



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Botânica

Adilson Serafim de Oliveira

**Tolerância ao Encharcamento, Alterações
Morfológicas e Anatômicas em Algumas Espécies
Lenhosas Tropicais**

Brasília - DF
2012



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Botânica

**Tolerância ao Encharcamento, Alterações
Morfológicas e Anatômicas em Algumas Espécies
Lenhosas Tropicais**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Botânica do Instituto de Ciências
Biológicas da Universidade de
Brasília, como parte dos requisitos
necessários à obtenção do título de
Mestre em Botânica.

Aluno: Adilson Serafim de Oliveira
Orientador: Augusto César Franco

Brasília – DF
2012

Tolerância ao Encharcamento, Alterações Morfológicas e Anatômicas em Algumas Espécies Lenhosas Tropicais

Adilson Serafim de Oliveira

Esta Dissertação foi julgada adequada para obtenção do Título de Mestre e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília

Banca Examinadora:

Prof.º PhD Augusto César Franco

Presidente

Prof.^a Dr.^a Sarah Christina Caldas Oliveira

Membro Externo da Banca Examinadora

Prof.^a Dr.^a Nádia Sílvia Somavilla

Membro Externo da Banca Examinadora

Prof.^a Dr.^a Cristiane da Silva Ferreira

Membro Suplente da Banca Examinadora

À Maria Emília pela paciência e companheirismo,
ao Ariel e à pequena Elisa.

Agradecimentos

Ao criador.

Agradeço ao orientador, Prof^o PhD Augusto César Franco pela orientação e indispensáveis ensinamentos;

À Prof.^a Dr.^a Cristiane da Silva Ferreira pelas sugestões e ensinamentos durante o mestrado e na banca de resultados parciais;

À Prof.^a Dr.^a Sarah Christina Caldas Oliveira pelo incentivo, ensinamentos sobre germinação e sugestões;

À Prof.^a Dr.^a Dalva Graciano-Ribeiro pela ajuda na análise das lâminas;

À Prof.^a Dr.^a. Nádia Silvia Somavilla pelas sugestões na defesa de Dissertação;

Ao Dr. Davi Rodrigo Rossatto pelas sugestões nos resultados parciais;

Ao amigo William Silva do Carmo pelas dicas e ajuda em diversos momentos durante o mestrado;

Ao amigo Chesterton Ulysses Orlando Eugenio por seus valiosos ensinamentos sobre estatística;

Aos funcionários do Laboratório de Anatomia Vegetal da UnB Daiane, Bernardo e Lucas pelo auxílio na confecção de lâminas, no uso de reagentes e equipamentos;

Ao Prof.^o Dr. Fabian Borghetti pelas sugestões na defesa do projeto;

Aos técnicos Mendes, Vandélio e José do Carmo pela ajuda nas coletas de sementes;

Aos amigos Renata Cristina, Raissa Leite, Isa Melo, Juliana Melo, Juliana Pfrimer, Fernanda, Jéssika Vieira, Mayco Werllen por palavras de incentivo e apoio em diversos momentos;

Ao Técnico Marinho não só por manter equipamentos em condições de uso, mas também por tornar o ambiente acadêmico menos sisudo com suas histórias e contos;

Aos funcionários da Estação Experimental de Biologia da UnB por disponibilizarem um espaço para montagem dos experimentos e por fornecerem o substrato para o plantio de mudas;

À Dr.^a Vera Teresinha Rauber Coradin do IBAMA por ter gentilmente fornecido cópia de material bibliográfico de sua coleção particular;

Aos professores da graduação pelo incentivo dado, em especial Ricardo Teles, Roger Ledo, Marcia Miserani, Ana Hermínia e Alexandre;

À família sempre presente e apoiando nos momentos críticos.

“Não sou aquele que sabe, mas aquele que busca”.

Hermann Hesse

Resumo

Os solos do Cerrado são geralmente bem drenados, mas áreas úmidas são comuns e a vegetação que ocorre nestas áreas está sujeita a condições sazonais de alagamento, expondo estas plantas a condições de estresse por excesso de água. O objetivo do estudo foi avaliar a tolerância ao encharcamento em seis espécies arbóreas representativas das principais fitofisionomias associadas às formações savânicas e florestais do bioma cerrado. Plântulas de *Aspidosperma macrocarpon* Mart. (Apocynaceae), *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. (Bignoniaceae), *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (Bignoniaceae), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Calophyllaceae), *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae) foram submetidas ao encharcamento por 30 dias em casa de vegetação, onde o substrato permaneceu coberto por uma lâmina de água de pelo menos 1 cm de espessura acima da superfície do solo. Foram avaliados os efeitos do encharcamento no crescimento, no acúmulo de biomassa, na morfologia da parte aérea, anatomia de caule e raiz e na sobrevivência. *K. coriacea* e *A. macrocarpon*, espécies típicas de solos bem drenados, se mostraram mais sensíveis ao encharcamento apresentando forte redução na sobrevivência, necrose nas folhas e raízes e inibição do crescimento das raízes em *A. macrocarpon* e da parte aérea em *K. coriacea*. *H. chrysotrichus* e *M. urundeuva*, que são espécies comuns em terrenos secos podendo ocorrer em solos com lençol freático próximo à superfície do terreno, apresentaram menor sensibilidade ao encharcamento, mas não o suficiente para evitar necrose foliar, inibição do crescimento e redução na sobrevivência, impostas pelo encharcamento. A tolerância ao encharcamento foi maior nas espécies *T. rosea* e *C. langsdorffii* que são encontradas naturalmente em locais sujeitos ao alagamento sazonal, e cuja sobrevivência não foi afetada pelos 30 dias de encharcamento do sistema radicular. Contudo, apesar de não apresentar clorose ou necrose foliar, o desenvolvimento radicular de *C. langsdorffii* foi afetado e suas raízes se mostraram mais escurecidas e com início de deterioração nas plantas encharcadas. O alagamento não afetou o crescimento de *T. rosea*, e nem foram observados sintomas de injúrias nas folhas e raízes de plantas alagadas. Além disso, ocorreu formação de aerênquima do tipo esquizo-lisígeno nas raízes, emissão de raízes adventícias, além do desenvolvimento de caules hipertróficos com rachadura cortical e lenticelas hipertróficas em plantas alagadas desta espécie.

