

SECRETÁRIA  
DE  
PÓS-GRADUAÇÃO  
I. B.

**TOSHICO ONIKI**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato a)  
Toshico Oniki 16  
03  
e aprovada pela Comissão Julgadora. 95



**ALGUNS ASPECTOS DA FORMAÇÃO DE  
PNEUMATÓFOROS EM *Ludwigia laruotteana*  
(CAMBESS.) HARA - ONAGRACEAE**

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

Orientador: Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio

CAMPINAS  
1995



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	TIUNICAMP
	On4a
V. Es.	
TIPO BC	24461
PROC.	433/95
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	10/05/95
N.º CPD	

Um. 00068944-9

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA CENTRAL - UNICAMP

Oniki, Toshiko

On4a Alguns aspectos da formacao de pneumatoforos em *Ludwigia laruotteana* (Cambess) Hara-Onagraceae / Toshiko Oniki. - -  
Campinas, SP : Is.n.1, 1995.

Orientador : Ivany Ferraz Marques Valio.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia.

I. *Ludwigia laruotteana*. 2. Inundacoes. 3. Pneumatoforo.  
4. Aeracao. 5. Etileno. I. Valio, Ivany Ferraz Marques.  
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.  
III. Titulo.

As capacidades intelectuais devem determinar em grande parte o que o cientista é capaz de fazer, mas a sua motivação e suas oportunidades de ambiente ajudam a determinar o que ele fará.

Guilford

UM DIA DE CHUVA é tão belo como um dia de sol.

Ambos existem; cada um como é.

Alberto Caeiro

Dedicado com amor  
ao Maurício e ao Serguei.  
Compartilhamos e perseveramos.

## AGRADECIMENTOS

Para a concretização desta tese, houve apoio e interação de várias pessoas e entidades. Todos colaboraram na execução do trabalho científico e na formação como pesquisadora. A elas, meus agradecimentos.

À Universidade Estadual de Campinas e ao Departamento de Fisiologia Vegetal, pelo suporte necessário na execução deste trabalho.

À Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo e à FAEP, da Unicamp, pelo auxílio financeiro.

Ao Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio, pela orientação e confiança para a realização deste trabalho e pela amizade e apoio. Meu reconhecimento por ter-me iniciado na pesquisa e pelo estímulo contínuo.

Aos Profs. Dr. Ladaslav Sodek e Maria de Fátima D. A. Pereira pela discussão e ensinamentos valiosos prestados durante a elaboração do trabalho experimental.

Aos membros da pré-banca, Prof. Dr. Ladaslav Sodek, Profa. Dra. Maria de Fátima D. A. Pereira e Profa. Dra. Marlene Aparecida Schiavinato pela revisão crítica e sugestões.

Ao Prof. Dr. Jorge Tamashiro, do Departamento de Botânica pela identificação da planta.

À Profa. Dra. Odete da Universidade Federal de São Carlos, pela orientação na determinação de oxigênio dissolvido na água. Também aos Profs. Drs. João Juarez e Walter, e ao funcionário João G. da Silva pelas sugestões e colaboração nesta etapa.

Ao Prof. Dr. Newton Roberto Bonifácio e à funcionária Célia Panzarin Gonçalves, do Departamento de Água e Solo da Unicamp pela orientação e colaboração na determinação da porosidade e pH do solo.

Ao Prof. Dr. Caio Sanches do Departamento de Térmica e Fluidos, da Unicamp pelas medidas de  $O_2$  e  $CO_2$ .

Aos funcionários, em especial às pessoas de Sebastião Gonçalves pelo acompanhamento contínuo nas coletas e apoio, João Humberto e Sebastiana Rodrigues Vieira dos Santos pelo auxílio técnico e amizade.

Aos funcionários, Pedro Ariolli e Eduardo Calixto Oliveira pela colaboração nos experimentos na casa de vegetação.

Aos funcionários Dulce R. G. Joaquim, Marcus Luciano Neaime Dulcinéia Pereira de Souza e Maria Aparecida Santos Freitas pelo apoio e amizade.

À Luzia e Lorenza pela atenção e convívio.

À funcionária Isabel, do laboratório de Ecologia, pelo empréstimo de algumas vidrarias.

Aos funcionários da Biblioteca do Instituto de Biologia pela colaboração, paciência e amizade.

Aos funcionários da Sub-Comissão da Pós-Graduação do Curso de Biologia Vegetal, Josênia e Carlos, pela atenção e amizade.

À Rogéria Pereira de Souza pelo auxílio na análise estatística dos dados, pela primeira leitura do manuscrito, auxílio no computador e pelo apoio contínuo durante todas as etapas da tese.

À Ana Cecília Goes Horta pela elucidação na parte estequiométrica e incentivo.

Aos companheiros da pós-graduação: Cláudia Haddad, Ana Cecília, Cyntia Wachowicz, Tatiana, Zenith, Julieta, João, Lurdes, Dalila, Felício, Vilma, Leandro, Giulio, Simoninha, Eliana Chagas, Ângela, Jamil, Sílvia, Regininha, Eliana Akie, Vitor, Íria, Leila e Cecília Nahomi, pela companhia e apoio, fundamentais para a realização do trabalho.

Aos meus pais, Tatsuo e Yoshie e irmãos, Yoshika, Shiroyuki, Hiromi, Etsuko, Nobuyuki, Hiroco e Kazuko que me apoiaram e incentivaram.

Ao Maurício, pela colaboração e discussão do trabalho, pela companhia e incentivo constantes e pelo carinho.

Ao meu filho Serguei, pela paciência, ternura e compreensão principalmente nos momentos mais difíceis.

Finalmente quero expressar meus agradecimentos a todos que participaram deste trabalho, mas que por causa de um breve momento, eu possa ter-me esquecido de mencionar.

Muito obrigada!

# ÍNDICE GERAL

I INTRODUÇÃO .....	1
II REVISÃO BIBLIOGRÁFICA: ASPECTOS RELEVANTES DA LITERATURA .....	5
III MATERIAL E MÉTODOS .....	20
2. ENRAIZAMENTO .....	20
3. CULTIVO COM TERRA .....	20
4. CULTIVO HIDROPÔNICA .....	21
5. IDADE DAS PLANTAS .....	21
6. EXPERIMENTOS DE ALAGAMENTO E SUBMERSÃO .....	21
6.1. CONDIÇÕES GERAIS .....	21
6.2. ALAGAMENTO COM SOLUÇÃO NUTRITIVA E COM ÁGUA NOS SUBSTRATOS VERMICULITA, AREIA E TERRA .....	22
6.3. SUBMERSÃO E ALAGAMENTO (AERADOS E NÃO AERADOS) .....	22
6.4. AERAÇÃO (EM HIDROPÔNICA) E PRESENÇA OU AUSÊNCIA DO PNEUMATÓFORO NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS .....	23
7. MEDIDAS DE CRESCIMENTO .....	24
8. DETERMINAÇÃO DO CONTEÚDO DE CLOROFILA .....	24
9. POROSIDADE OU ESTIMATIVA DA PORCENTAGEM DE AERÊNQUIMA .....	25
10. DETERMINAÇÃO DA QUANTIDADE DE OXIGÊNIO DISSOLVIDO NA ÁGUA, POROSIDADE E pH DO SOLO .....	26
a. MÉTODO DO OXIGÊNIO DISSOLVIDO .....	26
b. POROSIDADE DO SOLO .....	27

c. pH DO SOLO .....	29
11. OCORRÊNCIA DE PNEUMATÓFORO, CAULE AERENQUIMATOSO E RAIZ EM ESTACAS .....	29
a. DISPOSIÇÃO DA ESTACA E REGULADORES DE CRESCIMENTO, PERCLORATO DE MERCÚRIO E NaOH .....	29
a <sub>1</sub> . DISPOSIÇÃO DA ESTACA .....	29
a <sub>2</sub> . REGULADORES DE CRESCIMENTO .....	29
a <sub>3</sub> . SUBSTÂNCIAS QUÍMICAS .....	30
12. QUANTIFICAÇÃO DE O <sub>2</sub> E CO <sub>2</sub> .....	31
13. ESTACAS EM CONDIÇÕES DE ANAEROBIOSE .....	31
14. NITROGÊNIO .....	32
15. DOSAGEM DE ETILENO EM ESTACAS E PLANTAS .....	33
a. ESTACAS .....	33
b. PLANTAS .....	33
c. DOSAGEM DE ETILENO .....	33
16. ANÁLISE ESTATÍSTICA .....	34
IV. RESULTADOS .....	35
1. ALAGAMENTO COM SOLUÇÃO NUTRITIVA E COM ÁGUA NOS SUBSTRATOS VERMICULITA, AREIA E TERRA .....	35
a. COMPRIMENTO DO CAULE .....	35
b. NÚMERO DE BROTAÇÕES E DE FOLHAS .....	35
c. NÚMERO DE PNEUMATÓFOROS .....	38
d. MASSA DE MATÉRIA SECA .....	38
2. EFEITO DA SUBMERSÃO E ALAGAMENTO (AERADOS E NÃO AERADOS) EM PLANTAS COM 32 E 73 DIAS DE IDADE .....	42
a. COMPRIMENTO DO CAULE .....	42

b. NÚMERO DE BROTAÇÕES E DE FOLHAS .....	42
c. NÚMERO DE PNEUMATÓFOROS .....	44
d. MASSA DE MATÉRIA SECA .....	44
3. EFEITO DA AERAÇÃO (EM HIDROPÔNICA) E DO PNEUMATÓFORO NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS .....	47
a. APARECIMENTO DE PNEUMATÓFOROS .....	47
b. MASSA DE MATÉRIA SECA .....	50
4. CLOROFILA .....	50
5. POROSIDADE DO TECIDO .....	50
6. DETERMINAÇÃO DA QUANTIDADE DE OXIGÊNIO DISSOLVIDO NA ÁGUA E POROSIDADE DO SOLO .....	53
7. APLICAÇÃO DE VÁCUO E SUBSTITUIÇÃO DE OXIGÊNIO POR NITROGÊNIO E PERCLORATO DE MERCÚRIO .....	55
8. APARECIMENTO DE PNEUMATÓFOROS, CAULE AERENQUIMATOSO E RAÍZES .....	58
I INFLUÊNCIA DA DISPOSIÇÃO DA ESTACA .....	60
II EFEITO DE SUBSTÂNCIAS REGULADORAS DE CRESCIMENTO .....	60
1. ÁCIDO GIBERÉLICO (GA <sub>3</sub> ) .....	60
2. 6-BENZIL-AMINOPURINA (6-BA) .....	63
3. ÁCIDO 3-INDOLBUTÍRICO (IBA) .....	63
4. ÁCIDO ABSCÍSICO (ABA) .....	67
5. ÁCIDO 2-CLOROETIL-FOSFÔNICO (ETREL) .....	67
6. PERCLORATO DE MERCÚRIO .....	67
7. PERCLORATO DE MERCÚRIO, NOH e CO <sub>2</sub> .....	71
9. QUANTIFICAÇÃO DE O <sub>2</sub> E CO <sub>2</sub> .....	71
10. ESTACAS EM CONDIÇÕES DE ANAEROBIOSE .....	73
11. DOSAGEM DE ETILENO EM PLANTAS E ESTACAS .....	73

V. DISCUSSÃO .....	75
A. PLANTAS INTACTAS .....	75
B. RESPOSTAS DE ESTACAS À FORMAÇÃO DE PNEUMATÓFOROS .....	89
VI. CONCLUSÕES .....	94
VII. RESUMO .....	95
VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	97

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Comprimento do caule em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com solução nutritiva e não alagadas nos substratos vermiculita e areia, durante 28 dias .....36
- Figura 2. Comprimento do caule em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com água e não alagadas nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias .....36
- Figura 3. Número médio de brotações em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com solução nutritiva e não alagadas nos substratos vermiculita e areia, durante 28 dias .....37
- Figura 4. Número médio de brotações de plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com água e não alagadas nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias .....37
- Figura 5. Número médio de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com solução nutritiva e não alagadas nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias .....39
- Figura 6. Número médio de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com água, nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias .....39
- Figura 7. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com solução nutritiva e não alagadas, nos substratos vermiculita e areia, durante 28 dias .....40

Figura 8. Massa de matéria seca de parte aérea e planta toda em plantas de <i>Ludwigia laruotteana</i> alagadas com solução nutritiva e não alagadas, nos substratos vermiculita e areia, durante 28 dias .....	40
Figura 9. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha de <i>Ludwigia laruotteana</i> em plantas alagadas com água e não alagadas, nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias .....	41
Figura 10. Massa de matéria seca de parte aérea e planta toda de <i>Ludwigia laruotteana</i> em plantas alagadas com água e não alagadas, nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias .....	41
Figura 11. Comprimento do caule em plantas de <i>Ludwigia laruotteana</i> com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração, e drenadas durante 28 dias .....	43
Figura 12. Comprimento do caule em plantas de <i>Ludwigia laruotteana</i> com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração, e drenadas durante 28 dias .....	43
Figura 13. Número médio de brotações em plantas de <i>Ludwigia laruotteana</i> com 32 dias de idade submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....	45
Figura 14. Número médio de brotações em plantas de <i>Ludwigia laruotteana</i> com 73 dias de idade submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....	45
Figura 15. Número médio de pneumatóforos em plantas de <i>Ludwigia laruotteana</i> com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....	46

- Figura 16. Número médio de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia laruotteana* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....46
- Figura 17. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha de plantas de *Ludwigia laruotteana* com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....48
- Figura 18. Massa de matéria seca da parte aérea e planta toda de plantas de *Ludwigia laruotteana* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....48
- Figura 19. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha de plantas de *Ludwigia laruotteana* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....49
- Figura 20. Massa de matéria seca de parte aérea e planta toda de plantas de *Ludwigia laruotteana* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....49
- Figura 21. Número de pneumatóforos removidos e não removidos de plantas de *Ludwigia laruotteana* aeradas e não-aeradas em hidropônica durante 35 dias .....51
- Figura 22. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha de plantas de *Ludwigia laruotteana* aeradas e não aeradas com e sem remoção dos pneumatóforos durante 35 dias .....51
- Figura 23. Massa de matéria seca de parte aérea e planta toda de plantas de *Ludwigia laruotteana* aeradas e não aeradas com e sem remoção dos pneumatóforos durante 35 dias .....52

Figura 24. Influência da disposição da estaca de <i>Ludwigia larotteana</i> no número de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C .....	61
Figura 25. Influência da disposição da estaca de <i>Ludwigia larotteana</i> no número de caule aerenquimatoso em luz branca e na temperatura de 30°C .....	61
Figura 26. Influência da disposição da estaca no número de estacas de <i>Ludwigia larotteana</i> enraizadas, em luz branca e na temperatura de 30°C .....	62
Figura 27. Efeito de ácido giberélico (GA <sub>3</sub> ) no número de pneumatóforos em estacas de <i>Ludwigia larotteana</i> em luz branca e na temperatura de 30°C .....	64
Figura 28. Efeito de 6-benzil amino purina (6-BA) no número de pneumatóforos em estacas de <i>Ludwigia larotteana</i> em luz branca, na temperatura de 30°C .....	65
Figura 29. Efeito de ácido 3-indolbutírico (IBA) no número de pneumatóforos em estacas de <i>Ludwigia larotteana</i> em luz branca e na temperatura de 30°C .....	66
Figura 30. Efeito de ácido abscísico (ABA) no número de pneumatóforos em estacas de <i>Ludwigia larotteana</i> em luz branca e na temperatura de 30°C .....	68
Figura 31. Efeito de ácido 2-cloroetilfosfônico (etrel) no número de pneumatóforos em estacas de <i>Ludwigia larotteana</i> em luz branca e na temperatura de 30°C .....	69
Figura 32. Efeito de perclorato de mercúrio no número de pneumatóforos em estacas de <i>Ludwigia larotteana</i> em luz branca e na temperatura de 30°C .....	70

- Figura 33. Efeito de perclorato de mercúrio no número de estacas de *Ludwigia laruotteana* com caule aerenquimatoso em luz branca e na temperatura de 30°C .....70
- Figura 34. Efeito de perclorato de mercúrio e NaOH no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia laruotteana* em luz branca e na temperatura de 30°C .....72
- Figura 35. Efeito de perclorato de mercúrio e NaOH no número de estacas de *Ludwigia laruotteana* com caule aerenquimatoso em luz branca e na temperatura de 30°C .....72

## ÍNDICE DE TABELAS

- Tabela 1. Conteúdo total de clorofila em discos de folhas de plantas de *Ludwigia laruotteana* submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias .....54
- Tabela 2. Porcentagem de ar (porosidade) quantificada pelo método do picnômetro, de pneumatóforo, raiz e caule de plantas aeradas e não aeradas .....56
- Tabela 3. Quantidade de oxigênio dissolvido na água de vaso pelo método de Winkler após 2, 5 e 31 dias.....56
- Tabela 4. Temperatura da água coletada dos vasos nos períodos de 2, 5 e 31 dias .....57
- Tabela 5. Variação do pH da água coletada dos vasos nos períodos de 2, 5 e 31 dias .....57
- Tabela 6. Número médio de pneumatóforos em plantas alagadas de *Ludwigia laruotteana* em diferentes substratos nos períodos de 2, 5 e 31 dias .....57
- Tabela 7. Porosidade de diferentes substratos e pH do solo .....59
- Tabela 8. Número de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia laruotteana*, com envolvimento ou não do vaso por 1 ou 2 sacos plásticos e substituição dos gases por N<sub>2</sub>, ou uso de perclorato de mercúrio .....59
- Tabela 9. Porcentagem de estacas de *Ludwigia laruotteana* que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C quanto à disposição da estaca ....62

Tabela 10. Porcentagem de estacas de <i>Ludwigia laruotteana</i> que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de ácido giberélico (GA <sub>3</sub> ) .....	64
Tabela 11. Porcentagem de estacas de <i>Ludwigia laruotteana</i> que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de 6-benzil amino purina (6-BA) .....	65
Tabela 12. Porcentagem de estacas de <i>Ludwigia laruotteana</i> que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de ácido 3-indolbutírico (IBA) .....	66
Tabela 13. Porcentagem de estacas de <i>Ludwigia laruotteana</i> que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C .Efeito de ácido abscísico (ABA) .....	68
Tabela 14. Porcentagem de estacas de <i>Ludwigia laruotteana</i> que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de ácido 2-cloroetilfosfônico (etrel) .....	69
Tabela 15. Quantidade de O <sub>2</sub> e CO <sub>2</sub> presentes no tubo de ensaio .....	74
Tabela 16. Número de pneumatóforos, aparecimento de caule aerenquimatoso e raízes em estacas de <i>Ludwigia laruotteana</i> mantidas em tubos de ensaio selados com tampas de borracha em luz branca e na temperatura de 30°C .....	74
Tabela 17. Número de pneumatóforos em estacas de <i>Ludwigia laruotteana</i> mantidas em nitrogênio e perclorato de mercúrio .....	74

Tabela 18. Número médio de brotações e de folhas em estacas de  
*Ludwigia laruotteana* após 15 dias de tratamento  
.....74

## I. INTRODUÇÃO

As espécies de Onagraceae, tribo Jussiaeae, pertenciam tradicionalmente a três gêneros: *Jussiaea*, com estames duas vezes mais numerosos que as sépalas, *Ludwigia* com número de estames igual ao número de sépalas e *Oocarpon*, com estames iguais aos de *Ludwigia*, porém sementes firmemente circundadas pelo endocarpo. Posteriormente, BRENAN (1953 apud SANCHES, 1968), juntou *Ludwigia* e *Jussiaea* num único gênero, e utilizou somente o nome de *Jussiaea*. HARA (1953 apud SANCHES, 1968), mostrou que a escolha do nome do gênero feita por Brenan foi errônea, pois o primeiro gênero a ser descrito foi *Ludwigia*, em 1753 por LINNAEUS. O nome válido é ainda *Ludwigia*, pois este é o primeiro a aparecer (SANCHES, 1968).

O gênero *Ludwigia* apresenta mais de 70 espécies conhecidas, sendo todas de habitats úmidos em regiões temperadas e tropicais ao redor do mundo (EYDE, 1977).

*Ludwigia laruotteana* (Cambess.) Hara é conhecida popularmente como cruz de malta (BACCHI et al., 1984). Esta espécie pertence à Ordem Myrtales, subordem Myrtinae, família Onagraceae. Sua distribuição compreende no Brasil: Mato Grosso, Minas Gerais e São Paulo. Ocorre em beira de mata e campo aberto, demonstrando nítida preferência por locais às margens de lagos e córregos, sendo de ocorrência marcante em culturas de várzeas ((SANCHES, 1968; BACCHI et al., 1984).

*L. laruotteana* caracteriza-se por ser um arbusto que atinge até 1,2 metros de altura. As folhas são lanceolar oblongas até oblongo-elípticas, curto-acuminadas com pecíolo de 4-7 mm de comprimento. Apresentam-se com 8 cm de comprimento por 2,0 a 3,5 cm de largura nas maiores, mas gradualmente tornam-se menores em direção à extremidade dos ramos ou caule. Observa-se bastante variação no formato e pilosidade das folhas. A floração ocorre intensamente entre os meses de fevereiro e junho; a corola é formada por pétalas amarelas. A frutificação ocorre nos meses posteriores aos do florescimento; o fruto é do tipo cápsula obcônica. As sementes são

multisseriadas, com rafe destacada, mas de largura menor que a da semente (HOEHNE, 1947; SANCHES, 1968; BACCHI et al., 1984).

As macrófitas aquáticas, em sua maioria, são plantas capazes de viver tanto em ambiente aquático como terrestre e nestes casos são denominadas plantas anfíbias, isto é, também ocorrem naturalmente em ambiente seco ou úmido. Normalmente estas plantas produzem formas terrestres (aéreas) e aquáticas (submersas) caracteristicamente bem distintas, dependendo das condições do meio no qual se desenvolvem. As estruturas vegetativas são mais facilmente modificadas que as reprodutivas, praticamente constantes, quando se passa de um meio para outro (STEBBINS, 1963; JONES & LUCHSINGER, 1979). São pertencentes ao primeiro nível trófico de um ecossistema (produtores primários), ocorrendo em regiões brejosas, pantanosas (charcos, várzeas) ou no interior de massas de água.

De acordo com ARBER (1920) e SCULTHORPE (1967), as macrófitas aquáticas podem ser classificadas em:

A. Macrófitas aquáticas enraizadas (presas, fixas) no substrato.

1. Macrófitas emersas,
2. Macrófitas de folhas flutuantes,
3. Macrófitas submersas.

B. Macrófitas aquáticas que flutuam livremente (livre-natantes).

Segundo HOEHNE (1948) é considerável o número de plantas anfíbias, e muitas delas aparecem na família Onagraceae, onde nas formas aquáticas, existem também raízes pneumatóforas, com a dupla função de arejadoras e flutuadoras. *L. larotteana* é uma planta anfíbia, rasteira quando em ambiente aquático. Quando em ambiente terrestre, à medida que se estende o seu crescimento e desenvolvimento, os caules vão se tornando mais lenhosos e de coloração vermelho-escuro. Depois que se intensifica este aspecto lenhoso o caule adquire a coloração parda.

Quando em ambiente aquático, em *L. larotteana*, ocorre o aparecimento de raízes que crescem para cima, ou pneumatóforos (estruturas entumescidas de coloração branca a prateada). De acordo

com FAHN (1982) as projeções de raízes aéreas, geotropicamente negativas, são denominadas pneumatóforos, e são comumente produzidas em habitats de brejo. Estas raízes serviriam para troca de gás. Em *Jussiaea* e outras hidrófitas emersas, elas crescem eretas a partir dos caules. Em corte transversal o estelo estreito do pneumatóforo é rodeado por um aerênquima muito amplo que é produzido por um felogênio. Os pneumatóforos que ocorrem em *Ludwigia* são diferentes daqueles que ocorrem em plantas de mangue ou em espécies arbóreas em áreas úmidas, *Avicennia* (CHAPMAN, 1909 apud FAHN, 1982), *Amoora*, *Carapa* e *Heritiera* (GROOM & WILSON, 1925). Nestas espécies os pneumatóforos possuem lenticelas.

ELLMORE (1981) estudou o dimorfismo da raiz em *Ludwigia peploides*. Descreveu o surgimento nos caules de 2 tipos distintos de raízes, que ele denominou a raiz que cresce para baixo (RCBaixo) e a raiz que cresce para cima (RCCima). Verificou também que o tecido lacunoso na raiz que cresce para cima é derivado do córtex primário ao invés de um meristema secundário tal como um felogênio. Na raiz que cresce para cima, o desenvolvimento do tecido esponjoso é proveniente de um processo ordenado, ao invés da formação lisígena dos espaços de gás pela morte das células. O autor mostrou também, que os conteúdos de  $O_2$  e  $CO_2$  liberados da raiz que cresce para cima são idênticos àqueles dos caules e que a corrente de gás para abruptamente, se a raiz é separada do caule.

As plantas possuem exigência tanto de uma rápida troca gasosa com seu ambiente quanto de uma quantidade de água suficiente para suprir as necessidades de crescimento e evaporação. O excesso de um ou de outro, imposto por abundância ou escassez de água leva ao estresse e conseqüentemente à perda de produtividade da planta ou mesmo morte (JACKSON & DREW, 1984).

A inundação diminui a difusão gasosa entre o solo e o ar, induzindo alterações no solo e em plantas. No solo, os principais produtos da decomposição anaeróbica da matéria orgânica são  $CO_2$ , metano e materiais húmicos. O metabolismo anaeróbico de bactérias produz substâncias, muitas delas transitórias, não encontradas em solos aeróbicos: gases, hidrocarbonetos, álcoois, carbonilas, ácidos

graxos voláteis, ácidos fenólicos e compostos de enxofre voláteis (PONNAMPERUMA, 1984).

As alterações morfológicas devido à inundação variam com a espécie, existindo respostas típicas em algumas delas. Entre elas podem ser citadas, hipertrofia do caule e o desenvolvimento do tecido aerênquima, hipertrofia das lenticelas nos caules, regeneração de novas raízes a partir de raízes originais e formação de pneumatóforos. Estas alterações são consideradas adaptativas por alguns pesquisadores, facilitando a troca de gases dissolvidos na água de inundação. Os mecanismos de adaptação ao meio ambiente são de suma importância para a sobrevivência da espécie.

Estes mecanismos têm sido estudados ao longo do tempo devido a sua importância para a sobrevivência e desenvolvimento das plantas. Ainda assim restam muitas interrogações em torno dos processos internos que são desencadeados devido à pressão do ambiente tanto a nível estrutural como hormonal.

Tais mecanismos estão presentes de forma acentuada na espécie *L. laruotteana*, como aerênquima e pneumatóforos.

O presente trabalho contribui para a compreensão dos fatores envolvidos nestes mecanismos, em particular, no surgimento de pneumatóforos.

## II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA: ALGUNS ASPECTOS RELEVANTES

As raízes constituem a porção inferior da planta e comumente desenvolvem-se abaixo da superfície do solo, embora existam raízes que crescem no ar. Existe muita variabilidade na forma e estrutura das raízes. Esta variabilidade em muitos casos, está relacionada à função das raízes, isto é, se elas são raízes de armazenamento, raízes aéreas, pneumatóforos, raízes trepadeiras, raízes de sustentação ou se elas contêm fungo simbiótico (micorriza) (FAHN, 1982).

O desenvolvimento de um sistema radicular envolve estratégias que são comuns ao desenvolvimento de todos os órgãos da planta, assim como certos aspectos que são únicos para as raízes (SCHIEFELBEIN & BENFEY, 1991).

As raízes são frequentemente consideradas como uniformes, em contraste com a maior diversidade das partes aéreas. Em geral isto não é verdade, porém esta visão resulta do desconhecimento sobre raízes. As raízes aéreas comumente encontradas em plantas tropicais, testemunham um amplo espectro de forma e função, revelando que possuem mais diversidade do que normalmente se avalia. O termo "raízes aéreas" pode ser usado em três sentidos diferentes: 1) raízes surgindo de um caule aéreo, e incorporadas à planta ou rodeadas por outros tecidos ou órgãos; 2) raízes que surgem de um órgão aéreo (ou mesmo subterrâneo) tornam-se expostas, mas desenvolvem-se sobre alguma superfície adjacente e 3) raízes expostas ao ar aproximadamente 50% do dia e livres de qualquer apoio ou substrato. Estas raízes podem originar-se tanto acima quanto abaixo do solo. Um exemplo seriam as raízes de mangues e brejos que poderiam estar imersas em água salgada ou fresca durante parte do dia (GILL & TOMLINSON, 1975).

A idéia de que a estrutura e a função dos componentes da planta estão relacionadas é encontrada no trabalho de GEORGE

HABERLANDT, que em 1884 publicou o livro *Physiological Plant Anatomy*. Esta foi a primeira exposição clara da relação entre estrutura e função (TING, 1982). O divórcio não é permitido no casamento entre estrutura e função. As estruturas exercem as funções, mas são as funções que criaram as estruturas (SALISBURY & ROSS, 1978).

Pesquisas relacionadas com a inundação tem sido amplamente estudadas em espécies de regiões temperadas. Ocorre variação na tolerância à inundação entre plantas herbáceas e arbustivas.

A inundação do solo e a submersão completa das plantas podem provocar: inibição no crescimento da planta, senescência gradativa com conseqüente morte ou resistência à inundação (a planta continua crescendo).

Quando uma planta é submersa completamente ela pode dar respostas semelhantes às do alagamento. Às vezes uma mesma planta pode ser resistente ao alagamento porém não resistir à submersão completa. E às vezes a planta resiste ao alagamento e à submersão.

As respostas à inundação podem variar amplamente de acordo com a espécie e constituição genética, idade da planta, propriedades da água de inundação e duração (KOZLOWSKI, 1984b).

As raízes são as primeiras atingidas por um ambiente inundado. Surgem então as conseqüências para o desenvolvimento da parte aérea, com ênfase nos aspectos correlativos (JACKSON & DREW, 1984).

Enquanto algumas espécies revelam sensibilidade à inundação, outras resistem, adaptando-se a ela. Espécies de vegetação tropical de cerrado, *Kielmeyera coriacea* e *Pseudobombax marginatum* que ocorrem em solos bem drenados e que nunca são alagados, mostraram-se não tolerantes à inundação, enquanto *Sebastiania klotzchyana* e *Hymenaea courbaril* que ocorrem em florestas de galeria e *Chorisia speciosa*, uma espécie típica de floresta seca, mostraram-se tolerantes à inundação (JOLY & CRAWFORD, 1982). As plantas de *Parkia multijuga*, uma espécie arbórea que ocorre na mata de várzea, ambiente que é inundado com a maré dos rios, não resistiram à submersão completa, porém resistiram ao alagamento. As plantas de

*Virola surinamensis*, que ocorrem na mata de igapó, ambiente permanentemente inundado, resistiram à submersão completa e ao escuro durante um mês (ONIKI & VÁLIO, observações não publicadas). Na espécie *Parkia auriculata* que ocorre na mata de igapó, a submersão completa provocou paralisação total do crescimento em plântulas com 1 e 6 meses de idade. Quando recolocadas em condições atmosféricas normais, as plantas que haviam sido mantidas em submersão por 2 ou 7 meses, reiniciaram imediatamente o seu crescimento. As plantas controle cresceram em média 4,4 cm por mês (COUTINHO & STRUFFALDI, 1971).

