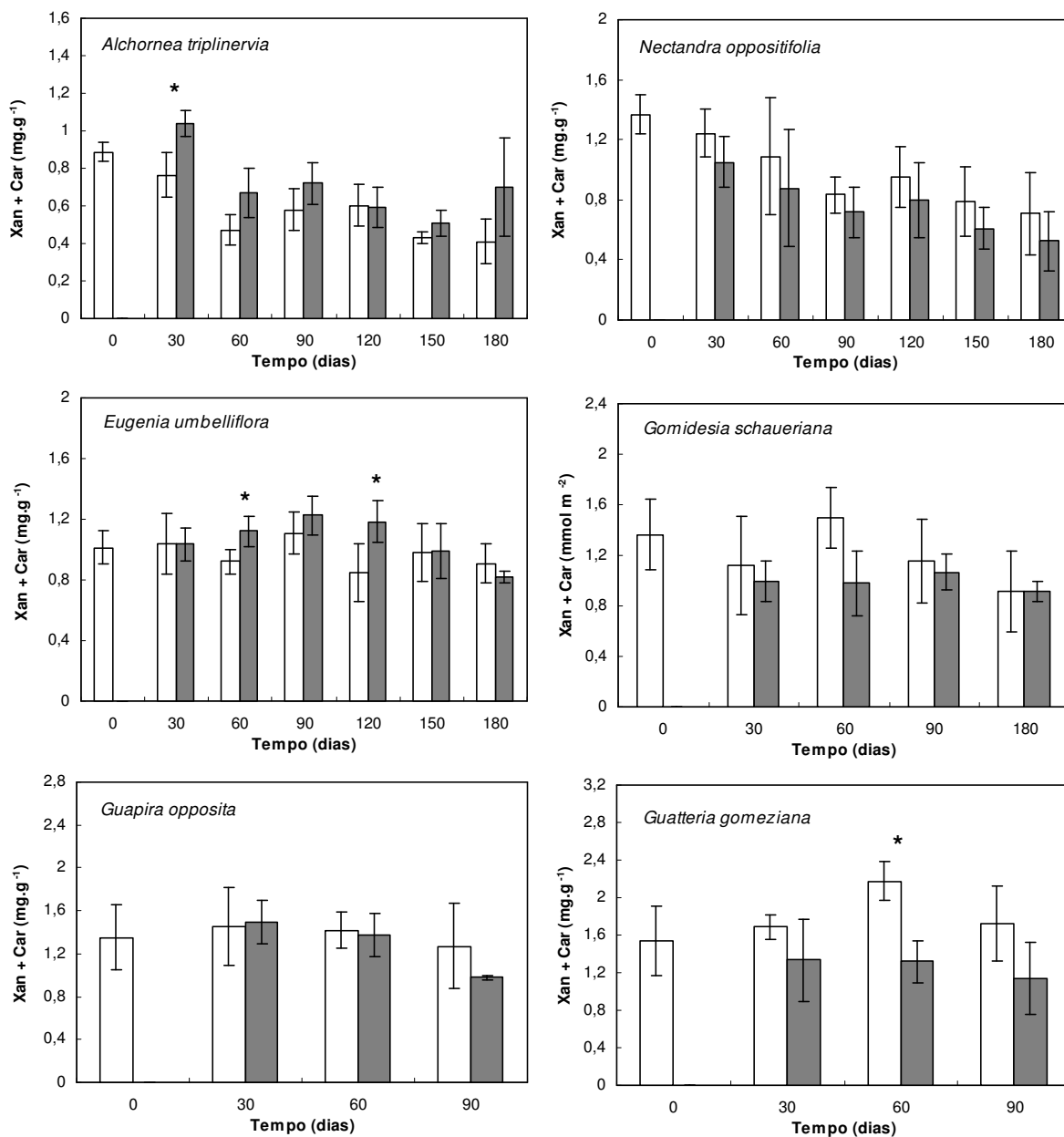


Figura 24. Concentração de xantofila + carotenóides (Xan + Car) de plantas não alagadas (símbolos vazios) e alagadas (símbolos cheios). Os valores apresentados são médias \pm erro padrão (n=5). O período de análise variou de acordo com a sobrevivência dos indivíduos. A seta indica o período em que ocorreu a drenagem do solo. O asterisco (*) indica que houve diferença estatística entre os tratamentos dentro do mesmo período ($p < 0,05$).

4. DISCUSSÃO

O alagamento do solo influenciou negativamente as trocas gasosas foliares de todas as espécies estudadas neste experimento, evidenciando a condição de estresse a que foram submetidas. No caso de *G. opposita*, *G. gomeziana* e *G. schaueriana*, a queda na taxa de assimilação de carbono foi a primeira resposta observada em função do alagamento do solo, antes mesmo de sinais visíveis de estresse (conforme capítulo 1).

Para as espécies *A. triplinervia*, *N. oppositifolia* e *E. umbelliflora* foi evidente a participação do fator estomático na limitação da taxa de assimilação de carbono sob condições de alagamento do solo. A redução da taxa de assimilação do carbono em resposta à limitação estomática é uma resposta comumente observada sob condições de alagamento do solo, tanto em espécies temperadas (Kozłowski & Pallardy 1979), Pezeshki 1993, Kozłowski 1997, Pezeshki & DeLaune 1998, Li *et al.* 2004), como em espécies neotropicais (Nuñez-Elisea *et al.* 1999, Davanzo *et al.* 2002, Lopez & Kursar 2003, Mielke *et al.* 2003, 2005, Naumann *et al.* 2008, Medina *et al.* 2009, Mielke & Scaffer 2010).

As diferenças observadas entre as espécies em relação ao período em que o alagamento ocasionou a redução da taxa de assimilação de carbono e a sua relação com as demais variáveis associadas, como a condutância estomática, devem-se provavelmente a diferenças intrínsecas destas espécies e ressaltam diferentes níveis de tolerância destas espécies a esta condição. Mielke *et al.* (2005) também observaram tais diferenças, onde plantas de *Rapanea ferruginea* (Primulaceae) tiveram a taxa de assimilação de carbono inibidas 6 dias após a imposição do estresse e plantas de *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) apresentaram tais reduções somente 13 a 20 dias após a imposição do estresse.

O decréscimo na permeabilidade celular e na condutância hidráulica radicular sob condições anaeróbicas pode induzir o estresse hídrico e o declínio na hidratação da parte aérea da planta, levando a um decréscimo no turgor foliar e na condutância estomática em função do fechamento estomático (Else *et al.* 2001,

Pezeshki 2001, Mielke *et al.* 2003, Tournaire-Roux *et al.* 2003, Atkinson *et al.* 2008). O desenvolvimento de um estresse hídrico interno e a desidratação foliar sob condições de alagamento têm sido relatado para várias espécies (Kramer 1940, Hiron & Wright 1973), mas segundo Pezeshki (2001), na maioria dos casos o fechamento estomático inicialmente ocorre sem que haja mudanças no *status* hídrico da planta. Outros estudos também têm relatado uma redução da condutância estomática sob condições anaeróbicas, ainda que a planta não estivesse sob déficit hídrico (Black 1984, Fernandez *et al.* 1999, Ahmed *et al.* 2002). A manutenção do *status* hídrico favorável sob condições de alagamento pode não ser reflexo da sustentação da condutividade radicular, mas sim do próprio fechamento estomático e da redução da taxa de transpiração, fazendo com que uma baixa taxa de absorção de água pelas raízes seja suficientemente compensada (Pezeshki & Chambers 1985). Segundo Mielke *et al.* (2003), o fechamento estomático deve ser considerado como um mecanismo que aumenta a taxa de sobrevivência sob condições de alagamento do solo por que previne a perda excessiva de água pela transpiração. A variação dos níveis hormonais, principalmente o aumento do ácido abscísico (ABA) e a queda da citocinina em função da deteriorização do sistema radicular, também pode estar relacionada ao fechamento estomático sob condições de hipoxia (Jackson & Hall 1987, Neuman & Smit 1991, Zhang & Zhang 1994, Jackson 2002).

Para as espécies *G. schaueriana*, *G. opposita* e *G. gomeziana*, no entanto, a taxa de assimilação de carbono pode ter sido limitada inicialmente por fatores não estomáticos, visto que a redução da mesma ocorreu antes de haver redução da condutância estomática. Oliveira & Joly (2010), também observaram este mesmo padrão de comportamento, uma redução na taxa de assimilação de carbono antes que ocorresse a limitação da condutância estomática em *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de ambientes alagáveis. Parolin *et al.* (2001) observaram um decréscimo na taxa assimilação do carbono em 6 espécies arbóreas típicas da Amazônia Central, mesmo com aumento da condutância estomática no período de alagamento do solo e segundo estes autores, o fator estomático não foi responsável pelo decréscimo observado na

taxa de assimilação. São exemplos de fatores não estomáticos, dentre outros, alterações metabólicas (Kozlowski 1997), decréscimos na capacidade fotossintética (Dreyer *et al.* 1994, Kozlowski 1997), reduções na atividade da Rubisco (Pezeshki 1994a, 1994b), danos ao PS II (Ahmed *et al.* 2002, Yordanova & Popova 2007) e degeneração da clorofila (Wagner & Dreyer 1997). A manutenção de altos valores de Ci nas plantas alagadas de *G. opposita* e *G. gomeziana*, durante todo o período de imposição do estresse, em comparação às plantas não alagadas, reforça a hipótese de que a assimilação fotossintética não foi limitada em função de uma redução na disponibilidade de carbono e justamente esta alta concentração de carbono na cavidade estomática pode ter influenciado negativamente a condutância estomática.

Sob condições de estresse, entretanto, frequentemente a fotossíntese pode ser limitada por ambos os fatores, estomáticos e não estomáticos, de forma simultânea. Diversos estudos relatam a participação tanto de fatores estomáticos como não estomáticos na limitação da fotossíntese sob condições de alagamento do solo (Pezeshki 1993, Guidi & Soldatini 1997, Lopez & Kursar 1999, Batzli & Dawson 1997, Fernandez 2006, Herrera *et al.* 2008, Else *et al.* 2009).