Palavras-chaves: Estresse, anatomia, morfologia, acúmulo de biomassa, Cerrado.

Abstract

The Cerrado soils are generally well drained but moist areas are common and vegetation that occurs in these areas is subject to seasonal flooding conditions, subjecting these plants to stressful conditions by excess of water. The aim of the study was to evaluate the tolerance to waterlogging in six tree species representative of the major vegetation types associated with savanna and forest formations of the cerrado biome. Seedlings of *Aspidosperma macrocarpon* Mart. (Apocynaceae), *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. (Bignoniaceae), *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (Bignoniaceae), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Calophyllaceae) and *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae) were subjected to waterlogging for 30 days in a greenhouse, where the substrate remained covered with a water depth of at least 1 cm above the soil surface. The effects of flooding on growth, biomass accumulation, shoot morphology, root and stem anatomy and survival were analyzed. *K. coriacea* and *A. macrocarpon*, which are species typical of well-drained soils, were the most sensitive to waterlogging. They showed strong reduction in survival, necrosis in leaves and roots and inhibition of root growth in *A. macrocarpon* and inhibition of shoot growth in *K. coriacea*. *H. chrysotrichus* e *M. urundeuva* which are common species in dry lands and may also occur in soils with the groundwater near the surface, showed less sensitivity to waterlogging, but not enough to prevent foliar necrosis, growth inhibition and reduction in survival imposed by flooding. The flooding tolerance was higher in *T. rosea* and *C. langsdorffii* that are found naturally in areas subject to seasonal flooding, and whose survival was not affected by the 30 days of flooding of the root system. However, despite not presenting chlorosis or necrosis of leaves, root development of *C. langsdorffii* was affected. Waterlogged plants showed darkening and early symptoms of deterioration of the root system. Flooding did not affect the growth of *T. rosea* and no injury symptoms were observed in leaves and roots of flooded plants. In addition, there was formation of schizo-lysigenous aerenchyma in the roots, emission of adventitious roots, and the development of hypertrophic stems with cortical cracks and hypertrophic lenticels in flooded plants of this species.

Keywords: stress, anatomy, morphology, biomass accumulation, Cerrado.

Índice de Figuras e Tabelas

Figura 1. <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart. (Apocynaceae). Aspecto geral da planta adulta.	17
Figura 2. <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae). no período de floração, fotografada no campus da Universidade de Brasília.	18
Figura 3. <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos (Bignoniaceae). Planta adulta em fragmento de Cerrado.	19
Figura 4. <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc. (Calophyllaceae). Aspecto geral da planta adulta.	20
Figura 5. <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão (Anacardiaceae). Aspecto geral da planta fotografada em área urbana do Distrito Federal.	21
Figura 6. <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC. (Bignoniaceae). Aspecto geral da planta adulta fotografada em área urbana do Distrito Federal.	22
Figura 7. Disposição dos baldes no interior da casa de vegetação.	23
Figura 8. Média do número de novas folhas produzidas em plantas irrigadas e submetidas ao encharcamento de <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart., <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão, <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc., <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. Dados coletados após um mês de exposição ao encharcamento. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. Dados expressos em média \pm desvio padrão. * Diferenças significativas, $p < 0,05$	26
Figura 9. Média de massa seca da parte radicular (A) e de massa seca da parte aérea(B), em <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart., <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão, <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc., <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf., submetidas a condições de encharcamento pelo período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$	27
Figura 10. Média da razão massa seca da parte radicular/massa seca da parte aérea em <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart., <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão, <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc., <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf., submetidas a condições de encharcamento pelo período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$	28
Figura 11. Média de massa seca foliar (A) e massa seca total (B) em <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart., <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão, <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc., <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf., submetidas a condições de encharcamento por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$	29
Figura 12. Comprimento do caule (A) e parte radicular (B) em <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart., <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão, <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc., <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf., submetidas a condições de encharcamento	