Também em espécies de regiões temperadas, ocorre variação na tolerância à inundação. *Betula papyrifera*, espécie que ocorre em regiões frias, revelou extrema sensibilidade à inundação. Em plântulas inundadas o incremento de matéria seca das raízes diminuiu, refletindo morte de algumas raízes sem o crescimento compensatório de raízes e o incremento de matéria seca das folhas e caules foi desprezível (TANG & KOZLOWSKI, 1982b). As plântulas de *Platanus occidentalis* são muito menos tolerantes à inundação que as árvores maduras, especialmente quando em água parada (TANG & KOZLOWSKI, 1982a). A espécie *Fraxinus pennsylvanica* ocorre em solos aluviões e ao longo de rios, podendo ser considerada tolerante à inundação. Em plantas com 8 e 10 semanas de idade o incremento de matéria seca foi muito mais reduzido nas raízes. Com 70 dias de inundação, as raízes adventícias que se desenvolveram nas porções submersas do caule compreenderam 15% da matéria seca total de raízes e 21% da matéria seca das raízes acima de 1mm de diâmetro. A inundação reduziu significativamente o incremento de matéria seca de plantas inteiras e várias partes da planta (SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1980b). *Melaleuca quinquenervia*, nativa de lugares úmidos, foi altamente tolerante à inundação. Com 7 semanas de idade, por 15 ou 30 dias a inundação não influenciou o incremento de matéria seca de plântulas inteiras, de raízes, de folhas, ou de caules. Porém, a inundação por 60 e 90 dias, reduziu significativamente o incremento de matéria seca de plantas inteiras, de folhas e de caules. Contrastando, o incremento de matéria seca das raízes não foi afetado significativamente (SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1980c). Pelos estudos de SENNA GOMES & KOZLOWSKI

(1980a) verifica-se grande adaptação das espécies de *Eucalyptus* à inundação, importante em sua ampla distribuição, em diferentes climas. Em plântulas alagadas de *E. camaldulensis* e *E. globulus* o incremento de matéria seca das partes aéreas foi menor que das raízes. Isto foi devido à inibição do crescimento das raízes originais e pelo crescimento compensatório das raízes adventícias induzidas pela inundação. Plantas de *E. camaldulensis*, toleraram mais a inundação que *E. globulus*.

Os efeitos da inundação podem induzir alterações morfológicas adaptativas ou não, variando amplamente em diferentes espécies. Isto é, o aparecimento de algumas estruturas em resposta à inundação, auxiliariam na sobrevivência da espécie. As respostas típicas em algumas plantas incluem: hipertrofia do caule e desenvolvimento de aerênquima, hipertrofia de lenticelas nos caules, iniciação de raízes adventícias em porções submersas dos caules, regeneração de novas raízes a partir das originais e formação de pneumatóforos. Muitas destas estruturas poderiam facilitar a troca de gases dissolvidos na água de inundação (KOZLOWSKI, 1984a). ARMSTRONG (1968) relatou a entrada de  $O_2$  nos caules de plantas arbóreas através das lenticelas localizadas a poucos centímetros da linha da água. A oclusão de tais lenticelas com lanolina, resultou na diminuição da absorção de  $O_2$ . Em algumas espécies, as lenticelas induzidas pela inundação não somente auxiliam na aeração do caule e raízes, como também servem como aberturas em que são liberados compostos tóxicos associados com a anaerobiose, como: etanol, acetaldeído e etileno (KEELEY, 1979).

Em plantas alagadas de *Parkia multijuga* ocorreu o aparecimento de lenticelas e raízes adventícias. Contudo, em *Virola surinamensis* submetidas a alagamento e submersão, não houve o aparecimento de nenhuma estrutura (ONIKI & VÁLIO, observações não publicadas). JOLY & CRAWFORD, (1982), mostraram que a espécie *Chorisia speciosa* apresentou mudanças morfo-anatômicas como lenticelas hipertróficas, induzidas pela inundação. A presença de grandes câmaras intercelulares em raízes de *Spathodea campanulata*, favorecem a aeração. Também em condições de solo alagado, houve aumento de frequência e tamanho de lenticelas em caules e raízes das

espécies *S. campanulata* e *Joannesia principis* (MEDRI & CORREA, 1985). Em *Inga affinis*, espécie que ocorre em mata ciliar, (LIEBERG, 1990), e em *Hevea brasiliensis* e *Platanus occidentalis* (TANG & KOZLOWSKI 1982a; SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1988), houve desenvolvimento de raízes adventícias e lenticelas hipertróficas. Em plantas inundadas de *Platanus occidentalis* as raízes originais escureceram visivelmente, apresentavam-se escassamente ramificadas e muitas estavam mortas (TANG & KOZLOWSKI 1982a). A inundação em plântulas de *Betula papyrifera* induziu senescência da folha, clorose e abscisão. Não ocorreram alterações morfológicas adaptativas à inundação (TANG & KOZLOWSKI, 1982b). Em plântulas de *Melaleuca quinquenervia* a inundação induziu a formação de raízes grossas e suculentas nas regiões próximas da raiz principal e das laterais assim como em porções submersas dos caules. A inundação também provocou respostas de hipertrofia do caule, clorose da folha e abscisão (SENA GOMES & KOZLOWSKI 1980c). A inundação alterou a morfologia do caule e da raiz em plântulas de *Eucalyptus camaldulensis* e de *Eucalyptus globulus*. Em plântulas com 6 meses de idade, após 10 dias de inundação, as porções submersas dos caules de ambas as espécies de *Eucalyptus* estavam entumescidas e observou-se também presença de aerênquima e hipertrofia do córtex do caule. Estas alterações foram mais pronunciadas em plântulas de *E. globulus* que em *E. camaldulensis*. Com 10 a 15 dias de inundação, ambas as espécies produziram muitas raízes adventícias grossas que cresceram de modo ascendente, e que se originaram perto da ponta da raiz principal e das raízes laterais. Com 15 dias cresceram muitas raízes espessas e brancas através do córtex hipertrófico em porções submersas dos caules de *E. camaldulensis*. Não se formaram raízes adventícias em partes submersas dos caules de *E. globulus*. Em plântulas de *E. camaldulensis* foi observada após 10 dias de inundação, epinastia da folha e em *E. globulus* após 20 dias. Após 40 dias de inundação, os pares de folhas mais baixos de *E. camaldulensis* estavam amarelas e exibiram sintomas de senescência (SENA GOMES & KOZLOWSKI 1980a). Em plântulas de *Fraxinus pennsylvanica*, de 8 e 10 semanas, a inundação provocou necrose da folha e abscisão foliar. Pelo 52 dia de inundação, foram observadas lenticelas hipertróficas e aerênquima na porção submersa

do caule acima da linha do solo. Após 15 dias de inundação, cresceram raízes adventícias pouco espessas, brancas através destas lenticelas hipertróficas. Após 30 dias de inundação, desenvolveram-se raízes adventícias ramificadas na porção submersa do caule acima da linha do solo. As raízes originais de plantas inundadas escureceram e eram escassamente ramificadas e tinham muitas pontas mortas (SENA GOMES & KOZLOWSKI 1980b).

A temperatura da água de inundação parece ter influência no aparecimento de lenticelas. Assim, em plântulas da espécie arbórea *Mangifera indica*, nas temperaturas de 30 e 22,5 °C, foram registradas lenticelas hipertróficas com aproximadamente 6 e 8 dias, sendo que na temperatura de 15°C, elas não ocorreram mesmo após 28 dias (LARSON et al., 1991).

As explicações da tolerância à inundação focalizam-se nas alterações morfológicas, anatômicas e metabólicas. As primeiras, possibilitando o transporte interno de oxigênio às raízes e as alterações metabólicas que permitiriam a sobrevivência e/ou o crescimento em condições de ausência de O<sub>2</sub>. Quando não há mais O<sub>2</sub> para a raiz, pára a respiração aeróbica e ocorre a fermentação com a produção de etanol, como produto final do metabolismo anaeróbico de carboidrato (JACKSON & DREW, 1984). Em condições anaeróbicas, algumas plantas acumulam succinato, outras malato, porém a maioria acumula etanol e/ou lactato.

Em condições aeróbicas a respiração gera a maior parte de seu ATP via transferência de elétrons da citocromo oxidase ao oxigênio (o sistema respiratório de transporte de elétron). Desde que as células de todas as plantas superiores são obrigatoriamente aeróbicas, o oxigênio é um pré-requisito para a respiração aeróbica para fornecer energia para absorção de íons, crescimento e manutenção da planta (VARTAPETIAN et al., 1978). A inundação induz no solo condições anaeróbicas que impedem completamente a síntese de ATP. Porém, pode ocorrer ainda uma produção líquida de 2 moles de ATP, em condições anaeróbicas através da glicólise (JACKSON & DREW, 1984).

A álcool desidrogenase (ADH) catalisa a interconversão reversível de etanol e acetaldeído com os cofatores NAD e NADH

respectivamente. A atividade crescente de ADH está associada com a deficiência de  $O_2$  (JOHN & GREENWAY, 1976).

Das observações de adaptação das plantas à inundação, foram desenvolvidas durante as últimas décadas duas teorias: uma teoria metabólica de tolerância à inundação proposta por Crawford, e uma outra teoria concentrada na regulação da acidose citoplasmática (DAVIES *et al.*, 1974; ROBERTS *et al.*, 1984a,b).

De acordo com CRAWFORD (1978), as plantas que não toleram a inundação respondem à hipoxia com um aumento significativo no efeito Pasteur e/ou da atividade da ADH. Ocorre formação de etanol em quantidades maiores acumulando-se nos tecidos da raiz com conseqüente morte das células. A tolerância à inundação estaria relacionada com a capacidade de evitar o acúmulo de etanol, potencialmente tóxico, ocorrendo o acúmulo de malato, produto menos tóxico. A outra teoria (DAVIES *et al.*, 1974; ROBERTS *et al.*, 1984 a, b) indica que as raízes respondem à hipoxia com produção de ácido láctico que é breve, porque ocorre diminuição do pH citoplasmático, acionando a fermentação etanólica e inibindo a láctica. Conseqüentemente, não ocorre acidose citoplasmática quando se impede o escape do  $CO_2$  ao ambiente.

KEELEY (1979), evidenciou em um trabalho interessante as diversas estratégias de como as plantas se aclimatizam, para enfrentar o estresse. A espécie *Nyssa sylvatica* ocorre em uma ampla variedade de habitats. Seu estudo envolveu indivíduos que ocorrem em locais de terras altas que nunca são inundados, em planícies periodicamente inundadas e drenadas e em brejos (pântanos) ambientes permanentemente inundados. Ele comparou as taxas de respiração aeróbica, as taxas de fermentação alcoólica e as alterações nas concentrações de ácido málico em raízes. Verificou também as alterações nas taxas de transporte de oxigênio interno e o efeito de acúmulo de minerais nas raízes. Seu trabalho foi realizado com plantas de 1 ano de idade drenadas e inundadas durante 1 dia, 1 semana, 1 mês e 1 ano, isto é, o efeito da inundação de curto e longo termo. Em plantas inundadas por 1 ano, formaram-se novas raízes, mais em plantas de brejo que em planícies de inundação, e eram distintas morfológicamente de raízes drenadas, isto é, apresentaram-se maiores em diâmetro e mais suculentas. Ele supôs que o etanol foi transferido

para o ambiente tanto através destas raízes como sendo transportado pelo caule e liberado através de lenticelas e estômatos. Houve pouca evidência para apoiar a teoria de que a tolerância à inundação resulta de um desvio metabólico da produção de etanol para a produção de malato.

Em duas espécies não tolerantes à inundação, *Pseudobombax marginatum* e *Kielmeyera coriacea*, o etanol foi o principal produto acumulado. Não foi encontrada ligação entre o etanol e a duração da inundação, mas somente confirmado que é comum o acúmulo de etanol em espécies não tolerantes à inundação. Após 1 mês de inundação, a quantidade acumulada nestas 2 espécies foi cerca de 5 vezes menor que a obtida para *Sebastiania klotzchyana*, uma espécie tolerante à inundação. A aceleração da glicólise nesta espécie poderia ser considerada uma resposta adaptativa de fonte de energia para compensar a ausência da respiração aeróbica. Também, a substituição do sistema de raiz, uma resposta de período longo, explicaria a ausência de adaptações metabólicas e morfo-anatômicas para evitar o acúmulo de etanol durante o período inicial de mudança. Na espécie *Hymenaea courbaril* var. *stignocarpa*, não houve mudança significativa no nível do etanol em todo o experimento. Ocorreu um aumento significativo nos níveis de malato, lactato e succinato e o malato foi o principal produto acumulado. Nesta espécie haveria a possibilidade de difusão do oxigênio da parte aérea para o sistema radicular. Na espécie tolerante *Chorisia speciosa*, os níveis de malato, etanol e lactato aumentaram até o 4º dia, depois os níveis de malato e lactato caíram enquanto o nível de etanol permaneceu estável. Entre as espécies estudadas, somente *C. speciosa* apresentou mudanças morfo-anatômicas induzidas pela inundação. Ocorreu desenvolvimento de lenticelas hipertróficas que permitem a difusão de produtos voláteis como etanol e acetaldeído (JOLY & CRAWFORD, 1982).

A teoria de que a toxicidade do etanol em plantas é a causa principal da injúria e morte em solos inundados com água, foi contestada por JACKSON et. al., 1982, num trabalho com raízes e protoplastos de células, onde a aplicação de etanol revelou pouca toxicidade. SMITH & apREES (1979a, b) relatam não poder distinguir entre várias espécies tolerantes e não tolerantes com base na

atividade da ADH. A fermentação por si não é prejudicial, porque os produtos finais (lactato e em maior parte etanol) difundem-se através da membrana plasmática ao meio adjacente (DREW, 1992; VOESENEK et al., 1992).

Com o excesso de água no solo vários parâmetros do ambiente mudam radicalmente. O solo é um sistema composto de três fases: sólida, líquida e gasosa. A fase líquida é constituída pela solução do solo, ou água do solo, que contém gases e íons dissolvidos. Toda a movimentação ou retenção da água do solo é feita através de poros. Entre os sólidos do solo, encontra-se um espaço poroso (vazios ou porosidade do solo). Esta porosidade em condições normais de campo, encontra-se parte preenchida por água e parte pelo ar do solo. À medida que a água é removida por drenagem ou evapotranspiração, seus espaços são ocupados pelo ar. Um solo quando estiver completamente seco, só apresentará as fases sólidas e gasosas. Nos solos secos predomina o ar do solo. A fase gasosa é o ar do solo. O componente gasoso ou ar do solo deveria a princípio ter a mesma composição do ar atmosférico, uma vez que esta fase gasosa é proveniente da atmosfera. Porém, esta composição diferencia-se proporcionalmente por variáveis como: respiração das raízes de plantas e a dos microorganismos, as diferentes capacidades da água do solo na dissolução destes gases com as condições existentes e as trocas gasosas que ocorrerem com o ar atmosférico. Como não ocorre consumo de  $\text{CO}_2$ , o ar do solo é geralmente mais rico neste gás do que o atmosférico. Então, enquanto a concentração de  $\text{CO}_2$  na atmosfera é aproximadamente 0,03%, no solo alcança em média de oito a vinte vezes este valor (0,2% a 1%). O oxigênio, que no ar atmosférico ocorre em uma concentração de 20%, no ar do solo é comumente menor, baixando deste valor até 12% a 10% (KIEHL, 1979).

O equilíbrio entre o ar do solo e o atmosférico ocorre através de um processo lento de difusão, havendo maior semelhança de composição nas camadas mais superficiais do solo.

Um solo inundado tem todos os poros tomados pela água e a troca de gás entre o solo e a atmosfera é drasticamente reduzida (JACKSON & DREW, 1984). Com a inundaç o, a taxa de suprimento de

oxigênio cai a níveis insignificantes (ARMSTRONG, 1978). Devido à baixa taxa de difusão do oxigênio na água, o efeito primário da inundação é reduzir a aeração do solo, e se os microorganismos são muito ativos ele torna-se quase anaeróbico (KEELEY, 1979). O  $O_2$  difunde-se  $10^4$  vezes mais vagorosamente através da água que no ar (GREENWOOD, 1961). Com o alagamento, a região oxigenada na superfície do solo estaria confinada a profundidade de poucos milímetros (JACKSON & DREW, 1984). Em solos bem aerados, as raízes podem obter muito do seu oxigênio do solo, mas em solo alagado, as raízes obtêm seu oxigênio via partes aéreas ou sofrem anoxia (DAVIES, 1980).

A redução da aeração do solo e/ou da troca de gases  $CO_2$  e  $O_2$  entre a atmosfera e os espaços porosos, mesmo por um dia, pode reduzir o crescimento das plantas. Períodos maiores de restrição poderiam resultar na morte da planta (MEEK & STOLZY, 1978).

O transporte de oxigênio através da planta, frequentemente chamado aeração interna, surge para satisfazer a necessidade de oxigênio das raízes quando não há mais suprimento de oxigênio do solo ou da solução (de WIT, 1978). O processo do transporte ocorre totalmente por difusão (NOGGLE & FRITZ, 1976). A membrana plasmática e o protoplasma das células são ambos altamente permeáveis a estes gases. A difusão de  $O_2$  através do solo para locais de respiração, pelas raízes de plantas e microorganismos é governada por fatores tais como diferenças de concentração ao longo do caminho de difusão, comprimento e tortuosidade do caminho e coeficiente de difusão do meio (STOLZY & SOJKA, 1984).

O transporte de oxigênio interno pode ser verificado através de corantes redox (PHILIPSON & COUTTS, 1978),  $O_1^8$  (JENSEN et al., 1967), polarografia (ARMSTRONG & GAYNARD, 1976), e bioluminescência (VARTAPETIAN et al., 1972 apud DAVIES, 1980).

Plantas que toleram a inundação prolongada do solo transportam  $O_2$  para a rizosfera mais facilmente que plantas não tolerantes (COUTTS & ARMSTRONG, 1976 apud HOOK, 1984). Para o transporte do  $O_2$  ocorrer, deve haver continuidade no espaço intercelular entre a atmosfera e a rizosfera. Além disso, o espaço intercelular deve ter volume suficiente para responder pelo movimento do gás e não ser tortuoso relativamente (HOOK, 1984). O local de

entrada e o caminho de difusão variam consideravelmente entre as espécies. Em espécies arbóreas, o  $O_2$  parece entrar principalmente através das lenticelas (ARMSTRONG, 1968; HOOK et al., 1971), embora CHIRKOVA (1968), tenha relatado que as folhas e as lenticelas são a fonte de entrada de  $O_2$  em *Salix alba*. Em espécies herbáceas, o ponto de entrada é mais obscuro, mas em geral as folhas parecem ser mais importantes como local de entrada que no caso de plantas lenhosas (SIFTON, 1945; GREENWOOD, 1967).

A inundação induz inúmeras resposta às raízes de plantas, e para muitos pesquisadores, a formação do aerênquima é uma resposta adaptativa (KONINGS & VERSCHUREN, 1980; JACKSON & DREW, 1984; JUSTIN & ARMSTRONG, 1987), que parece ser uma das razões de certas plantas tolerarem o ambiente úmido (KAWASE & WHITMOYER, 1980). O aerênquima pode ser formado tanto por separação da parede celular e colapso da célula (lisígeno) ou por separação da célula sem colapso (esquizógeno). Ambas as formas resultam em canais longitudinais maiores no córtex da raiz. Esta estrutura intensifica a difusão do oxigênio atmosférico ou fotossintético ou da parte aérea para as raízes para que possam ser mantidos a respiração aeróbica e o crescimento (ARMSTRONG & GAYNARD, 1976; LAMBERS et al., 1978; DREW, et al., 1985). Tais espaços permitem oxigenação das raízes e dispersão do dióxido de carbono. Além disto, o oxigênio passando radialmente através destes canais radiais oxida quimicamente as toxinas reduzidas no ambiente alagado da raiz, tornando-as menos prejudiciais (JACKSON, 1985b).

KAWASE & WHITMOYER (1980) trabalhando com plantas de girassol, tomate e *Salix fragilis*, confirmaram estudos anteriores de MCPHERSON, (1939) de que raízes produzidas em ambientes pobremente aerados continham espaços de ar maiores que raízes de plantas de ambientes aerados. Houve grande desenvolvimento de aerênquima em raízes de *Salix fragilis* que cresceram na água. Em girassol o aerênquima desenvolveu-se gradualmente com a maturação das raízes mantidas continuamente na água. Em *Spartina patens*, em raízes mais velhas e novas, a formação do aerênquima foi induzida após a inundação (BURDICK, 1989). O aerênquima lisígeno pode se formar em resposta à deficiência de  $O_2$  que ocorre no córtex, externo à

endoderme, tornando-se bem desenvolvido na região 3-4 cm atrás da ponta de raiz de milho (DREW et al., 1979), em arroz (ARMSTRONG, 1971) e trigo (THROUGHT & DREW, 1980), onde o crescimento em extensão da célula é completo. Em condições de alagamento ou baixa concentração de O<sub>2</sub>, em plantas de ambiente úmido e não úmido, o aerênquima lisígeno forma-se em raízes adventícias novas que são frequentemente bastante porosas (LAAN et al., 1989).

Muitos fatores afetam a formação do aerênquima. MCPHERSON em 1939 (apud KAWASE, 1981) explicou a formação do aerênquima em células corticais através da perda da turgescência e colapso das paredes. Ele sugeriu que a falta de oxigênio iniciaria uma série de processos, como a respiração anaeróbica, que seria insuficiente para manter a integridade celular. Porém, em raízes de *Zea mays* foi verificada inibição de aerênquima, quando expostas à condição de anoxia (DREW et al., 1979). Foi proposto por KAWASE em 1979 e 1981 a hipótese de que o etileno está ligado ao desenvolvimento do aerênquima. Assim, em plantas alagadas, concentrações altas de etileno acionam um aumento na atividade da celulase. Conseqüentemente ocorre relaxamento das paredes celulares, levando ao desenvolvimento de espaços intercelulares. Em culturas estagnadas, mas não completamente anaeróbicas, a formação do aerênquima é estimulada em raízes crescendo em associação com um aumento na concentração endógena de etileno. A aplicação de concentrações semelhantes em raízes bem aeradas também estimularam o aerênquima (DREW et al., 1979). A deficiência de nitrogênio (KONINGS & VERSCHUREN, 1980) e de fosfato (DREW & SAKER, 1983 apud JACKSON 1985b), podem também induzir a formação do <sup>aerênquima</sup>.

Quanto aos experimentos com os inibidores da síntese ou ação do etileno, encontram-se resultados bem diferentes. Para BEYER (1976), a aplicação de nitrato de prata em concentrações não tóxicas inibiu fracamente o desenvolvimento do aerênquima; somente quando a aplicação foi em quantidade suficiente para inibir o crescimento da raiz é que a formação deste espaço de gás foi completamente impedida. Provavelmente esta inibição ocorreu devido a um efeito da toxicidade e não relacionada a pequenas quantidades de íons prata que podem bloquear a ação do etileno (JACKSON, 1985b). A formação do aerênquima

pode ser bloqueada pelos íons Ag em raízes tratadas com etileno e em raízes crescendo em condições estagnadas (DREW, et al., 1979, DREW, et al., 1981). JACKSON, em 1985(b) demonstrou também que nitrato de prata não inibiu a formação do aerênquima e concentrações mais altas foram tóxicas. Semelhantemente aminoetoxivinilglicina (AVG) e cloreto de cobalto, inibidores da biossíntese do etileno, não inibiram a formação do aerênquima. Com AVG, a produção de etileno foi inibida e com cloreto de cobalto, isto não ocorreu. A adição simultânea destes dois inibidores, não inibiu a formação de aerênquima e também não diminuiu a produção de etileno.

O modelo de difusão de O<sub>2</sub> radial e longitudinal em raízes, indica que a formação de aerênquima reduz tanto a resistência à difusão interna de O<sub>2</sub> quanto a massa de células que consomem este gás por unidade de comprimento de raiz ou volume total. Por causa disto espera-se que as raízes aerenquimatosas sobrevivam ou estendam-se a distâncias consideráveis dentro do solo anaeróbico (ARMSTRONG, 1979; ARMSTRONG et al., 1991 apud DREW, 1992).

As respostas à inundação, como senescência e abscisão das folhas (TANG & KOZLOWSKI, 1982b), formação de raízes (KAWASE, 1981) e hipertrofia de lenticelas (KOZLOWSKI, 1982), têm sido atribuídas ao etileno.

JACKSON (1985 a, b) cita que as primeiras sugestões do envolvimento do etileno em respostas de plantas a condições super-úmidas são talvez encontradas nos trabalhos de NEILSON JONES (1935) e TURKOVA (1944). O primeiro verificou que um solo orgânico continha gás com propriedades semelhantes àsquelas do etileno, concluindo que as plântulas em alguns solos podem ser influenciadas pela presença de quantidades variadas de etileno na atmosfera do solo. Nove anos depois, a fisiologista russa suspeitou de uma ligação entre o efeito da inundação e etileno. Ela relacionou uma similaridade entre as curvas de folhas epinásticas de culturas de solanáceas em solos inundados e em plantas tratadas com etileno. Apareceram poucos trabalhos de pesquisa nesta linha até 1969, quando SMITH & RUSSEL

relataram a presença do etileno em solos inundados capazes de inibir o crescimento de raízes (JACKSON, 1985a,b).

Vários estudos posteriores confirmaram que os níveis de etileno em plantas inundadas geralmente excedem aqueles em plantas drenadas, e que a anaerobiose nas raízes é suficiente para causar elevada síntese de etileno na parte aérea (BRADFORD & YANG, 1981). O crescimento epinástico de pecíolo de tomate, *Lycopersicon esculentum*, é estimulado pelo solo alagado e as folhas e outras partes aéreas contêm concentrações maiores de etileno que aquelas de plantas não alagadas (JACKSON & CAMPBELL, 1975). BRADFORD & DILLEY (1978) também observaram a epinastia do pecíolo em plantas de tomate e a síntese acelerada de etileno tornando anaeróbica a região da raiz com fluxo de N<sub>2</sub>.

Há muito é conhecido que a produção de etileno nos tecidos das plantas exige oxigênio (LIEBERMAN, 1979). Então, as pesquisas foram dirigidas para explicar tanto o caminho da síntese do etileno em solos anaeróbicos quanto os altos níveis de etileno em plantas inundadas. Foi sugerido que o acúmulo de etileno em solos inundados e anaeróbicos seria através de uma fonte externa (SMITH & RUSSEL, 1969); trabalhos posteriores revelaram que o etileno do solo é de origem microbiana, embora os organismos e os substratos envolvidos não fossem claros (DREW & LYNCH, 1980). A síntese do etileno no solo é complexa e foi abordada mais amplamente por DREW & LYNCH, (1980).

Para explicar o acúmulo de etileno em plantas inundadas foram propostos vários mecanismos. JACKSON & CAMPBELL (1975) mostraram que o movimento do gás para a parte aérea foram fatores que contribuíram para o desenvolvimento da epinastia em tomate e outras respostas das partes aéreas em solos alagados. KAWASE (1976) também mostrou que os níveis de etileno rapidamente aumentaram em tecidos submersos, ou em tecidos que foram envolvidos com uma barreira de difusão como filme plástico. Desde que a taxa de difusão do etileno na água é dez mil vezes menor que no ar, ele propôs que o etileno formado em raízes submersas mover-se-ia para o caule através de espaços intercelulares, causando respostas características.

A via biossintética do etileno em várias plantas superiores foi caracterizado por: L-metionina (MET) → S-adenosilmetionina (SAM)

→ ácido-1-carboxílico-1-aminociclopropano (ACC) → etileno. O passo 3, a conversão do ACC para etileno, é bloqueado por anoxia (ADAMS & YANG, 1977; LURSSSEN et al., 1979). A formação de ACC a partir de SAM pela enzima ACC sintetase e a conversão de ACC a etileno pelo sistema de enzima formadora de etileno (EFE), mostraram ser passos importantes no controle da produção de etileno (YANG, 1980).

Segundo BRADFORD & YANG (1980), em condições de baixo teor de oxigênio no solo durante a inundação, as raízes de tomate sintetizam ACC, o precursor intermediário do etileno, e transportam-no via xilema, para a parte aérea onde ele é rapidamente convertido a etileno em tecidos aeróbicos.

As pesquisas com o etileno ficaram mais acessíveis após a possibilidade de detecção e dosagem em cromatógrafo a gás em concentrações extremamente pequenas, suficientes para afetar o desenvolvimento das plantas. Recentemente, foi desenvolvida uma técnica de detecção fotoacústica dirigida a laser, capaz de detectar 6 partes do etileno em  $10^{12}$  partes de ar fluindo continuamente sobre a planta (VOESENEK et al., 1992).

A adaptação metabólica para a transição aerobiose ⇔ hipoxia ⇔ anoxia, tornou-se possível através de grande diversidade de modulação de atividades de enzimas de síntese e desenvolvimento de diferentes tipos de metabolismo em diferentes espécies (PRADET & BOMSEL, 1978).

O objetivo deste trabalho foi verificar alguns fatores envolvidos no desenvolvimento de pneumatóforos quando as plantas são alagadas e submersas completamente. Assim, foi de interesse verificar a existência de uma relação entre tensão de oxigênio e iniciação de pneumatóforos. Além disto, foram observados efeitos de reguladores de crescimento, principalmente o etileno, conhecido como responsável pelo desenvolvimento de tecidos lacunosos (aerênquima e lenticelas) em outras espécies.

### III. MATERIAL E MÉTODOS

A espécie *Ludwigia laruotteana* (Cambess.) Hara foi coletada em uma área de brejo localizada às margens de um lago no campus da Universidade Estadual de Campinas. Estas plantas foram transferidas para os canteiros do Departamento de Fisiologia Vegetal, para propagação e posterior utilização. Também foram utilizadas plantas coletadas em outra região de brejo, localizada em Barão Geraldo. Um exemplar desta espécie foi herborizado e incorporado ao herbário desta Universidade, com o número de registro 25.625.1.

#### 2. ENRAIZAMENTO

Os ramos eram destacados das plantas e de cada um deles foram obtidas três estacas: a estaca basal mais próxima ao corte, a estaca apical situada na outra extremidade do ramo e a estaca mediana. Baseados em resultados de experimentos preliminares foram utilizadas estacas basais, que eram mais lenhosas com 10,0 cm de comprimento.

As estacas foram colocadas para enraizar em frascos de vidro com água de torneira ao nível de 1 cm. Os frascos permaneceram em câmara de crescimento Fanem (estufa incubadora para B.O.D. modelo 347 F), em luz branca contínua e à temperatura de 30°C.

#### 3. CULTIVO COM TERRA

Estacas enraizadas foram plantadas em vasos plásticos pequenos (volume de 500 ml), com terra esterilizada e peneirada e

mantidos na casa de vegetação (dentro do umidificador), para aclimatação até o início do experimento.

#### **4. CULTIVO EM HIDROPÔNICA**

Em vaso plástico grande (volume de 3000 ml) foi colocada solução nutritiva (HOAGLAND & ARNON, 1950) na concentração de 50%. Cada vaso possuía uma tampa plástica com aberturas (2 a 5). A estaca enraizada foi colocada no vaso por uma das aberturas. No caso do tratamento com aeração, uma das aberturas era usada para o tubo de aeração contínua. A aeração foi obtida através de uma bomba de ar comprimido.

Como controle, as estacas permaneceram em soluções não-aeradas. A solução nutritiva foi renovada semanalmente para evitar o esgotamento de alguns íons.

#### **5. IDADE DAS PLANTAS**

A idade das plantas foi considerada após o período de enraizamento da estaca até o início do experimento.