A maioria das espécies, com exceção de *G. opposita*, apresentou reduções na concentração de clorofila em função do estresse imposto, contudo tais reduções somente ocorreram em alguns períodos de medições e não foram acentuadas com o prolongamento do estresse. Segundo Medina & Lieth (1964), o conteúdo de clorofila na folha é um importante fator limitante da fixação fotossintética do carbono. O efeito do alagamento do solo na concentração de clorofila varia muito entre as espécies, enquanto algumas espécies exibiram reduções após alguns dias sob tais condições (Parolin 1997, Gravat & Kirby 1998, Gardiner & Krauss 2001, Smethurst & Shabala 2003, Yordanova & Popova 2007, Jing *et al.* 2009, Mielke & Schaffer 2010, Oliveira & Joly 2010), outras não foram afetadas (Pezeshki *et al.* 1996a, 1996b, Naumann *et al.* 2008). Waldhoff *et al.* (2002) não encontraram alterações na concentração de clorofila em plantas de *Symmeria paniculata* (Polygonaceae) após alagamento do solo de longa duração

e destacam ainda que este fenômeno pode ser geral para espécies arbóreas perene-fólias das florestas inundáveis da Amazônia Central. A inibição na absorção e transporte de nutrientes, principalmente N, P e K, devido a disfunções radiculares que podem ocorrer sob condições de alagamento do solo podem ser responsáveis tanto pela degeneração das clorofilas, como pela redução na sua atividade metabólica (Dreyer *et al.* 1991, Larson *et al.* 1992, Kozłowski 1997, Kozłowski & Pallardy 1997, Parolin 1997).

Já o aumento na concentração de xantofila + carotenóides, como observado em *A. triplinervia* e *E. umbelliflora*, pode ser importante contra os danos ocasionados pelo estresse. Com a redução da atividade fotossintética sob condições de estresse, a continuidade na absorção de energia luminosa pelas clorofilas pode acarretar um excesso de energia de excitação, que se não for removida eficientemente pode ser extremamente prejudicial à célula (Demmig-Adams & Adams III 1992, Müller & Niyogi 2001). As xantofilas e carotenóides podem desempenhar um papel fotoprotetor através da dissipação do excesso de energia antes que este cause danos ao organismo (Demmig *et al.* 1988, Demmig-Adams & Adams III 1992, 1996).

Após a drenagem do solo, *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* foram capazes de restabelecer a taxa de assimilação de carbono, condutância estomática e eficiência do uso da água, o que indica que as alterações nas trocas gasosas foram temporárias nas plantas submetidas ao alagamento do solo. Resultados similares foram encontrados em outras espécies após a suspensão do alagamento do solo (Ismail & Noor 1996, Anderson & Pezeshki 1999, Schlüter & Crawford 2001, Atkinson *et al.* 2008, Jing *et al.* 2009, Nickum *et al.* 2010). Em comparação aos resultados obtidos nestes trabalhos anteriormente citados, a recuperação da taxa de assimilação de carbono em *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* foi consideravelmente rápida. *N. oppositifolia* e *G. schaueriana*, por outro lado, mesmo com a suspensão do alagamento do solo continuaram a apresentar taxas de assimilação de carbono e condutância estomática inferiores comparadas às de plantas que não foram alagadas. Outros trabalhos têm relatado também a

permanência dos efeitos negativos do alagamento mesmo após a drenagem do solo (Vu & Yelenosky 1991, Anderson & Pezeshki 1999, Mielke & Schaffer 2010). Segundo Pezeshki 1994b, a rápida recuperação da fotossíntese após o alagamento do solo é importante para a sobrevivência e o crescimento de espécies típicas de florestas alagáveis.

As interações entre tempo de experimento e tratamento imposto imposto indicam que a duração do alagamento foi um fator determinante nas alterações das trocas gasosas em todas as espécies estudadas. A resposta apresentada por um indivíduo quando alagado depende não só de fatores bióticos como o seu estágio de desenvolvimento e capacidade de aclimatar-se, mas também de fatores abióticos como intensidade, duração e frequência do alagamento (Glenz *et al.* 2006, Jackson & Colmer 2005).

Os resultados obtidos evidenciam que o alagamento do solo influenciou negativamente as trocas gasosas de todas as seis espécies estudadas. No entanto, a continuidade da assimilação de carbono mesmo sob condições de alagamento de longa duração, ainda que reduzida, dos indivíduos de *A. triplinervia*, *E. umbelliflora*, *N. oppositifolia* e *G. schaueriana*, mostra que estas espécies são resistentes ao alagamento solo. Adicionalmente a isso, *A. triplinervia* e *E. umbelliflora* foram capazes de restabelecer as trocas gasosas após a drenagem do solo, o que sugere a resistência também ao estresse oxidativo. Já trocas gasosas das espécies *G. opposita* e *G. gomeziana* foram mais fortemente afetadas, apresentando valores negativos, evidenciando sua sensibilidade ao alagamento do solo.

VIII. CONCLUSÕES GERAIS

A variação inter-específica nas respostas das plantas frente à saturação hídrica do solo encontrada neste estudo, reforça a noção de que a tolerância ao alagamento não possui uma única origem evolucionária. E ainda, que os mecanismos de tolerância ao alagamento não convergiram subsequente para uma única solução, como alguns estudos com espécies de clima temperado primeiramente propuseram (McManmon & Crawford 1971).

Segundo Lobo & Joly (2000), tal variação dificulta o estabelecimento de critérios para definir a resistência das plantas ao estresse e os autores sugerem considerar como resistentes aquelas espécies que conseguem manter ou incrementar o peso seco da parte aérea quando submetidas ao estresse por períodos comparáveis aos que estariam sujeitas em seu hábitat natural. Segundo Lambers (1998), se a planta consegue ter sucesso em um ambiente estressante, então esta possui algum grau de resistência ao estresse, mas por outro lado, se a planta não consegue ter sucesso em um ambiente estressante, então pode ser classificada como sensível (Lambers 1998). De acordo com estes dois conceitos, pode-se concluir que:

♣ *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* podem ser consideradas espécies resistentes ao alagamento do solo, pois foram capazes de manter o crescimento durante o período de alagamento, embora este crescimento tenha sido menor em comparação ao das plantas não alagadas e também foram capazes de sobreviver ao longo período de estresse imposto. Lenticelas hipertrofiadas foram observadas em *A. triplinervia* e *N. oppositifolia* e raízes adventícias somente em *A. triplinervia*. A taxa de assimilação de carbono nestas espécies foi reduzida, mas não totalmente limitada.

♣ *G. opposita* e *G. gomeziana* podem ser consideradas espécies sensíveis ao alagamento do solo. Nestas espécies o crescimento cessou com a imposição

do alagamento e a sobrevivência de vários indivíduos foi comprometida nestas condições. A taxa de assimilação de carbono foi bastante reduzida, sendo totalmente limitada em alguns momentos.

De acordo com os resultados obtidos, as características estudadas que melhor indicaram se as espécies são resistentes ou sensíveis ao alagamento do solo são: sobrevivência, incremento de massa seca total, taxa de crescimento relativo total, taxa de assimilação de carbono e alterações anatômicas (Tabela 4).

Tabela 4. Principais características que indicaram resistência e sensibilidade ao alagamento do solo ao longo do período experimental. TCR = taxa de crescimento relativo total, A = taxa de assimilação de carbono, Lent = lenticelas hipertrofiadas, Radv = raízes adventícias. As espécies destacadas são resistentes ao alagamento solo.

Espécies	Alterações anatômicas	Incremento de massa seca (g)	TCR	A ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Sobrevivência durante o estresse	Sobrevivência após drenagem do solo
<i>Alchornea triplinervia</i>	Lent e Radv	Reduzida	reduzida	reduzida	mantida	mantida
<i>Nectandra oppositifolia</i>	Lent	Reduzida	reduzida	reduzida	mantida	não houve
<i>Eugenia umbelliflora</i>	-	Reduzida	reduzida	reduzida	mantida	mantida
<i>Gomidesia schaueriana</i>	-	Reduzida	reduzida	reduzida	mantida	mantida
<i>Guapira opposita</i>	Lent	não houve	não houve	limitada	reduzida	não observada
<i>Guatteria gomeziana</i>	-	não houve	não houve	limitada	reduzida	não observada

Nas espécies estudadas neste experimento, a redução da taxa de assimilação de carbono, ocorrida em todas as espécies durante o período de estresse, possivelmente teve influência no menor crescimento sob condições alagadas. No entanto, a limitação do crescimento durante o período desfavorável pode representar também uma estratégia que envolve a conservação de reservas, permanecendo o indivíduo num estado de quiescência, poupando carboidratos e

energia ao invés de investir em crescimento e adaptações (Geigenberger 2003, Fukao *et al.* 2006). Segundo Schlüter & Crawford (2001), o consumo mais econômico de carboidratos em *Acorus calamus* L. (Acoraceae) está em concordância com sua maior tolerância à anoxia e os autores destacam a importância desta limitação do metabolismo (*down-regulation*) para a sobrevivência sob privação de oxigênio.

Bailey-Serres & Voesenek (2008), classificaram como duas as estratégias de resistência ao alagamento do solo, *low oxygen escape syndrome* (LOES) ou síndrome de escape à deficiência de oxigênio, caracterizada pelo desenvolvimento de alterações anatômicas e morfológicas que facilitam a difusão do O₂ e a troca de gases entre a planta e o meio submerso; e *low oxygen quiescence syndrome* (LOQS) ou síndrome de quiescência à deficiência de oxigênio, caracterizada pela limitação do crescimento e conservação da energia e de carboidratos. Neste sentido, dentre as respostas encontradas neste experimento, pode-se considerar 2 estratégias de resistência ao alagamento do solo: a primeira de *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, apresentando a síndrome de quiescência à deficiência de oxigênio quando alagadas, reduzindo o crescimento e com isso sobrevivendo ao período desfavorável; e a segunda, de *A. triplinervia* e *N. oppositifolia*, que apresentaram uma resposta mista, tanto de quiescência como de escapar à deficiência de oxigênio, reduzindo o crescimento e também desenvolvendo alterações anatômicas que facilitam o escape. Colmer & Voesenek (2009) também destacaram a possibilidade de uma resposta mista das plantas, envolvendo estas duas estratégias. *G. opposita* e *G. gomeziana*, por sua vez, não se enquadram nesta classificação, pois os resultados obtidos sugerem que estas são espécies sensíveis ao alagamento do solo.