por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.	30
Figura 13. Diâmetro do caule em <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart., <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão, <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc., <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf., submetidas a condições de encharcamento por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferença significativa, $p < 0,05$.	31
Figura 14. Área foliar total de plantas jovens de <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart., <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão, <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc., <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf., submetidas a condições de encharcamento por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.	32
Figura 15. Presença de lenticelas (A,B e C) (setas finas), epinastia (D) (seta grossa) e rachadura cortical (E) (círculo) em plantas jovens submetidas ao encharcamento por período de um mês. (A,D e E) - <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC., (B)- <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos, (C)- <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão.	33
Figura 16. Aspectos morfológicos nas espécies com irrigação normal e submetidas ao encharcamento por trinta dias. <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart. (A), <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc. (B), <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC. (C), <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos (D), <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão (E), <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (F). Cotilédones (seta grossa em A e B), necrose foliar (círculos em A,B e D) e raízes adventícias (seta fina em C e D).	35
Figura 17. Secções transversais em raiz (A, B), caule (C, D) de <i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.. Região necrosada (retângulo) e córtex (CO). Controle (A,C), encharcada (B,D).	36
Figura 18. Secções transversais em raiz (A, B), caule (C, D) de <i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC. Raiz não encharcada com aerênquima (estrela) constituinte (A) e aerênquima (estrela) em raiz encharcada (B). Caule com irrigação normal (C) e caule submetido a encharcamento (D) com formação de lenticelas (seta).	37
Figura 19. Secções transversais em raiz controle (A), encharcada (B) e caule não encharcado (C,E), encharcado (D,F) de <i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. Ex A. DC.) Mattos. Lenticela constituinte (círculo), felema aerenquimatoso (Fe).	38
Figura 20. Secções transversais em raiz (A,B) e caule (C,D) de <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão submetidas a condições de encharcamento pelo período de um mês (B,D) e irrigadas (A,C) para manter o solo na capacidade de campo. Xilema secundário (XS) e cavidade secretora (CS).	39
Figura 21. Secções transversais em raiz principal (A,B), raiz principal corada com solução de lugol (C,D) e caule (E,F) de <i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc. submetidas a condições de encharcamento por período de um mês (B,D,F) e irrigadas (A,C,E) para manter o solo na capacidade de campo. Cavidade secretora (CS).	40
Figura 22. Secções transversais em raiz (A-D) e caule (E,F) de <i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (A,C e E) controle, (B,D e F) encharcada por trinta dias. Espaçamento entre as	

células (ponta da seta), endoderme (en), periciclo (P), procâmbio (pc), metaxilema (Mx), floema secundário (FS), xilema secundário (XS), medula (ME) e cavidade secretora (CS). 41

Tabela 1. Diâmetro (μm) dos elementos de vaso medidos nas secções transversais do caule de seis espécies tropicais irrigadas e submetidas ao encharcamento por trinta dias. Dados expressos em média \pm desvio padrão, n=25, não significativo (NS). 42

Tabela 2. Sobrevivência por espécie. (IV) porcentagem de indivíduos vivos ao final de 30 dias de encharcamento. 43

Tabela 3. Resumo dos resultados obtidos ao final de 30 dias de encharcamento em seis espécies tropicais. Redução (-), aumento (+), diferença não significativa (ns), presença (p) e ausência (a) da característica observada. *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (*K. cor.*), *Aspidosperma macrocarpon* Mart. (*A. mac.*), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (*M. urund.*), *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (*H. chrys.*), *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. (*T. ros.*), *Copaifera langsdorffii* Desf. (*C. langsd.*)... 46

Sumário

1. Introdução.....	13
2. Objetivos.....	16
2.1 Objetivo geral	16
2.2 Objetivos específicos	16
3. Material e Métodos.....	16
3.1. Produção de mudas e desenho experimental	16
3.2. Avaliação dos efeitos do encharcamento	24
3.2.1. Biomassa e crescimento	24
3.2.2. Morfologia e anatomia	24
3.2.3. Sobrevivência	25
3.3. Análise estatística	25
4. Resultados.....	25
4.1. Acumulação de biomassa e crescimento	25
4.2. Morfologia externa e anatomia	32
4.3 Sobrevivência.....	43
5. Discussão.....	43
6. Conclusão	45
7. Referências bibliográficas	47

Tolerância ao Encharcamento, Alterações Morfológicas e Anatômicas em Algumas Espécies Lenhosas Tropicais

1. Introdução

O bioma Cerrado cobre uma área de cerca de 2 milhões de km² na América do Sul (área equivalente à Europa Ocidental) ocupando 22% do território brasileiro, uma pequena área no leste da Bolívia e noroeste do Paraguai (Oliveira-Filho & Ratter, 2002).

Dentre as fitofisionomias do Cerrado com cobertura arbórea relevante destacam-se as Matas de Galeria com 70 a 95% de cobertura arbórea, Matas Secas com 50% (na seca) a 95% (nas chuvas) de cobertura, Matas Ciliares com 50% (seca) a 90% (chuvas), Cerradão com 50 a 70% e Cerrado sentido restrito ou *sensu stricto* com 5 a 70% (Silva Júnior, 2012).