#### **6. EXPERIMENTOS DE ALAGAMENTO E SUBMERSÃO**

##### **6.1. CONDIÇÕES GERAIS**

O tratamento de submersão completa foi realizado em uma caixa de cimento amianto (capacidade de 250 litros) com um nível de água acima da parte aérea das plantas.

O tratamento alagado foi feito em um vaso plástico grande (volume de 3000 ml) e dentro dele foi colocado o vaso plástico pequeno (volume de 500 ml) com a planta. No início do experimento a água de torneira foi mantida em um nível de 5-6 cm acima da superfície do solo para garantir que a parte basal do caule permanecesse alagada. Durante o experimento, o nível de água foi aumentado para 10-13 cm, acima da superfície do solo.

As plantas não alagadas, não submersas e não aeradas (plantas controles) foram regadas diariamente.

A aeração para os tratamentos submerso e alagado foi obtida através de uma bomba de ar comprimido.

A troca de água da caixa de cimento amianto e do vaso plástico grande foi realizada semanalmente.

## **6.2. ALAGAMENTO COM SOLUÇÃO NUTRITIVA E COM ÁGUA NOS SUBSTRATOS VERMICULITA, AREIA E TERRA**

Plantas com 44 dias de idade foram submetidas aos seguintes tratamentos: alagado e não-alagado em vermiculita, areia e terra. O alagamento foi realizado com água de torneira e solução nutritiva (HOAGLAND & ARNON, 1950) na concentração de 50% para os substratos vermiculita e areia. Foram utilizados 7 vasos para cada tratamento. Os tratamentos alagados e não-alagados foram realizados de acordo com o procedimento do item 6.1. As plantas não alagadas (controle) foram regadas diariamente. Este experimento teve a duração de 28 dias.

## **6.3. SUBMERSÃO E ALAGAMENTO (AERADOS E NÃO AERADOS)**

Neste experimento foram utilizadas plantas com 32 e 73 dias de idade.

As plantas foram colocadas separadamente nos seguintes tratamentos: submersão completa aerada e não-aerada, alagamento aerado e não-aerado e drenado (controle).

Foram utilizados 10 vasos para cada tratamento. O experimento teve um período de duração de 28 dias.

#### **6.4. AERAÇÃO (EM HIDROPÔNICA) E PRESENÇA E AUSÊNCIA DO PNEUMATÓFORO NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS**

Estacas basais enraizaram em um período de 9 dias e foram colocadas nos seguintes tratamentos: estacas aeradas e não aeradas com e sem remoção do pneumatóforo. Foram utilizadas 7 estacas para cada tratamento. O procedimento deste experimento foi realizado de acordo com o item 4. Registrou-se o número de pneumatóforos nas estacas (tratamentos sem remoção) e o número de pneumatóforos removidos. Foram realizadas medidas da massa de matéria seca das folhas, caules e raízes.

Este experimento teve a duração de 35 dias.

### **7. MEDIDAS DE CRESCIMENTO**

Nos experimentos de submersão completa e alagamento com e sem aeração foram realizadas as medidas: comprimento do caule, número de brotações, de folhas e de pneumatóforos, em intervalos de 7 dias. A contagem do pneumatóforo foi verificada através da ponta voltada para cima. No final de cada experimento as plantas, principalmente as raízes, foram lavadas em água corrente para remoção da terra. Determinou-se separadamente a massa de matéria seca das folhas, caules e raízes após secagem em estufa a 80°C durante um período de 48 horas.

A determinação da massa de matéria seca de folhas, caules e raízes foi realizada em uma balança de pesagem rápida digital com sensibilidade de 0,001 g.



Dos valores de ~~peso~~<sup>massa</sup> de matéria seca de cada experimento foram obtidos os dados: porcentagens de raiz, caule e parte aérea em relação à planta, porcentagem de caule em relação à parte aérea e razão entre raiz e parte aérea.

## 8. DETERMINAÇÃO DO CONTEÚDO DE CLOROFILA

A extração e dosagem de clorofila a e b foram realizadas em discos de folhas apicais, medianas e basais obtidos por meio de um perfurador de aço de 5 mm de diâmetro. Foram utilizados 3 discos foliares com 3 repetições para cada tratamento. Para cada repetição realizou-se a medida de massa de matéria fresca. Após a pesagem cada grupo de 3 discos foliares foi colocado em um tubo de ensaio com 5 ml de metanol absoluto. Os tubos de ensaio contendo os discos foram tampados, fechados e conservados no escuro durante 72 horas. Depois deste período foi feita a leitura de densidade óptica das soluções. Esta leitura foi realizada em espectrofotômetro (Varian) em dois comprimentos de onda correspondentes aos picos máximos de absorção da clorofila a (663nm) e clorofila b (645nm).

Foram feitas 4 dosagens em intervalos de 7 dias. Nas últimas dosagens, o ápice da planta encontrava-se acima da superfície da água.

O conteúdo de clorofila foi calculado pela equação (ARNON, 1949):

$$C = \frac{(20,2(DO_{645}) + 8,02(DO_{663})) (\text{volume do extrato (ml)})}{(\text{massa de matéria fresca (g)}) (1000 \text{ ml})}$$

onde C representa a concentração de clorofila e DO a absorbância.

## 9. POROSIDADE OU ESTIMATIVA DA PORCENTAGEM DE AERÊNQUIMA

A porosidade foi estimada para os pneumatóforos, para as raízes e para um fragmento de 2 cm do caule na porção em que se originavam as raízes e os pneumatóforos.

Foi utilizado 1g de massa de matéria fresca de cada órgão para o uso apropriado do método. Foram utilizadas 5 repetições para cada parte do órgão para os tratamentos aerados e não-aerados.

A porosidade ou estimativa da porcentagem de aerênquima nos pneumatóforos, nas raízes e no caule foi realizada através do método do picnômetro (JENSEN et al., 1969).

O método do picnômetro fundamenta-se em comparar as densidades do tecido do órgão onde se incluem os poros preenchidos de ar e do tecido homogeneizado sem ar.

A amostra de cada órgão foi colocada em um picnômetro com capacidade de 100 ml preenchido com água destilada. Aguardava-se um tempo para as bolhas de ar serem liberadas e pesava-se o picnômetro.

O ar era removido de cada órgão triturando-o em um homogeneizador (Virtis, 45) iniciando-se com velocidade de 60 rpm. A água utilizada na trituração foi colocada no picnômetro e foi medida a densidade do órgão homogeneizado. Aguardava-se algum tempo para a amostra de planta, para o picnômetro e para a água atingirem a temperatura ambiente.

A porosidade foi calculada através da fórmula:

$$\% \text{ Porosidade} = \frac{100(\text{Ph} - \text{Poa})}{\text{Pa} + \text{Po} - \text{Poa}}$$

onde:

Ph representa o peso do picnômetro com a água e o órgão homogeneizado,

Poa, o picnômetro com o órgão e a água,

Po, a massa de matéria fresca do órgão e

Pa, a massa do picnômetro com a água somente.

## 10. DETERMINAÇÃO DA QUANTIDADE DE OXIGÊNIO DISSOLVIDO NA ÁGUA, POROSIDADE E PH DO SOLO

### a. MÉTODO DO OXIGÊNIO DISSOLVIDO

Estacas basais enraizadas e com folhas cultivada em vasos grandes (3000 ml) e mantidas em casa de vegetação, foram colocadas nos seguintes substratos: vermiculita, areia e terra, 2 porções de terra e uma de areia e 2 porções de areia e uma de terra. Foram utilizados 2 vasos, um para o tratamento alagado e outro para o controle, com 3 estacas por vaso. No tratamento alagado o vaso com as estacas permaneceram dentro de um vaso maior (5000 ml). A água foi utilizada para a determinação do oxigênio dissolvido e os substratos para a medida de porosidade e pH.

Foi determinado previamente o volume do frasco. A água foi então fixada com 2 ml de sulfato manganoso e 2 ml de iodeto de azida. O frasco foi fechado e agitado com cuidado. Com os reagentes de fixação ocorreu uma sedimentação. Para a dissolução deste precipitado acrescentaram-se 4 ml de ácido fosfórico. Novamente foi agitado. O ácido fosfórico foi colocado com o auxílio de uma bureta.

Paralelamente foi feita a padronização do tiossulfato. Em um erlenmeyer de 250 ml colocaram-se 100 ml de água destilada, 5 ml de  $KIO_3$  (0,025N), 1 ml de azida e 2 ml de ácido fosfórico puro. A água e o  $KIO_3$ , foram colocados com uma pipeta volumétrica. Quando o ácido fosfórico puro foi acrescentado, a solução adquiriu a cor amarela. Em seguida foi feita a titulação com o tiossulfato. O tiossulfato foi adicionado até que a solução adquirisse a cor amarelo palha. Acrescentou-se então através da pipeta Pasteur a quantidade necessária de solução de amido para que a solução resultante adquirisse a coloração azul escuro. Finalmente registrou-se o volume de tiossulfato acrescentado à solução final para que esta se tornasse branca. A quantidade de iodo liberado é equivalente à de tiossulfato acrescentado à solução final para que esta se tornasse branca. A

quantidade de iodo liberado é equivalente à quantidade de oxigênio presente na amostra. O iodo é determinado por titulação com a solução padronizada de tiosulfato de sódio. Este mesmo procedimento foi utilizado para outras duas amostras.

A determinação do oxigênio dissolvido na água foi feita pelo método de Winkler (GOLTERMAN & CLYMO, 1969) em duas repetições.

Para o cálculo foi utilizada a fórmula:

$$O_2(\text{mg/l}) = \frac{8\bar{X}1000N}{V \frac{V_f - 4}{V_f}}$$

onde:

$\bar{X}$  = média de tiosulfato utilizado na titulação da amostra;

N = normalidade do tiosulfato;

V = volume da amostra titulada;

$V_f$  = volume dos frascos.

## b. POROSIDADE DO SOLO

Primeiramente foi determinada a densidade aparente através do método do anel volumétrico (KIEHL, 1979). Foi cravado um anel no solo e sobre ele foi colocado um castelo. Com o auxílio de um martelo ocorreu a penetração do anel. O anel foi retirado com uma placa de alumínio e o excesso foi removido com uma faca até que ambas as bocas do anel se iguallassem. Obtida a amostra, ela foi transferida para uma lata em estufa a 105°C durante 24 horas. Após esse período foi realizada a medida de peso de matéria seca da amostra.

A densidade aparente seria a relação existente entre a massa de uma amostra de solo seca a 110°C e a soma dos volumes ocupados pelas partículas e pelos poros.

É calculada pela fórmula:

$$D_a = \frac{m}{v}$$

onde:

m = massa e

v = volume do cilindro.

Depois foi determinada a densidade real através do método do balão volumétrico (KIEHL, 1979). Foi retirada uma amostra do solo da mesma profundidade da amostra anterior. Esta amostra foi colocada em um papel e seca ao ar durante 3 dias. Após este período a amostra do solo foi peneirada em crivo de 2 mm. A quantidade de 20 g deste solo foi colocada em um balão volumétrico de 50 ml juntamente com 25 ml de álcool etílico aferidos com uma bureta. O balão foi agitado para expulsar o ar que poderia estar retido na terra. A amostra permaneceu em contato com o álcool durante 14 horas. Após este período completou-se o volume para 50 ml. Foi registrado o volume de álcool acrescentado.

Por densidade real entende-se a relação existente entre a massa de uma amostra de solo e o volume ocupado pelas suas partículas sólidas.

A densidade real foi calculada pela fórmula:

$$D_r = \frac{M}{v_b - v_a}$$

onde:

m = massa da amostra do solo

v<sub>b</sub> = volume do balão volumétrico

v<sub>a</sub> = volume total de álcool

A porosidade total foi calculada pela fórmula:

$$P \% = \left( \frac{D_r - D_a}{D_r} \right) 100$$

### **c. pH DO SOLO**

Foi coletada uma amostra de solo da mesma profundidade para a densidade aparente; esta, permaneceu secando durante 48 horas. Após este período, 20 cm<sup>3</sup> desta amostra foi passada por peneira com crivo de 2 mm e colocada dentro de um frasco. Foi acrescentado neste frasco 50 ml de água destilada, e depois agitado. Aguardou-se um período de quinze minutos e agitou-se novamente. Após permanecer em repouso durante 30 minutos somente a água foi transferida para um béquer passando-se então para determinação da medida do pH. Foram feitas duas repetições para cada vaso.

## **11. OCORRÊNCIA DE PNEUMATÓFORO, CAULE AEREN- QUIMATOSO E RAIZ EM ESTACAS**

As estacas foram obtidas de acordo com o item do procedimento 2.

### **a. DISPOSIÇÃO DA ESTACA, REGULADORES DE CRESCIMENTO E SUBSTÂNCIAS QUÍMICAS**

Os tratamentos foram os seguintes:

#### **a<sub>1</sub>. DISPOSIÇÃO DA ESTACA**

- Disposições: horizontal e vertical.

#### **a<sub>2</sub>. REGULADORES DE CRESCIMENTO**

- Ga<sub>3</sub>, 1 µM e 100 µM,
- 6-BA, 1 µM e 10 µM,
- IBA, 490 µM, 250 µM e 50 µM,

- ABA, 1  $\mu\text{M}$  e 100  $\mu\text{M}$ ,
- Etrei, 200  $\mu\text{M}$  e 100  $\mu\text{M}$ .

### **a<sub>3</sub>. SUBSTÂNCIAS QUÍMICAS**

- NaOH e perclorato de mercúrio.

A estaca em disposição horizontal foi colocada em caixas plásticas de gerbox transparente de 12x12cm, contendo espuma de nylon (espessura de 2mm) e papel de filtro que foram umedecidos com água destilada. A estaca em disposição vertical foi colocada em tubo de vidro com 1cm de água.

A disposição vertical favoreceu o aparecimento dos pneumatóforos (figura 24), e portanto esta foi a disposição utilizada para os experimentos com reguladores de crescimento e com substâncias químicas. Foi colocada uma estaca com 1cm de nível de solução de cada regulador de crescimento ou de água (controle) em cada tubo. Os tubos foram tampados com filme transparente de PVC.

No experimento com as substâncias químicas as estacas foram mantidas em 1cm de água. Soluções de perclorato, NaOH e perclorato mais NaOH (1ml) foram colocadas separadamente em eppendorf graduado, para em seguida ser introduzido no tubo junto com a estaca. Considerando-se que perclorato e NaOH, são substâncias que absorvem etileno e CO<sub>2</sub>, respectivamente, nesse experimento cada tubo tampado com filme de PVC foi fixado com fita adesiva para garantir que a ação deles fosse efetiva, conseqüentemente, os pneumatóforos foram mantidos. Nos experimentos de disposição da estaca (a<sub>1</sub>) e com reguladores de crescimento (a<sub>2</sub>), eles foram removidos nos diferentes dias de verificação.

O perclorato de mercúrio foi preparado colocando-se 40 ml de água destilada e 210 ml de ácido perclórico 60% em um recipiente de vidro. Adicionaram-se em seguida, 54,2 g de óxido vermelho de mercúrio. Esta mistura foi colocada em um frasco de vidro e diluída para 1 litro (Abeles, 1973).

O NaOH foi utilizado na concentração de 20%.

Foram utilizadas 10 estacas para cada tratamento.

Os experimentos foram realizados em câmara de crescimento Fanem, regulada para temperatura de 30°C e em luz branca contínua.

Foram observados: aparecimento de pneumatóforos, caule aerenquimatoso e raiz e registrados diariamente o número de estacas em que surgiam os pneumatóforos.

## 12. QUANTIFICAÇÃO DE O<sub>2</sub> E CO<sub>2</sub>

Para a quantificação de O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> foram utilizadas estacas em tubo de vidro com 1 ml de água destilada e fechados com tampa de borracha. Destes tubos foram retirados 3 ml de ar e a dosagem de O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> foi realizada em cromatógrafo a gás. O cromatógrafo utilizado foi do tipo CG-90 com detetor de condutividade térmica, regulado para corrente de 70 mA e operando a 100°C. O gás de arraste utilizado foi o N<sub>2</sub> com fluxo de 0,5 ml/seg. As temperaturas das colunas e do injetor foram mantidas a 35°C. O aparelho foi equipado com 3 colunas de aço inox: uma coluna de referência Chromosorb 101 com dimensões de Ø= 1/8 polegada x 1m de comprimento, uma coluna Porapak N, Ø= 1/8 polegada x 6m e uma peneira molecular de aço inox de 5 Å, Ø= 1/8 polegada x 1m. A segunda coluna separa H<sub>2</sub>, metano, CO e CO<sub>2</sub> e a peneira separa N<sub>2</sub> de O<sub>2</sub>.

## 13. ESTACAS EM CONDIÇÕES DE ANAEROBIOSE

A anaerobiose foi obtida com extração do ar do dessecador e substituição por N<sub>2</sub>. Em um béguer de 250 ml foram colocadas dez

estacas enraizadas com cerca de 10 ml de água destilada. O béquer foi mantido no dessecador.

O interior do dessecador foi mantido sob a pressão negativa de 510 a 600 mm de Hg durante um minuto. O dessecador foi preenchido com  $N_2$  de acordo com o seguinte procedimento: foi utilizado um balão de borracha para transferência de  $N_2$  para o dessecador. Com este procedimento, garantia-se que a pressão interna do dessecador fosse muito próxima à pressão ambiente.

O perclorato de mercúrio (item 11) foi colocado em uma placa de Petri, ao lado do béquer. No controle, o dessecador foi mantido na posição aberta. Os dessecadores foram mantidos em casa de vegetação em local sombreado para não sofrerem aquecimento.

Os tratamentos foram os seguintes: extração do ar e substituição por  $N_2$ , acréscimo de perclorato e controle.

## 14. NITROGÊNIO

Foram utilizadas plantas com 39 dias de idade, colocadas em vaso com terra. Primeiramente cada vaso foi molhado até a capacidade de campo. Para teste, utilizou-se 1 ou 2 sacos plásticos. O saco plástico envolvia apenas o vaso e era fechado na região do caule próxima ao solo. A parte aérea não era envolvida. Próxima à abertura do saco plástico foi fixada uma pequena mangueira de borracha, cuja abertura era controlada com uma presilha. A remoção do ar e o tratamento com  $N_2$  foram realizados de acordo com o procedimento do item 13.

O perclorato de mercúrio foi colocado em uma placa de Petri. Os vasos foram mantidos em casa de vegetação.

Foi usado um vaso para cada tratamento.

Os tratamentos foram os seguintes: vasos cobertos com 1 e 2 sacos plásticos e expulsão do ar, vaso coberto com 1 ou 2 sacos plásticos, vaso com 1 saco plástico e extração do ar, presença de perclorato e vaso não coberto.

## 15. DOSAGEM E ETILENO EM ESTACAS E PLANTAS

### a. ESTACAS

As estacas foram obtidas de acordo com o item 2. A dosagem de etileno foi verificada em estacas mantidas em tubo de vidro em diferentes recipientes com volumes de 125, 350 e 700ml, todos fechados com tampa de borracha.

No tubo de vidro foi colocada uma estaca e nos outros recipientes este número variou de 10 a 30. No recipiente de 700 ml foram colocadas bolinhas de gude para permitir que as estacas com 10,0 cm de comprimento permanecessem próximas da tampa.

### b. PLANTAS

Plantas com 39 dias de idade foram cobertas com um saco plástico. No saco plástico foi fixada uma mangueira de borracha, fechada com uma presilha. O gás foi extraído desta mangueira.

### c. DOSAGEM DE ETILENO

As amostras do gás foram retiradas do tubo e dos recipientes de vidro com auxílio de uma seringa hipodérmica. Foram utilizadas seringas com capacidade de 1, 3, 5 e 10 ml.

A determinação da quantidade de etileno foi realizada de quatro a cinco dias consecutivos.

A amostra do gás foi injetada em cromatógrafo Varian, modelo 2240-D, equipado com coluna de Porapak T com dimensões de 1 m x 0,2 mm (diâmetro interno) e com detetor de ionização de chama. A coluna operou em 100°C. A temperatura do injetor foi de 120°C e do detetor 175°C. O gás de arraste foi o N<sub>2</sub>, regulado com fluxo de 40 ml/min.

## 16. ANÁLISE ESTATÍSTICA

Utilizou-se o teste T para comparações de médias entre 2 grupos de dados, considerando-se  $\alpha = 0,05$  (BROWN & HOLLANDER, 1977). Para comparação de um maior número de grupos utilizou-se a análise de variância (ARMITAGE, 1974). Se necessário a diferença mínima significativa (DMS) era calculada pelo teste Tukey, considerando-se  $\alpha = 0,05$ .

## **IV. RESULTADOS**

### **1. ALAGAMENTO COM SOLUÇÃO NUTRITIVA E COM ÁGUA NOS SUBSTRATOS VERMICULITA, AREIA E TERRA**

#### **a. COMPRIMENTO DO CAULE**

Em vermiculita, foram verificados aumentos significativos dos comprimentos tanto em alagadas com solução nutritiva durante 28 dias quanto em não alagadas em relação à areia (figura 1). O alagamento com água durante 28 dias favoreceu um maior comprimento no substrato terra em comparação com vermiculita e areia (figura 2).

Pode-se observar maior comprimento em plantas alagadas com solução nutritiva em relação às não alagadas (figura 1). O mesmo pode ser verificado em plantas alagadas com água mais especificamente no substrato terra (figura 2).

#### **b. NÚMERO DE BROTAÇÕES E DE FOLHAS**

Entre vermiculita e areia, não foi significativa a diferença no número de brotações em alagadas com solução nutritiva por 28 dias (figura 3). Já em não alagadas (com solução nutritiva) durante 28 dias, foi maior significativamente o número de brotações em vermiculita do que em areia (figura 3).

O alagamento com água, no substrato terra, promoveu o número de brotações comparando-se com areia e vermiculita (figura 4). Em não alagadas (com água) em vermiculita e terra esse número foi significativamente maior do que em areia (figura 4).

Em vermiculita, areia e terra, não foi significativa a diferença no número médio de folhas em plantas alagadas com solução nutritiva e com água nos períodos de 14, 21 e 28 dias.

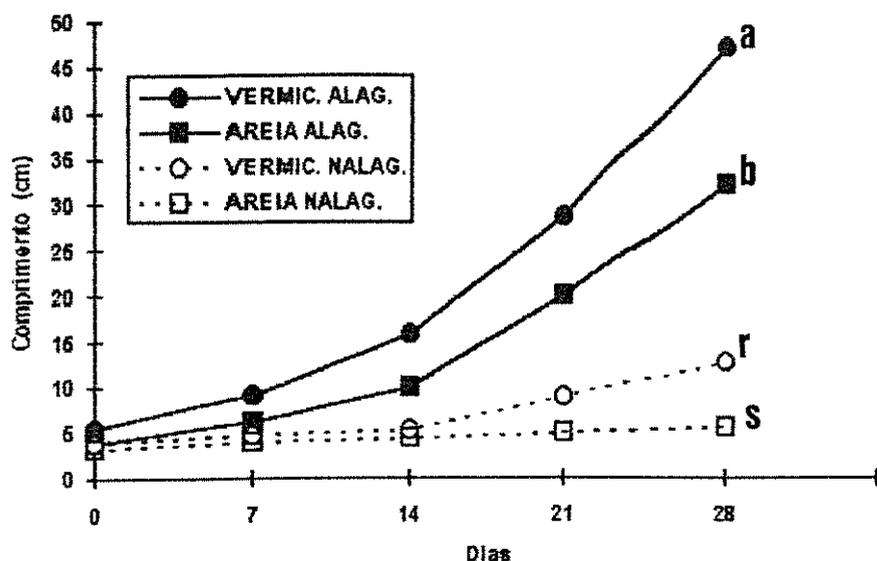


Figura 1. Comprimento do caule em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com solução nutritiva e não alagadas nos substratos vermiculita e areia, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

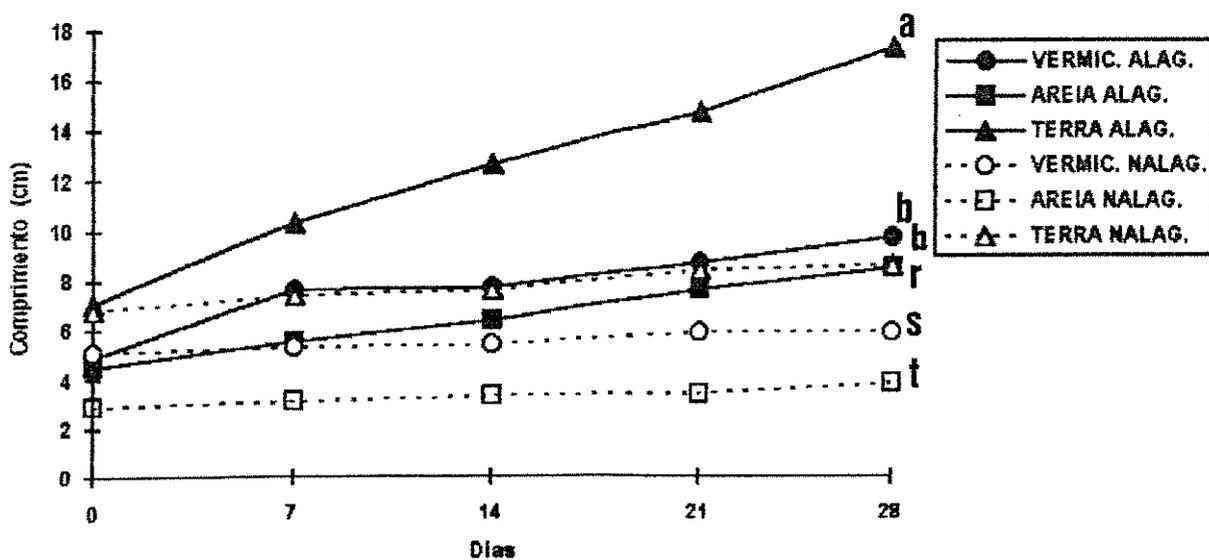


Figura 2. Comprimento do caule em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com água e não alagadas nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

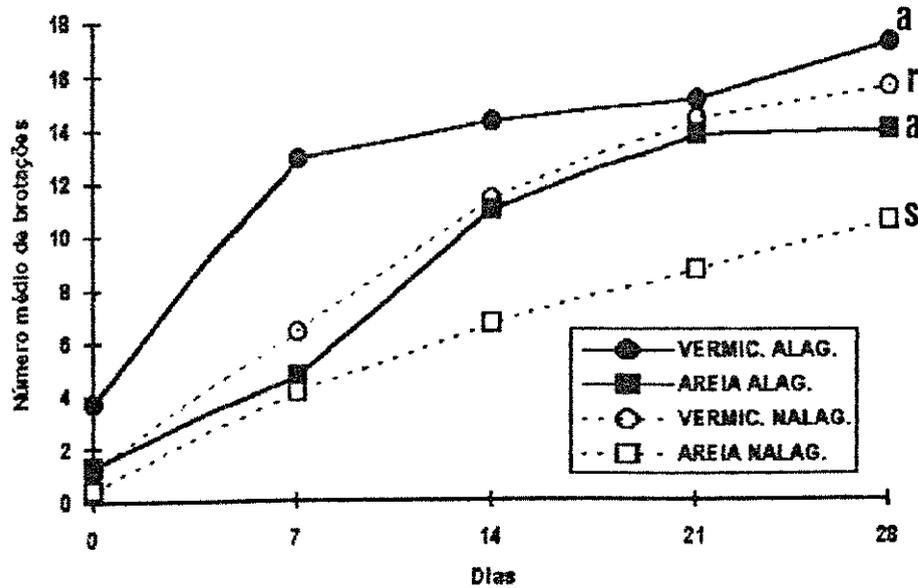


Figura 3. Número médio de brotações em plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com solução nutritiva e não alagadas nos substratos vermiculita e areia, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

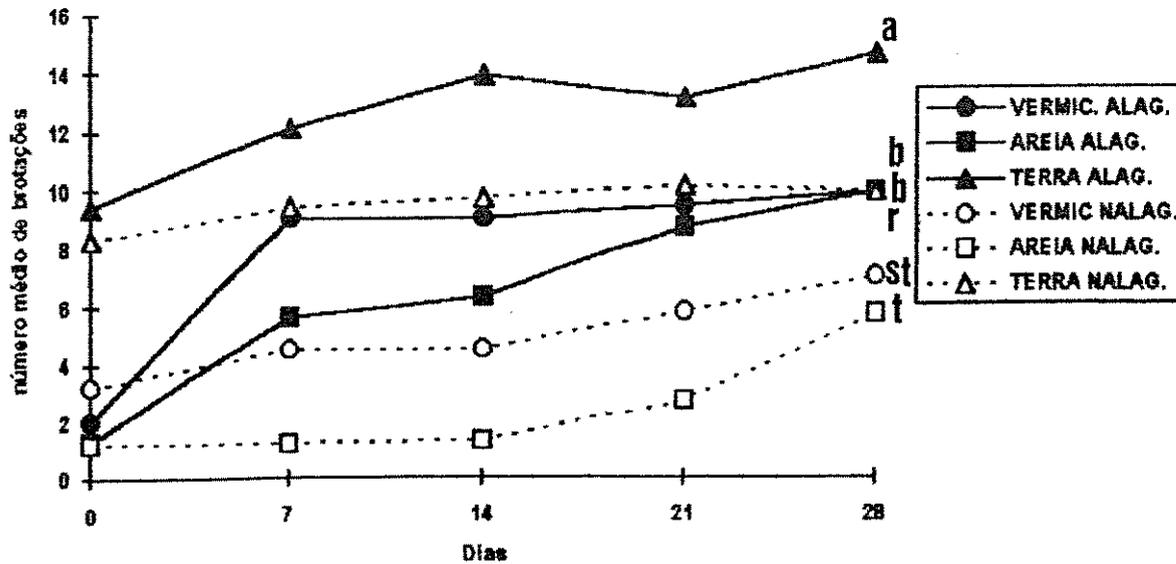


Figura 4. Número médio de brotações de plantas de *Ludwigia laruotteana* alagadas com água e não alagadas nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

### **c. NÚMERO DE PNEUMATÓFOROS**

Entre vermiculita e areia não foi verificada diferença significativa no número médio de pneumatóforos em plantas alagadas com solução nutritiva durante 28 dias (figura 5). O alagamento no substrato terra aumentou significativamente o número de pneumatóforos em relação à vermiculita, no período de 28 dias (figura 6).

### **d. MASSA DE MATÉRIA SECA**

Entre vermiculita e areia em plantas alagadas com solução nutritiva não foi significativa a diferença na massa de matéria seca de raiz. Porém, as massas de matéria seca de caule e folha foram maiores significativamente em vermiculita do que em areia (figura 7).

Em terra, o alagamento com água favoreceu o aumento das massas de matéria seca de caule e folha, comparando-se com vermiculita e areia. Entretanto, não foi significativamente diferente a massa de matéria seca de raiz entre os três substratos. Em plantas não alagadas, no substrato terra foi significativamente maior a massa de matéria seca de raiz (figura 9).

Em plantas alagadas tanto com água quanto com solução nutritiva, em vermiculita, areia e terra, foram verificados aumentos significativos das massas de matéria seca de raiz, caule e folha em relação às não alagadas.

Em vermiculita, tanto em plantas alagadas com solução nutritiva quanto em não alagadas foram verificados aumentos significativos das massas de matéria seca de parte aérea e planta toda em comparação com areia (figura 8).

Entre vermiculita e terra, em plantas alagadas com água não foram significativas as diferenças nas massas de matéria seca da parte aérea e de planta toda, que por sua vez foram maiores comparando-se com areia (figura 10).