Diversos trabalhos destacaram que em condições naturais a intensidade, a duração e a frequência do alagamento do solo são fatores extremamente importantes que determinam a estrutura e o funcionamento da vegetação em áreas sujeitas ao alagamento do solo (Scarano *et al.* 1997, 1998, 1999, 2001, Ferreira 2000, Wittmann & Junk 2003, Wittmann *et al.* 2002, Wittmann *et al.* 2004,

Gerard *et al.* 2008, Banack *et al.* 2009, Ferreira *et al.* 2009, Marques *et al.* 2009, Budke *et al.* 2010, Ferreira *et al.* 2010). Em trabalhos anteriores, Lacerda 2001 e Diniz 2009, destacaram que o alagamento do solo é o principal fator determinante da composição e distribuição das espécies vegetais na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba onde as espécies estudadas ocorrem naturalmente. As respostas observadas neste trabalho dão mais força a tal afirmação e justificam a ocorrência das espécies consideradas resistentes ao alagamento do solo nesta área. Em um estudo ainda não publicado, conduzidos no âmbito do Projeto Temático Biota-Gradiente Funcional (Joly & Martinelli, dados não publicados), foram mapeados todos os indivíduos ocorrentes em uma parcela de 1 hectare na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba e, após o cruzamento destes dados com a topografia da parcela, foi verificada a ocorrência de indivíduos das espécies estudadas nestes estudo, *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora*, *G. schaueriana*, *G. opposita* e *G. gomeziana*, tanto nas áreas mais baixas do terreno (onde o solo freqüentemente é exposto ao alagamento), como nas áreas mais altas do terreno (onde o solo dificilmente sofre alagamento), embora a densidade dos indivíduos de todas as espécies, com exceção apenas de *E. umbelliflora*, tenha sido consideravelmente maior nas áreas mais altas do terreno. Diniz (2009) também observou na Floresta de Restinga do Núcleo Picinguaba maior densidade de indivíduos de *G. opposita* e *G. gomeziana* nas áreas sobre os cordões em relação as áreas entre os cordões.

A ocorrência de *A. triplinervia*, *N. oppositifolia*, *E. umbelliflora* e *G. schaueriana* nas áreas sujeitas ao alagamento do solo é explicada porque se tratam de espécies capazes de resistir a períodos longos de alagamento do solo, condição presente na área e restritiva para a maioria das espécies vegetais. *A. triplinervia* e *N. oppositifolia*, que apresentaram alterações morfo-anatômicas que facilitam o escape e a resistência à deficiência de oxigênio. *A. triplinervia* possivelmente é, das espécies estudadas neste estudo, a mais adaptada ao alagamento do solo e por isso ocorre com maior densidade na Floresta de Restinga, dentre as formações vegetacionais da planície litorânea do Núcleo Picinguaba (Assis 1999). Já *E. umbelliflora* e *G. schaueriana*, embora também

resistentes ao alagamento do solo, ocorrem de forma mais abundante, dentre as formações vegetacionais da planície litorânea do Núcleo Picinguaba, nas áreas mais próximas à linha da praia (cerca de 100 metros) onde o solo é ligeiramente elevado e não ocorre o acúmulo de água na sua superfície (Assis 1999). Já para *G. opposita* e *G. gomeziana*, apenas os resultados observados neste trabalho não explicam a sua ocorrência e distribuição nas áreas alagadas, pois foram consideradas espécies sensíveis ao alagamento do solo.

É preciso considerar, no entanto, que os dados obtidos pelo Projeto Temático Biota-Gradiente Funcional, foram levantados com base em indivíduos adultos, enquanto neste estudo foram utilizados indivíduos jovens. O estágio de desenvolvimento é extremamente importante na consideração da resistência ao alagamento do solo sob condições naturais. Além disso, sob condições naturais, outros fatores ambientais podem atuar sobre estes indivíduos, desde aqueles relacionados ao alagamento do solo, como a maior ou menor intensidade e duração da saturação hídrica do solo, a outros fatores ambientais, como temperatura, luminosidade, competição. Este estudo, em particular, procurou verificar o efeito da saturação hídrica do solo na sobrevivência, crescimento e trocas gasosas principalmente, evidenciando a potencialidade das espécies estudadas em desenvolver-se em áreas alagadas. Estudos como este são importantes, pois contribuem para uma previsão das prováveis respostas das plantas à natureza interativa das condições ambientais, podendo também embasar planos de manejo e restauração de áreas degradadas, visto que ajudam a entender o comportamento fisiológico e as estratégias que capacitam as espécies a sobreviver em ambientes estressantes.

IX. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHMED, S.; NAWATA, E.; HOSOKAWA, H.; DOMAE, Y. & SAKURATANI, T. 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. **Plant Science** 163: 117-123.

ALBRECHT, G. & WIEDENROTH, E.M. 1994. Protection against activated oxygen following re-aeration of hypoxically pre-treated wheat roots. **Journal of Experimental Botany** 45: 449-455.

ANDERSON, P.H. & PEZESHKI, S.R. 1999. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. **Photosynthetica** 37: 543-552.

ANDRADE, A.C.S.; RAMOS, F.N.; SOUZAS, A.F.; LOUREIRO, M.B. & BASTOS, R. 1999. Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. **Revista Brasileira de Botânica** 22: 281-285.

ANDRADE, M.A.B. & LAMBERTI, A. 1965. A vegetação. In: Azevedo, A. (ed.), **A Baixada Santista**. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo.

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP III. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** 141: 399-436.

ARMSTRONG, G.W.; BRAËNDLE, R. & JACKSON, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica** 43: 307-358.

ASSIS, M.A. 1999. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba/SP**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP, Brasil.

ASSIS, A.M.; PEREIRA, O.J. & THOMAZ, L.D. 2004. Fitossociologia de floresta de restinga no Parque Estadual Intervales, Setiba, município de Guarapari (ES). **Revista Brasileira de Botânica** 27: 349-361.

ATKINSON, C.J.; HARRISON-MURAY, R.S. & TAYLOR, J.M. 2008. Rapid flood-induced stomatal closure accompanies xylem sap transportation of root-derived acetaldehyde and ethanol in *Forsythia*. **Environmental and Experimental Botany** 64: 196-205.

BAILEY-SERRES, J. & VOESENEK, L.A.C.J. 2008. Flooding stress: acclimation and genetic diversity. **Annual Review of Plant Biology** 59: 313-339.

BALLIONE, F.F. 2010. **Variação sazonal do incremento diamétrico de indivíduos arbóreos em uma Floresta de Restinga do Parque Estadual da Serra do Mar – SP, Núcleo Picinguaba**. Relatório de Pesquisa encaminhado a Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo.

BANACH, K.; BANACH, A.M.; LAMERS, L.P.M.; De KROON, H.; BENNICELLI, R.P.; SMITS, A.J.M. & VISSER, E.J.W. 2009. Differences in flooding tolerance between species from two wetlands habitats with contrasting hydrology: implications for vegetation development in future floodwater retention areas. **Annals of Botany** 103: 341-351.

BATISTA, C.U.N.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C. & PIMENTA J.A. 2008. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botânica Brasilica** 22: 91-98.

BATZLI, J.M. & DAWASON, J.O. 1997. Physiological and morphological responses of red alder and sitka alder to flooding. **Physiologia Plantarum** 99: 653-663.

BIANCHINI, E.; MEDRI, M.E.; PIMENTA, J.A.; GILONI, P.C.; KOLB, R.M. & CORREA, G.T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St.-Hill submitted to flooding. **Interciencia** 25: 436-441.

BLACK, R.A. 1984. Water relations of *Quercus palustris*: field measurements on an experimentally flooded stand. **Oecologia** 64: 14-20.

BLOKHINA, O.B.; VIROLAINEM, E. & FAGERSTEDT, K.V. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. **Annals of Botany** 91: 179-194.

BLOM, C.W.P.M. & VOESENEK, L.A.C.J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. **Trends in Ecology and Evolution** 11: 290-295.

BLOM, C.W.P.M.; VOESENEK, L.A.C.J.; BANGA, M.; ENGELAAR, W.M.H.G.; RIJINDERS, J.H.G.M. & Van de STEEG, H.M. & VISSER, E.J.W. 1994. Physiological ecology of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. **Annals of Botany** 74: 253-260.

BOTELHO, M.N.; OLIVEIRA, L.E.M.; OLIVEIRA, M.L. & CARVALHO, C.J.R. 1998. Adaptação morfo-anatômica de plantas jovens de *Inga vera* Willd. e *Virola surinamensis* (Rolland. Ex. Rottb.) Warb. à submersão. **Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi - série Botânica** 14: 93-107.

BOWLER, C.; MONTAGU, V. & INZE, D. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 43: 83-116.

BUDKE, J.C.; JARENKOW, J.A. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 2010. Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine forest of southern Brazil. **Biodiversity and Conservation** 19: 2371–2387.

CAMARGO, F.A.O. 1992. **Caracterização da ação fitotóxica de ácidos orgânicos voláteis sobre a cultura de arroz**. Tese de Mestrado, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Itaguaí-RS, Brasil.

CAMARGO, F.A.O.; SANTOS, G.A. & ZONTA, E. 1999. Alterações eletroquímicas em solos inundados. **Ciência Rural** 29: 171-180.

CARMI, A.; HESKETH, W.T. & PETERS, D.B. 1983. Interrelationships between shoot growth and photosynthesis as affected by root growth restriction. **Photosynthetica** 17: 240–245.

CARRASCO, P.G. 2003. **Produção de mudas de espécies florestais de restinga, com base em estudos florísticos e fitossociológicos, visando a recuperação de áreas degradadas, em Ilha Comprida – SP.** Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, Brasil.

CAZETTA, E. & GALETTI, M. 2009. The Crab-eating Fox (*Cerdocyon thous*) as a secondary seed disperser of *Eugenia umbelliflora* (Myrtaceae) in a Restinga forest of southeastern Brazil. **Biota Neotropica** 9: 271-274.

CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba/SP. **Naturalia** 20: 89-105.