Das espécies lenhosas que ocorrem nestas fitofisionomias destacam-se entre as mais comuns (com frequência de ocorrência acima de 80%) nas Matas de Galeria, de acordo com levantamento feito por Silva Júnior *et al.* (2001) no Distrito Federal, *Tapirira guianensis* Aubl., *Copaifera langsdorffii* Desf., *Cupania vernalis* Camb., *Tapura amazonica* Poepp., *Cheilochinium cognatum* (Miers.) A.C. Smith. Dentre as espécies frequentes (com densidade absoluta acima de 50) nas Matas Secas destaca-se: *Acacia tenuifolia* (L.) Willd., *Aspidosperma subincanum* Mart. ex A. DC., *Combretum duarteanum* Cambess., *Dilodendron bipinnatum* Radlk., *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Pseudobombax tomentosum* (Mart.& Zucc.) Robyns, *Sterculia striata* A. St.-Hil. & Naudin, *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl. (Felfili *et al.*, 2007). Nas Matas Ciliares frequentemente ocorrem as espécies *Anadenanthera* spp. Speg., *Apeiba tibourbou* Aubl., *Aspidosperma* spp. Mart. & Zucc., *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong, *Inga* spp. Mill., *Sterculia striata* A. St.-Hil. & Naudin, *Tabebuia* spp. Gomes ex DC., *Trema micrantha* (L.) Blume, e *Triplaris gardneriana* Wedd. (Ribeiro e Walter, 2008).

No Cerradão são frequentes as espécies arbóreas: *Caryocar brasiliense* Cambess., *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Qualea grandiflora* Mart. (também comuns ao Cerrado sentido restrito), *Copaifera langsdorffii* Desf., *Emmotum nitens* (Benth.) Miers, *Hirtella glandulosa* Spreng., *Vochysia haenkeana* Mart., *Callisthene fasciculata* Mart., *Dilodendron bippinatum* Radlk. Entre as espécies frequentes no Cerrado sentido restrito pode-se citar: *Acosmium dasycarpum* (Vogel) Yakovlev, *Annona coriacea* Mart., *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Caryocar brasiliense* Cambess., *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Qualea grandiflora* Mart., *Q. parviflora* Mart., *Roupala montana* Aubl., *Sclerolobium aureum* (Tul.) Baill. e *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore (Ribeiro e Walter, 2008).

No Cerrado predominam solos bem drenados, entretanto também ocorrem áreas úmidas como Veredas, Campo Úmido, Mata de Galeria inundável e Campo de Murundus. As áreas úmidas exercem um importante papel ecológico no Cerrado por serem, na maioria dos casos, ecótonos com extensa conexão de entradas e saídas de energia e matéria em relação aos sistemas contíguos como os cursos d'água, a atmosfera e as diversas fitofisionomias do Cerrado (Meirelles, *et al.*, 2006).

Além da importância para perenização dos cursos d'água, manutenção do regime hídrico dos rios, refúgio, fonte de água e alimento, local para reprodução de animais; as áreas úmidas são indispensáveis para a conservação da fauna e da flora (Meirelles *et al.*, 2004).

As áreas úmidas do Cerrado são ambientes extremamente sensíveis a alterações, sendo reconhecidas através de instrumentos legais como Áreas de Preservação Permanente, e devido às interferências antrópicas como agricultura, pecuária, drenagem, desmatamento, os danos a estas podem ser irreversíveis; podendo ocorrer perda da biodiversidade e desestruturação desses ecossistemas (Meirelles *et al.*, 2004) e estão entre os recursos ambientais mais ameaçados (Meirelles, *et al.*, 2006).

A vegetação que ocorre nestas áreas está sujeita a condições de alagamento sazonais, que expõem as plantas destes habitats a condições de estresse.

O estresse é um desvio considerável das condições ótimas, induzindo mudanças e respostas funcionais, causando desordem na estrutura e na coordenação de vários processos em nível molecular, celular e de organismo. O estresse pode ser biótico, quando causado por outros organismos, ou abiótico, quando a restrição é causada por fatores como radiação solar, temperatura, deficiência de minerais, salinidade, acidez ou alcalinidade do solo, excesso ou deficiência de oxigênio, efeitos mecânicos como deslizamentos, vento, cobertura por gelo ou neve e falta ou excesso de água (Larcher, 2000).

A inundação ou alagamento é o excesso de água no solo sendo um dos mais sérios estresses ambientais que afeta o crescimento e a produtividade da planta. Dependendo do tipo de ambiente, plantas podem estar expostas ao alagamento parcial ou encharcamento que é o alagamento apenas das raízes e o alagamento total ou submersão (Zhang *et al.*, 2000), quando a planta é totalmente coberta pela coluna de água.

Em solos com água acima da capacidade de campo, o oxigênio atmosférico se difunde muito lentamente de maneira que sua concentração diminui para valores baixos ou desaparece por completo, favorecendo organismos anaeróbios que criam um meio altamente redutor (Watanabe, 1984; Larcher, 2000).

A inundação induz múltiplas disfunções fisiológicas nas plantas, como inibição da fotossíntese e do transporte de carboidratos, diminuição da absorção de

macronutrientes (devido à morte das raízes e perda de micorrizas em plantas com essas associações) e alteração hormonal como aumento da concentração de etileno (He *et al.*, 1996, Kozlowski, 1997) e de ácido abscísico (ABA) (Chen *et al.*, 2010, Benschop *et al.*, 2005) ou diminuição da biossíntese de citocinina (Zhang *et al.*, 2000). O alagamento também causa senescência prematura resultando em clorose foliar, necrose e perda de folhas (Zhang *et al.*, 2000). O sistema radicular das plantas também é afetado o que é evidenciado na redução do comprimento e diâmetro da raiz principal, (Arruda & Calbo, 2004) e morte por hipoxia (Pisicchio *et al.*, 2010).