O alagamento tanto com água quanto com solução nutritiva favoreceu aumento significativo das massas de matéria seca de parte aérea e planta toda em relação às não alagadas.

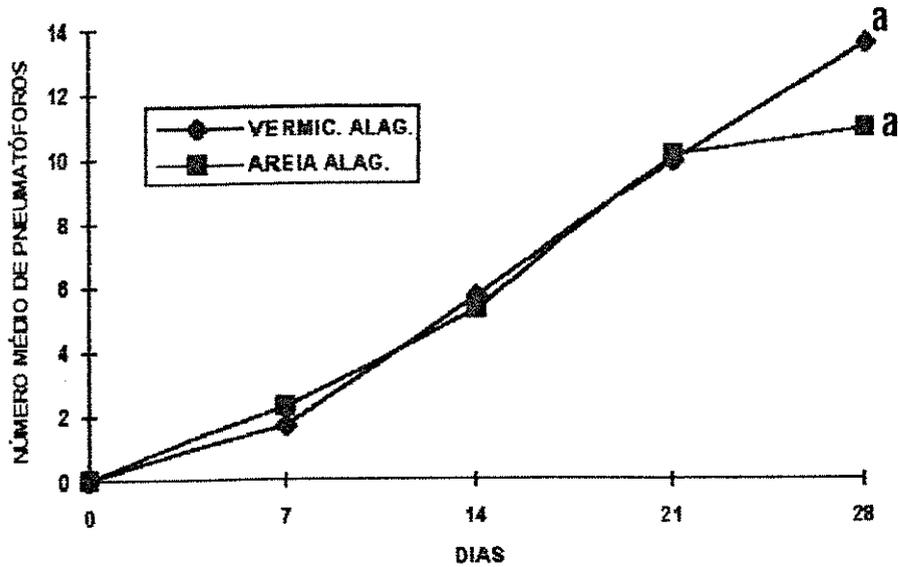


Figura 5. Número médio de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia larutoteana* alagadas com solução nutritiva nos substratos vermiculita e areia, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

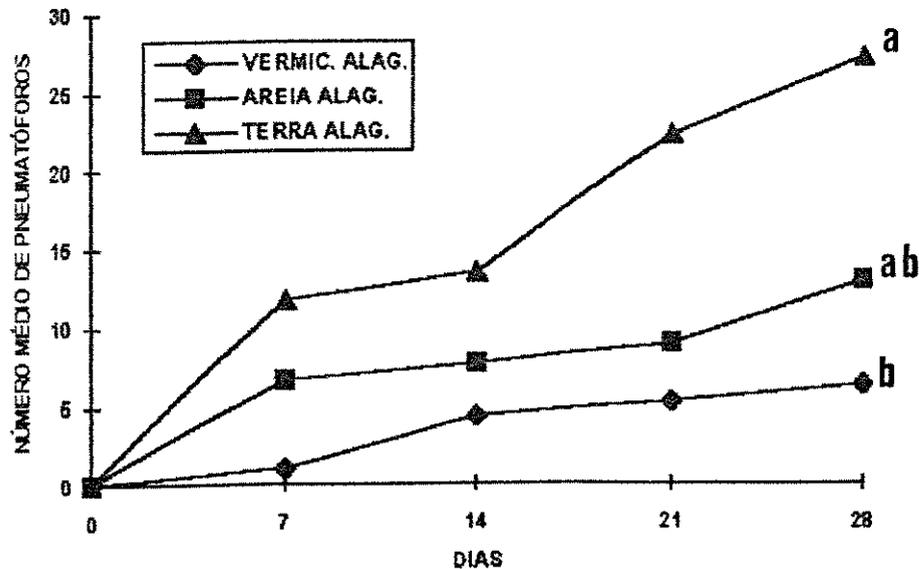


Figura 6. Número médio de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia larutoteana* alagadas com água, nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

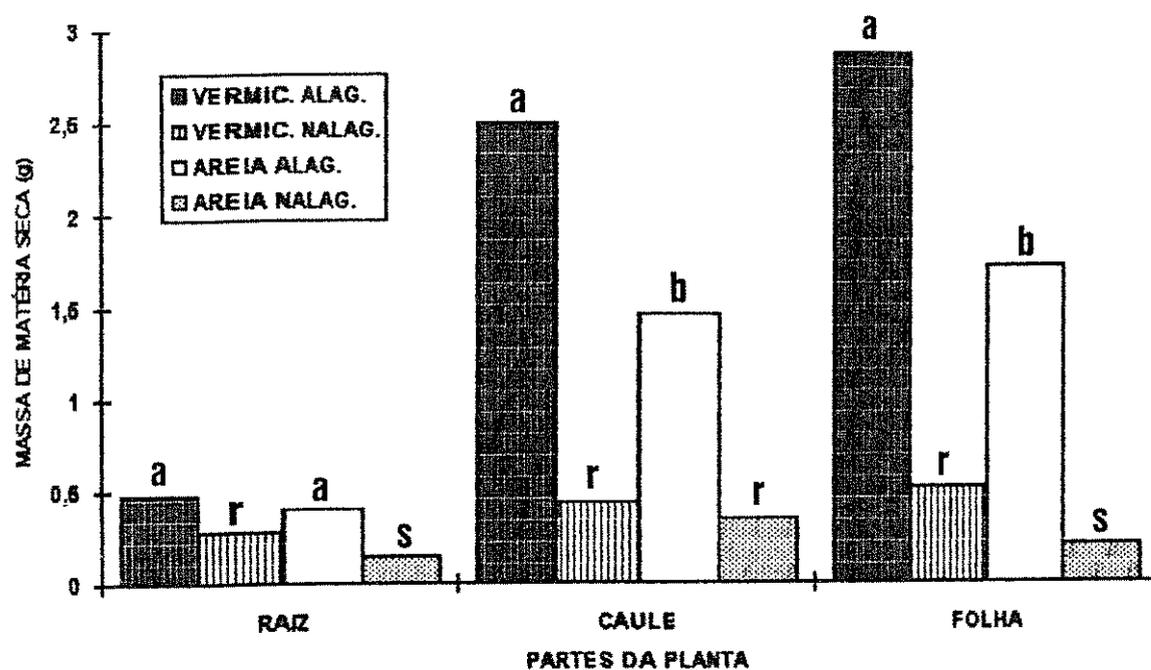


Figura 7. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha em plantas de *Ludwigia laruttea* alagadas com solução nutritiva e não alagadas, nos substratos vermiculita, e areia, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

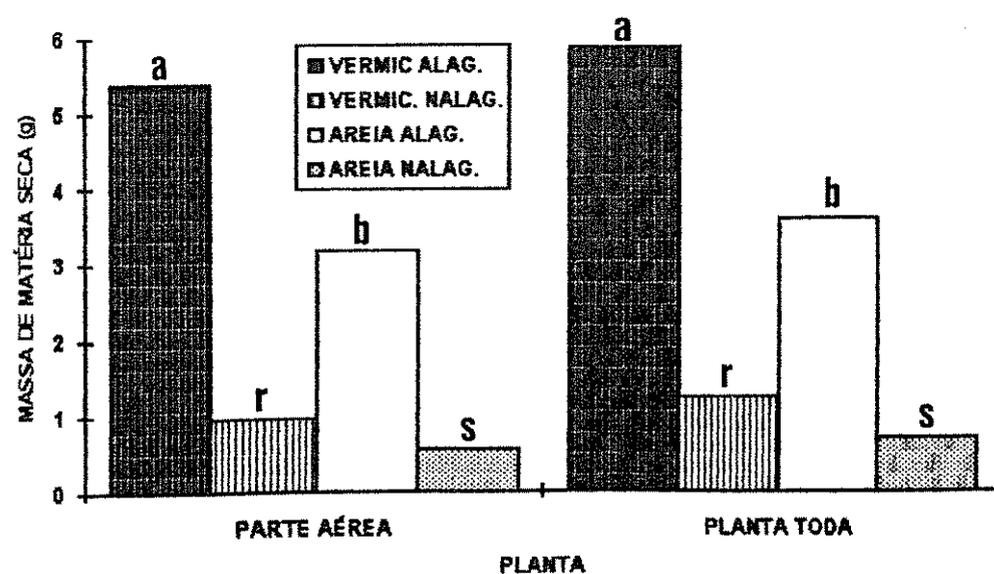


Figura 8. Massa de matéria seca de parte aérea e planta toda de *Ludwigia laruttea* alagadas com solução nutritiva e não alagadas, nos substratos vermiculita, e areia, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

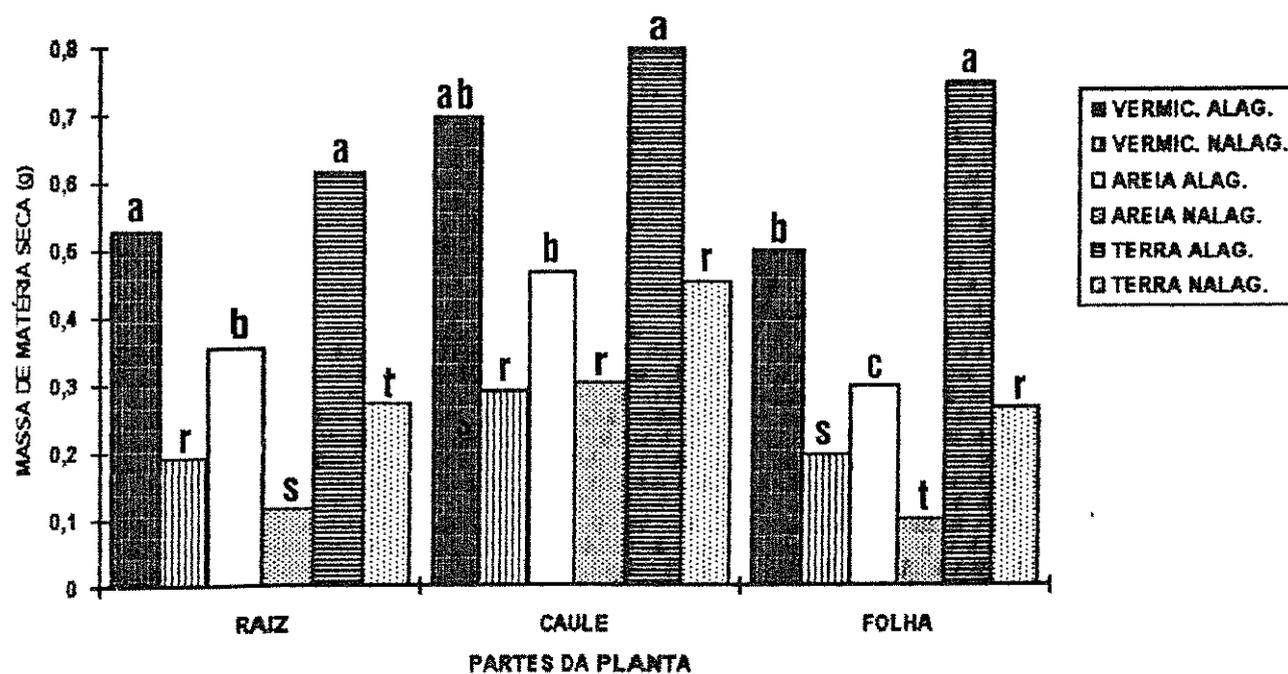


Figura 9. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha em plantas de *Ludwigia laruttea* alagadas com água e não alagadas, nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

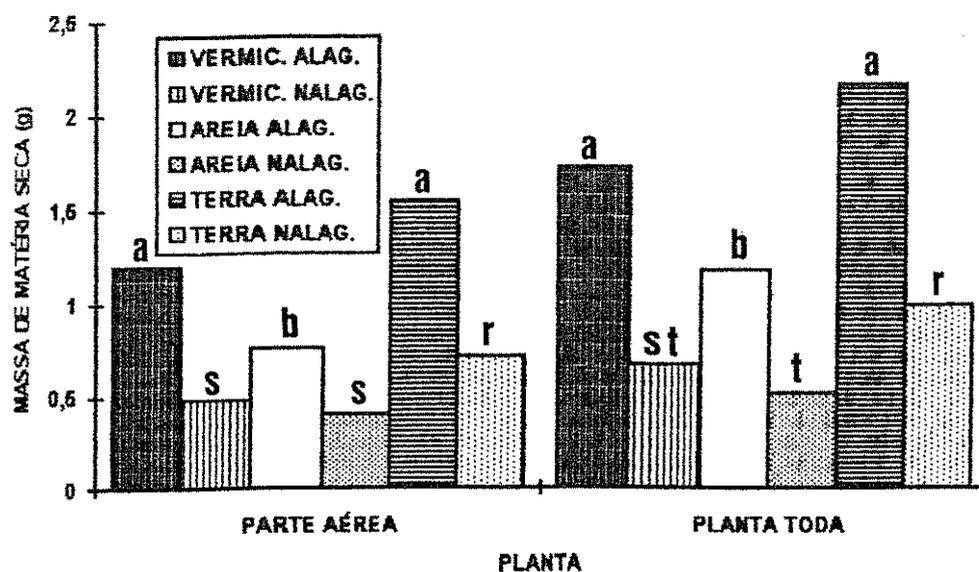


Figura 10. Massa de matéria seca de parte aérea e planta toda de *Ludwigia laruttea* alagadas com água e não alagadas, nos substratos vermiculita, areia e terra, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

## 2. EFEITO DA SUBMERSÃO E DO ALAGAMENTO (AERADOS E NÃO AERADOS) EM PLANTAS COM 32 E 73 DIAS DE IDADE

### a. COMPRIMENTO DO CAULE

Em plantas submersas com e sem aeração com 32 e 73 dias de idade, aumentos significativos dos comprimentos foram verificados em relação às plantas alagadas aeradas e não aeradas e drenadas nos períodos de 7 e 14 dias (figuras 11 e 12). Em plantas submersas de ambas as idades, o caule adquiriu um aspecto longo e estiolado, atingindo a superfície da água. Com 21 dias praticamente não havia ligação entre a parte aérea e o sistema radicular em plantas submersas com idade de 32 dias, isto é, ocorreu a ruptura do caule (figura 11) e em plantas submersas com 73 dias de idade o crescimento foi contínuo (figura 12).

Com 28 dias, não foi significativa a diferença no comprimento entre plantas alagadas e drenadas com 32 e 73 dias de idade. Em plantas com 32 dias de idade, observou-se que o comprimento dobrou em alagadas com e sem aeração e esse aspecto não foi verificado em plantas drenadas no período de 28 dias (figura 11)

### b. NÚMERO DE BROTAÇÕES E DE FOLHAS

A submersão com e sem aeração em plantas com 32 dias de idade provocou ruptura do caule e portanto queda das brotações no período de 21 dias (figura 13). Em plantas alagadas aeradas e não aeradas com 73 dias de idade foi verificado aumento significativo no número médio de brotações comparando-se com as submersas com e sem aeração e drenadas com 28 dias (figura 14).

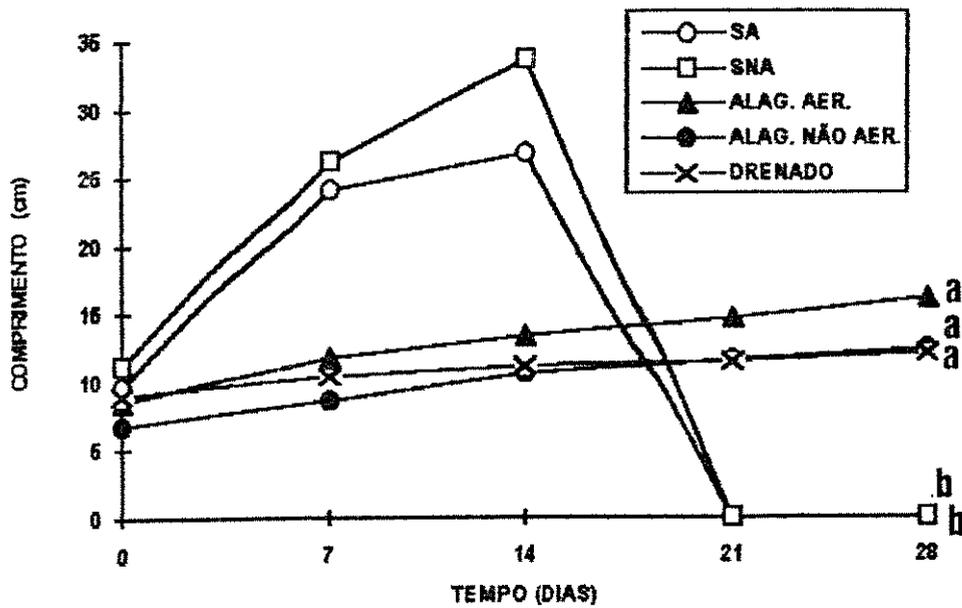


Figura 11. Comprimento do caule em plantas de *Ludwigia laruotteana* com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração, e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

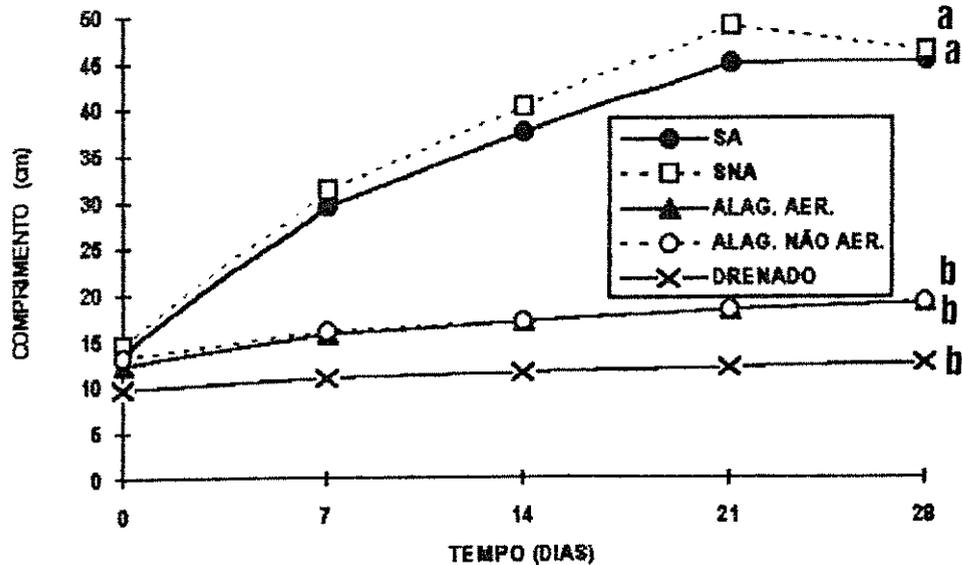


Figura 12. Comprimento do caule em plantas de *Ludwigia laruotteana* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

Em plantas submersas aeradas e não aeradas com 32 dias de idade, o número médio de folhas foi diminuindo e com 21 dias todas as folhas caíram. O alagamento com e sem aeração durante 28 dias, aumentou significativamente o número médio de folhas em relação às drenadas em plantas com 32 dias de idade. Já em plantas com 73 dias de idade, ocorreu diminuição no número de folhas com 28 dias tanto em plantas submersas aeradas e não aeradas quanto em alagadas aeradas.

### **c. NÚMERO DE PNEUMATÓFOROS**

Em plantas submersas aeradas e não aeradas com 32 e 73 dias de idade ocorreu desprendimento dos pneumatóforos e portanto diminuição no seu número no período de 14 dias (figuras 15 e 16). Com 28 dias, não foi verificada diferença significativa no número médio de pneumatóforos entre plantas alagadas com 32 dias de idade (figura 15). Entretanto, em plantas alagadas sem aeração, com 73 dias de idade, observou-se aumento significativo no número médio de pneumatóforos em relação às alagadas com aeração com 21 e 28 dias (figura 16). Não houve aparecimento de pneumatóforos em plantas drenadas com 32 73 dias de idade (figuras 15 e 16).

### **d. MASSA DE MATÉRIA SECA**

Foi considerada a massa de matéria seca dos caules em plantas submersas com 32 dias de idade, porque embora tenha sido registrada as suas rupturas, eles foram mantidos na água flutuando. Em plantas alagadas com e sem aeração e em plantas drenadas com 32 e 73 dias de idade, verificou-se aumentos significativos nas massas de matéria seca dos caules em comparação com as submersas aeradas e não aeradas (figuras 17 e 19). Em plantas com 32 dias de idade submersas aeradas e não aeradas verificou-se diminuição na massa de matéria seca de raiz, em relação às alagadas com e sem aeração e drenadas (figura 17). Aumentos significativos nas massas de matéria seca da parte aérea e da planta foram verificados em plantas alagadas com e

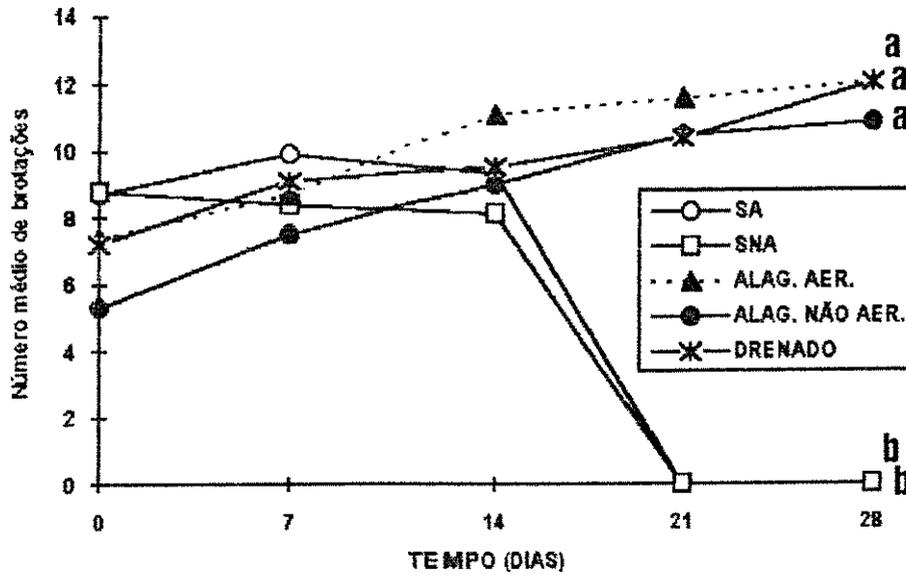


Figura 13. Número médio de brotações em plantas de *Ludwigia laruttea* com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

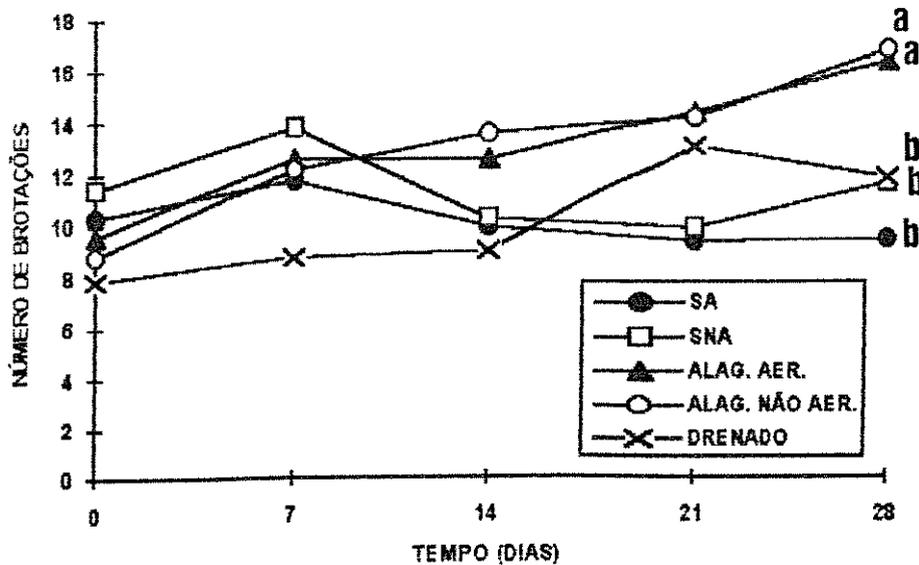


Figura 14. Número médio de brotações em plantas de *Ludwigia laruttea* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

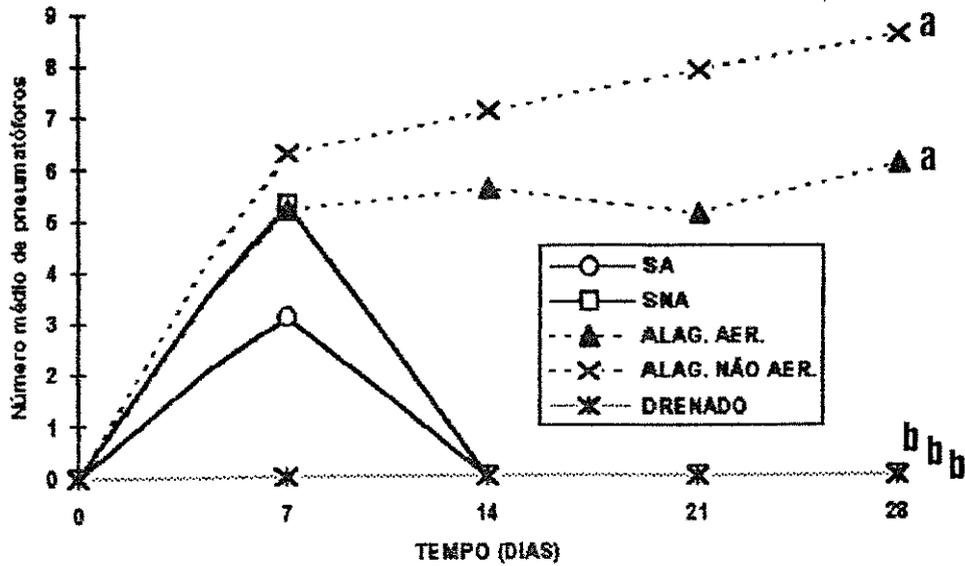


Figura 15. Número médio de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia larutoteana* com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P= 0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

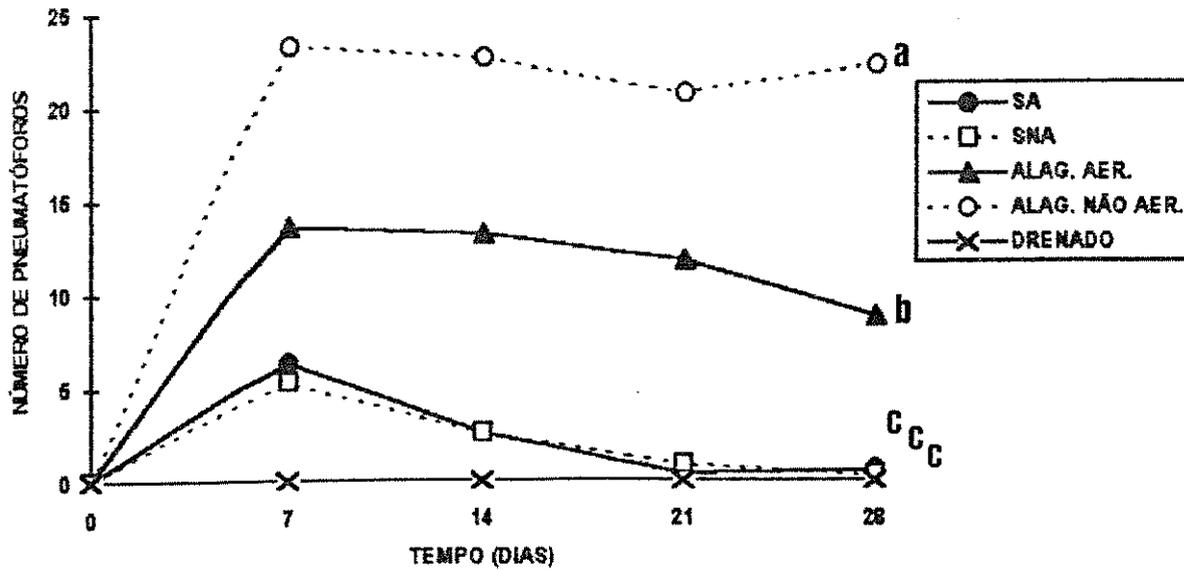


Figura 16. Número médio de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia larutoteana* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P= 0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

sem aeração em relação às drenadas e submersas, tanto com 32 quanto com 73 dias de idade (figuras 18 e 20). Não foi verificada diferença significativa na massa de matéria seca de raiz entre plantas alagadas aeradas e não aeradas e drenadas que por sua vez foram maiores do que em submersas com e sem aeração (figura 19).

Em plantas alagadas aeradas e não aeradas com 32 e 73 dias de idade a massa de matéria seca do caule foi aproximadamente 38% da massa de matéria seca da planta e em submersas com e sem aeração essa relação foi cerca de 60% (32 dias) e 80% (73 dias). A variação da razão raiz/parte aérea foi entre 0,25 e 0,41 para todos os tratamentos em plantas com 32 dias de idade. Uma maior relação R/PA (raiz/parte aérea) de 0,64 foi verificada em plantas submersas com e sem aeração com 73 dias de idade comparando-se com 0,40 para alagadas aeradas e não aeradas e drenadas.

### **3. EFEITO DA AERAÇÃO (EM HIDROPÔNICA) E DOS PNEUMATÓFOROS NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS**

#### **a. APARECIMENTO DE PNEUMATÓFOROS**

Nos tratamentos aerados e não aerados foi registrado tanto o número de pneumatóforos que apareceram quanto daqueles que foram removidos. Este experimento possibilitou observar que os pneumatóforos surgiram tanto do caule como das raízes. Aumento significativo no número médio de pneumatóforos foi verificado em plantas não aeradas com remoção comparando-se com aeradas sem e com remoção e em não aeradas sem remoção nos períodos de 31, 32 e 35 dias. Entre aeradas sem e com remoção, nestes mesmos períodos, não foram significativas as diferenças no número médio de pneumatóforos (figura 21).