CHIRKOVA, T.V. & GUTMAN, T.S. 1972. Physiological role of branch lenticels in willow and poplar under conditions of root anaerobiosis. **Soviet Plant Physiology** 19: 289-295.

CIIAGRO 2010. Disponível em: <<http://www.ciiagro.gov.sp.br.html>>. Acesso em 25 set. 2010.

COLMER, T.D. 2003. Long-distance transport of gases in plants: a perspective in internal aeration and radial oxygen loss from roots. **Plant Cell and Environmental** 26: 17-36.

COLMER, T.D. & VOESENEK, L.A.C.J. 2009. Flooding tolerance: suites of plants traits in variable environments. **Functional Plant Biology** 36: 665-681.

CÔRTEZ, M.C.; CAZETTA, E.; STAGGEMEIER, V.G. & GALETTI, M. 2009. Linking frugivore activity to early recruitment of a bird dispersed tree, *Eugenia umbelliflora* (Myrtaceae) in the Atlantic rainforest. **Austral Ecology** 34: 249–258.

COSTA, A.M.; GOBBI, E.L.; DEMUNER, V.G. & HEBLING, S.A. 2006. O efeito da inundação do solo sobre o crescimento inicial de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, guapuruvu. **Natureza on line** 4: 7-13.

CRAWFORD, R.M.M. 1989. **Studies in plant survival: Ecological case histories of plant adaptation to adversity**. Oxford: Blackwell Scientific. p. 117-129.

CRAWFORD, R.M.M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. **Advances in Ecological Research** 23: 93–185.

CRAWFORD, R.M.M. & BRÄENDLE, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. **Journal of Experimental Botany** 47: 145-159.

DAT, J.; FOLZER, H.; PARENT, C.; BADOT, P.M. & CAPELLI, N. 2006. Hypoxia stress: current understanding and perspectives. In: Silva, J.A.T. (ed.) **Floriculture, ornamental and plant biotechnology: advances and tropical issues**. Global Science Books, Isleworth, United Kingdom. 664-674p.

DAVANSO, V.M. 1994. Tolerância à inundação: **Aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae)**. Monografia de Bacharelado, Universidade Estadual de Londrina, Londrina-PR, Brasil.

DAVANSO-FABRO, V.M.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E. & PIMENTA, J.A. 1998. Tolerância a inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** 41: 475-482.

DAVANSO, V.M.; SOUZA, L.A.; MEDRI, M.E.; PIMENTA, J.A. & BIANCHINI, E. 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 45: 375-384.

DE GRANDE, D.A. & LOPES, E.A. 1981. Plantas da Restinga da Ilha do Cardoso (São Paulo, Brasil). *Hoehnea* 9:1-22.

DE MATTOS, E.A. 1998. Perspectives on comparative ecophysiology of some Brazilian vegetation types: leaf CO₂ and H₂O gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and carbon isotope discrimination. In: Scarano, F.R. & Franco A.C. (eds.), **Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics**. Series Oecologia Brasiliensis IV, PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro. 1-13p.

DE MATTOS, E.A., BRAZ, M.I.G., CAVALIN, P.O., ROSADO, B.H.P., GOMES, J.M., MARTINS, L.S.T. & ARRUDA, R.C.O. 2004. Variação espacial e temporal em parâmetros fisiocológicos de plantas. In: Rocha, C.F.D.; Esteves, F.A. & Scarano, F.R. (eds.), **Pesquisas de Longa Duração na Restinga de Jurubatiba: Ecologia, história natural e conservação**. Editora Rima, São Carlos. 99-116p.

DE SIMONE, O.; HAASE, K.; MÜLLER, E.; JUNK, W.J.; GONSIOR, G.A. & SCHMIDT, W. 2002a. 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.

DE SIMONE, O.; MÜLLER, E.; JUNK, W.J. & SCHMIDT, W. 2002b. Adaptations of Central Amazon tree species to prolonged flooding, Root morphology and leaf longevity. **Plant Biology** 4: 515-522.

DELGADO, L.F. & BARBEDO, C.J. 2007. Tolerância à dessecação de sementes de espécies de *Eugenia*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 42: 265-72.

DEMMING-ADAMS, B. & ADAMS III, W.W. 1992. Photoprotection and others responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 43: 599-626.

DEMMING-ADAMS, B. & ADAMS III, W.W. 1996. The role of xantophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant Science** 1: 21-26.

DEMMIG, B.; WINTER, K.; KRÜGER, A. & CZYGAN, F.C. 1988. Zeaxanthin and the heat dissipation of excess light energy in *Nerium oleander* exposed to a combination of high light and water stress. **Plant Physiology** 87: 17-24.

DINIZ, F.V. 2009. **Composição e estrutura fitossociológica da regeneração natural na Floresta de Restinga Alta em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), município de Ubatuba, SP, Brasil.** Tese de Mestrado, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro-SP, Brasil.

DREYER, E. 1994. Compared sensitivity of seedlings from 3 woody species (*Quercus rubor* L., *Quercus rubra* L. and *Fagus silvatica* L.) to water-logging and associated root hypoxia: effects on water relations and photosynthesis. **Annales des Sciences Forestières** 51: 417-429.

DREYER, E.; COLIN-BELGRAND, M. & BIRON, P. 1991. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to waterlogging. **Annales des Sciences Forestières** 48: 205-214.

DREW, M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 48: 223-250.

DREW, M.C.; SAGLIO, P.H. & PRADET, A. 1985. Larger adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of *Zea mays* in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport. **Planta** 165: 51-58.

EITEN, G. 1970. A vegetação do Estado de São Paulo. **Boletim do Instituto de Botânica de São Paulo** 7: 1-147.

ELSE, M.A.; COUPLAND, D.; DUTTON, L. & JACKSON, M.B. 2001. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to the shoots in xylem sap. **Physiologia Plantarum** 111: 46-54.

ELSE, M.A.; HALL, K.C.; ARNOLD, G.M.; DAVIES, W.J. & JACKSON, M.B. 1995. Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants. Accounting for the effects of xylem sap flow rate on concentration and delivery. **Plant Physiology** 107: 377–384.

ELSE, M.A.; JANOVIK, F.; ATKINSON, C.J. & JACKSON, M.B. 2009. Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll *a* fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. **Annals of Botany** 103: 313-323.

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

FERNANDEZ, M.D. 2006. Changes in photosynthesis and fluorescence in responses to flooding in emerged and submerged leaves of *Pouteria orinocoensis*. **Photosynthetica** 44: 32-38.

FERNÁNDEZ, M.D.; PIETERS, A.; DONOSO, C.; HERRERA, C.; TEZARA, W.; RENGIFO, E. & HERREARA, A. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of trees in flooded forest of Mapire river. **Tree Physiology** 19: 79-85.

FERREIRA, C.S. 2002. **Germinação e adaptações metabólicas e morfo-anatômicas em plântulas de *Himantus sucuba* (Spruce) Wood., de ambientes de várzea e terra firme na Amazônia Central**. Tese de Mestrado, INPA/UFAM, Manaus-AM, Brasil.

FERREIRA, C.S.; PIEDADE, M.T.F.; FRANCO, A.C.; GONÇALVES, J.F.C. & JUNK, W.J. 2009. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedling of floodplain and upland populations of *Himantus sucuba*, a Central Amazon tree. **Aquatic Botany** 90: 246-252.

FERREIRA, C.S.; PIEDADE, M.T.F.; JUNK, W.J. & PAROLIN, P. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus succuba*: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. **Environmental and Experimental Botany** 60: 477-483.

FERREIRA, C.S.; PIEDADE, M.T.F.; WITTMANN, A.O. & FRANCO, A.C. 2010. Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. **AoB Plants** 2010. Disponível em: <<http://aobpla.oxfordjournals.org>>. Acesso em: 01 nov. 2010.

FERREIRA, L.V. 2000. Effects of flooding duration on species richness, floristic composition and forest structure in river margin habitat in Amazonian blackwater floodplain forest; implications for future design of protected areas. **Biodiversity Conservation** 9: 1-14.

FONSECA JÚNIOR, S.F.; PIEDADE, M.T.F. & SCHÖNGART, J. 2009. Wood growth of *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandwith (Bignoniaceae) and *Vatairea guianensis* Aubl. (Fabaceae) in Central Amazonian back-water (igapó) and white-water (várzea) floodplain forest. **Trees – Structure and Function** 23: 127-134.

FOLZER, H.; DAT, J.; CAPELLI, N.; RIEFFEL, D. & BADOT, P.M. 2006. Responses of flooding sessile oak: an integrative study. **Tree Physiology** 26:759-766.

FOYER, C.H.; DESCOURVIERES, P. & KUNERT, K.J. 1994. Photooxidative stress in plants. **Physiologia Plantarum** 92: 696-717.

FUKAO, T.; Xu, K.; RONALD, P.C. & BAILEY-SERRES, J. 2006. A variable cluster of ethylene responses factor – like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. **Plant Cell** 18: 2021-2034.

FURLAN, A. 1996. **A tribo Pisonae Meisner (Nyctaginaceae) no Brasil**. Tese de doutorado. Universidade Estadual de São Paulo, São Paulo, Brasil.

GARCIA, J.P.M. 1995. **Análise geomorfológica e distribuição espacial da vegetação da planície litorânea da Picinguaba (Ubatuba, SP)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, Brasil.

GARDINER, E.S. & KRAUSS, K.W. 2001. Photosynthetic light responses of flooded cherry-bark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. **Tree Physiology** 21: 1103-1111.

GEIGENBERG, P. 2003. Response of plant metabolism to too little oxygen. **Current Opinion in Plant Biology** 6: 247-256.

GERARD, M.; EL KAHLOUN, M.; RYMEN, J.; BEAUCHARD, O. & MEIRE, P. 2008. Importance of mowing and flood frequency in promoting species richness in restored floodplains. **Journal of Applied Ecology** 45: 1780-1789.

GHAZOUL, J. & SHEIL, D. 2010. **Tropical Rain Forest ecology, diversity, and conservation**. Oxford University Press Inc., New York, 516p.

GLENZ, C.; SCHLAEPFER, R.; IORGULESCU, I. & KIENAST, F. 2006. Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. **Forest Ecology and Management** 235: 1-13.