Plantas tolerantes à inundação conseguem sobreviver nesta condição devido à interação entre adaptações estruturais e funcionais. Adaptações estruturais importantes incluem a formação de aerênquima, de raízes adventícias, de lenticelas hipertrofiadas (Jackson & Armstrong, 1999; Justin & Armstrong, 1987; Kozlowski, 1997) e rachaduras caulinares (Grisi *et al.*, 2011; Medri *et al.*, 2011).

Uma estratégia que as plantas adotam para superar o esgotamento de energia quando submersas é limitar o crescimento até a inundação diminuir. A diminuição do crescimento em algumas partes da planta pode ser uma estratégia para poupar energia de forma a manter o metabolismo operacional durante o encharcamento (Vartapetian *et al.*, 2003; Batista *et al.*, 2008). Entretanto, quando o alagamento é prolongado e a coluna de água é relativamente rasa, escapar da submersão pode ser mais vantajoso para a planta, assim, algumas espécies alongam rapidamente seus caules ou pecíolos mantendo parte do vegetal acima da superfície da água possibilitando que este alcance a luz e a atmosfera (Voeselek *et al.*, 2004; Manzur *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2010).

Existem diversos estudos que avaliam a tolerância ao alagamento em espécies que ocorrem em áreas alagáveis da Amazônia (Ferreira *et al.*, 2005; Ferreira *et al.*, 2009; Ferreira *et al.*, 2010; Parolin, 2001), Restinga (Kolb & Joly, 2009; Kolb & Joly, 2010; Oliveira & Joly, 2010), Mata Atlântica (Povh *et al.*, 2005). Este trabalhos abordam respostas como: características adaptativas de sementes para germinarem em ambiente alagado; formação de aerênquima, de raízes adventícias, de lenticelas hipertróficas; rápido crescimento do caule para escapar do alagamento ou redução do crescimento deste; diminuição na expansão foliar e na produção de novas folhas. Existem relatos na literatura de que espécies arbóreas tropicais variam na tolerância ao alagamento (Joly & Crawford, 1982; Lopez & Kursar, 2003) e que a distribuição de muitas espécies lenhosas do cerrado é limitada pela presença do lençol freático próximo a superfície nas porções topográficas mais baixas junto ao leito dos rios (Rossatto *et al.*, 2012; Scholz *et al.*, 2008).

Considerando a variação nas condições hídricas predominantes nas principais fitofisionomias de ocorrência de espécies lenhosas tropicais esperam-se respostas ao encharcamento bastante variadas entre espécies representativas de fitofisionomias expostas a condições contrastantes de disponibilidade hídrica, o que irá contribuir para

um melhor entendimento das estratégias apresentadas para superar o estresse por encharcamento.

2. Objetivos

2.1 Objetivo geral

Avaliar a tolerância ao encharcamento em plantas jovens de seis espécies arbóreas representativas das principais fitofisionomias associadas às formações savânicas e florestais do bioma cerrado.

2.2 Objetivos específicos

1. Verificar as possíveis respostas ao encharcamento com relação ao crescimento, acumulação e repartição de biomassa.

2. Verificar possíveis alterações morfológicas e anatômicas nas raízes, caules e folhas destas espécies em resposta ao encharcamento.

3. Material e Métodos

3.1. Produção de mudas e desenho experimental

Foram escolhidas espécies lenhosas que ocorrem nas principais fitofisionomias associadas às formações savânicas e florestais com considerável cobertura arbórea: *Aspidosperma macrocarpon* Mart. (Apocynaceae), *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae), *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (Bignoniaceae), *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Calophyllaceae), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. (Bignoniaceae).

Aspidosperma macrocarpon Mart. (Apocynaceae) (Fig. 1). é uma planta característica de terrenos secos, decídua, seletiva xerófita, heliófita, lactescente com altura de até 18m, tronco com diâmetro de até 35cm com ritidoma fissurado, folhas subcoriáceas, largamente elípticas a orbiculares medindo 15 a 27 cm de comprimento, fruto fóliculo seco, grande achatado, lenhoso, levemente enrugado com poucas sementes (Lorenzi, 2008). Ocorre no Cerrado sentido restrito, Cerradão, e Mata Seca

Semidecídua (Mendonça *et al.*, 2008). Com distribuição geográfica no Distrito Federal, Piauí, Bahia, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, São Paulo (Lorenzi, 2008), Acre, Amazônia, Maranhão, Pará, Rondônia e Tocantins (Silva Júnior, 2012).

Conhecida popularmente como guatambu, guatambu-do-cerrado, pereira, pau-pereira, peroba-cetim e muirajuçara, e a madeira é utilizada na construção civil e naval, dormentes, marcenaria e carpintaria, cabos de ferramentas e xilografias (Lorenzi, 2008).



Figura 1. *Aspidosperma macrocarpon* Mart. (Apocynaceae). Aspecto geral da planta adulta.