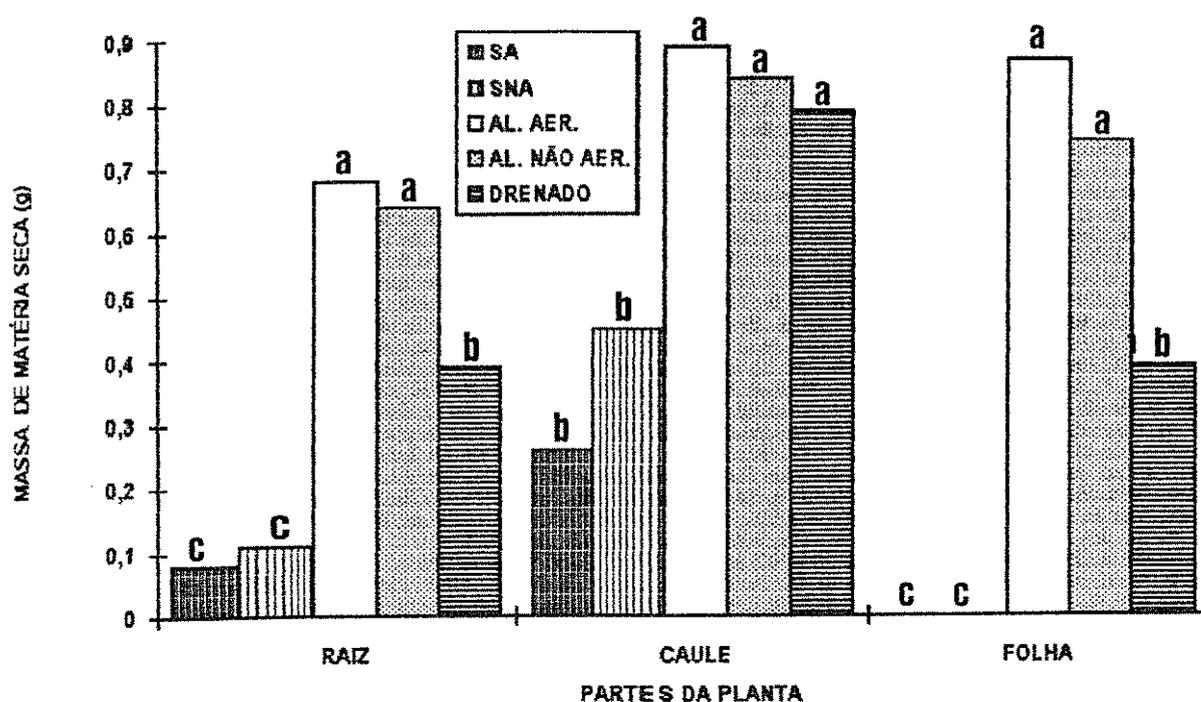


Figura 17. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha de *Ludwigia larutoteana* com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

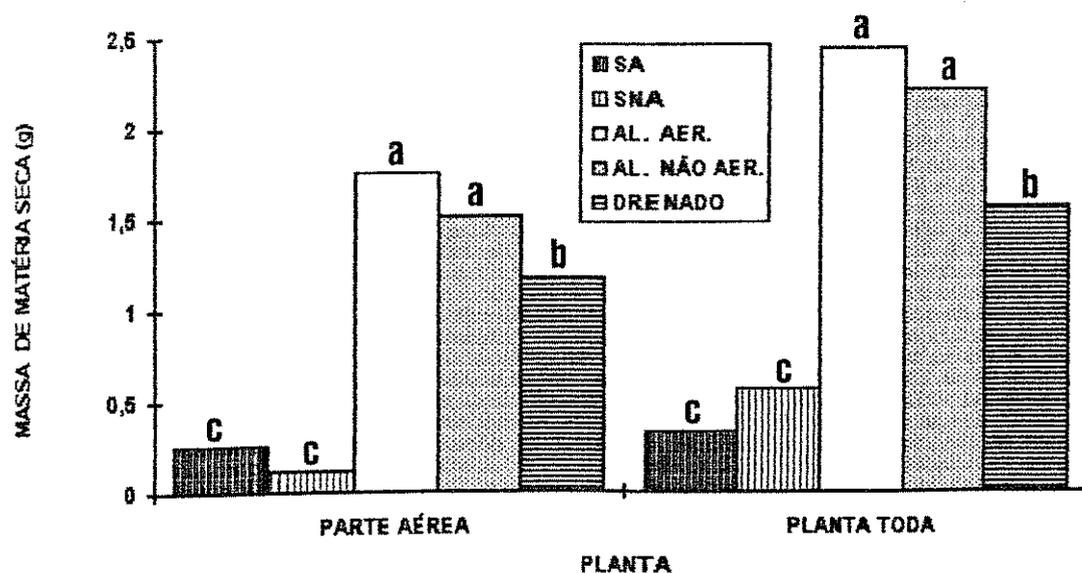


Figura 18. Massa de matéria seca da parte aérea e planta toda de *Ludwigia larutoteana* com 32 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

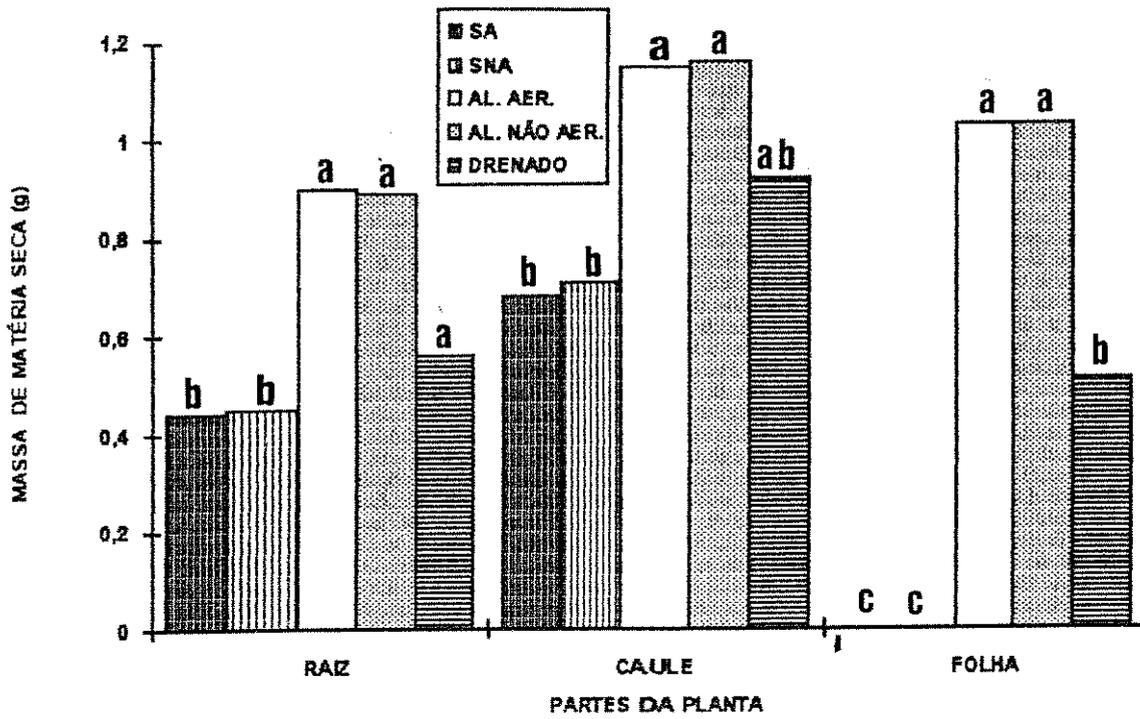


Figura 19. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha de plantas de *Ludwigia laruttea* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

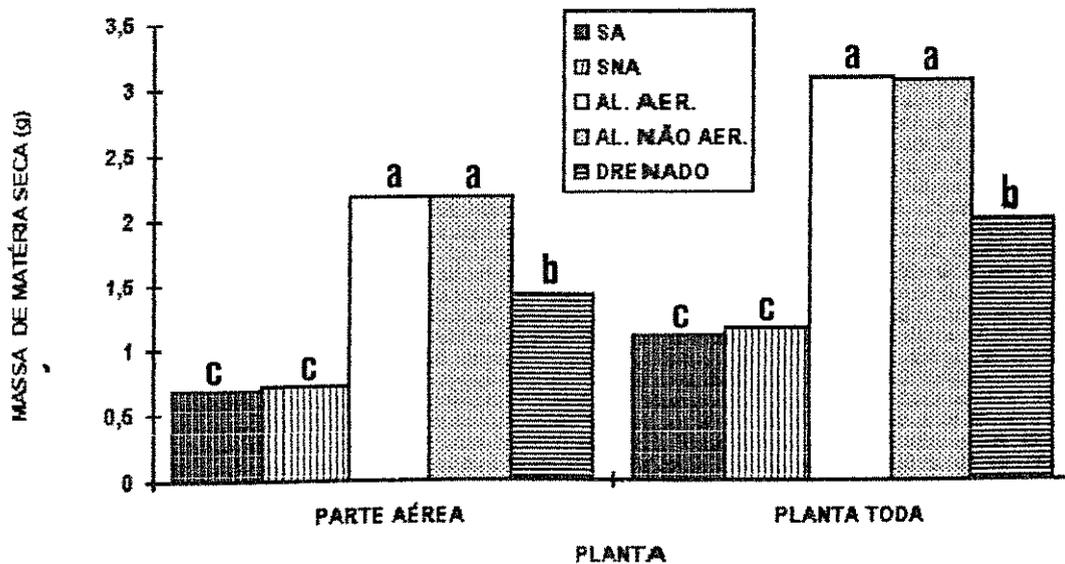


Figura 20. Massa de matéria seca da parte aérea e planta toda de *Ludwigia laruttea* com 73 dias de idade, submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas, durante 28 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

## **b. MASSA DE MATÉRIA SECA**

Em plantas aeradas e não aeradas com e sem remoção dos pneumatóforos não foi verificada diferença significativa nas massas de matéria seca de raiz, caule e folha e também da parte aérea e planta toda (figura 22).

Em plantas aeradas e não aeradas com e sem remoção dos pneumatóforos a massa de matéria seca da raiz foi de 16% a 20% em relação à massa de matéria seca da planta e esta relação correspondeu de 48 a 50% das folhas em relação à planta. Em todos os tratamentos observou-se grande aumento da parte aérea variando de 80 a 84% em relação a planta toda.

## **4. CLOROFILA**

Em plantas com 54 dias de idade, submetidas aos tratamentos: submersão completa e alagamento com e sem aeração e drenado, foi medido o teor de clorofila.

Variações no conteúdo de clorofila em folhas apicais, medianas e basais foram verificadas nos períodos de 7, 14, 21 e 28 dias, em todos os tratamentos. Observou-se aumento significativo da quantidade de clorofila em folhas apicais de plantas submersas com e sem aeração de 21 para 28 dias. As folhas basais senesceram e com 21 dias ocorreu a abscisão delas em todos os tratamentos (tabela 1).

## **5. POROSIDADE DO TECIDO**

Quando as plantas são alagadas, o ambiente das raízes fica em condições de hipoxia. O oxigênio externo é insuficiente tornando-se importante avaliar o espaço de ar existente na planta para a aeração das raízes. O aerênquima facilita o fluxo de  $O_2$  até o ápice das raízes. Dos experimentos de alagamento foi observado que o caule de plantas alagadas ficava com um aspecto aerenquimatoso sendo então avaliado o espaço de ar nele existente e também do pneumatóforo. Foram utilizadas estacas basais com 89 dias de enraizamento. Aumen -

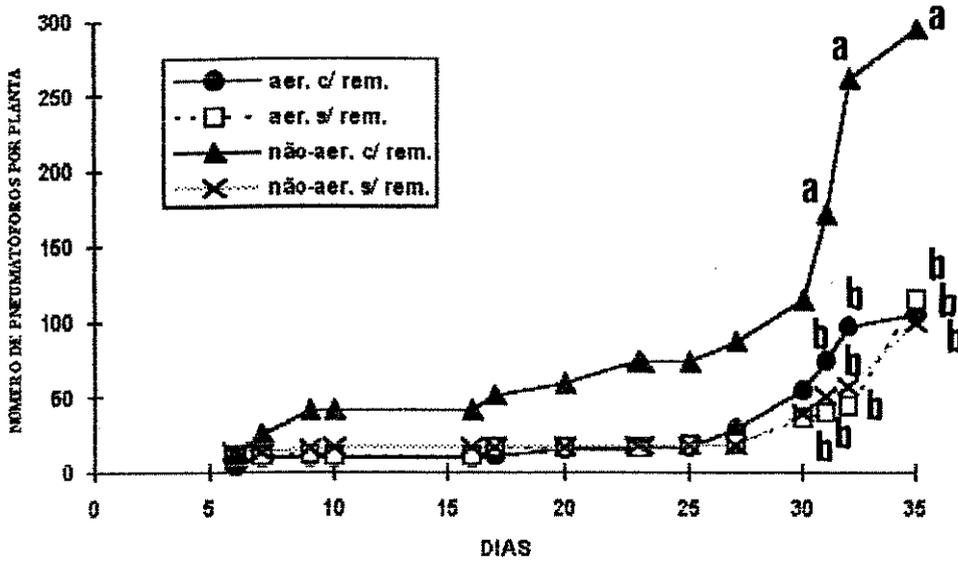


Figura 21. Número de pneumatóforos removidos e não removidos de planta de *Ludwigia larutoteana* aeradas e não-aeradas em hidropônica durante 35 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes (comparações na vertical).

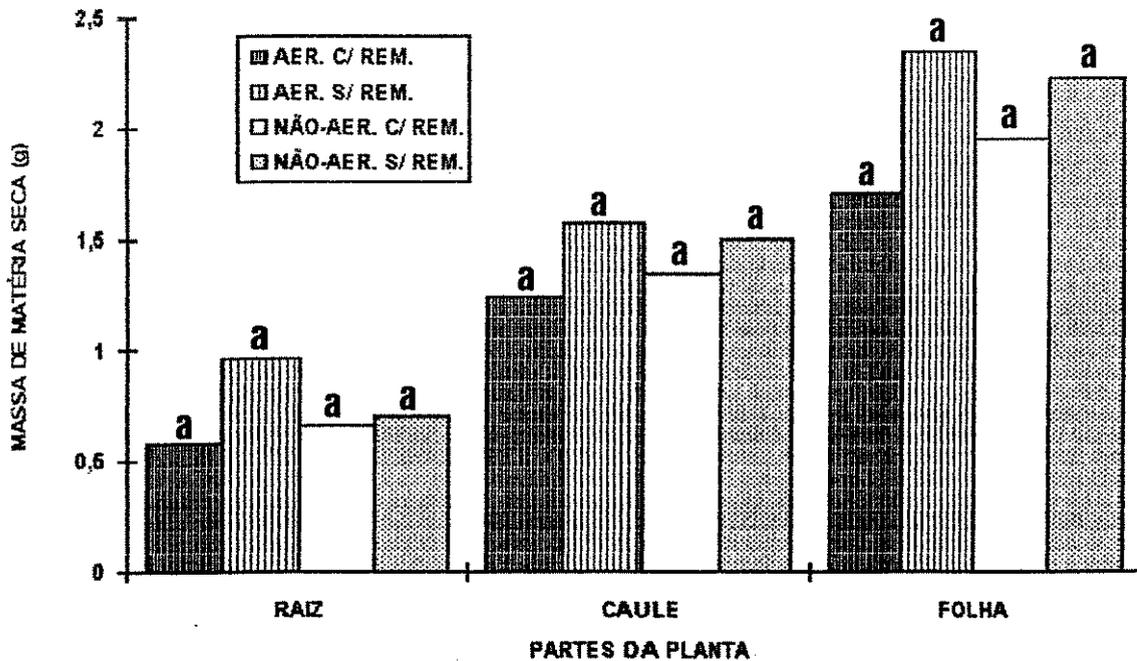


Figura 22. Massa de matéria seca de raiz, caule e folha de plantas de *Ludwigia larutoteana* aeradas e não aeradas com e sem remoção dos pneumatóforos durante 35 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

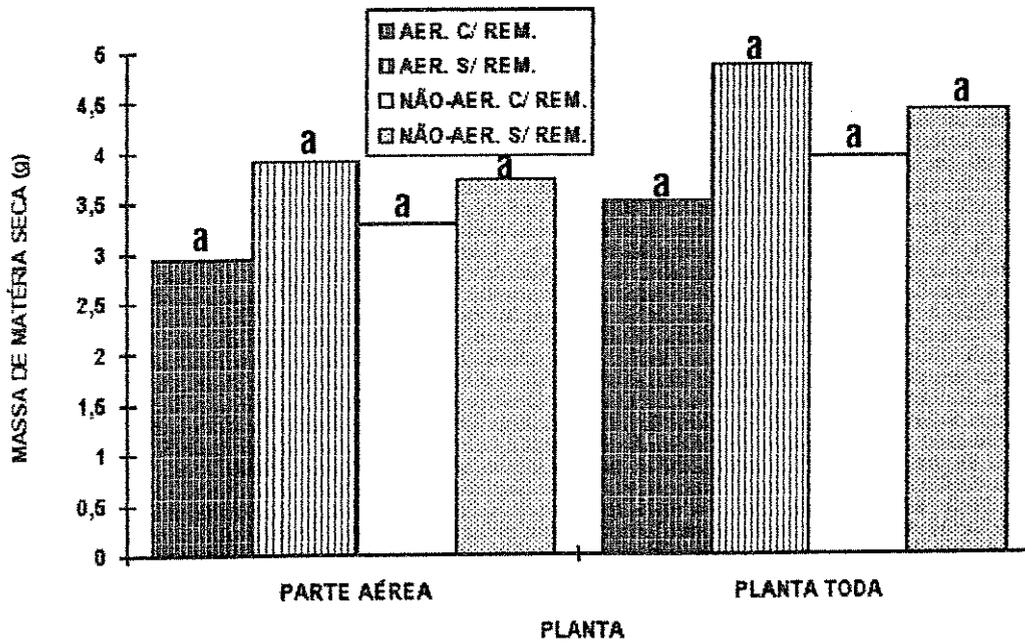


Figura 23. Massa de matéria seca da parte aérea e planta toda de *Ludwigia laruttea* aeradas e não aeradas com e sem remoção dos pneumatóforos durante 35 dias. Diferenças significativas ( $P=0,05$ ) entre médias estão assinaladas com letras diferentes.

to na porosidade do pneumatóforo foi verificado em relação ao caule e raiz em plantas aeradas e não aeradas. E a porosidade do pneumatóforo foi maior significativamente em plantas sem aeração em relação às aeradas; não foi verificada diferença significativa na porosidade entre raízes e caule em plantas aeradas e não aeradas (tabela 2). Este experimento deveria ser realizado para os tratamentos: submersos e alagados com e sem aeração e em drenado, porém não foi possível concretizá-lo porque as partículas de solo ficavam às vezes fortemente aderidas às raízes, podendo então incorrer numa superestimativa do volume total da raiz e conseqüentemente também da porosidade. Optou-se então, utilizar plantas crescendo em hidropônica.

## **6. DETERMINAÇÃO DA QUANTIDADE DE OXIGÊNIO DISSOLVIDO NA ÁGUA E POROSIDADE DO SOLO**

Já que havia a suspeita de que o surgimento do pneumatóforo estava relacionado com a falta de  $O_2$ , isto é, em condição de hipoxia, planejou-se este experimento baseando-se no seguinte aspecto: existem espaços de ar dentro do solo e quando o vaso com a planta é alagado, estes espaços de ar são ocupados pela água. Pensou-se então em medir a porosidade do solo ou o espaço poroso, isto é, conhecer o espaço de ar existente na terra do vaso e, simultaneamente, determinar a quantidade de oxigênio dissolvido na água que ocupava este espaço, e correlacionar estes dois fatores com o surgimento dos pneumatóforos.

Foram realizadas diversas tentativas para se conseguir uma maneira de coletar a água do vaso com terra e planta. Foi então testada terra sem o acréscimo de matéria orgânica, possibilitando assim a determinação de oxigênio dissolvido na água do vaso. A cada medida realizada coletava-se um volume aproximado de 250 a 270 ml de água, significando que este volume retirado não era devolvido ao vaso. Após 2 e 31 dias verificou-se valores maiores de oxigênio dissolvido em vermiculita e nesta seqüência valores gradativamente menores em areia e terra. Nos tratamentos em que foram misturadas 2

Tabela 1. Conteúdo total de clorofila em discos de folhas de plantas de *Ludwigia larutoteana* submersas e alagadas com e sem aeração e drenadas durante 28 dias.

		CLOROFILA mg / g MASSA DE MATÉRIA FRESCA				
		T R A T A M E N T O S				
DIAS	FOLHA	SA	SNA	ALAER	ALNAER	DREN
7	APICAL	3,0 ab	3,7 ab	3,9 a	2,5 b	2,7 ab
	MEDIANA	3,7 bc	7,2 a	4,8 b	3,6 bc	2,3 c
	BASAL	0,6 d	3,2 b	4,1 a	2,8 bc	2,3 c
14	APICAL	4,6 a	3,5 b	2,3 c	1,6 d	2,6 c
	MEDIANA	3,3 a	3,1 a	2,4 b	1,9 b	2,2 b
	BASAL	1,7 a	0,7 b	1,9 a	1,7 a	2,2 a
21	APICAL	2,8 a	2,6 a	2,1 b	1,8 c	1,6 c
	MEDIANA	2,6 a	1,0 d	2,1 b	1,6 c	1,0 d
	BASAL	-	-	-	-	-
28	APICAL	4,9 a	5,4 a	2,5 b	1,9 b	1,8 b
	MEDIANA	-	4,8 a	1,9 b	1,9 b	0,3 c
	BASAL	-	-	-	-	-

- = Queda das Folhas. SA = Submerso e aerado, SNA = Submerso e não-aerado, ALAER = Alagado e aerado, ALNAER = Alagado e não-aerado e DREN = Drenado.

Letras representam comparações na horizontal.

porções de areia e 1 de terra, um valor maior foi verificado em relação à 2 de terra e 1 de areia. Após 5 dias isto não foi observado para areia e terra que apresentaram valores iguais. Da medida obtida somente da água sem a planta, um maior valor foi observado para vermiculita, e um valor menor para terra que por sua vez foi menor do que em areia (tabela 3). Maior número de pneumatóforos foi verificado em terra e 2T+1A em relação aos substratos vermiculita, areia e 2A+1T no período de 7 dias de alagamento. Com 38 dias o número de pneumatóforos em terra, areia, 2T+1A e 2A+1T foi maior que em vermiculita (tabela 6).

Nos valores de temperatura da água, observou-se variação de 1 a 2°C para um mesmo dia nas faixas de 21 a 23°C com 2 dias, de 23 a 24°C após 5 dias e de aproximadamente 20°C com 31 dias (tabela 4).

Verificou-se um pH próximo à neutro (pH 7,0) na água tendendo à levemente ácido (tabela 5).

Maior valor de porosidade foi encontrado em vermiculita e diminuição gradativa em terra e areia. Em vermiculita e terra foram iguais os valores de porosidade para solos alagado e não alagado. Porosidade aproximada de 80% foi verificada em solos misturados com 2 porções de areia e 1 de terra e 2T+1A (tabela 7).

Os valores de pH variaram de aproximadamente 5,8 para terra, a 7,8 para areia e em vermiculita variou entre 6,7 a 7,0 (tabela 7). Na mistura de areia e terra variou entre 6,7 a 6,9 (tabela 7). Pela interpretação convencional consideram-se valores entre 5,0 e 6,0 com acidez média, entre 6,0 e 7,0 acidez fraca e entre 7,0 a 7,8 alcalinidade fraca (KIEHL, 1979).

## **7. APLICAÇÃO DE VÁCUO E SUBSTITUIÇÃO DE OXIGÊNIO POR NITROGÊNIO E PERCLORATO DE MERCÚRIO**

Com a hipótese de que os pneumatóforos surgem para auxiliar a aeração da planta, (ou na condição de hipoxia), foi realizado um experimento utilizando-se N<sub>2</sub>. Assim, o envolvimento do vaso com 1 ou 2 sacos plásticos e a expulsão dos gases no solo e substituição por N<sub>2</sub> provocaram aparecimento de pneumatóforos em valores muito próxi -

Tabela 2. Porcentagem de ar (porosidade) quantificada pelo método do picnômetro, de pneumatóforo, raiz e caule de plantas aeradas e não- aeradas.

	POROSIDADE (% DE AR NO TECIDO)	
	AERADAS	NÃO AERADAS
<b>PNEUMATÓFORO</b>	54,7 A a	66,5 B a
<b>RAIZ</b>	28,6 A b	27,5 A b
<b>CAULE</b>	13,6 A b	15,1 A b

Letras maiúsculas representam comparações entre os tratamentos aerado e não aerado e as minúsculas significam comparações na vertical.

Tabela 3. Quantidade de oxigênio dissolvido na água de vaso pelo método de Winkler. após 2, 5 e 31 dias.

	CONCENTRAÇÃO DE O <sub>2</sub> (mg/l)		
	2	5	31
<b>Vermiculita</b>	7,93	6,22	3,23
<b>Areia</b>	5,14	0,96	1,16
<b>Terra</b>	3,57	0,96	0,96
<b>2T+1A</b>	1,22	1,49	1,76
<b>2A+1T</b>	2,76	1,86	2,65

2T+1A = 2 terra + 1 areia e 2A + 1T = 2 areia + 1 terra

Tabela 4. Temperatura da água coletada dos vasos nos períodos de 2, 5 e 31 dias.

	TEMPERATURA (°c)		
	2	5	31
Vermiculita alag.	21	23	20
Areia alag.	23	23	20
Terra alag.	22	23	20
2 T + 1A alag.	22	23	21
2A + 1T alag.	22	23	20

2T+1A = 2 terra + 1 areia e

2A + 1T = 2 areia + 1 terra

Tabela 5. Variação do pH da água coletada dos vasos após 2, 5 e 31 dias.

	pH		
	2	5	31
Vermiculita alag.	6,7	6,2	6,3
Areia alag.	6,9	7,2	6,9
Terra alag.	6,9	6,4	6,8
2 T + 1A alag.	6,8	6,2	6,5
2A + 1T alag.	6,9	6,5	6,4

2T+1A = 2 terra + 1 areia e 2A + 1T = 2 areia + 1 terra

Tabela 6. Número médio de pneumatóforos em plantas alagadas de *Ludwigia laruttea* em diferentes substratos após 2, 5 e 31 dias

	NÚMERO MÉDIO DE PNEUMATÓFOROS		
	2	5	31
Vermiculita alag.	0	1,2 b	5,0 b
Areia alag.	0	1,8 b	10,6 ab
Terra alag.	0	8,0 a	19,6 a
2 T + 1A alag.	0	4,6 ab	14,8 ab
2A + 1T alag.	0	2,2 b	9,0 ab

2T+1A = 2 terra + 1 areia e 2A + 1T = 2 areia + 1 terra

mos. Verificou-se aumento no número de pneumatóforos quando plantas controle foram envolvidas com 2 sacos plásticos. Na formação destes pneumatóforos, provavelmente também ocorre o envolvimento do etileno. Então elaborou-se um outro experimento com uma substância captadora de etileno, o perclorato de mercúrio. Somente com 1 saco plástico, observou-se a presença de 13 pneumatóforos e 1 saco plástico mais perclorato de mercúrio, 1 pneumatóforo. Na planta não coberta (controle) foram verificados 3 pneumatóforos (tabela 8).

## 8. APARECIMENTO DE PNEUMATÓFOROS, CAULE AERENQUIMATOSO E RAÍZES

Os resultados mostrados deste item em diante são de experimentos realizados com estacas, com exceção da dosagem de etileno que se refere a ambos, plantas e estacas.

Para se chegar à escolha e apresentação dos resultados com etrel, foram testadas várias condições diferentes para se observar o aparecimento de pneumatóforos, caule aerenquimatoso e raiz. Após um experimento teste (dados não registrados) para observar o aparecimento de pneumatóforos, caule aerenquimatoso e raízes, as plantas do canteiro foram podadas. Esperou-se algum tempo para as plantas brotarem. Foram então preparadas estacas para a realização dos seguintes experimentos:

- efeito do etrel nas concentrações de 800, 400, 300, 200, 100, 70 e 30  $\mu\text{M}$
- efeito da solução nutritiva (normal, 1/2 e 1/5),
- efeito de diferentes concentrações de IBA (490, 250 e 50  $\mu\text{M}$ ),
- efeito de etrel nas concentrações de 1 e 100  $\mu\text{M}$  e em períodos de 1, 2, 4 e 6 horas, e depois transferidas para água somente,
- efeito da disposição horizontal e vertical,
- efeito de etrel em concentrações mais altas (300 e 200  $\mu\text{M}$ ) e posteriormente transferidas para concentrações mais baixas (70 e 30  $\mu\text{M}$ ).

Tabela 7. Porosidade de diferentes substratos e pH do solo

	POROSIDADE	pH DO SOLO
VERMICULITA ALAG.	98%	7,04
VERMICULITA CTRL.	98%	6,74
AREIA ALAG.	72%	7,87
AREIA CTRL.	77%	7,72
TERRA ALAG.	84%	5,77
TERRA CTRL.	84%	5,72
2T + 1A ALAG.	81%	6,92
2T+ 1A CTRL.	80%	6,67
2A + 1T ALAG.	78%	6,93
2A + 1T CTR.L.	80%	6,75

2T+1A = 2 terra + 1 areia, 2A + 1T = 2 areia + 1 terra

Tabela 8. Número de pneumatóforos em plantas de *Ludwigia laruttea*, com envolvimento ou não do vaso por 1 ou 2 sacos plásticos e substituição dos gases por N<sub>2</sub>, ou uso de perclorato de mercúrio.

T R A T A M E N T O S	NÚMERO DE PNEUMATÓFOROS
2 sacos plásticos mais N <sub>2</sub>	11
1 saco plástico mais N <sub>2</sub>	10
2 sacos plásticos	19
1 saco plástico	13
Perclorato de mercúrio	1
Não coberta (controle)	3

Foi observado através destes experimentos que estacas obtidas de ramos de tecido tenro e concentrações maiores que 200  $\mu\text{M}$  e 100  $\mu\text{M}$ , inibiram o crescimento das raízes e a ocorrência de pneumatóforos.

Foi verificado o crescimento e desenvolvimento do pneumatóforo em estaca mantida no tubo de vidro. Cobrindo o pneumatóforo com água, ele crescia e permanecia com a ponta fora da água. Repetiu-se este procedimento e observou-se que o crescimento do pneumatóforo foi de 13-15 cm, num período de aproximadamente 11 dias. As estacas poderiam permanecer cobertas com água após o aparecimento dos pneumatóforos. Elas então não se deterioravam. Caso contrário, isto é, estacas sem pneumatóforos deterioravam-se quando cobertas total e parcialmente com água.

Em experimentos com plantas e com estacas pôde-se observar que quando a ponta do pneumatóforo era danificada, formava-se uma outra ponta.

## **I. INFLUÊNCIA DA DISPOSIÇÃO DA ESTACA**

A disposição vertical favoreceu o aparecimento de pneumatóforos (figura 24 e tabela 1), de caule aerenquimatoso (figura 25) e de raízes (figura 26) em relação à horizontal, embora *L. laruotteana* seja uma planta rasteira, quando em água.

## **II. EFEITO DE SUBSTÂNCIAS REGULADORAS DE CRESCIMENTO**

### **1. GA<sub>3</sub>**

Soluções de GA<sub>3</sub> nas concentrações de 1 e 100  $\mu\text{M}$  inibiram a formação de pneumatóforos (figura 27) e também não tiveram efeito no aparecimento de caule aerenquimatoso e enraizamento. Isto é, foi muito maior o número de pneumatóforos em estacas controle (figura 27). também observou-se que todas as estacas controle apresentavam raízes e caule aerenquimatoso no mesmo dia.

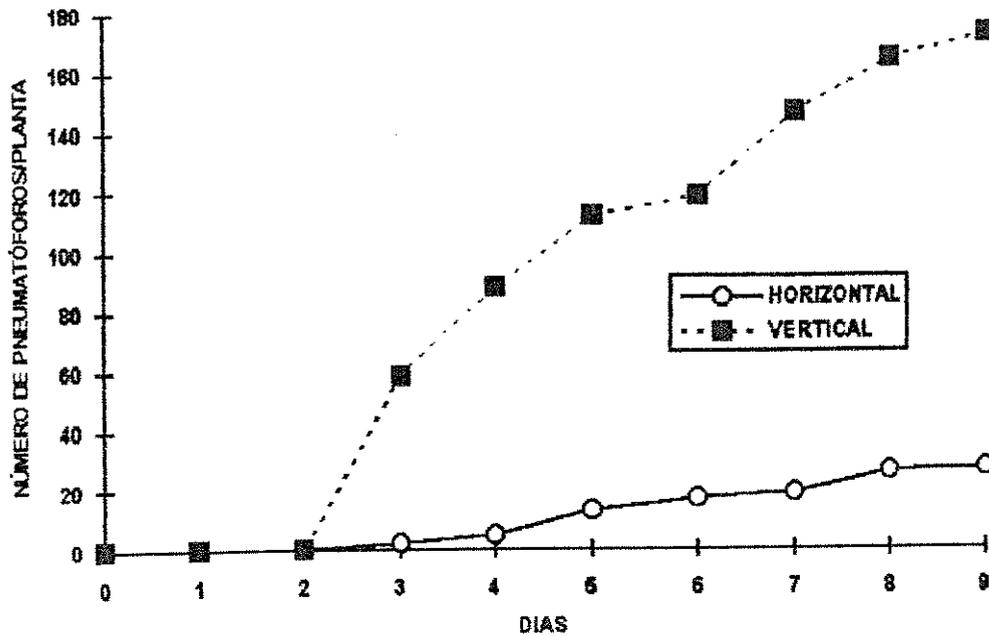


Figura 24. Influência da disposição da estaca de *Ludwigia larutoteana* no número de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C.