GONÇALVES, F.G; GOMES, S.S. & GUILHERME, A.L. 2006. Efeito da luz na germinação de sementes de *Guatteria gomeziana* (*Unonopsis lindmanii* R.E. FR.). **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**, Ano IV, N 08, Agosto.

GRAVATT, D.A. & KIRBY, C.J. 1998. Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland tree species subjected to flooding. **Tree Physiology** 18: 411-417.

GRESSLER, E.; PIZO, M.A. & MORELLATO, P.C. 2006. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 29: 509-530.

GROH, B.; HUBNER, C. & LENDZIAN, K.J. 2002. Water and oxygen permeance of phellements isolated from trees: the role of waxes and lenticels. **Planta** 215: 794-801.

GUEDES, D.; BARBOSA, L.M.; MARTINS, S.E. 2006. Composição florística e estrutura fitossociológica de dois fragmentos de floresta de restinga no município de Bertioga, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 20: 299-311.

GUIDI, L. & SOLDATINI, G.F. 1997. Chlorophyll fluorescence and gas exchange in flooded soybean and sunflower plants. **Plant Physiology and Biochemistry** 35: 713-717.

HAASE, K; DE SIMONE, O.; JUNK, W.J. & SCHMIDT, W. 2003. Internal oxygen transport in cuttings from flood-adapted várzea tree species. **Tree Physiology** 23: 1069-1076.

HAASE, K. & RÄTSCH, G. 2010. The morphology and anatomy of tree roots and their aeration strategies. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.), **Amazonian Floodplain Forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Springer, Heidelberg / London / New York. 141-161p.

HARBORNE, J.B. 1977. **Introduction to ecological biochemistry**. Academic Press, 243p.

HARBORNE, J.B. 1997. Biochemical plant ecology. In: Dey, P.M. & Harborne, J.B. (eds.), **Plant biochemistry**. Academic Press, San Diego, California, USA. 554p.

HENDRY, G.A.F. & CRAWFORD, R.M.M. 1994. Oxygen and environmental stress in plants – an overview. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 102B:1-10.

HENZI, T. & BRAENDLE, R. 1993. Long-term survival of rhizomatous species under oxygen deprivation. In: Jackson, M.B. & Black, C.R. (eds.), **Interacting stresses on plants in a changing climate**, NATO ASI Series, Vol. 16. Springer-Verlag, Berlin. 305-314p.

HERRERA, A.; TEZARA, W.; MARÍN, O. & RENGIFO, E. 2008. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in trees of a tropical seasonally flooded forest. **Physiologia Plantarum** 134: 41-48.

HIRON, R.W.P. & WRIGHT, S.T.C. 1973. The role of endogenous abscisic acid in the responses of plants to stress. **Journal of Experimental Botany** 4: 769-781.

HUNT, R. 1978. **Plant Growth Analysis**. Studies in Biology nº 96, Edward Arnold, London, 67p.

INSTITUTO FLORESTAL. 2010. Disponível em: <<http://www.iflorestal.sp.gov.br.html>>. Acesso em 31 ago. 2010.

ISMAIL, M.R. & NOOR, K.M. 1996. Growth and physiological processes of young starfruit (*Averrhoa carambola* L.) plants under soil flooding. **Scientia Horticulturae** 65: 229-238.

JACKSON, M.B. 2002. Long-distance signaling from roots to shoots assessed: the flooding story. **Journal of Experimental Botany** 53: 175-181.

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

JACKSON, M.B. & DREW, M.C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozlowski, T.T. (ed.), **Flooding and plant growth**. Academic Press, Orlando. 47-128p.

JACKSON, M.B. & HALL, K.C. 1987. Early stomatal closure in waterlogged pea plants as mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficits. **Plant, Cell and Environment** 10: 121-130.

JING, Y.X.; LI, G.L.; GU, B.H.; YANG, D.J.; XIAO, L.; LIU, R.X. & PENG, C.L. 2009. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Melaleuca alternifolia* seedlings to flooding and subsequent recovery. **Photosynthetica** 47: 595-601.

- JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill.
- JOLY, C.A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: Jackson, M.B.; Davies, D.D. & Lambers, H. (eds.), **Plant life under oxygen deprivation**. Academic Publishing, Netherlands. 23-34p.
- JOLY, C.A. 1996. The role of oxygen diffusion to the root system on flooding tolerance of tropical trees. **Revista Brasileira de Biologia** 56: 375-382.
- JOLY, C.A. & BRÄENDLE, R. 1995. Fermentation and adenylate metabolism of *Hedychium coronarium* J.G. (Zingiberaceae) and *Acorus calamus* L. (Araceae) under hypoxia and anoxia. **Functional Ecology** 9: 505–510.
- JOLY, C.A. & CRAWFORD, R.M.M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. **Journal of Experimental Botany** 33: 799-809.
- JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. 2007. **Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil**. 2º Relatório de Pesquisa do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional encaminhado a Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo. 402p.
- JOLY, C.A. & MARTINELLI, L.A. 2008. **Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil**. 3º Relatório de Pesquisa do Projeto Temático Biota Gradiente Funcional encaminhado a Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo. 429p.
- KAWASE, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. **Hortscience** 16: 30-34.
- KOLB, R.M. & JOLY, C.A. 2009. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: metabolic, morphological and growth responses. **Flora** 204: 528-535.

- KÖEPPEN, W. 1948. **Climatologia**. Fondo de Cultura Econômica. México, 213 p.
- KOZLOWSKI, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In: Kozlowski, T.T. (ed.), **Flooding and plant growth**. Academic Press, San Diego.
- KOZLOWSKI, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph 1**: 1-29.
- KOZLOWSKI, T.T. & PALLARDY, S.G. 1979. Stomatal responses of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings during and after flooding. **Physiologia Plantarum** 46: 155-158.
- KOZLOWSKI, T.T. & PALLARDY, S.G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In: Kozlowski, T.T. (ed.), **Flooding and Plant Growth**. Academic Press, Orlando. 165-193p.
- KOZLOWSKI, T.T. & PALLARDY, S.G. 1997. **Physiology of Woody Plants**, 2nd edition. Academic Press, San Diego, 411p.
- KRAMER, P.J. 1940. Causes of decreased absorption of water by plants in poorly aerated media. **American Journal of Botany** 27: 216-220.
- KRONKA, F.J.N. *et al.* 2005. **Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo**. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente/Instituto Florestal.
- LACERDA, M.S. 2001. **Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica**. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP, Brasil.
- LACERDA, L.D.; ESTEVES, F.A. 2000. Restingas brasileiras: quinze anos de estudo. In: Esteves, F.A. & Lacerda, L.D. (orgs.), **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. Rio de Janeiro, NUPEM/UFRJ.
- LARCHER, W. 2006. **Ecofisiologia Vegetal**. Rima, São Carlos, 550p.

- LARSON, R.A. 1988. The antioxidants of higher plants. **Phytochemistry** 27: 969-978.
- LARSON, K.D.; SCHAFFER, B.; DAVIES, F.S. & SANCHES, C.A. 1992. Flooding, mineral nutrition and gas exchange of mango trees. **Scientia Horticulturae** 52: 113–124.
- LEGRAND, C.D. & KLEIN, R.M. 1969. **Flora ilustrada catarinense**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. 216p.
- LEGRAND, C.D. & KLEIN, R.M. 1967. Mirtáceas – *Gomidesia*. In: Reitz, R. (ed.), **Flora Ilustrada Catarinense**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- LEOPOLD, A.C. & KRIEDEMANN, P.E. 1975. **Plant growth and development**. McGraw-Hill Inc., USA. 545p.
- LEVITT, J. 1972. **Responses of plants to environmental stresses**. Academic Press Inc., New York. 697p.
- LI, S.; PEZESHKI, S.R. & GOODWIN, S. 2004. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*). **Acta Oecologica** 25: 17-22.
- LICHTENTHALER, H.K. & WELLBURN, A.R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions** 11: 591-592.
- LIEBERGER, S.A. & JOLY, C.A. 1993. *Inga affinis* DC (Mimosaceae): germinação e tolerância de plântulas à submersão. **Revista Brasileira de Botânica** 16: 175-179.
- LOBO, P.C. & JOLY, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. **Revista Brasileira de Botânica** 18: 177-183.

- LOBO, P.C. & JOLY, C.A. 2000. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In: Rodrigues, R.R. & Leitão Filho, H.F. (eds.), **Matas Ciliares: Conservação e recuperação**. Edusp, São Paulo. 143-157p.
- LOPEZ, O.R. & KURSAR, T.A. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. **Tree Physiology** 19: 925-932.
- LOPEZ, O.R. & KURSAR, T.A. 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? **Oecologia** 136: 193-204.
- LORENZI, H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. Vol. 1. Editora Plantarum, Nova Odessa. 352p.
- LORENZI, H. 1998. **Árvores brasileiras: manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. Vol. 2. Editora Plantarum, Nova Odessa. 368p.
- LÜTTGE, U. 1997. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer-Verlag, Berlim Heidelberg. 384p.
- MAMEDE, M.C.H. *et al.* 2004. Mata Atlântica. In: Marques, O.A.V. & Dulleba, W. (orgs.), **Estação Ecológica Juréia-Itatins**. Ribeirão Preto, Editora Holos.
- MANTOVANI, W. 1992. A vegetação sobre a restinga em Caraguatatuba, SP. In: **Anais – 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas**. São Paulo, Instituto Florestal.
- MARQUES, M.C.M. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 27: 713-723.
- MARQUES, M.C.M.; BURSLEM, D.F.R.P.; BRITEZ, R.M.; SILVA, S.M. 2009. Dynamics and diversity of flooded and unflooded forests in a Brazilian Atlantic rain forest: a 16-year study. **Plant Ecology & Diversity** 2: 57–64.

MARQUES, M.C.M.; SWAINE, M.D. & LIEBSCH, D. 2011. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation on the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation* 20: 153-168.

MARTINS, S.C. 2010. **Caracterização dos solos e seraphilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo.** Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP, Brasil.

MAURENZA, D.; MARENCO, R.A. & PIEDADE, M.T.F. 2009. Efeito da inundação de longa duração no crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. *Acta Amazônica* 39: 519-526.