Copaifera langsdorffii Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae), é uma árvore semidecídua, heliófita, seletiva xerófita, altura até 15 m e tronco de 50 a 80 cm de diâmetro (Lorenzi, 2008), ritidoma escamoso e quando raspado de cor avermelhado ou castanho (Silva Júnior, 2012). Folhas compostas paripinadas, folíolos alternos ou opostos, glabros de até 5 cm de comprimento por 3 cm de largura. Flores brancas em panículas terminais. Fruto vagem monosperma. Ocorre em Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo e Paraná (Lorenzi, 2008), Acre, Amazônia, Bahia, Distrito Federal, Mato Grosso, Rio Grande do Sul, e Tocantins, no Cerrado sentido restrito, Matas de Galeria, Cerradões (Silva Júnior, 2012) e Matas Ciliares (Mendonça *et al.*, 2008).

Copaíba (Fig. 2), bálsamo, oleiro, copaúba, cupiúva, óleo-vermelho e pau-de-óleo são alguns dos nomes populares para *C. langsdorffii*, é utilizada para reflorestar áreas de preservação degradadas, sendo sua madeira usada na construção civil, confecções de móveis, cabo de ferramentas etc. e o óleo extraído do cerne possui propriedades medicinais; (Lorenzi, 2008).



Figura 2. *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae). no período de floração, fotografada no campus da Universidade de Brasília.

Handroanthus chrysotrichus (Mart. ex A. DC.) Mattos (Bignoniaceae) (Fig. 3) é uma planta decídua, heliófita, característica de florestas pluviais, frequente em solos bem drenados de encostas. Pode atingir uma altura de 10m e 40 cm de diâmetro no tronco; suas folhas são compostas, coriáceas, pubescentes nas duas faces, medindo de 5 a 10cm; flores amarelas, zigomorfas, diclamídeas, dispostas em panículas terminais; fruto tipo cápsula e sementes aladas (Lorenzi, 2008). Ocorre do Pernambuco até o Paraná (Silva Júnior e Lima, 2010), nas Matas de Galeria de encosta e Cerrado *lato sensu* (Mendonça *et al.*, 2008).

Nomes populares: ipê, ipê-amarelo, ipê-amarelo-cascudo, ipê-amarelo-paulista, ipê-do-morro, ipê-tabaco, aipê, pau-d'arco-amarelo; a madeira por ser resistente é própria para obras externas como postes, cercas, currais, peças de pontes; tem amplo uso ornamental e em reflorestamento de áreas degradadas (Lorenzi, 2008).



Figura 3. *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (Bignoniaceae). Planta adulta em fragmento de Cerrado.

Kielmeyera coriacea Mart. & Zucc. (Calophyllaceae) (Fig. 4), conhecida popularmente como: pau-santo, folha-santa, saco-de-boi, pau-de-santo, pau-de-são-josé, é uma planta semidecídua, seletiva xerófita, heliófita, com 3 a 6m de altura e tronco de 20 a 30 cm de diâmetro casca suberosa e acinzentada, folhas glabras, latescentes, coriáceas, com margens inteiras, dispostas no ápice dos ramos, alternas espiraladas, ovaladas a elíptico-oblongas com até 16 cm de comprimento; flores actinomorfas, diclamídeas, pétalas brancas e estames amarelos; frutos cápsulas lenhosas triloculares e sementes aladas; ocorre do Piauí a São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e Goiás (Lorenzi, 2008) Amazônia, Bahia, Distrito Federal, Mato Grosso, Pará, Rondônia e Tocantins (Silva Júnior, 2012), nos Cerrados sentido restrito e Cerradões (Lorenzi, 2008; Silva Júnior, 2012).



Figura 4. *Kiehmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (Calophyllaceae). Aspecto geral da planta adulta.

Myracrodruon urundeuva Allemão (Anacardiaceae), é uma planta decídua, seletiva xerófita, heliófita, típica de solos secos e rochosos, podendo se estabelecer em formações bastante secas como a caatinga como em condições de alta umidade das florestas pluviais; pode ter altura de até 25m (Fig. 5) e diâmetro de 80cm com casca áspera e pardacento acinzentada; inflorescências paniculadas terminais e flores amarelas. Frutos aquênios com sépalas persistentes (Lorenzi, 2008). Ocorre do Ceará ao Paraná (Silva Júnior e Lima, 2010), sendo mais frequente no Nordeste, estados da Bahia, Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás; conhecida pelos nomes populares: aroeira, urundeúva, aroeira-do-campo, aroeira-do-sertão, aroeira-da-serra, aroeira-preta, urindeúva, arindeúva, arendiúva (Lorenzi, 2008); nas Matas Ciliares, Matas Secas, Cerradão e Cerrado *lato sensu* (Mendonça *et al.*, 2008).