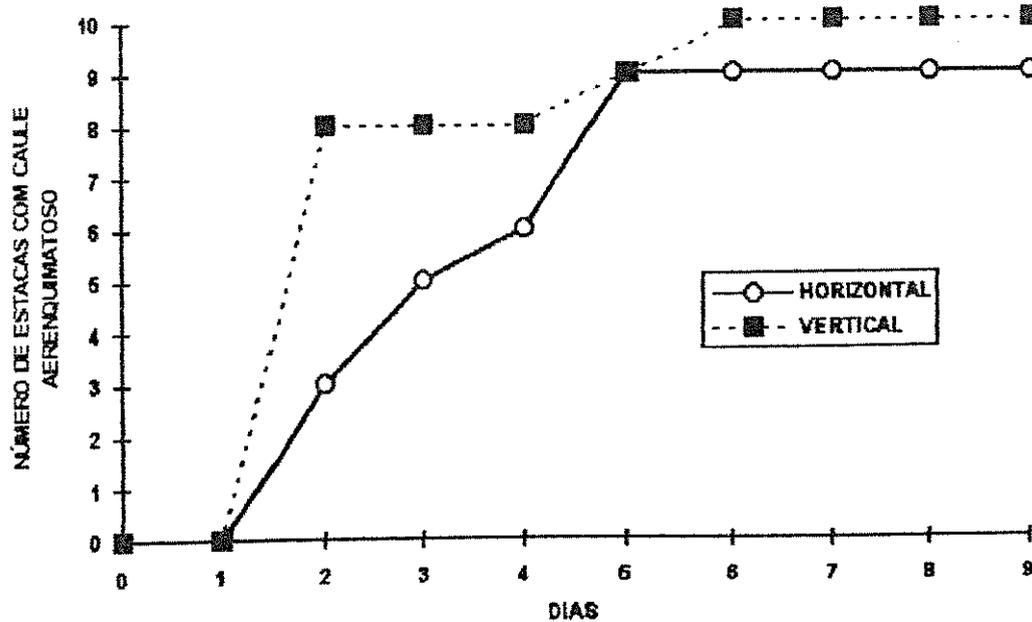


Figura 25. Influência da disposição da estaca de *Ludwigia larutoteana* no número de caule aerênquimatoso em luz branca e na temperatura de 30°C.

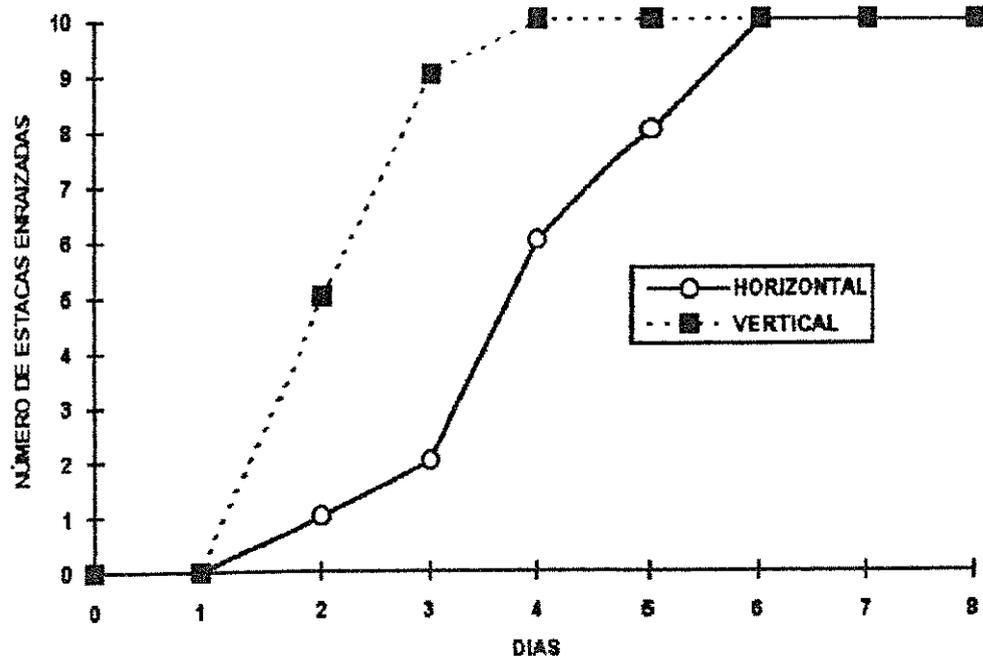


Figura 26. Influência da disposição da estaca de *Ludwigia laruoiteana* no número de estacas enraizadas em luz branca e na temperatura de 30°C.

Tabela 9. Porcentagem de estacas de *Ludwigia laruoiteana* que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto à disposição da estaca.

DIAS	PORCENTAGEM (%) DE ESTACAS TRATAMENTOS	
	HORIZONTAL	VERTICAL
1	0	0
2	0	0
3	1	90
4	10	80
5	40	100
6	20	40
7	10	100
8	30	80
9	10	30

Todas as estacas controle produziram pneumatóforos no 2º e 3º dia, enquanto verificou-se uma menor porcentagem naquelas submetidas em ambas concentrações de GA<sub>3</sub> (tabela 10).

## 2. 6-BA

A solução de 6-BA na concentração de 1 µM promoveu o aparecimento de pneumatóforos a partir do 4º dia em relação às estacas controle e às submetidas a 6-BA a 100 µM. Em estacas controle, observou-se aparecimento de pneumatóforos no terceiro dia. No 8º dia o número de pneumatóforos em 6-BA 1 µM foi de 186 e em estacas controle, 117 (figura 28). Já no aparecimento de caule aerenquimatoso e no enraizamento 6-BA não teve efeito em ambas as concentrações. Isto é, observou-se também aparecimento de raiz e caule aerenquimatoso tanto no controle quanto em estacas em solução de 6-BA 1 e 100 µM.

Variação diária foi verificada na porcentagem de estacas que produziram pneumatóforos em todos os tratamentos (tabela 11).

## 3. IBA

Soluções de IBA nas concentrações de  $4,9 \times 10^{-4}$ ,  $2,5 \times 10^{-4}$  e  $5,0 \times 10^{-5}$  M inibiram a formação de pneumatóforos (figura 29), do caule aerenquimatoso e o enraizamento. Isto é em estacas controle, o número de pneumatóforos foi muito maior em comparação com estacas em solução de IBA em diferentes concentrações (figura 29).

O surgimento dos pneumatóforos iniciou no 3º dia tanto em estacas controle quanto naquelas submetidas a concentrações diferentes de IBA. Nos 4º e 5º dias todas as estacas controle produziram pneumatóforos (tabela 12).

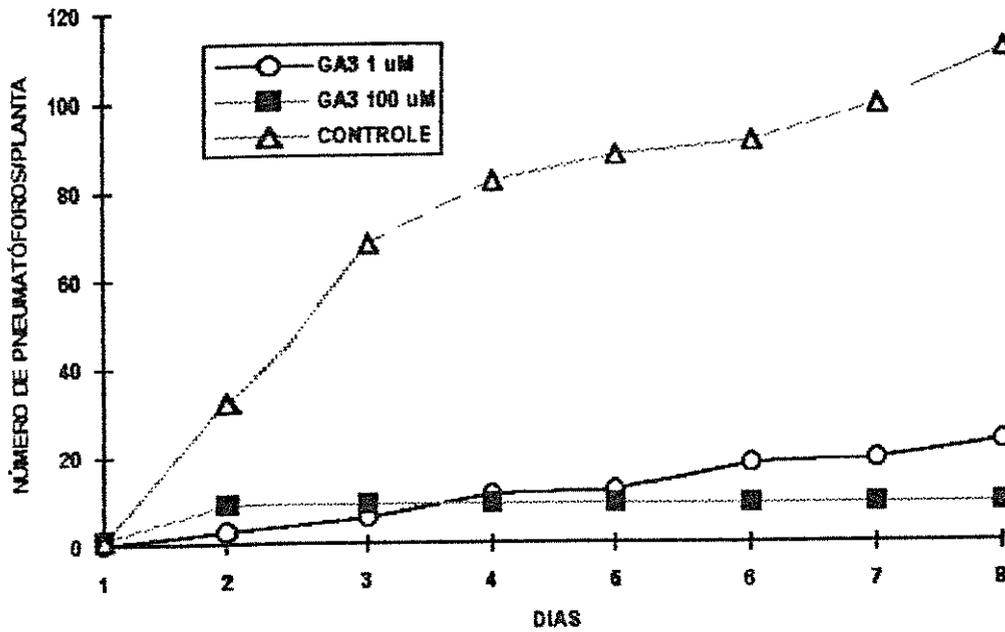


Figura 27. Efeito de ácido giberélico (GA<sub>3</sub>) no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia laruttea* em luz branca e na temperatura de 30°C.

Tabela 10. Porcentagem de estacas de *Ludwigia laruttea* que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de ácido giberélico

DIAS	PORCENTAGEM (%) DE ESTACAS		
	T R A T A M E N T O S		
	GA <sub>3</sub> 1 uM	GA <sub>3</sub> 100 uM	CONTROLE
1	0	10	10
2	20	50	100
3	30	0	100
4	30	0	80
5	10	0	40
6	20	0	20
7	10	0	30
8	30	0	50

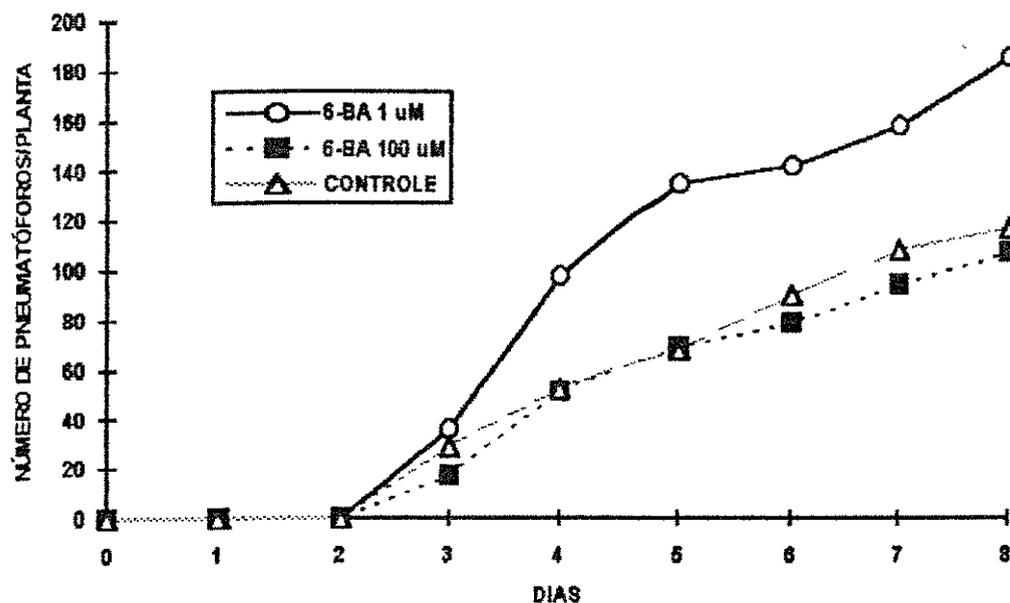


Figura 28. Efeito de 6-benzil aminopurina (6-BA) no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia laruooteana* em luz branca, na temperatura de 30°C.

Tabela 11. Porcentagem de estacas de *Ludwigia laruooteana* que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de 6-benzil aminopurina (6-BA).

DIAS	PORCENTAGEM (%) DE ESTACAS		
	T R A T A M E N T O S		
	6-BA 1 µM	6-BA 100 µM	CONTROLE
1	0	0	0
2	0	0	20
3	60	60	90
4	80	90	90
5	90	50	60
6	60	60	90
7	70	60	60
8	60	50	40

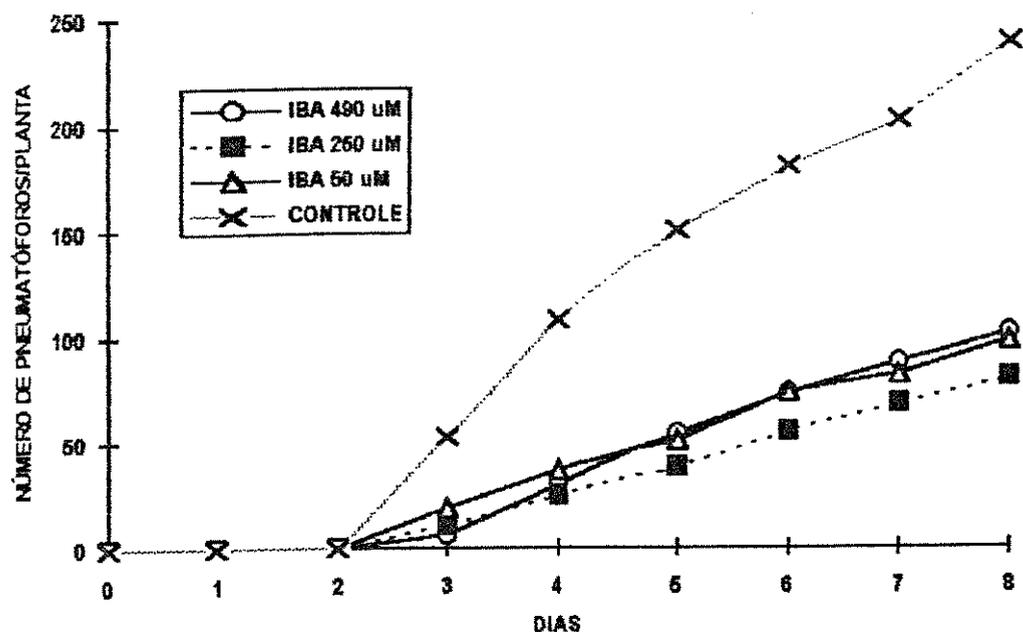


Figura 29. Efeito de ácido 3-indolbutírico (IBA) no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia larutoteana* em luz branca e na temperatura de 30°C.

Tabela 12. Porcentagem de estacas de *Ludwigia larutoteana* que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto quanto ao efeito de ácido 3-indolbutírico (IBA).

DIAS	PORCENTAGEM (%) DE ESTACAS			
	T R A T A M E N T O S			
	IBA 490 µM	IBA 250 µM	IBA 50 µM	CONTROLE
1	0	0	0	0
2	0	0	0	0
3	40	60	70	90
4	70	60	60	100
5	70	60	70	100
6	70	80	80	90
7	40	20	40	70
8	60	40	70	70

#### 4. ABA

Até o 5º dia ABA não teve efeito no número de pneumatóforos produzidos. A partir do 6º dia aumentou o número de pneumatóforos produzidos em estacas controle em relação à ABA 1 e 100  $\mu\text{M}$  (figura 30). Houve aparecimento de raiz e de caule aerenquimatoso tanto em estacas controle quanto naquelas em soluções de ABA 1 e 100  $\mu\text{M}$ .

Em estacas submetidas a ABA 1  $\mu\text{M}$  e controle o aparecimento de pneumatóforos iniciou no 2º dia e em ABA 100  $\mu\text{M}$  no 4º dia (tabela 13)

#### 5. ETREL

A partir do 6º dia, maior número de pneumatóforos foi verificado em estacas submetidas a etrel 100  $\mu\text{M}$  em relação a etrel 200  $\mu\text{M}$  e controle. No 8º dia foi de 125 o número de pneumatóforos produzidos em etrel a 100  $\mu\text{M}$  e em estacas controle, 92 (figura 31). Em relação aos aspectos caule aerenquimatoso e enraizamento, etrel não teve efeito promotor.

Houve variação na porcentagem de estacas que produziram pneumatóforos nos diversos tratamentos (tabela 14).

#### 6. PERCLORATO DE MERCÚRIO

Com a suspeita de que o etileno estaria envolvido na produção de pneumatóforos, elaborou-se um experimento utilizando perclorato de mercúrio que é conhecido como uma substância captadora de etileno. Este experimento foi repetido 3 (três) vezes. Nos resultados destes experimentos foi nítida a efetividade do perclorato de mercúrio como captador de etileno, devido ao menor número de pneumatóforos em estacas submetidas ao perclorato de mercúrio. Foram então obtidas as médias destes três experimentos. Verificou-se menor

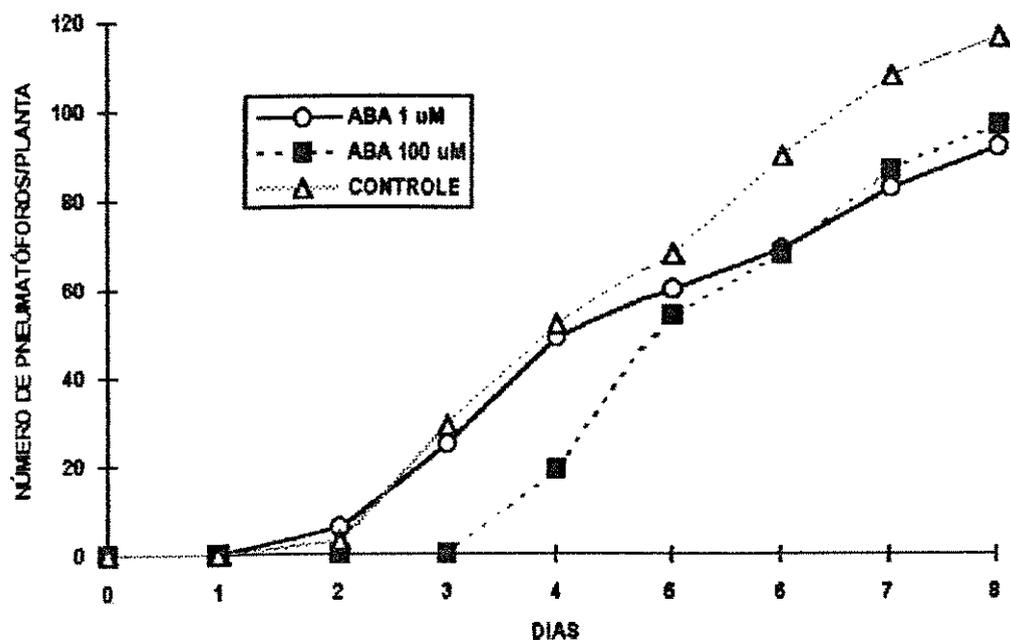


Figura 30. Efeito de ácido abscísico (ABA) no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia laruotteana* em luz branca e na temperatura de 30°C.

Tabela 13. Porcentagem de estacas de *Ludwigia laruotteana* que apresentaram uma produção diária de pneu-matóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de ácido abscísico (ABA).

DIAS	PORCENTAGEM (%) DE ESTACAS		
	T R A T A M E N T O S		
	ABA 1 µM	ABA 100 µM	CONTROLE
1	0	0	0
2	4	0	2
3	7	0	9
4	9	7	9
5	5	8	6
6	7	4	9
7	5	7	6
8	4	4	4

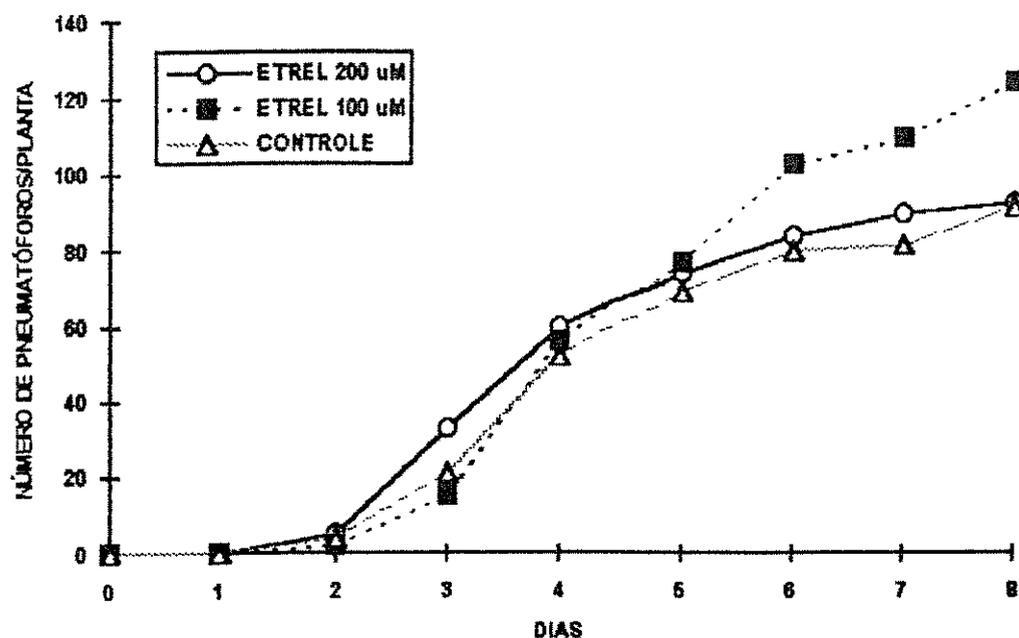


Figura 31. Efeito de ácido 2-cloroetilfosfônico (etrel) no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia laruoiteana* em luz branca e na temperatura de 30°C.

Tabela 14. Porcentagem de estacas de *Ludwigia laruoiteana* que apresentaram uma produção diária de pneumatóforos em luz branca e na temperatura de 30°C, quanto ao efeito de ácido 2-cloroetilfosfônico (etrel).

DIAS	PORCENTAGEM (%) DE ESTACAS		
	T R A T A M E N T O S		
	ETREL 200 µM	ETREL 100 µM	CONTROLE
1	0	0	0
2	20	20	30
3	60	50	50
4	80	90	70
5	60	60	60
6	60	70	60
7	30	50	20
8	30	70	60

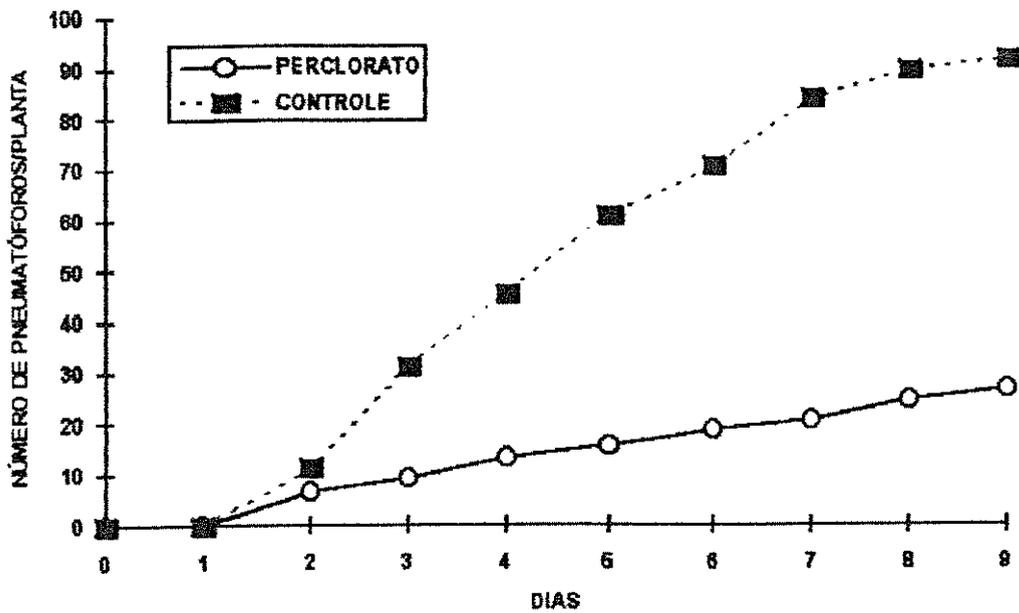


Figura 32. Efeito de perclorato de mercúrio no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia laruttea* em luz branca e na temperatura de 30°C.

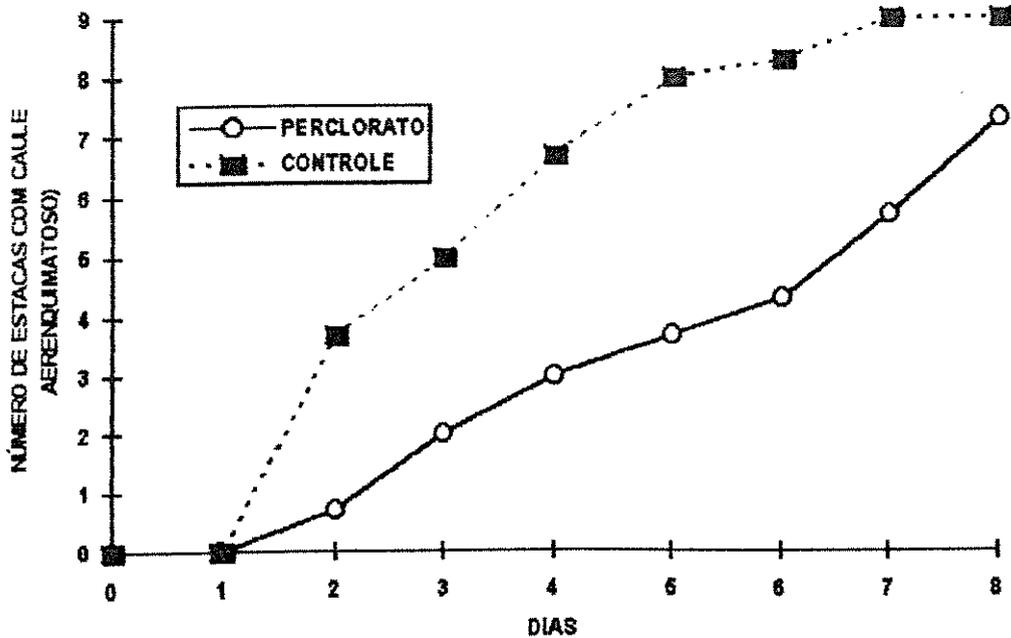


Figura 33. Efeito de perclorato de mercúrio no número de estacas de *Ludwigia laruttea* com caule aerenquimatoso em luz branca e na temperatura de 30°C.

número de pneumatóforos (figura 32), de caule aerenquimatoso (figura 33) e de estacas enraizadas com perclorato de mercúrio do que em estacas controle. Poderia então ser confirmado o efeito promotor de etileno nos aspectos de aparecimento de pneumatóforos e do caule aerenquimatoso.

## 7. PERCLORATO DE MERCÚRIO E NaOH

As substâncias perclorato de mercúrio e NaOH inibiram a formação de pneumatóforos. Na figura 34 observa-se maior número de pneumatóforos em estacas controle. Apenas o tratamento com NaOH aumentou o número de estacas com caule aerenquimatoso, enquanto o tratamento com perclorato de mercúrio reduziu a formação deste tecido (figura 35).

## 8. QUANTIFICAÇÃO DE O<sub>2</sub> E CO<sub>2</sub>

Com a hipótese de que o surgimento do pneumatóforo estaria vinculado à falta de oxigênio para a planta, foi realizada a dosagem de O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> no tubo de vidro selado com tampa de borracha contendo a estaca. Diminuição na quantidade de O<sub>2</sub> e aumento de CO<sub>2</sub> foram verificados nas estacas A e B do 1º ao 3º dia. No 6º dia também observou-se diminuição no conteúdo de O<sub>2</sub> e aumento de CO<sub>2</sub> na estaca A. Na estaca B do 1º ao 3º dia ocorreu diminuição de O<sub>2</sub> e aumento de CO<sub>2</sub> e no 6º dia aumento na quantidade de O<sub>2</sub> e diminuição de CO<sub>2</sub>. Na estaca C a variação foi pequena para as quantidades de O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> (tabela 15). Na estaca B surgiram 2 pneumatóforos no 2º dia e na estaca A e C no 6º dia ocorreram 3 e 1 pneumatóforos respectivamente. Em todas as três estacas ocorreu caule aerenquimatoso no 2º dia. Pela tabela 16, comprovou-se que mesmo em tubo fechado com tampa de borracha ocorreu o aparecimento de pneumatóforos, caule aerenquimatoso e raízes. Mais adiante estas variações serão comentadas.

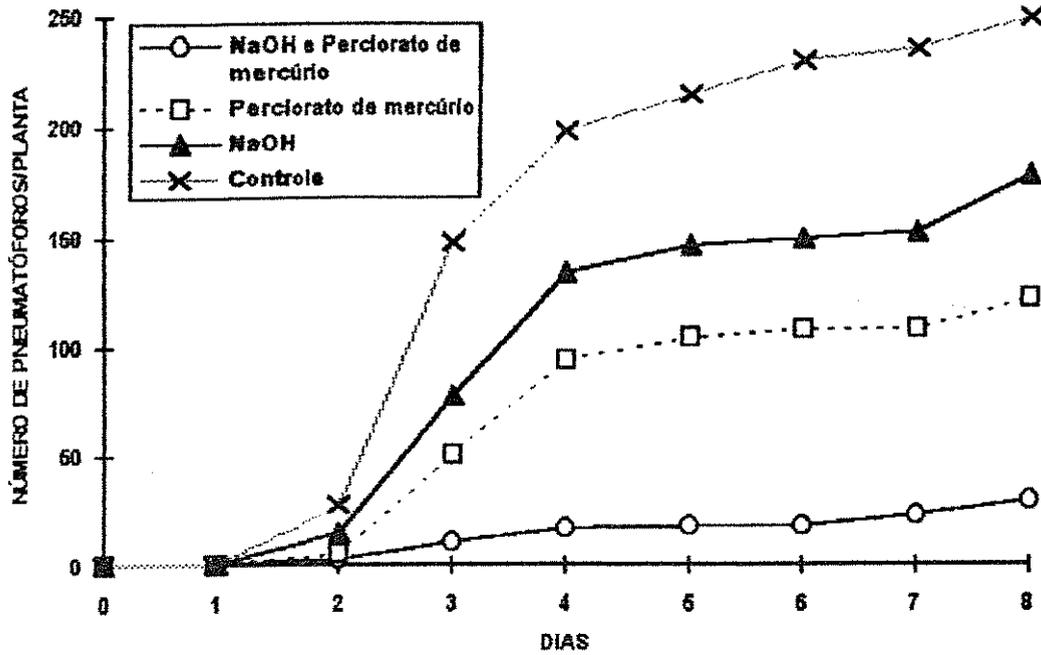


Figura 34. Efeito de perclorato de mercúrio e NaOH no número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia larutoteana* em luz branca e na temperatura de 30°C.