MCKEVLIN, M.R.; HOOK, D.D. & MCKEE, W.H. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. *Tree Physiology* 15: 753-758.

MCMANMON, M. & CRAWFORD, R.M.M. 1971. A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behavior. *New Phytologist* 70: 299-306.

MEDINA, E. & LIETH, H. 1964. Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.), **Amazonian Floodplain Forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management.** Springer, Heidelberg / London / New York. 615p.

MEDINA, C.L.; SANCHES, M.C.; TUCCI, M.L.S.; SOUSA, C.A.F.; CUZZUOL, G.R.F. & JOLY, C.A. 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany* 104: 671-680.

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

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

MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A.G. & MANGABEIRA, P.A.O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany** 50:221-231.

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

MIELKE, M.S. & SCHAFFER, B. 2010. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. Seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany** 68: 113-121.

MOMMER, L.; LENSSEN, J.P.M.; HUBER, H.; VISSER, E.J. & KROON, H. 2006. Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. **Journal of Ecology** 94:1117-1129.

MONK, L.S.; FAGERSTEDT, K.V. & CRAWFORD, R.M.M. 1987. Superoxide dismutase as an anaerobic polypeptide – a key factor in recovery from oxygen deprivation in *Iris pseudacorus*. **Plant Physiology** 85: 1016-1020.

MÜLLER, P.; LI, X.P. & NIYOGI, K.K. 2001. Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. **Plant Physiology** 125: 1558-1566.

NAUMANN, J.C.; YOUNG, D.R. & ANDERSON, J.E. 2008. Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological responses to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera*. **Environmental and Experimental Botany** 63: 402-409.

NEUMAN, D.S. & SMIT, B.A. 1991. The influence of leaf water status and ABA on leaf growth and stomata of *Phaseolus* seedlings with hypoxic roots. **Journal Experimental of Botany** 42: 1499-1506.

NICKUM, M.T.; CRANE, J.H.; SCHAFFER, B. & DAVIES, F.S. 2010. Responses of mamey sapote (*Pouteria sapota*) trees to continuous and cyclical flooding in calcareous soil. **Scientia Horticulturae** 123: 402–411.

NIINEMETS, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology** 82: 453-469.

NUÑEZ-ELISEA, R.; SCHAFFER, B.; FISHER, J.B.; COLLS, AM. & CRANE, J.H. 1999. Influence of flooding on net CO₂ assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* species. **Annals of Botany** 84: 771-780.

OERTLI, J.J.; LIPS, S.H. & AGAMI, M. 1990. The strength of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. **Acta Oecologica** 11: 281-289.

OLIVEIRA, V.C. & JOLY, C.A. 2010. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. **Trees – Structure and Function** 24: 185-193.

PARENT, C.; BERGER, A.; FOLZER, H.; CRÈVECOEUR, M.; BADOT, P.B. & CAPELLI, N. (2008a). A novel nonsymbiotic hemoglobin from oak: cellular and tissue specificity of gene expression. **New Phytologist** 177: 142-154.

PARENT, C.; CAPELLI, N.; BERGER, A.; CRÈVECOEUR, M. & DAT, J.F. 2008b. An overview of plant responses to soil waetrlogging. **Plant Stress** 2: 20-27.

PAROLIN, P. 1997. Auswirkungen periodischer Vernässung und Überflutung auf Phänologie, Photosynthese und Blattphysiologie von Baumarten unterschiedlicher Wachstumsstrategie in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.), **Amazonian Floodplain Forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Springer, Heidelberg / London / New York. 615p.

PAROLIN, P. 2000. Phenology and CO₂-assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. **Journal of Tropical Ecology** 16: 465-473.

PAROLIN, P. 2001. Morphological and physiological adjustments 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 floodplain. **Environmental and Experimental Botany** 48: 177-186.

PAROLIN, P. 2003. Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain pioneers. **Flora** 198: 436-443.

PAROLIN, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian Floodplains. **Annals of Botany** 103: 359-376.

PAROLIN, P.; De SIMONE, O.; HAASE, K.; WALDHOFF, D.; ROTTENBERGER, S.; KUHN, U.; KESSELMEIER, J.; KLEISS, B.; SCHMIDT, W.; PIEDADE, M.T.F. & JUNK, W.J. 2004. Central Amazonian Floodplain Forest: 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. Disponível em: <<http://aobpla.oxfordjournals.org/content/2010.toc>>. Acesso em: 30 mar. 2010.

PAROLIN, P.; WALDHOFF, D. & PIEDADE, M.T.F. 2010b. Gas exchange and photosynthesis. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. &

Parolin, P. (eds.), **Amazonian Floodplain Forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Springer, Heidelberg / London / New York. 615p.

PAROLIN, P.; WITTMANN, F. & SCHÖNGART, J. 2010a. The phenology in Amazonian Floodplain Forests. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.), **Amazonian Floodplain Forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Springer, Heidelberg / London / New York. 615p.

PASSOS, L.C. 2001. **Ecologia da interação entre formigas, frutos e sementes em solo de Mata de Restinga**. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.

PAVELIC, D.; ARPAGAUS, S.; RAWYLER, A. & BRAENDLE, R. 2000. Impact of post-anoxia stress on membrane lipids of anoxia-pretreated potato cells. A reappraisal. **Plant Physiology** 124: 1285-1292.

PEDRONI, F. 2001. **Aspectos da estrutura e dinâmica da comunidade arbórea na Mata Atlântica de planície e encosta em Picinguaba, Ubatuba, SP**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP, Brasil.

PEZESHKI, S.R. 1991. Root responses of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil redox conditions. **Trees – Structure and Function** 5: 180-186.

PEZESHKI, S.R. 1993. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood-tolerant and flood-sensitive tree species. **Photosynthetica** 28: 423-430.

PEZESHKI, S.R. 1994a. Plant response to flooding. In: Wilkinson, R.E. (ed.), **Plant-Environment Interactions**. Marcel Dekker, New York, 280–321p.

PEZESHKI, S.R. 1994b. Responses of baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia: leaf protein content, ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase activity and photosynthesis. **Photosynthetica** 30: 59-68.

PEZESHKI, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. **Environment and Experimental Botany** 46: 299-312.

PEZESHKI, S.R. & CHAMBERS, J.L. 1985. Responses of cherry bark oak (*Quercus falcata* var. *pagodaefolia*) seedlings to short-term flooding. **Forest Science** 31: 760-771.

PEZESHKI, S.R. & DELAUNE, R.D. 1998. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. **Environmental and Experimental Botany** 40: 123–133.

PEZESHKI, S.R.; PARDUE, J.H. & DELAUNE, R.D. 1996a. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil oxygen deficiency. **Tree Physiology** 16: 453-458.

PEZESHKI, S.R.; DELAUNE, R.D.; KLUDZE, H.K. & CHOI, H.S. 1996b. A comparative study of gas exchange characteristics of cattail (*Typha domingensis*) and sawgrass (*Cladium jamaicense*) to soil redox conditions. **Aquatic Botany** 54: 25-35.

PFISTER-SIEBER, M. & BRAENDLE, R. 1994. Aspects of plant behaviour under anoxia and post-anoxia. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh** 102B: 313-324.

PFISTER-SIEBER, M. & BRAENDLE, R. 1995. Response of potato tubers to hypoxia followed by re-aeration. **Potato Research** 38: 231-239.

PIE DADE, M.T.F.; FERREIRA, C.S.; WITTMANN, A.O.; BUCKERIDE, M. & PAROLIN, P. 2010. Biochemistry of Amazonian floodplain trees. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.). **Central Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.

POHV, J.A.; RUBIN FILHO, C.J.; MOURÃO, K.S.M. & PINTO, D.D. 2005. Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A.

St. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. **Acta Scientiarum Biological Sciences** 27: 195-202.

PONAMPERUMA, F.H. 1984. Effects of flooding on soil. In: Kozlowski, T.T. (org.). **Flooding and Plant Growth**. Academic Press, Orlando, 9-45p.

RAWYLER, A.; ARPAGAUS, S. & BRAENDLE, R. 2002. Impact of oxygen stress and energy availability on membrane stability of plant cells. **Annals of Botany** 90: 499-507.

RASBAND, W.S. 2008. ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <<http://rsb.info.nih.gov/ij/.html>>. Acesso em: 30 de set. 2010.

RÄTSCH, G. & HAASE, K. 2007. Internal root aeration and anatomic prerequisites of three tree species of the Amazonian inundation forest. **Amazoniana** 19: 185-197.

REID, D.M. & BRADFORD, K.J. 1984. Effects of flooding on hormones relations. In: Kozlowski, T.T. (ed.), **Flooding and plant growth**. Academic Press, San Diago, 195-219p.

RICARD, B.; COUÉE, I.; RAYMOND, P.; SAGLIO, P.; SAINT-GES, V. & PRADET, A. 1994. Plant metabolism under hypoxia and anoxia. **Plant Physiology and Biochemistry** 32: 1-10.

RIZZINI, C.T. 1976. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. v.1. São Paulo, Edusp/Hucitec.

RIZZINI, C.T. 1997. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos**. São Paulo, Editora Âmbito Cultural.

ROGGE, G.D.; PIMENTA, J.A.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M.E.; COLLI, S. & ALVES, L.M.T. 1998. Metabolismo respiratório de raízes arbóreas tropicais submetidas à inundação. **Revista Brasileira de Botânica** 21: 153-158.

RUBIN FILHO, C.J. 1997. **Respostas fisiológicas e anatômicas de plantas jovens de *Inga vera* Willd (Leguminosae-Mimosoidae) sob condições de alagamento.** Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos-SP, Brasil.

SAIRAM, R.K.; KUMUTA, D.; EZHILMATHI, K.; DESHMUKH, P.S. & SRIVASTAVA, G.C. 2008. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants. **Biologia Plantarum** 52: 401-412.

SALLEO, S.; NARDINI, A. & GULLO, M.A.L. 1997. Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought? **New Phytologist** 135: 603-612.

SANTIAGO, E.F. & PAOLI, A.A.S. 2003. O aumento em superfície de *Adelia membranifolia* (Müll. Arg.) Pax & K. Hoff. e *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., em resposta ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. **Revista Brasileira de Botânica** 26: 503-513.