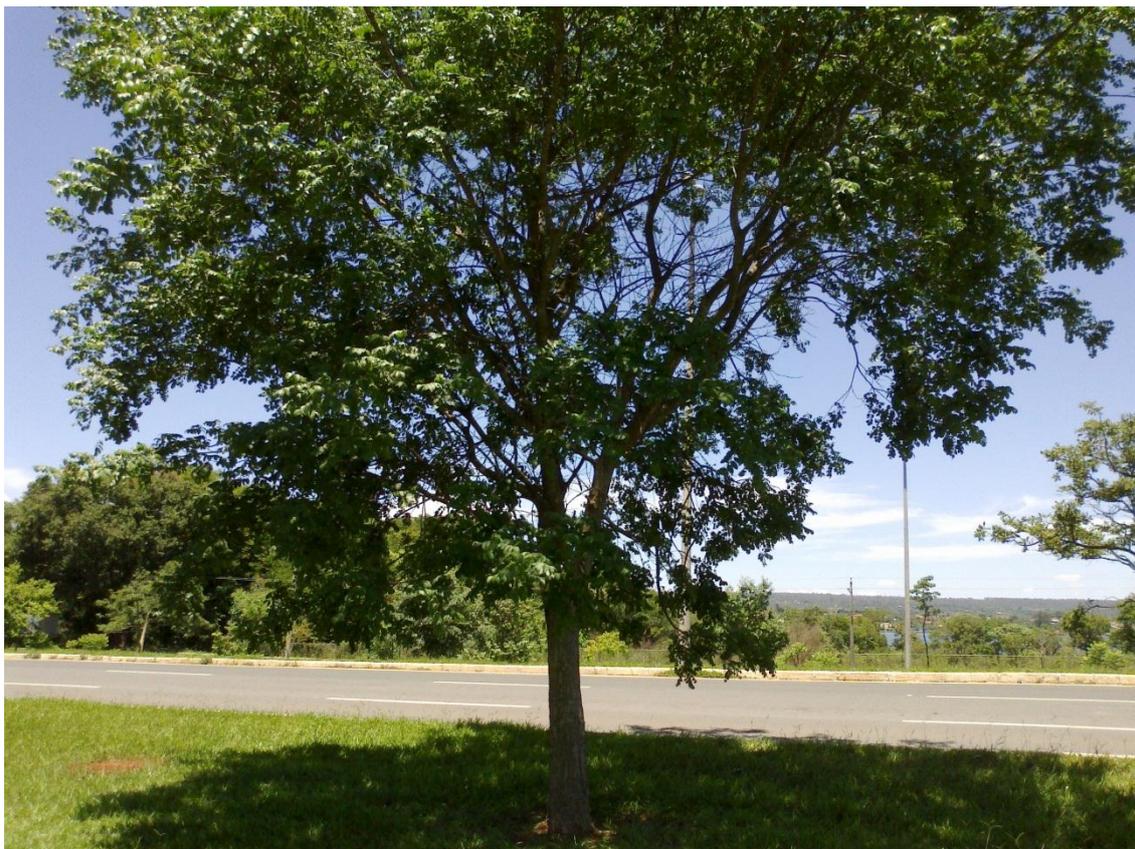


Figura 5. *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae). Aspecto geral da planta fotografada em área urbana do Distrito Federal.

Tabebuia rosea (Bertol.) A. DC. (Bignoniaceae) é uma árvore com altura de até 20m (Fig. 6), tronco com diâmetro de até 60cm; ritidoma com fissuras esparsas e cor acinzentada; folhas compostas, digitadas, opostas, cruzadas; folíolos elípticos a oblongos; frutos do tipo cápsula loculicida, cilíndrica com ápice afilado; até 40cm, bilobados, glabros, secos e castanhos; sementes aladas de até 0,2cm (Silva Júnior e Lima, 2010). Ocorre em Mata inundável e Cerrado (*lato sensu*) (Mendonça *et al.*, 2008). Apesar de ser mais comum em planícies não inundadas também ocorre em florestas sazonalmente inundadas (Lopez & Kursar, 2003). No Brasil, esta espécie é encontrada no Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo e Rio de Janeiro (Lohmann, 2012). Conhecida popularmente como ipê-rosa a espécie é muito utilizada no Brasil na arborização urbana (Silva Júnior e Lima, 2010).



Figura 6. *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. (Bignoniaceae). Aspecto geral da planta adulta fotografada em área urbana do Distrito Federal.

As sementes das espécies foram coletadas e levadas ao laboratório para serem beneficiadas e germinadas em rolo de papel filtro com 4 repetições de 25 sementes cada em estufa com fotoperíodo de 12h em temperatura de 25 °C (Salomão *et al.*, 2003). Para cada espécie foram coletadas sementes de pelo menos três matrizes.

Após o surgimento do primeiro par de folhas, as plantas jovens foram transferidas para sacos plásticos de aproximadamente um litro de capacidade, com substrato contendo solo, esterco de gado e areia na proporção 3:1:1, acrescentado 150g de calcário e 400g de adubo químico NPK na proporção 10-10-10 a cada 350 L de substrato preparado. As plantas foram mantidas em casa de vegetação localizada na Estação Experimental de Ciências Biológica da Universidade de Brasília por um período de aproximadamente seis meses para aclimação. Foram, então, submetidas ao encharcamento colocando os sacos em baldes plásticos com capacidade de 15 litros, onde o substrato permaneceu em contato direto e contínuo com uma lâmina de água de pelo menos 1 cm acima da superfície do solo, mantendo este continuamente encharcado. Cada balde continha apenas um indivíduo de cada espécie que foram mantidos em sacos individuais, sendo colocados de 2 a 6 espécies por balde, dependendo da disponibilidade de replicas de cada espécie (Fig. 7).



Figura 7. Disposição dos baldes no interior da casa de vegetação.