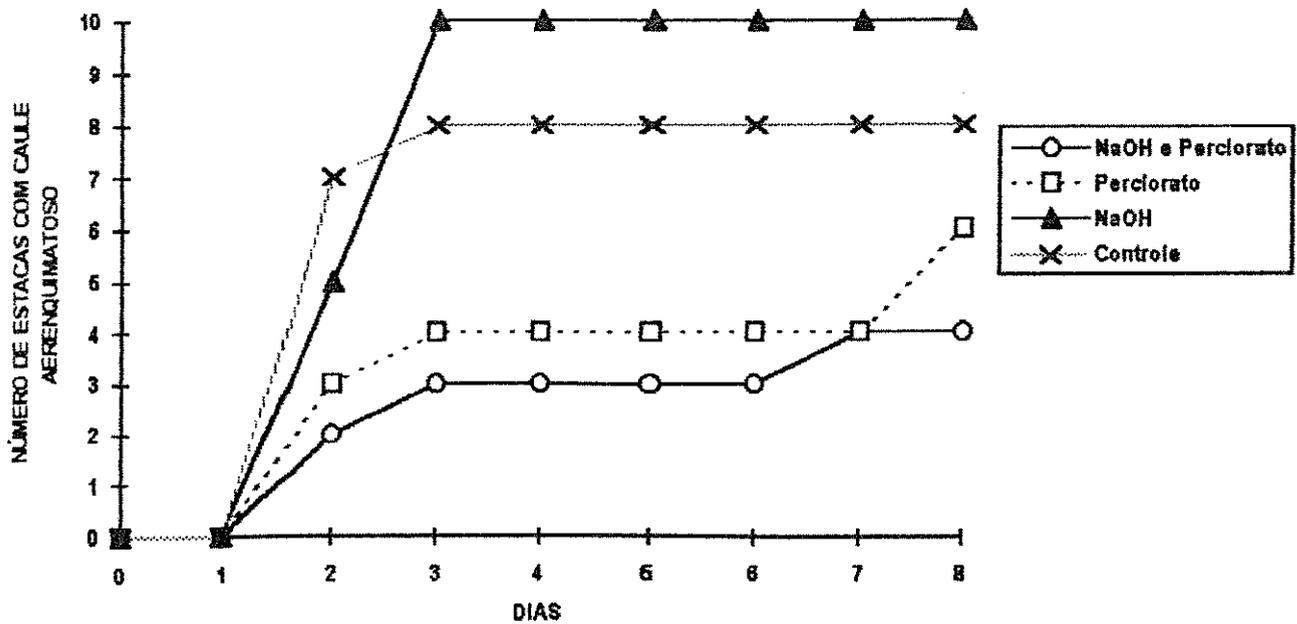


Figura 35. Efeito de perclorato de mercúrio e NaOH no número de estacas de *Ludwigia larutoteana* com caule aerenquimatoso em luz branca e na temperatura de 30°C.

## **9. ESTACAS EM CONDIÇÕES DE ANAEROBIOSE**

Maior número de pneumatóforos foi verificado em estacas submetidas ao nitrogênio durante 7 e 15 dias em relação às estacas controle. Com perclorato, somente um pneumatóforo foi observado com 15 dias de tratamento (tabela 17). Em todos os tratamentos ocorreram brotações e folhas (tabela 18).

## **10. DOSAGEM DE ETILENO EM ESTACAS E PLANTAS**

Não foi detectada a presença de etileno em estacas e plantas através da dosagem realizada em cromatógrafo a gás.

Tabela 15. Quantidade de O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> presentes no tubo de ensaio

		D I A S				
	GÁS	AR	1	2	3	6
ESTACA A	O <sub>2</sub>	21%	19,49%	17,26%	13,91%	12,6%
ESTACA A	CO <sub>2</sub>	0,03%	2,79%	4,77%	7,92%	10,70%
ESTACA B	O <sub>2</sub>	21%	17,92%	14,99%	11,21%	14,85%
ESTACA B	CO <sub>2</sub>	0,03%	4,19%	7,14%	10,71%	9,1%
ESTACA C	O <sub>2</sub>	21%	18,22%	18,61%	18,75%	20,03%
ESTACA C	CO <sub>2</sub>	0,03%	4,22%	4,31%	4,19%	2,86%

Tabela 16. Número de pneumatóforos, aparecimento de caule aerenquimatoso e raízes em estacas de *Ludwigia larutoteana* mantidas em tubos de ensaio selados com tampa de borracha, em luz branca em temperatura de 30°C.

		D I A S							
		1	2	3	4	5	6	7	8
PNEUMATÓFORO		0	22	123	149	182	185	189	194
CAULE AERENQUIMATOSO		0	10	10	10	10	10	10	10
RAIZ		0	9	9	9	9	9	9	9

Tabela 17. Número de pneumatóforos em estacas de *Ludwigia larutoteana* mantidas em nitrogênio e perclorato de mercúrio

		DIAS	
		7	15
NITROGÊNIO		23	66
CONTROLE		7	13
PERCLORATO DE MERCÚRIO		0	1
CONTROLE		1	2

Tabela 18. Número médio de brotações e de folhas em estacas de *Ludwigia larutoteana* após 15 dias de tratamento.

	BROTAÇÕES	FOLHAS
NITROGÊNIO	4	17,1
CONTROLE	2,8	14,5
PERCLORATO	1,9	10,1
CONTROLE	2,0	12,3

## V. DISCUSSÃO

### A. PLANTAS INTACTAS

A inundaç o reduz drasticamente o oxig nio do solo. Ocorre varia o nas respostas   inunda o entre esp cies herb ceas e arb reas. Pensa-se geralmente que a inunda o ou submers o   inibit ria ao crescimento, por m algumas esp cies s o estimuladas a alongar seus caules ou pec olos rapidamente nestas condi oes. A maioria destas esp cies, mas n o todas, s o plantas aqu ticas, de p ntanos, anf bias ou de ambiente  mido (JACKSON & DREW, 1984). Os coleoptiles de alguns tipos de arroz (notavelmente o japonica de terras baixas) estenderam-se mais rapidamente sob  gua que no ar. Isto  , o alongamento dos coleoptiles foi estimulado em press es parciais de oxig nio menores que aquela do ar (TAKAHASHI, 1905; NAGAI, 1916 apud JACKSON, 1985b). Foi relatado que condi oes excessivamente  midas que estimulam o crescimento do coleoptile, parecem diminuir o crescimento do mesocotilo (NAKAYAMA, 1942; TAKAHASHI, 1978 apud JACKSON 1985b). O arroz de  gua profunda pode sobreviver e mesmo produzir gr os pelo menos parcialmente devido ao crescimento r pido sob  gua que mantem alguma folhagem acima da  gua de inunda o. O crescimento   localizado nos intern s e nas base das folhas que os rodeia (VERGARA, JACKSON & DE DATTTA, 1976 apud JACKSON 1985b).

No nosso trabalho com *Ludwigia laruotteana*, as plantas foram alagadas em diferentes substratos com água e com solução nutritiva. De um modo geral, observou-se que sendo ela uma planta anfíbia, o alagamento aumentou o comprimento do caule e em função disto ocorreram aumentos no número de brotações e de folhas. Com a aeração ou não da água não se verificou diferenças nas medidas de comprimento em plantas alagadas com 32 e 73 dias de idade durante 28 dias. As plantas quando submetidas aos tratamentos de submersão, alongaram o caule rapidamente, isto é, a submersão é uma resposta que provoca crescimento rápido. O crescimento de plantas submersas (aumento no comprimento do caule) foi maior do que em plantas alagadas e não alagadas. Com o alongamento do caule a planta atingia o topo da água e assim as folhas da região apical ficavam próximas da superfície, às vezes ultrapassando o nível máximo da água. Quando se cobria a região apical com água ocorria novamente alongamento rápido do caule alcançando de novo a superfície da água. O caule de plantas submersas com 32 dias de idade ficava bastante fino, chegando a se romper. Provavelmente esta ruptura estaria ligada ao fato destas plantas mais novas, possuírem um tecido menos lenhoso no caule, que se alongava excessivamente. Em plantas com 73 dias de idade, o caule mais lenhoso alongava-se sem ruptura e caso o ápice fosse prejudicado ocorria o desenvolvimento da brotação. Se esta brotação da região mais apical permanecesse fora da água a planta continuava o seu crescimento. O crescimento foi mantido nos 28 dias de tratamento. RIDGE & AMARASINGHE, 1981 apud JACKSON & DREW 1984, testaram algumas espécies de angiospermas. Exceto duas, todas as outras estenderam-se mais rapidamente sob água do que em condições normais, inclusive

*Ranunculus repens* e *Plantago major*, ervas invasoras comuns de ambos os lugares úmidos e bem drenados.

É conhecido desde o século passado que a submersão das partes aéreas de plantas aquáticas motiva os órgãos a se "acomodarem" (ARBER, 1920). Em algumas espécies é o caule que responde e em outras o pecíolo ou pedúnculo que se alonga até que a lâmina foliar ou flores sejam devolvidas à superfície (RIDGE, 1985). A acomodação do pecíolo ao nível da água foi mostrada por FUNKE & BARTELS, 1937 apud MENEZES, 1984 em *Nymphoides peltata* e *Sagittaria sagittifolia*. Eles observaram que ocorre um alongamento do pecíolo até que a folha alcance a superfície, quando então cessa a acomodação. No caso de plantas submersas de *L. laruotteana*, o órgão que se alongou rapidamente foi o caule. Segundo JACKSON 1985b, os efeitos da submersão parecem ser de significado climático, auxiliando a manter as folhas e as flores acima do nível da água onde a fotossíntese e a polinização possam ocorrer eficientemente. Em plantas submersas de *L. laruotteana* com 32 dias de idade, ocorreu abscisão das folhas e com 73 dias de idade, as folhas permaneceram pequenas, curvadas, amareladas e raquíticas.

Pelas explicações acima citadas sobre alongamento do caule, verifica-se que a submersão completa não é tolerada por *L. laruotteana* com 32 dias de idade. Embora tenha sido verificado aumento no comprimento em plantas com 73 dias de idade em um período de 28 dias, as folhas também apresentaram clorose e senescência. Não foi testada a submersão completa por um período de longo termo (não permitindo que a região apical da planta permanecesse fora da água).

Pode-se inferir que mesmo com plantas mais velhas, isto é, com caules mais lenhosos, elas não resistiriam à submersão completa.

O alagamento em vermiculita, areia e terra por 28 dias aumentou as massas de matéria seca de raízes, caules e folhas em relação às não alagadas com solução e com água. Em plantas não alagadas o baixo suprimento de minerais geralmente tende a aumentar a partição de carbono para a raiz em detrimento da parte aérea (WILSON, 1988), porém isto não ocorreu em plantas alagadas e não alagadas em vermiculita e areia. O fator nutrição contribuiu para uma maior incorporação da matéria seca de caule e folhas para plantas alagadas em vermiculita e areia. A razão R/PA foi maior em plantas alagadas em água em vermiculita e areia do que em alagadas em solução. Além disso, em plantas alagadas em água esta razão foi maior do que em não alagadas tanto em vermiculita como areia. A aplicação de nutrientes em alagadas em vermiculita e areia favoreceu o crescimento das plantas e diminuiu a R/PA.

A maior alocação de matéria seca para as raízes em plantas alagadas aeradas e não aeradas e não alagadas em relação às plantas submersas com e sem aeração da água, com 73 dias de idade talvez possa ser explicada pelo aspecto da planta ocorrer tanto em ambiente úmido como terrestre. Embora em plantas submersas sem aeração com 32 dias de idade tenha sido verificado aumento na massa de matéria seca de raízes assim como em alagadas aeradas e não aeradas, as massas de matéria seca de caule e folha foram bem menores do que em alagadas. A menor alocação de matéria seca de raízes e de caule em submersas

relacionar-se-ia com a não tolerância à submersão completa e à queda das folhas.

No tratamento em que os pneumatóforos foram removidos poderia supor-se que a maior parte da aeração viria das folhas e que em plantas sem remoção dos pneumatóforos, a aeração viria deles e das folhas, ocasionando aumento de biomassa. Porém, não se verificou diferença nas massas de matéria seca de raiz, caule e folha entre plantas aeradas e não aeradas. Supondo-se também que a remoção dos pneumatóforos estaria limitando o crescimento da raiz e parte aérea, seria esperado uma mudança na R/PA. No entanto, em aeradas e não aeradas com e sem remoção dos pneumatóforos, a R/PA foi próxima de 0,20.

Em muitas espécies de plantas sujeitas à inundação as ligações físicas das raízes adventícias com o tecido de caule aerenquimatoso hipertrófico podem auxiliar a aeração porque os espaços de gás no caule facilitariam a aeração interna (JACKSON & DREW, 1984). A hipertrofia das lenticelas provocada pela inundação pode intensificar a troca de gás proporcionando uma maior superfície de área e uma estrutura mais permeável para gases dissolvidos na água de inundação. De acordo com CHIRKOVA & GUTMAN, 1972, o  $O_2$  entra através das lenticelas em ambas as espécies *Salix alba* (tolerante) e *Populus petrowskiana* (menos tolerante) e com o alagamento as substâncias voláteis como etanol, etileno e acetaldeído são liberadas através das lenticelas do caule de *Salix alba*, mas não em *Populus petrowskiana*. Estas alterações morfológicas, que ocorrem em plantas como resposta à inundação para facilitar a aeração interna, foram

observadas em *L. laruotteana* com o aparecimento de pneumatóforos, quando as plantas foram alagadas e submersas. Com o aumento do período de alagamento também foi observada elevação no número de pneumatóforos. Em plantas alagadas com solução não foi significativa a diferença no número de pneumatóforos entre os substratos vermiculita e areia. Em plantas alagadas com água foi verificada variação no número de pneumatóforos nos diferentes períodos de alagamento. Assim, com 7 e 28 dias em terra verificou-se aumento significativo do número de pneumatóforos em relação à vermiculita, porém em relação à areia não se observou diferença significativa. Após 14 dias não foi significativa a diferença no número de pneumatóforos entre os substratos vermiculita, areia e terra e após 21 dias em terra verificou-se aumento significativo do número de pneumatóforos em relação aos substratos vermiculita e areia. Isto não poderia ser explicado pelo fator nutrição porque o crescimento foi maior tanto em alagadas com solução quanto com água, em vermiculita. Em resposta aos tratamentos de submersão, ocorreu aparecimento dos pneumatóforos. Eles alongaram-se até um determinado comprimento (13-15cm), terminando por destacarem-se da planta. Em plantas alagadas eles permaneceram. O alagamento com e sem aeração não alterou o número de pneumatóforos. O mesmo ocorreu com plantas submersas com 73 dias de idade. No início também a aeração não teve efeito, mas com 21 e 28 dias, alagadas sem aeração tiveram um maior número de pneumatóforos. Em plantas drenadas não ocorreu o aparecimento de pneumatóforos. Embora vários pneumatóforos tenham surgido em plantas submersas, não ocorreu o alongamento deles até a superfície da água,

que poderiam auxiliar assim na aeração da planta e conseqüentemente na sua sobrevivência quando totalmente embaixo da água.

É comum o alagamento provocar em algumas espécies clorose e senescência tendo como exemplos girassol (KAWASE, 1974) e trigo (TROUGHT & DREW, 1980). Além de favorecer o crescimento, o alagamento em *L. laruotteana* não provocou senescência das folhas apicais e medianas. A medida do conteúdo de clorofila em plantas submersas foi realizada nas folhas mais apicais e medianas que ultrapassaram a superfície da água. Isto pode explicar o resultado obtido com 28 dias, onde observou-se aumento no teor de clorofila em plantas submersas em relação às alagadas com e sem aeração e drenadas. BARROWS et al. em 1969 trabalhando com plantas de girassol mostraram que, com 96 horas de inundação as folhas apresentaram clorose. A clorose de folhas destacadas poderia ser revertida pela aplicação de cinetina. Concluíram que a inundação mata as raízes, impedindo portanto a síntese de citocininas e aminoácidos e sua translocação para as folhas cloróticas

O primeiro e principal efeito do alagamento é reduzir a disponibilidade do  $O_2$  para o sistema de raiz (KAWASE, 1981). Assim surgem diversas estruturas adaptativas que auxiliam no movimento do  $O_2$ . ARMSTRONG (1979), revisando o trabalho de van RAALTE, CONWAY, LANG e outros, demonstrou a associação íntima entre a sobrevivência das raízes em condições anóxicas e a existência de espaços internos e longitudinais de gás, o aerênquima, que liga a raiz com as partes acima do solo. O aerênquima reduz a resistência ao transporte

longitudinal de  $O_2$ , tanto quanto reduz a quantidade de células com atividade respiratória (ap REES & WILSON, 1984), facilitando o fluxo de oxigênio até o ápice radicular. É conhecido que o crescimento da raiz tem uma influência direta no crescimento da parte aérea. O crescimento da parte aérea poderia estar relacionado com a porosidade da raiz em tais condições (de WIT, 1978). Em *L. laruoteana*, não ocorreu diferença na porosidades entre plantas aeradas e não aeradas. Porém, observou-se uma maior porosidade nos pneumatóforos em relação a de raiz e ao caule. LUXMOORE & STOLZY, (1969) relatam que em milho e arroz as raízes adventícias são mais porosas que as primárias e que essas raízes adventícias formam a maior parte do sistema radicular.

Embora os resultados de alguns experimentos não tenham sido satisfatórios eles proporcionaram encaminhamento para a continuidade da pesquisa. Mesmo assim eles foram mostrados para revelar o porquê da sua execução, isto é, qual a hipótese que estava sendo testada. Suspeitando-se de que o pneumatóforo é uma estrutura que está relacionada com a respiração da planta, isto é, que busca o ar da atmosfera, procurou-se então verificar se esta é a sua verdadeira função. Os experimentos de alagamento e submersão forneceram indícios de que o aparecimento e desenvolvimento de pneumatóforos estariam ligados à falta de oxigênio no ambiente da raiz. Então através da determinação do oxigênio dissolvido na água tentou-se verificar a taxa da variação do volume do  $O_2$  na água. Como resultado da inundação prolongada, o conteúdo de oxigênio do solo começa imediatamente a diminuir e pode ser esgotado após várias horas ou alguns dias. Encontrou-se faixas de variação nas diferenças de oxigênio dissolvido

nos diversos dias. O maior problema encontrado neste método foi a utilização de uma grande quantidade de água, descartando a possibilidade de verificar a quantidade de oxigênio dissolvido diariamente até o aparecimento do pneumatóforo. BONTON et al., 1938 apud KOZLOWSKI, 1984 b, relatam que a iniciação de novas raízes exige aproximadamente 12% de  $O_2$  e que é inibida quando a concentração de  $O_2$  cai abaixo de 15%. Quando esta concentração de  $O_2$  diminui abaixo de 10% formam-se poucas raízes novas. O método do oxigênio dissolvido têm sido utilizado para estudo da fotossíntese e da produção primária de vários organismos do meio aquático (MENEZES, 1984). Também MENEZES (1984), menciona divergências pró e contra a adequação deste método. Assim, ele cita que GORSKI (1935) e WETZEL (1965) questionam o uso deste método para plantas vasculares devido a possíveis armazenagens no aerênquima dos gases envolvidos na fotossíntese. HARTMAN & BROWN (1967) mostraram a não proporcionalidade entre a produção interna de oxigênio e a concentração na água circulante. Em contraposição NYGAARD (1958) e KINOSHITA (1973) consideram neste método o mais adequado para macrófitas aquáticas e algas microscópicas. WESTLAKE (1978) mostra que a defasagem entre o início da fotossíntese e a constante liberação de oxigênio foi desprezível, sendo pequena a armazenagem no aerênquima de duas espécies de macrófitas aquáticas. KELLY et al. (1981) apresentaram evidências similares para sete espécies estudadas. Uma outra maneira de tentar relacionar o aparecimento de pneumatóforos com o conteúdo de  $O_2$  seria através de um sensor ou eletrodo ou do potencial redox do solo.

A água utilizada para a determinação do oxigênio dissolvido ocupava um espaço poroso do solo ou vazios, conhecido como

porosidade. Não foi encontrada diferença na porosidade do tratamento alagado ou não alagado nos diferentes substratos utilizados. Em vermiculita, a porosidade encontrada foi de 98%, em areia alagada de 72% e de 77% em não alagada e em terra 84%. Nos vasos em que se misturou 2 porções de terra para 1 de areia e 2 de areia para uma de terra a porosidade situou-se entre 78 a 80% para alagado ou não alagado. Tentando correlacionar a porosidade com a quantidade de oxigênio dissolvido na água e o número de pneumatóforos verifica-se que em vermiculita uma maior porosidade poderia ter refletido em valores maiores de oxigênio em relação aos outros substratos resultando em um menor número de pneumatóforos. Embora em terra a porosidade tenha sido maior que em areia, verificou-se menores valores de  $O_2$  e um maior número de pneumatóforos. O menor valor de  $O_2$  seria provavelmente devido ao meio rico em matéria orgânica que implicaria também em maior presença de microorganismos respirando. A mesma explicação poderia ser considerada para 2T+1A e 2A+1T. Em média a porosidade dos solos arenosos varia de 35 a 50 % e argilosos de 40 a 60 %. Solos ricos em matéria orgânica apresentam porosidade entre 60 e 80 % (a matéria orgânica além de dificultar o arranjo piramidal das partículas, é por si mesma um material mais poroso). A terra utilizada nos vasos para este experimento foi peneirada. Sabe-se que solos com partículas de tamanho uniforme são mais porosos que aqueles de partículas de diferentes tamanhos. Os valores de pH variaram de aproximadamente 5,8 para terra, a 7,8 para areia e em vermiculita variou entre 6,7 a 7,0. A mistura de areia e terra variou entre 6,7 a 6,99. Pela interpretação convencional consideram-se valores entre 5,0

e 6,0 com acidez média, entre 6,0 e 7,0 acidez fraca e entre 7,0 a 7,8 alcalinidade fraca (KIEHL, 1979).

Neste trabalho utilizamos o termo "pneumatóforo" para a raiz que cresce para a superfície da água, isto é, voltada para a atmosfera externa, em contraste com a raiz com crescimento para baixo. Geralmente encontra-se na literatura distinguindo neste dimorfismo de raiz como raízes de ar, aéreas, para designar as raízes que crescem para baixo e raízes de água (aquáticas) para as raízes que crescem para cima (SCULTHORPE, 1967). No caso de *L. larotteana* esta denominação parece inadequada porque ambos os tipos de raízes crescem na água e na terra. A terminologia usada referindo-se a um ou outro tipo de raiz difere de autor para autor e ela não reflete a estrutura ou função de ambas as formas de raízes. ELLMORE (1981) denominou de raízes que crescem para cima (RCCima) e raízes que crescem para baixo (RCBaixo) as raízes dimórficas existente em *Ludwigia peploides*. Esta denominação baseou-se na direção do crescimento da raiz, não havendo implicação na fisiologia de ambas as raízes. Também neste trabalho observou-se em raízes de *L. larotteana* a presença de amiloplastos quando a ponta da raiz foi corada com lugol, revelando um possível sensor de gravitropismo. Em *L. peploides* ELLMORE (1981) descreve estes dois tipos de raízes relatando que elas surgem dos nós submersos. Em *L. larotteana* os pneumatóforos surgiam de diferentes regiões do caule, sendo também observado que eles surgiam como ramificações de raízes comuns. A distinção era feita pela orientação de crescimento.

Mesmo nos experimentos em que se tentou relacionar a hipoxia do meio com o surgimento dos pneumatóforos, convém lembrar que o etileno pode ser produzido endogenamente pelas plantas em condições úmidas e também existem evidências que o solo também forma etileno (JACKSON, 1985b). Assim, a similaridade na aparência de plantas tratadas com etileno e de alagadas não é o único motivo para se suspeitar da relação de causa entre os dois. Desde que a maioria, senão todas as partes da planta produzem o gás, é óbvio que situações como o alagamento ou submersão que diminuem a taxa de difusão do gás entre a planta e seu ambiente, aumentem a concentração interna de etileno. A quantidade será função da taxa de produção de etileno pelo tecido e a profundidade da água que o cobre. Assim uma produção mais rápida de etileno numa maior profundidade significa maior acúmulo de gás (JACKSON, 1985b). RIDGE 1985 observou que o etileno promoveu a resposta de alongamento, porque em órgãos submersos aumentaram os seus níveis. Assim, pequenas concentrações de etileno promovem extensão do caule de maneira exatamente semelhante à submersão. MUSGRAVE, JACKSON & LING, 1972 apud JACKSON, 1985 b; RIDGE 1985, relataram em *Callitriche platycarpa* que concentrações entre 0,01 e  $1,0 \times 10^{-6} \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$  estimularam a extensão dos internós a taxas próximas de plantas submersas, com um tempo aproximado de 30 minutos ou menos. Sobre o mecanismo de resposta, é conhecido em pecíolos de folhas totalmente expandidas, que o alongamento do caule ou do pecíolo induzido pelo etileno, pode envolver somente alongamento ou alongamento e divisão celular. A resposta à submersão é um fenômeno de rápido crescimento que exige a presença da auxina (COOKSON &

OSBORNE, 1978) e/ou de giberelina (RIDGE, 1987) e envolve relaxamento das paredes celulares (MUSGRAVE & WALTERS, 1974).

Também a formação de raízes e a hipertrofia das lenticelas têm sido atribuídas à produção de etileno em plantas inundadas (ABELES, 1973; KAWASE, 1981; KOZLOWSKI, 1982 apud KOZLOWSKI, 1984 b). JACKSON & CAMPBELL em 1975 mostraram em tomate a formação de raízes adventícias em baixas concentrações de etileno. Efeitos semelhantes puderam ser induzidos em girassol, tratando as raízes com etrel (KAWASE, 1974). *L. larotteana* em condição seca não emite o pneumatóforo. Pôde-se observar que houve surgimento dos pneumatóforos ao se envolver o vaso com 1 e 2 sacos plásticos enquanto na presença de perclorato verificou-se diminuição acentuada no número de pneumatóforos. Não foi possível detectar etileno nestes tratamentos. KAWASE (1976) encontrou que os níveis de etileno aumentam rapidamente em tecidos envolvidos com uma barreira de difusão como filme de polietileno. A adição de etrel no solo em concentrações acima de 200  $\mu\text{M}$  não induziu a formação de pneumatóforos em condição seca (dados não apresentados).

No item aspectos relevantes da literatura o aspecto como metabolismo de carboidrato anaeróbico (glicólise) foi desenvolvido porque esta seria uma consequência metabólica resultante da deficiência de oxigênio. O outro aspecto importante que explicaria a tolerância à inundação seriam as respostas adaptativas que auxiliariam no transporte interno de oxigênio às raízes. Em hidrófitas, encontra-se na literatura que as plantas cuja resistência à anoxia é considerada aparente ao invés de verdadeira, crescem

livremente em solos pantanosos alagados com troca de gás extremamente pobre. Além disso, tais plantas hidrófitas adultas podem crescer em solos anaeróbicos por extensos períodos . De fato, como os estudos recentes têm mostrado, quando o oxigênio molecular é excluído do ambiente, uma organização perfeita de células das raízes desses organismos não mostra sinais de resistência à anoxia maiores do que aqueles dos organismos que não são capazes de crescer em solos anaeróbicos. Na evolução, as células de raízes em hidrófitas não desenvolveram mecanismos bioquímicos de adaptação à anaerobiose. A capacidade destes organismos de crescer longa ou permanentemente em solos praticamente sem a possibilidade de troca de gás com a atmosfera externa é respondida pela habilidade destas plantas de transportar oxigênio das partes aéreas aos órgãos sob o solo (raízes) ao invés das peculiaridades do metabolismo da raiz. Este transporte é fortemente facilitado pela organização morfológica das hidrófitas cujos corpos possuem grandes espaços intercelulares. Embora as células de suas raízes estejam constantemente em ambiente anaeróbico, elas não experimentam deficiência de oxigênio molecular. No ambiente sem oxigênio as raízes das hidrófitas são capazes de crescimento ativo na base do metabolismo aeróbico. Conseqüentemente os organismos mencionados vivem permanentemente em ambiente anaeróbico (VARTAPETIAN, 1978).

## B. RESPOSTA DE ESTACAS À FORMAÇÃO DE PNEUMATÓFOROS

Os experimentos com estacas foram realizados como um caminho para elucidar em plantas o porquê do aparecimento de pneumatóforos e para que eles serviriam. Nos experimentos com estacas em que foi registrado o aparecimento de pneumatóforos, observou-se também aparecimento de caule aerenquimatoso e raízes.

Estacas de *Ludwigia laruttea* enraizaram facilmente quando eram lenhosas. Em estacas não lenhosas, o enraizamento foi mais demorado ou não ocorria. Este aspecto será novamente abordado mais adiante. Logo após ter sido descoberto que o AIA (ácido indolil acético) promovia o alongamento celular, WENT & THIMANN em 1937 (apud van OVERBEEK, 1959), verificaram sua ação promotora na formação de raízes em estacas. Observa-se a utilização da auxina sintética como o ácido indolilbutírico (IBA) em horticultura, ao invés de AIA, por ser mais estável no tecido vegetal. Estacas submetidas a soluções de substâncias reguladoras de crescimento como  $GA_3$ , IBA e ABA, inibiram o aparecimento de pneumatóforos ou mesmo de caule aerenquimatoso em relação às estacas controle (em água). Já 6-BA a  $1 \mu M$  promoveu o aparecimento de pneumatóforos em relação às estacas controle e às submetidas a 6-BA a  $100 \mu M$  a partir do 4º dia. Embora *L. laruttea* seja uma planta rasteira, prostrada quando em água, a disposição vertical da estaca favoreceu o aparecimento de pneumatóforos, de caule aerenquimatoso e raízes.

O etrel é uma mistura de ácido 2-cloroetanofosfônico e seu estér etil (MORGAN, 1969). Ele libera etileno quando em contato com células vegetais (YANG, 1969). Esta conversão de ácido 2-cloroetanofosfônico a etileno dentro da planta é devido a ação de enzimas hidrolíticas (COOKE & RANDALL, 1968). Embora muitos estudos mostrem uma posição correlativa entre hipertrofia e elevadas concentrações de etileno (ABELES, 1973), aerênquima e dilatação das porções inferiores do caule, etrel não favoreceu o aparecimento de caule aerenquimatoso em relação às estacas controle. O etileno pode causar iniciação de raízes em folhas, caules, pedúnculos florais e em raízes pré-existentes (ZIMMERMAN & HITCHCOCK, 1933). As plantas que respondem ao etileno incluem as dicotiledôneas e monocotiledôneas lenhosas ou herbáceas. Em geral, etileno a 10 ppm basta para a iniciação de raízes. Concentrações maiores inibem o crescimento das raízes (ABELES, 1973). Explica-se então a razão do não enraizamento e do não aparecimento de pneumatóforos em estacas submetidas a concentrações maiores que 200  $\mu\text{M}$  de etrel. Verificou-se um maior número de pneumatóforos em estacas em etrel a 100  $\mu\text{M}$  no 8º dia, em relação à concentração de 200  $\mu\text{M}$  e controle. Com este resultado, suspeitando-se de que o etileno estaria envolvido na produção de pneumatóforos, elaborou-se o experimento com perclorato de mercúrio, substância conhecida como captadora de etileno (ABELES, 1973). Pôde-se verificar que os resultados comprovaram o efeito promotor do etileno no aparecimento de pneumatóforos, de caule aerenquimatoso e no enraizamento. O experimento com perclorato de mercúrio e NaOH, que são substâncias que absorvem etileno e  $\text{CO}_2$ , respectivamente, foi planejado para observação dos efeitos juntos e separadamente. Os

resultados corroboraram com aqueles dos três experimentos anteriores com perclorato de mercúrio. Neste experimento o que era esperado, foi observado. Houve comprovação da hipótese do envolvimento do etileno e  $\text{CO}_2$  no aparecimento de pneumatóforos. Isto é, estacas submetidas a NaOH e perclorato inibiram a produção de pneumatóforos, e em estacas controle foi verificado maior número de pneumatóforos em relação a todos os tratamentos. Foram verificados resultados intermediários entre o tubo controle e o tubo com perclorato mais NaOH. Se o aparecimento de pneumatóforos estiver ligado a um desses gases,  $\text{CO}_2$  ou etileno, então o resultado de um deles (NaOH ou perclorato de mercúrio) será próximo ao de NaOH mais perclorato. O número de pneumatóforos foi maior para estacas com NaOH e menor em estacas submetidas a perclorato de mercúrio. Com perclorato de mercúrio mais NaOH, nem etileno nem  $\text{CO}_2$  estavam presentes daí ter-se verificado menor número de pneumatóforos. No controle estavam presentes o etileno e o  $\text{CO}_2$  e foi obtido maior número de pneumatóforos. A presença de etileno nos tubos contendo NaOH proporcionou um maior número de pneumatóforos em relação aos tubos com perclorato de mercúrio que continham  $\text{CO}_2$  somente. Convém ressaltar que as estacas mantidas nos tubos estariam respirando e portanto ocorrendo um provável aumento de  $\text{CO}_2$  dentro deles. Evidenciou-se então com este experimento que não só o etileno está envolvido no aparecimento de pneumatóforos como também isto ocorre na presença de  $\text{CO}_2$ .