SCARANO, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. **Annals of Botany** 90: 517-524.

SCARANO, F.R. 2006. Plant community structure and function in a swampy Forest within the Atlantic rain forest Complex: a synthesis. **Rodriguésia** 57: 491-502.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; RIBEIRO, K.T.; RODRIGUES, P.J.F.P.; BARCELLOS, E.M.B.; FRANCO, A.C.; BRULFERT, J.; DELÉENS, E. & LÜTTGE, U. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographical distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society** 136: 345-364.

SCARANO, F.R.; DE MATTOS, E.A.; FRANCO, A.C.; HERZOG, B.; BALL, E.; GRAMS, T.E.E.; MANTOVANI, A.; BARRETO, S.; HAAG-KERWER, A. &

LÜTTGE, U. 1999. Habitat segregation of C3 and CAM *Nidularium* (Bromeliaceae) in response to different light regimes in the understory of a swamp forest in southeastern Brazil. **Flora** 194: 281-288.

SCARANO, F.R.; RIBEIRO, K.T.; MORAES, L.F.D. & LIMA, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 14: 793-803.

SCARANO, F.R.; RIOS, R.I. & ESTEVES, F.A. 1998. Tree species richness, diversity and flooding regime: case studies of recuperation after anthropic impact in Brazilian flood-prone forests. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences** 24: 223-235.

SCHMIDLIN, L.A.J.; ACCIOLY, A.; ACCIOLY, P. & KIRCHNER, F.F. 2005. Mapeamento e caracterização da vegetação da Ilha de Superagüi utilizando técnicas de geoprocessamento. **Floresta** 35: 303-315.

SCHLÜTER, U.B.; FURCH, B.; JOLY, C.A. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocarium jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia. **Biotropica** 25: 384-396.

SCHLÜTER, U.B. & CRAWFORD, R.M.M. 2001. Long-term anoxia tolerance in leaves of *Acorus calamus* L. and *Iris pseudacorus* L. **Journal of Experimental Botany** 52: 2213-2225.

SCHULZE, E.D.; BECK, E. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. 2005. **Plant Ecology**. Springer berlin, Heideberg, Germany, 702p.

SESTÁK, Z. 1985. **Photosynthesis during leaf development**. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.

SILVERTOWN, J.; DODD, M.E.; GOWING, D.J.G.; MOUNTFORD, J.O. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. **Nature** 400: 61-63.

SINGH, H.P.; SINGH, B.B. & RAM, P. 2001. Submergence tolerance of rainfed lowland rice: search for physiological marker traits. **Journal of Plant Physiology** 158: 883-889.

SMETHURST, C.F. & SHABALA, S. 2003. Screening methods for waterlogging tolerance in lucerne: comparative analysis of waterlogging effects on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, biomass and chlorophyll content. **Functional Plant Biology** 30: 335-343.

SOUSA, R.O.; BOHNEN, H. & MEURER, E.J. 2002. Composição da solução de um solo conforme a profundidade e o tempo de alagamento, utilizando novo método de coleta. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** 26: 343-348.

SOUZA, C.R.; SOARES, A.M. & REGINA, M.A. 2001. Trocas gasosas de mudas de videira, obtidas por dois porta-enxertos, submetidas à deficiência hídrica. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 36: 1221-1230.

STAGGMEIER, V.G.; MORELLATO, L.P.C. & GALETTI, M. 2007. Fenologia reprodutiva de Myrtaceae em uma ilha continental de Floresta Atlântica. **Revista Brasileira de Biociências** 5: 423-425.

SUGYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso. **Boletim do Instituto de Botânica de São Paulo** 11: 119-159.

TALORA, D.C. & MORELLATO, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 23: 13-26.

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

TOURNAIRE-ROUX, C.; SUTKA, M.; JAVOT, H.; GOUST, E.; GERBEAU, P.; LUU, D.T.; BLIGNY, R. & MAUREL, C. 2003. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating aquaporins. **Nature** 425: 393-397.

- TURNER, I.M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? **Functional Ecology** 8: 669-675.
- VAN ECK, W.H.J.M., VAN DER STEEG, H.M.; BLOM, C.W.P.M. & DE KROON, H. 2004. Is tolerance to summer flooding correlated with distribution patterns in river floodplains? A comparative study of 20 terrestrial grassland species. **Oikos** 107: 393-405.
- VAN TOAI, T.T. & BOLLES, C.S. 1991. Postanoxic injury in soybean (*Glycine max*) seedlings. **Plant Physiology** 97: 588-592.
- VARTAPETIAN, B.B. & JACKSON, M.B. 1997. Plant adaptation to anaerobic stress. **Annals of Botany** 79 (Suppl A): 3-20.
- VILLWOCK, J.A. *et al.* 2005. Geologia e geomorfologia de regiões costeiras. In: Souza, C.R.G. (ed.), **Quaternários do Brasil**. Editora Holos, Ribeirão Preto, Brasil.
- VISSER, E.J.W.; BOGEMANN, H.M.; Van de STREEG, R.P. & BLOM, C.W.P.M. 2000. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. **New Phytologist** 148: 93-103.
- VOESENEK, L.A.C.J.; COLMER, T.D.; PIERICK, R.; MILLENAAR, F.F. & PEETERS, A.J.M. 2006. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist** 170: 213-226.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. **Planta** 153: 376-378.
- VU, J.C.V. & YELENOSKY, G. 1991. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. **Physiologia Plantarum** 81: 7-14.
- WAGNER, P.A. & DREYER, E. 1997. Interactive effects of waterlogging and irradiance on the photosynthetic performance of seedlings from three oak species

displaying different sensitivities (*Quercus robur*, *Q. petraea*, and *Q. rubra*). **Annales des Sciences Forestières** 54: 409–429.

WALDHOFF, D.; FURCH, B. & JUNK, W.J. 2002. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicator for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. **Environmental and Experimental Botany** 48: 225-235.

WALDHOFF, D. & FURCH, B. 2002. Leaf morphology and anatomy in eleven tree species from Central Amazonian floodplains (Brazil). **Amazoniana** 17: 79–94.

WALDHOFF, D.; JUNK, W.J. & FURCH, B. 1998. Responses of three Central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences** 24: 237-252.

WAMPLE, R.L. & REID, D.M. 1979. The Role of Endogenous Auxins and Ethylene in the Formation of Adventitious Roots and Hypocotyl Hypertrophy in Flooded Sunflower Plants (*Helianthus annuus*). **Physiologia Plantarum** 45: 219-226.

WELLBURN, A.R. 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids using various solvents with spectrophotometer of different resolution. **Journal of Plant Physiology** 144: 307-313.

WITKOWSKI, E.T.F. & LAMONT, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia** 88: 486-493.

WITTMANN, F.; ANIUF, D. & JUNK, W.J. 2002. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. **Journal of Tropical Ecology** 18: 805-820.

WITTMANN, F. & JUNK, W.J. 2003. Sampling communities in Amazon white-water forests. **Journal of Biogeography** 30: 1533-1544.

WITTMANN, F.; JUNK, W.J. & PIEDADE, M.T.F. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the dynamic geomorphy interact with natural forest succession. **Forest Ecology and Management** 196: 199-212.

WITTMANN, F. & PAROLIN, P. 1999. Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. **Ecotropica** 5: 51-57.

WRIGHT, I.J. & WESTOBY, M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. **New Phytologist** 155: 403-416.

YORDANOVA, R.Y. & POPOVA, L.P. 2007. Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants. **Acta Physiologiae Plantarum** 29: 535-541.

YAMAMOTO, F.; SAKATA, T. & TERAZAWA, K. 1995. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. **Tree Physiology** 15: 793-719.

ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**, 4. ed. New Jersey: Prentice Hall.

ZHANG, J. & ZHANG, X. 1994. Can early wilting of old leaves account for much of the ABA accumulation in flooded pea plants? **Journal of Experimental Botany** 45: 1335-1342.

ZIPPARO, V.B.; GUILHERME, F.A.G.; ALMEIDA-SCABBIA, R.J. & MORELLATO, L.P.C. 2007. Levantamento florístico de Floresta Atlântica no sul do estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, base Saibadela. **Biota Neotropica** 5: 147-170.

X. ANEXOS

Anexo 1. Resultados da ANOVA para as características analisadas de plantas de *A. triplinervia* submetidas aos tratamentos não alagado e alagado ao longo do tempo.

Fontes de variação	Conteúdo de umidade específico		Massa foliar específica		Densidade foliar		Índice de esclerofilia foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	5.528	0.000	4.340	0.002	11.634	0.001	5.768	0.000
Tratamento	17.838	0.000	0.011	0.918	34.743	0.000	0.762	0.338
Tempo x Tratamento	1.024	0.423	1.349	0.257	2.516	0.036	1.948	0.095

Fontes de variação	Altura		Diâmetro do caule		Número de folhas		Área foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	16.126	0.000	11.134	0.000	4.220	0.002	25.377	0.000
Tratamento	20.340	0.000	5.567	0.023	38.993	0.000	28.097	0.000
Tempo x Tratamento	2.812	0.022	2.345	0.047	2.396	0.063	2.396	0.044

Fontes de variação	Massa seca do caule		Massa seca das folhas		Massa seca das raízes		Massa seca total	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	12.250	0.000	20.169	0.000	4.120	0.002	6.299	0.000
Tratamento	0.766	0.386	26.977	0.000	18.565	0.000	7.357	0.100
Tempo x Tratamento	2.812	0.220	1.973	0.091	0.644	0.694	0.440	0.848

Fontes de variação	Rais/Parte aérea		Taxa de assimilação de carbono		Condutância estomática		Eficiência do uso da água	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	2,195	0.062	11,510	0,000	6,944	0,000	18,927	0,000
Tratamento	18,124	0.000	157,01	0,000	26,254	0,000	74,030	0,000
Tempo x Tratamento	2,232	0.059	8,008	0,000	12,333	0,000	4,015	0,000

Continua

Fontes de variação	Concentração de clorofila		Concentração de Xantofila + Carotenóides	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tempo	4,157	0,002	15,603	0,000
Tratamento	13,780	0,001	18,387	0,000
Tempo x Tratamento	0,934	0,448	2,085	0,075

Anexo 2. Resultados da ANOVA para as características analisadas de plantas de *N. oppositifolia* submetidas aos tratamentos não alagado e alagado ao longo do tempo.

Fontes de variação	Conteúdo de umidade específico		Massa foliar específica		Densidade foliar		Índice de esclerofilia foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	7.157	0.000	4.988	0.000	66.212	0.000	10.887	0.000
Tratamento	2.608	0.112	0.193	0.662	0.835	0.365	0.482	0.490
Tempo x Tratamento	0.592	0.735	0.557	0.762	0.993	0.439	0.435	0.852

Fontes de variação	Altura		Diâmetro do caule		Número de folhas		Área foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	43.350	0.000	26.264	0.000	3.710	0.004	14.80	0.000
Tratamento	22.407	0.000	30.913	0.000	38.993	0.000	55.185	0.000
Tempo x Tratamento	1.559	0.176	4.102	0.002	1.334	0.258	3.451	0.006

Fontes de variação	Massa seca do caule		Massa seca das folhas		Massa seca das raízes		Massa seca total	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	23.101	0.000	16.855	0.000	7.926	0.000	20.797	0.000
Tratamento	17.110	0.000	40.139	0.000	57.519	0.000	54.035	0.000
Tempo x Tratamento	2.187	0.058	3.869	0.003	6.379	0.000	6.654	0.000

Fontes de variação	Raiz/Parte aérea		Taxa de assimilação de carbono		Condutância estomática		Eficiência do uso da água	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	0,787	0.587	50,620	0,000	10,360	0,000	19,511	0,000
Tratamento	60,208	0.000	204,54	0,000	17,893	0,000	68,147	0,000
Tempo x Tratamento	5,170	0.000	21,753	0,000	7,604	0,000	20,508	0,000

Continua

Fontes de variação	Concentração de clorofila		Concentração de Xantofila + Carotenóides	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tempo	3,180	0,010	10,586	0,000
Tratamento	8,858	0,004	6,210	0,055
Tempo x Tratamento	0,345	0,910	0,188	0,979

Anexo 3. Resultados da ANOVA para as características analisadas de plantas de *E. umbelliflora* submetidas aos tratamentos não alagado e alagado ao longo do tempo.

Fontes de variação	Conteúdo de umidade específico		Massa foliar específica		Densidade foliar		Índice de esclerofilia foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	30.507	0.000	1.898	0.097	26.099	0.000	2.002	0.000
Tratamento	19.174	0.000	1.048	0.310	2.478	0.121	5.609	0.338
Tempo x Tratamento	3.301	0.007	1.440	0.216	0.396	0.897	2.340	0.699

Fontes de variação	Altura		Diâmetro do caule		Número de folhas		Área foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	35.307	0.000	19.166	0.000	5.138	0.000	18.772	0.000
Tratamento	74.018	0.000	72.564	0.000	43.973	0.000	88.113	0.000
Tempo x Tratamento	8.221	0.000	4.707	0.001	2.908	0.015	5.264	0.000

Fontes de variação	Massa seca do caule		Massa seca das folhas		Massa seca das raízes		Massa seca total	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	25.185	0.000	21.842	0.000	29.178	0.000	31.665	0.000
Tratamento	50.828	0.000	49.727	0.000	219.156	0.000	95.857	0.000
Tempo x Tratamento	7.718	0.000	3.961	0.002	17.155	0.000	8.761	0.000

Fontes de variação	Raiz/Parte aérea		Taxa de assimilação de carbono		Condutância estomática		Eficiência do uso da água	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	2,155	0.061	18,012	0,000	9,275	0,000	17,251	0,000
Tratamento	51,928	0.000	106,44	0,000	31,091	0,000	2,984	0,092
Tempo x Tratamento	4,166	0.020	14,313	0,000	8,695	0,000	2,812	0,002

Continua

Fontes de variação	Concentração de clorofila		Concentração de Xantofila + Carotenóides	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tempo	27,143	0,000	3,802	0,003
Tratamento	5,249	0,026	2,950	0,050
Tempo x Tratamento	5,061	0,000	2,902	0,016

Anexo 4. Resultados da ANOVA para as características analisadas de plantas de *G. schaueriana* submetidas aos tratamentos não alagado e alagado ao longo do tempo.

Fontes de variação	Conteúdo de umidade específico		Massa foliar específica		Densidade foliar		Índice de esclerofilia foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	10.325	0.000	3.663	0.015	11.836	0.000	28.464	0.000
Tratamento	2.777	0.106	15.981	0.000	5.272	0.000	7.304	0.011
Tempo x Tratamento	1.584	0.204	1.314	0.287	2.882	0.039	3.314	0.023

Fontes de variação	Altura		Diâmetro do caule		Número de folhas		Área foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	32.597	0.000	49.340	0.000	2.470	0.066	35.262	0.000
Tratamento	35.083	0.000	60.881	0.000	38.055	0.000	89.777	0.000
Tempo x Tratamento	11.287	0.000	18.422	0.000	9.675	0.000	35.326	0.000

Fontes de variação	Massa seca do caule		Massa seca das folhas		Massa seca das raízes		Massa seca total	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	21.924	0.000	27.719	0.000	4.906	0.004	17.944	0.000
Tratamento	25.632	0.000	50.391	0.000	5.374	0.027	25.924	0.000
Tempo x Tratamento	15.479	0.000	24.360	0.000	4.711	0.005	14.787	0.000

Fontes de variação	Raiz/Parte aérea		Taxa de assimilação de carbono		Condutância estomática		Eficiência do uso da água	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	1,069	0,389	19,878	0,000	4,264	0,000	17,759	0,000
Tratamento	0,019	0,890	333,23	0,000	24,284	0,000	68,541	0,000
Tempo x Tratamento	0,478	0,752	9,780	0,000	4,250	0,000	8,825	0,000

Continua

Fontes de variação	Concentração de clorofila		Concentração de Xantofila + Carotenóides	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tempo	9,287	0,000	3,253	0,025
Tratamento	10,130	0,063	3,067	0,090
Tempo x Tratamento	1,243	0,487	1,249	0,311

Anexo 5. Resultados da ANOVA para as características analisadas de plantas de *G. opposita* submetidas aos tratamentos não alagado e alagado ao longo do tempo.

Fontes de variação	Conteúdo de umidade específico		Massa foliar específica		Densidade foliar		Índice de esclerofilia foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	6.333	0.003	4.960	0.008	109.985	0.000	1.497	0.235
Tratamento	5.402	0.029	2.393	0.135	0.916	0.348	3.486	0.072
Tempo x Tratamento	1.842	0.166	0.539	0.660	0.182	0.908	0.407	0.749

Fontes de variação	Altura		Diâmetro do caule		Número de folhas		Área foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	25.492	0.000	7.993	0.000	2.877	0.052	3.717	0.022
Tratamento	56.268	0.000	22.044	0.000	7.911	0.009	43.108	0.000
Tempo x Tratamento	11.938	0.000	6.270	0.002	0.996	0.408	7.893	0.001

Fontes de variação	Massa seca do caule		Massa seca das folhas		Massa seca das raízes		Massa seca total	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	12.730	0.000	6.148	0.002	8.309	0.000	12.760	0.000
Tratamento	23.078	0.000	49.361	0.000	35.122	0.000	43.312	0.000
Tempo x Tratamento	7.754	0.001	8.962	0.000	7.162	0.001	10.381	0.000

Fontes de variação	Raiz/Parte aérea		Taxa de assimilação de carbono		Condutância estomática		Eficiência do uso da água	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	0,405	0,751	38,904	0,000	4,655	0,000	8,774	0,000
Tratamento	2,015	0,166	271,50	0,000	12,487	0,001	26,600	0,000
Tempo x Tratamento	0,472	0,704	25,010	0,000	9,549	0,000	7,257	0,000

Continua

Fontes de variação	Concentração de clorofila		Concentração de Xantofila + Carotenóides	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tempo	5,501	0,000	2,069	0,070
Tratamento	1,584	0,218	0,741	0,396
Tempo x Tratamento	2,148	0,115	0,628	0,603

Anexo 6. Resultados da ANOVA para as características analisadas de plantas de *G. gomeziana* submetidas aos tratamentos não alagado e alagado ao longo do tempo.

Fontes de variação	Conteúdo de umidade específico		Massa foliar específica		Densidade foliar		Índice de esclerofilia foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	7.542	0.001	1.347	0.283	1.044	0.393	2.631	0.071
Tratamento	0.000	0.983	0.579	0.454	0.841	0.369	1.986	0.171
Tempo x Tratamento	0.006	0.999	0.162	0.162	0.230	0.847	0.445	0.723

Fontes de variação	Altura		Diâmetro do caule		Número de folhas		Área foliar	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	87.461	0.000	72.837	0.000	1.536	0.229	43.508	0.000
Tratamento	171.06	0.000	89.173	0.000	47.676	0.000	159.80	0.000
Tempo x Tratamento	49.628	0.000	29.973	0.000	13.375	0.000	49.104	0.000

Fontes de variação	Massa seca do caule		Massa seca das folhas		Massa seca das raízes		Massa seca total	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	35.967	0.000	38.782	0.000	45.100	0.000	42.835	0.000
Tratamento	73.241	0.000	129.66	0.000	111.47	0.000	118.16	0.000
Tempo x Tratamento	25.459	0.000	39.745	0.000	41.871	0.000	39.122	0.000

Fontes de variação	Raiz/Parte aérea		Taxa de assimilação de carbono		Condutância estomática		Eficiência do uso da água	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Tempo	6,788	0,002	80,520	0,000	11,093	0,000	9,047	0,000
Tratamento	6,714	0,015	338,47	0,000	0,008	0,928	56,880	0,000
Tempo x Tratamento	2,397	0,091	36,550	0,000	18,863	0,000	8,651	0,000

Continua

Fontes de variação	Concentração de clorofila		Concentração de Xantofila + Carotenóides	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Tempo	4,829	0,009	1,269	0,308
Tratamento	13,782	0,001	14,241	0,001
Tempo x Tratamento	2,513	0,083	2,327	0,100