Embora as alterações morfológicas que ocorrem em plantas após a inundação sejam variadas, conhecem-se em algumas espécies

respostas típicas tais como: tecido aerênquima, hipertrofia das lenticelas nos caules, iniciação de raízes adventícias em porções submersas dos caules e regeneração de novas raízes a partir das raízes originalmente existentes. Para muitos pesquisadores, as novas raízes que surgem substituem as funções do sistema original de raízes, que auxiliam na sobrevivência da planta. Em muitos casos as ligações físicas das raízes com tecido de caule aerênquimatoso e hipertrófico poderiam auxiliar na aeração. Isto porque os espaços de gás no caule, facilitariam a aeração interna (KOZLOWSKI, 1984b). Outras características morfológicas que contribuem para a sobrevivência da raiz incluem a capacidade de flutuar e crescer horizontalmente (diageotropismo). Em *Ludwigia peploides* as raízes que crescem para cima são aerênquimatosas e seu alto conteúdo de  $O_2$  sugere função de aeração (ELLMORE, 1981). Não foi possível relacionar as quantidades de  $O_2$  e  $CO_2$  presentes no tubo contendo a estaca com o aparecimento de pneumatóforos. Diariamente para a dosagem eram retirados 3 ml de ar dentro do tubo provocando uma pressão negativa, ocorrendo entrada dos gases do ambiente. Uma sugestão para futura execução deste experimento em que se verificou entrada de ar (no recipiente de vidro) seria um tubo com duas bocas, uma vedada com tampa de borracha e a outra com um balão de borracha, servindo como reservatório de ar, para manter a pressão constante.

Nos experimentos com estacas tratadas com nitrogênio e com perclorato de mercúrio em dessecador, verificou-se maior número de pneumatóforos em estacas submetidas a nitrogênio em relação ao controle. Isto poderia estar indicando que a falta de  $O_2$  e a presença

de etileno estariam estimulando este aumento. No tratamento com perclorato poder-se-ia dizer que foi evidenciada sua efetividade, porém o pequeno número de pneumatóforos em estacas controle impede-nos desta confirmação.

Embora tenha-se evidenciado o envolvimento do etileno no aparecimento dos pneumatóforos, ele não foi detectado nos tubos de vidro contendo a estaca ou em recipientes contendo maior número de estacas. Em plantas intactas, também não foi detectada presença de etileno.

## VI. CONCLUSÕES

Embora *Ludwigia laruotteana* seja uma planta anfíbia, ela não tolera a submersão completa por período de longo termo, porém, é resistente ao alagamento com e sem aeração. Ocorre aparecimento de pneumatóforos somente em plantas alagadas e submersas.

Em estacas, a formação de pneumatóforos é afetada por reguladores de crescimento; GA<sub>3</sub>, ABA, IBA inibiram e 6-BA e etrel promoveram. Embora não tenha sido possível detectar etileno em estacas e plantas, experimentos com perclorato de mercúrio sugerem seu envolvimento no desenvolvimento de pneumatóforos.

Em experimentos com soluções aerada e não aerada pôde-se observar a ocorrência de pneumatóforos nos dois tratamentos, indicando que a hipoxia não parece ser uma exigência para a produção de pneumatóforos na planta.

Experimentos com remoção contínua dos pneumatóforos não mostraram alteração do crescimento em relação à biomassa. Plantas com pneumatóforos removidos produziram mesma biomassa que plantas intactas, não permitindo uma visão clara do papel fisiológico do pneumatóforo na rizosfera desta espécie.

## VII. RESUMO

*Ludwigia laruotteana* ocorre em beira de mata e campo aberto com nítida preferência por locais às margens de lagos e córregos e com presença marcante em culturas de várzeas. É uma espécie anfíbia. Em ambiente terrestre crescem eretas e em ambiente com água encontram-se prostradas, ancoradas em solos alagados. No ambiente aquático ocorre o aparecimento de raízes que crescem para cima ou pneumatóforos.

Neste trabalho foram estudados alguns aspectos do crescimento quando as plantas foram alagadas e submersas completamente e o aparecimento de pneumatóforos. Também foram verificados alguns fatores envolvidos no desenvolvimento destas estruturas, principalmente baixa tensão de oxigênio e etileno .

Embora tenham sido realizados experimentos em diferentes substratos com água e com solução nutritiva, de um modo geral, observou-se que sendo ela uma planta anfíbia, o alagamento aumentou o comprimento e conseqüentemente o número de brotações e de folhas. As plantas quando submetidas aos tratamentos de submersão alongaram o caule rapidamente. Este crescimento de plantas submersas foi maior do que em alagadas e drenadas. Com a resposta de alongamento, o caule de plantas submersas com 32 dias de idade rompia-se provavelmente devido ao aspecto destas plantas serem mais novas, apresentando um tecido mais tenro. Já em plantas com 73 dias de idade que estavam com o caule mais lenhoso, ocorria o alongamento do caule e as folhas que atingiram a superfície da água cresciam e a planta continuava o seu

crescimento. As folhas de plantas submersas tanto com 32 quanto com 73 dias de idade apresentaram clorose e senescência. A submersão completa por um período de 28 dias não foi tolerada por *L. larvotteana*. O surgimento dos pneumatóforos em plantas submersas para ambas as idades não auxiliaram na aeração da planta. isto é, os pneumatóforos não cresceram de forma que as pontas pudessem atingir a superfície da água. Já em plantas alagadas eles mantiveram-se em contato com a atmosfera externa.

Em condições de hipoxia, o aerênquima facilita o fluxo de  $O_2$  até o ápice das raízes. Foi verificada maior porosidade nos pneumatóforos do que em raízes e em caules. Suspeitou-se do papel do etileno na formação de pneumatóforos através de experimentos envolvendo-se os vasos com 1 ou 2 sacos plásticos (promoção de pneumatóforos) e diminuição acentuada do seu número na presença de perclorato de mercúrio.

Com os experimentos em estacas verificou-se que de um modo geral substâncias reguladoras de crescimento inibiram o aparecimento de pneumatóforos, exceto 6-BA e etrel. Na concentração de  $1 \mu M$ , 6-BA promoveu o aparecimento de pneumatóforos após 4 dias. A partir do 6º dia etrel a  $100 \mu M$  estimulou um maior número de pneumatóforos. Experimentos com perclorato de mercúrio resultaram num menor número de pneumatóforos. Num outro experimento, com a adição simultânea de NaOH e perclorato de mercúrio, captadores de  $CO_2$  e etileno respectivamente, verificou-se, também, menor número de pneumatóforos.

Embora evidencie-se o envolvimento do etileno no aparecimento dos pneumatóforos, ele não foi detectado na dosagem em plantas e em estacas realizada no cromatógrafo a gás.

## VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELES, F., 1973. Ethylene in plant biology. Academic Press. New York, 302p.
- ADAMS, D. O., & YANG, S. F., 1977. Methionine metabolism in apple tissue. Implications of S-adenosylmethionine as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. Plant Physiol. 60: 892-896.
- ADAMS, D. O., & YANG, S. F., 1979. Ethylene biosynthesis: identification of aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. Proc. Natl. Acad. Sci., 76: 170-174.
- AMORIM, H. V., 1979. Respiração. In: M. G. Ferri (ed.). Fisiologia Vegetal. volume 1, .EPU & EDUSP, Brasil. pp.249-277.
- ap REES, T. & WILSON, P. M., 1984. Effects of reduced supply of oxygen on the metabolism of roots of *Glyceria maxima* and *Pisum sativum*. Z. Pflanzenphysiol., 114; 493-503.
- ARBER, A. 1920. Water plants: a study of aquatic angiosperms. Cambridge University Press, London, 436p.
- ARMITAGE, P., 1974. Statistical methods in medical research. John Wiley & Sons, New York. 504p.
- ARMSTRONG, W. , 1968. Oxygen diffusion from the roots of woody species. Physiol. Plant., 21, 539-543.
- ARMSTRONG, W., 1971. Radial losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. Physiol. Plant., 25: 192-197.

- ARMSTRONG, W., 1978. Root aeration in the wetland condition. In: DD Hook, & RMM Crawford (eds). Plant life in anaerobic environments. Ann Arbor Sci. Publ., Michigan. pp. 269-298.
- ARMSTRONG, W., 1979. Aeration in higher plants. Adv. Bot. Res., 7: 225-332.
- ARMSTRONG, W. & GAYNARD, T., 1976. The critical oxygen pressures for respiration in intact plants. Physiol. Plant., 37: 200-206.
- ARNON, D., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol., 24: 1 - 15.
- BACCHI, O., LEITÃO FILHO, H. F., ARANHA, C., 1984. Plantas invasoras de culturas. vol. III. Instituto Campineiro de Ensino Agrícola, pp. 779- 786.
- BARCLAY, A.M. & CRAWFORD, R. M. M., 1982. Plant growth and survival under strict anaerobiosis. J.Exp. Bot., 33: 541-549.
- BARROWS, W. J., & CARR, D. J., 1969. Effects of flooding the root system of sunflower plants on the cytokinin content in the xylem sap. Physiol. Plant., 22: 1105-1112.
- BEYER, E. M. Jr., 1976. A potent inhibitor of ethylene action in plants. Plant Physiol., 58: 268-271.
- BRADFORD, K. J., & DILLEY, D. R., 1978. Effects of root anaerobiosis on ethylene production, epinasty and growth of tomato plants. Plant Physiol., 61: 506-509.
- BRADFORD, K. J., & YANG, S. F., 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. Plant Physiol., 65: 322-326.

- BRADFORD, K. J., & YANG, S. F., 1981. Physiological responses of plants to waterlogging. HortScience, 16: 25-30.
- BRADFORD, K. J., HSIAO, T. C., & YANG, S. F., 1982. Inhibition of ethylene synthesis in tomato plants subjected to anaerobic root stress. Plant Physiol., 70: 1503-1507.
- BROWN, JR. B. W. & HOLLANDER, M., 1977. Statistics a biomedical introduction. John Wiley & Sons, New York. 456p.
- BURDICK, D. M., 1989. Root aerenchyma development in *Spartina patens* in response to flooding. Amer. J. Bot., 76: 777-780.
- CHIRKOVA T. V., & GUTMAN, T. S., 1972. Physiological role of branch lenticels in willow and poplar under conditions of root anaerobiosis. Sov. Plant Physiol., 19: 289-295.
- COOKE, A. R. & RANDALL, D. J., 1968. 2-Haloethanephosphonic acids as ethylene releasing agents for induction of flowering in pineapples. Nature, 218: 974-975.
- COOKSON, C., & OSBORNE, D.J., 1978. The stimulation of cell extension by ethylene and auxin in aquatic plants. Planta, 144: 39-47.
- COUTINHO, L. M. , & STRUFFALDI, Y. 1971. Observações sobre a germinação das sementes e o crescimento das plântulas de uma leguminosa da mata amazonica de igapó (*Parkia Auriculada* Spruce Mss). Phyton, 28: 149-159.
- CRAWFORD, R. M. M., 1978. Metabolic adaptations to anoxia. In: D. D. Hook, & Crawford R. M. M. (eds), Plant life in anaerobic environments. Ann Arbor , Michigan. pp 119-136.
- DAVIES, D. D., 1980. Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: D. D. Davies (ed), The biochemistry of plants. vol 2, Academic Press, New York, pp. 581-611.

- DAVIES, D. D., GREGO, S., KENWORTHY, P., 1974. The control of the production of lactate and ethanol by higher plants. Planta., 118: 297-310.
- de WIT, M. C. J., 1978. Morphology and function of roots and shoot growth of crop plants under oxygen deficiency. In: DD Hook, & RMM Crawford (eds). Plant life in anaerobic environments. Ann Arbor Sci. Publ., Michigan. pp. 333-349.
- DREW, M. C., 1992. Soil aeration and plant root metabolism. Soil Science, 154: 259-268.
- DREW, M. C., & LYNCH, J. M., 1980. Soil anaerobiosis, microorganisms, and root function. Ann. Rev. Phytopathol., 18:37-66.
- DREW, M. C., JACKSON, M. B., & GIFFARD, S., 1979. Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L.. Planta, 147: 83-88.
- DREW, M. C., JACKSON, M. B., GIFFARD, S. C., & CAMPBELL, R., 1981. Inhibition by silver ions of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to exogenous ethylene or to oxygen deficiency. Planta, 153:217-224.
- DREW, M. C., SAGLIO, P. H., & PRADET, A., 1985. Larger adenylate 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.
- ELLMORE, G. S., 1981. Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae) structure and gas content of mature roots. Am J. Bot., 68: 557-568.
- ESAU, K., 1977. Plant anatomy. 3<sup>rd</sup> ed.. Pergamon Press, Oxford, 544p.

- EYDE, R. H., 1977. Reproductive structures and evolution in *Ludwigia* (Onagraceae). I. Androecium, placentation, merism. Ann. Miss. Bot. Garden, 64: 644-655.
- FAHN, A. , 1982. Plant anatomy. 3<sup>rd</sup> ed. Pergamon Press, Oxford, 544p.
- GILL, A. M., & TOMLINSON, P. B., 1975. Aerial roots: an array of forms and functions. In: Torrey, J. G. Clarkson, D. T (ed.). The development and function of roots. 3<sup>rd</sup> Cabot Symposium. Academic Press, London. pp. 237-259.
- GOLTERMAN, H. L., CLYMO, R. S., & OHNSTAND, M. A., 1978. Methods for physical and chemical analysis of fresh water. IBP Handbook No 8. Blackwells Scientific Publications, Oxford. 213p.
- GREENWOOD, D. J., 1961. The effect of oxygen concentrations on decomposition of organic materials in soil. Plant Soil, 14: 360-376.
- GREENWOOD, D. J., 1967. Studies on the transport of oxygen through the stems and roots of vegetable seedlings. New Phytol., 66: 337-347
- GROOM, P., & WILSON, S.E., 1925. On the pneumatophores of paludal species of *Amoora*, *Carapa* and *Heritiera*. Ann. Bot., 39: 4-24.
- HOAGLAND, D. R., & ARNON, D. I. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. Univ. Calif. Expt. Stn. Circ., 347.
- HOEHNE, F. C., 1947. Onagraceas. Flora Brasílica, fasc.9, vol. XLI, I., São Paulo. 62p.
- HOEHNE, F. C., 1948. Plantas aquáticas. Instituto de Botânica (Publicação da Série "D"), São Paulo. 168p.

- HOOK, D. D., 1984. Adaptations to flooding with fresh water. In: T. T. Kozlowski (ed). Flooding and plant growth. Academic Press, London. pp. 265-294.
- HOOK, D. D., BROWN, C. L., & KORMANIK, P. P., 1971. Inductive flood tolerance in swamp tupelo [Nyssa sylvatica var. biflora (Walt) Sarg. ]. J. Exp. Bot., 22: 78-89.
- JACKSON, M. B., 1985a. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. Ann. Rev. Plant Physiol., 36: 145-174.
- JACKSON, M. B., 1985b. Ethylene and the responses of plants to excess water in their environment - a review. In: Ethylene and plant development. J. A. Roberts, & G. A. Tucker (eds). Butterworths, London. pp. 241-265.
- JACKSON, M. B., & CAMPBELL, D. J., 1975. Movement of ethylene from roots to shoots a factor in the responses of tomato plants to waterlogged soil conditions. New Phytol., 74: 397-406.
- JACKSON, M. B., & DREW, M. C., 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: T. T. Kozlowski (ed). Flooding and plant growth. Academic Press, New York. pp 47-128.
- JACKSON, M. B., HERMAN, B., GOODENOUGH, A., 1982. An examination of the importance of ethanol in causing injury to flooded plants. Plant Cell and Environm., 5: 163-172.
- JENSEN, C. R., STOLZY, L. H., & LETEY, J., 1967. Tracer studies of oxygen diffusion through roots of barley, corn, and rice. Soil Sci.: 103: 23-29.
- JENSEN, C. R., LUXMOORE, R. J., van GUNDY, S. D., & STOLZY, L. H., 1969. Root air space measurements by a picnometer method. Agron. J., 61: 474-475.

- JOHN, C. D., & GREENWAY, H., 1976. Alcoholic fermentation and activity of some enzymes in rice roots under anaerobiosis. J. Plant Physiol., 3: 325- 336.
- JOLY, C.A. & CRAWFORD, M.M., 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. J.Exp.Bot., 33:799-809.
- JONES, S. B. JR. & LUCHSINGER, A. E., 1979. Plant Systematics. McGraw-Hill Book Company, New York, 388p.
- JUSTIN, S. H. F. W., 1991. Evidence for the involvement of ethene aerenchyma formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.). New Phytol., 118: 49-62.
- JUSTIN, S. H. F. W., & ARMSTONG, W., 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. New Phytol., 106: 465-495.
- KAWASE, M., 1974. Role of ethylene in induction of flooding damage in sunflower. Physiol. Plant. , 31: 29-38.
- KAWASE, M., 1976. Ethylene accumulation in flooded plants. Physiol. Plant., 36: 236-241.
- KAWASE, M., 1979. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. Amer. J. Bot., 66: 183-190.
- KAWASE, M., 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. HortScience, 16: 8-12.
- KAWASE, M., & WHITMOYER, R. E., 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. Am. J. Bot., 67: 18-22.

- KEELEY, J. E., 1978. Malic acid accumulation in roots in response to flooding: evidence contrary to its role as an alternative to ethanol. J. Exp. Bot. 29: 1345-1349.
- KEELEY, J. E., 1979. Population differentiation along a flood frequency gradient: physiological adaptation to flooding in *Nyssa sylvatica*. Ecolog. Monogr., 89-108.
- KIEHL, E. J., 1979. Manual de edafologia - relações solo-planta. Ed. Agronômica Ceres, SP, Brasil. 262p.
- KONINGS, H., & VERSCHUREN, G., 1980. Formation of aerenchyma in roots of *Zea mays* in aerated solutions and its relation to nutrient supply. Physiol. Plant., 49: 265-270.
- KOZLOWSKI, T. T., 1982. Water supply and tree growth. II. Flooding. For. Abs., 43: 145-161.
- KOZLOWSKI, T. T., 1984a. Extent, causes, and impacts of flooding. In: T. T. Kozlowski (ed). Flooding and Plant Growth. Academic Press, London. 1-7.
- KOZLOWSKI, T. T., 1984b. Responses of woody plants to flooding. In: T. T. Kozlowski (ed). Flooding and Plant Growth. Academic Press, London. 129-163.
- LAAN, P., BERREVOETS, M.J., LYTHER, S., ARMSTRONG, W., 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. J. Ecol., 77: 693-703.
- LAMBERS, H., STEINGRÖVER, E., & SMAKMAN, G., 1978. The significance of oxygen transport and of metabolic adaptation in flood-tolerance of *Senecio* species. Physiol. Plant., 43: 277-282.

- LARSON, K. D., DAVIES, F. S., & SCHAFFER, B., 1991. Floodwater temperature and stem lenticel hypertrophy in *Mangifera indica* (Anacardiaceae). Amer. J. Bot., 78: 1397-1403.
- LIEBERG, S. A., 1990. Tolerância à inundação e aspectos demográficos de *Inga affinis* DC. Tese de mestrado em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas. 104p.
- LIEBERMAN, M., 1979. Biosynthesis and action of ethylene. Ann. Rev. Plant Physiol., 30: 583-591.
- LÜRSEN, K., NEUMAN, K., & SCHRODER, R., 1979. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid: an intermediate of the ethylene biosynthesis in higher plants. Z. Pflanzenphysiol., 92: 285-294.
- LUXMOORE, R. J. & STOLZY, L. H., 1969. Root porosity and growth responses of rice and maize to oxygen supply. Agron. J., 64: 725-729.
- LUXMOORE, R. J., SOJKA, R. E., & STOLZY, L. H., 1972. Root porosity and growth responses of wheat to aeration and light intensity. Soil Sci., 113: 354-357.
- MARUR, C. J., 1993. Estudo da fisiologia e biofísica do estresse hídrico em duas cultivares de algodoeiro (*Gossypium hirsutum* L.). Tese de Doutorado em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas. 128p.
- MCPHERSON, D. C., 1939. Cortical air spaces in the roots of *Zea mays* L. New Phytol., 38: 190-202.
- MEDRI, M. E., & CORREA, M. A., 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia principis* e *Spathodea campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. Semina, 6: 147- 154.

- MEEK, B. D., & STOLZY, L. H. , 1978. Short term flooding. In: D. D. Hook, & R. M. M., Crawford (eds). Plant life in anaerobic environments. Ann Arbor Sci. Publ., Michigan. pp. 351-373.
- MENEZES, C.F. S., 1984. Biomassa e produção primária de três espécies de macrófitas aquáticas da Represa do Lobo (Broa), SP. Dissertação de mestrado, 253pp. Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos.
- MÉTRAUX, J. P., & KENDE, H., 1983. The role of ethylene in the growth response of submergence deep water rice. Plant Physiol, 72: 441-446.
- MORGAN, P. W., 1969. Stimulation of ethylene evolution and abscission in cotton by 2-chloroethanephosphonic acid. Plant Physiol., 41: 45-52.
- MUSGRAVE, A. , & WALTERS, J., 1974. Ethylene and buoyancycontrol rachis elongation of the semi-aquatic fern *Regnellidium diphlum*. Planta, 121: 51-56.
- NEWSOME, R. D., KOZLOWSKI, T. T., & TANG, Z. C., 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. Can. J. Bot., 60: 1688-1695.
- NOGGLE, G. R., & FRITZ, G. J., 1976. Introductory Plant Physiology. Prentice- Hall, New Jersey. 668p.
- NORBY, R. J., & KOZLOWSKI, T. T., 1983. Flooding and SO<sub>2</sub> stress interaction in *Betula papyrifera* and *B. nigra* seedlings. For. Sci., 29: 739-750.
- PHILIPSON, J. J., & COUTTS, M. P., 1978. The tolerance of the roots to waterlogging. III. Oxygen transport in Lodgepole Pine and Sitka Spruce roots of primary structure. New Phytol, 8: 341-349.

- PONNAMPERUMA, F. N., 1984. Effects of flooding on soils. In: T.T. Kozlowki (ed). Flooding and plant growth. Academic Press, New York. pp 9-45.
- PRADET, A., & BOMSEL, J. L., 1978. Energy metabolism in plants under hipoxia and anoxia. In: D. D. Hook, & R. M. M. Crawford (eds). Plant life in anaerobic environments. Ann Arbor Sci. Publ., Michigan. pp. 89-117.
- RASKIN, J. & KENDE, H., 1983. How does deep water rice solve its aeration problem. Plant Physiol., 72: 447-454.
- REGEHR, D. L., BAZZAZ, F. A., & BOGGESS, W. R., 1975. Photosynthesis, transpiration and leaf condutance of *Populus deltoides* in relation to flooding and drought. Photosyntetica, 9: 52-61.
- REID, D. M., & BRADFORD, K.J., 1984. Effects of flooding on hormone relations. In: T. T. Kozlowski (ed). Flooding and plant growth, Academic Press, pp. 195-219.
- RIDGE, I., 1985. Ethylene and petiole development in amphibious plants. In: J. A. Roberts, & G. A. Tucker (eds). Ethylene and plant development. Butterworths, London. pp. 229-239.
- RIDGE, I., 1987. Ethylene and growth control in amphibious plants. In: R. M. M. Crawford (ed). Plant life in aquatic and amphibious habitats. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 53 - 76.
- RIDGE, I., & AMARASINGHE, I., 1984. Ethylene and growth control in the fringed waterlily (*Nymphoides peltata*): stimulation of cell division and interaction with buoyant tension in petioles. Plant Growth Regul., 2: 235-249.
- ROBERTS, J. K. M., CALLIS, J., JARDETZKY, O., WALBOT, V., & FREELING, M., 1984. Cytoplasmic acidosis as a determinant of flooding intolerance in plants. Proc. Natl. Acad. Sci., 81: 6029-6033.

- ROBERTS, J. K. M., CALLIS, J., WEMMER, D., WALBOT, V. & JARDETZKY, O., 1984. Mechanism of cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips and its role in survival under hypoxia. Proc. Natl. Acad. Sci., 81: 3379-3383.
- SALISBURY, F.B., ROSS, C.W., 1978. Plant Physiology. 2<sup>rd</sup> ed. Wadsworth Publishing Company, California. 422p.
- SANCHES, V. 1980. Estudo taxonômico do gênero *Ludwigia* (Onagraceae), baseado no material depositado no herbário da Unicamp (UEC). Monografia do Curso Taxonomia das Dicotiledôneas, Universidade Estadual de Campinas. 22p.
- SCHIEFELBEIN, J. W., & BENFEY, P.N., 1991. The development of plant roots: new approaches to underground problems. Plant Cell, 3: 1147-1154.
- SCULTHORPE, C. D., 1967. The biology of aquatic vascular plants. St. Martin's Press, New York. 610p.
- SENA GOMES, A. R., & KOZLOWSKI, T. T., 1980a Effects of flooding on growth of *Eucalyptus camaldulensis* and *E. globulus* seedlings. Oecologia, 46: 139-142.
- SENA GOMES, A. R., & KOZLOWSKI, T. T., 1980b. Growth responses of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. Plant Physiol., 66: 267-271.
- SENA GOMES, A. R., & KOZLOWSKI, T. T., 1980c. Responses of *Melaleuca quinquenervia* seedlings to flooding. Physiol. Plant., 49: 373-377.
- SENA GOMES, A. R., & KOZLOWSKI, T. T., 1988. Physiological and growth responses to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. Biotropica, 20: 286-293.

- SIFTON, H.B., 1945. Air space tissue in plants. Bot. Rev., 11: 108-143.
- SMIRNOFF, N., & CRAWFORD, R. M. M., 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. Ann. Bot., 51: 237-249.
- SMITH, A. M., & ap REES, T., 1979a. Effects of anaerobiosis on carbohydrate oxidation by roots of *Pisum sativum*. Phytochemistry., 18: 1453-1458.
- SMITH, A. M., & ap REES, T., 1979b. Pathway of carbohydrate fermentation in the roots of marsh plants. Planta., 146: 327-334.
- SOFFER, H., MAYAK, S., BURGER, D. W., & REID, M. S., 1989. The role of ethylene in the inhibition of rooting under low oxygen tensions. Plant Physiol., 89: 165-168.
- SMITH, K. A., & RUSSEL, R. S., 1969. Occurrence of ethylene and its significance in anaerobic soil. Nature, 222: 769-771.
- STEBBINS, G.L.JR., 1963. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York, 643p.
- STOLZY, L. H., & SOJKA, R. E., 1984. Effects of flooding on plant disease. In: T. T. Kozlowski (ed). Flooding and plant growth. Academic Press, New York. pp. 221-263.
- TANG, Z. C., & KOZLOWSKI, T. T., 1982a. Physiological, morphological and growth responses of *Platanus occidentalis* to flooding. Plant Soil, 66: 342-255.
- TANG, Z. C. & KOZLOWSKI, T.T., 1982b. Some physiological and growth responses of *Betula papyrifera* seedlings to flooding. Physiol. Plant., 55: 415-420.

- TANG, Z. C., & KOZLOWSKI, T. T., 1982c. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. Can. J. For. Res., 10: 308-311.
- TING, I. P., 1982. Plant Physiology. Addison Wesley Publishing Company. 642p.
- TROUGHT, M. C. T., & DREW, M. C., 1980. The development of waerlogging damage in young wheat plants in anaerobic solution cultures. J. Exp. Bot., 31: 1573-1585.
- UMBREIT, W. W., BURRIS, R. H., STAUFFER, J. F., 1964. Manometric techniques. Burgess Publishing Company, Minnesota. 305pp.
- van OVERBEEK, J., 1959. Auxins. Bot. Rev., 229-250.
- VARTAPETIAN, B. B., 1978. Life without oxygen. In: D. D. Hook & Crawford, R. M. M. (eds). Plant life in anaerobic environments. An Arbor Science Publ., Michigan. pp. 1-11.
- VOESENEK, L. A. C. J., van der SMAN, A. J. M. , HARREN, F. J. M. & BLOM, W. P. M., 1992. An amalgamation between hormone physiology and plant ecology: a review on flooding resistance and ethylene. J. Plant Growth Regul., 11: 171-188
- WANG, T. W., & ARTECA, R. N., 1992. Effects of low O<sub>2</sub> root stress on ethylene biosynthesis in tomato plants (*Lycopersicon sculentum* Mill cv. Heinz 1350). Plant Physiol., 98: 97-100.
- WATERS, I., KUIPER, P. J. C., WATKIN, E., & GREENWAY, H., 1991. Effects of anoxia on wheat seedlings. I. Interaction between anoxia and other environmental factors. J. Exp. Bot., 42: 1427-1435.

- WATERS, I., MORRELL, S., GREENWAY, H., & COLMER, T. D., 1991. Effects of anoxia on wheat seedlings. II. influence of O<sub>2</sub> supply prior to anoxia on tolerance to anoxia, alcoholic fermentation, and sugar levels. J. Exp. Bot., 42: 1437-1447.
- WEBB, J., & JACKSON, M. B., 1986. A transmission and cryo-scanning electron microscopy study of the formation of aerenchyma (cortical gas-filled space) in adventitious roots of rice (*Oryza sativa*). J. Exp. Bot., 37: 832-841.
- WILLIAMS, W. T., & BARBER, D. A., 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. Soc. Exp. Biol. Symp., 15: 132-144.
- WILSON, J. B., 1988. A review of evidence on the control of shoot: root ratio in relation to models. Ann. Bot., 61: 433-447.
- YANG, S.F., 1969. Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. Plant Physiol., 44: 1203-1204.
- YANG, S. F., 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. HortScience, 15: 238-243.
- YU, P.T; STOLZY, L.H.. & LETEY, J., 1969. Survival of plants under prolonged flooded conditions. Agron. J., 61: 844-847.
- ZIMMERMAN, P. W., & HITCHCOCK, A. E., 1933. Initiation and stimulation of adventitious roots caused by unsaturated hydrocarbon gases. Contr. Boyce Thompson Inst. 5: 352-369.