As condições de crescimento na casa de vegetação em dias claros foram em média de $461,5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa com temperatura mínima de 16°C e máxima de 39°C , valores medidos com auxílio de um analisador de gases por infravermelho (IRGA) portátil modelo LC – Pro Portable Photosynthesis System ADC Bio Scientific Ltd Hoddesdon – UK e termômetro de máxima e mínima.

O oxigênio dissolvido na água foi medido ao 2º, 15º e 25º dia de encharcamento, com auxílio do medidor de oxigênio modelo DO 5519 da LUTRON Taiwan e se manteve em torno de $4,01 \text{ mg/L}$, valor abaixo do recomendado para águas classe especial, I e II pela resolução CONAMA nº 357/2005 (Brasil, 2005). A irrigação dos controles ocorria às 08h00min e às 12h00min todos os dias por aspersão automática. O experimento foi conduzido por um período de 30 dias e tomados os devidos cuidados com o controle e proliferação de larvas de mosquito com a utilização de hipoclorito de sódio diluído na água a 5%.

Foram submetidas ao encharcamento metade das plantas jovens de cada espécie (com exceção de *T. rosea* e *M. urundeuva* em que foi encharcada uma planta a mais que o número de plantas controles) e as demais plantas foram irrigadas de maneira a mantê-las na capacidade de campo, sendo um total de 30 espécimes para *A. macrocarpon*, 27 para *T. rosea*, 26 para *H. chrysotrichus*, 27 para *M. urundeuva*, 40 para *K. coriacea* e 40 para *C. langsdorffii*. O delineamento foi em blocos ao acaso e as avaliações de

morfologia externa e sobrevivência foram realizadas aos 5, 10, 15, 20, 25 e 30 dias após o início do encharcamento.

3.2. Avaliação dos efeitos do encharcamento

3.2.1. Biomassa e crescimento

Para obtenção de valores de biomassa foram escolhidos aleatoriamente, ao final do experimento, 10 indivíduos de cada espécie em cada tratamento, com exceção de *A. macrocarpon* e de *K. coriacea* no tratamento de encharcamento. Nestes dois casos ocorreram mortes de algumas plantas ao longo do experimento e foram amostrados 8 e 5 indivíduos respectivamente em cada tratamento. Os espécimes foram separados em folhas, caule e raiz pesada cada parte e em seguida desidratados em estufa a 70 °C até atingir massa constante (Benincasa, 1988) e novamente pesados para obtenção da massa seca.

Foi determinado o comprimento do caule e o diâmetro caulinar no início e ao final do experimento e também o número de novas folhas emitidas, o comprimento da parte radicular e a área foliar total nos dois tratamentos ao final do experimento. O comprimento foi medido com uma régua milimétrica, as medidas de diâmetro foram tomadas com auxílio de um paquímetro digital modelo PD-153 da marca Vonder com precisão de 0,01mm, a área foliar foi determinada com auxílio de um medidor de área foliar modelo CI 202 da marca CID, Inc. e a massa foi verificada com balança analítica de duas casas decimais.

3.2.2. Morfologia e anatomia

Para verificar alterações na morfologia externa foram observados e anotados os sintomas apresentados nas plantas jovens encharcadas e comparadas com as mantidas como controle. Presença de lenticelas hipertróficas, raízes adventícias e epinastia foram os principais itens avaliados.

Para avaliações anatômicas foram coletadas três plantas de cada espécie em cada tratamento no final do experimento, que foram separadas em raízes e caules, conservadas em Álcool etílico 70%. Os cortes foram realizados em micrótomo de mesa, corados com azul de alcian e safranina (4:1), montados em lâmina com verniz vitral incolor 500[®] (Paiva *et al.*, 2006) para posterior análise em microscópio ótico modelo DM 750 marca Leica Microsystems (Switzerland) Ltd. As lâminas foram fotografadas em câmera modelo ICC 50 HD marca Leica Microsystems (Switzerland) Ltd., acoplada ao microscópio.

Os cortes no caule foram feitos a aproximadamente 2 cm à partir do hipocótilo e na raiz a 2 cm à partir da coifa. Foram utilizadas raízes secundárias e adventícias para

realização dos cortes transversais, exceto para *K. coriacea* devido ao tamanho e quantidade limitados, sendo usado apenas a raiz principal desta espécie. Para verificar presença de amido na raiz principal de *K. coriacea* os cortes foram corados com solução de lugol.

Também foram medidos os diâmetros tangenciais dos elementos de vaso nas secções transversais dos caules das seis espécies, com auxílio do software Leica LAS EZ versão 2.0.0. O número de medições foi fixado em 25 conforme recomendações do IAWA Committee (1989).

3.2.3. Sobrevivência

Para avaliação de sobrevivência foi anotado o número de indivíduos vivos por espécie no início (NI) e ao final (NF) do experimento.

3.3. Análise estatística

As médias para cada espécie foram comparadas entre controle e tratamento pelo teste de t de Student com nível de 5% de significância. O teste de hipóteses considerado foi bilateral e os dados foram analisados através do pacote de análise BioEstat 5.0.

4. Resultados

4.1. Acumulação de biomassa e crescimento

A média do número de novas folhas emitidas variou entre as espécies e em resposta ao encharcamento. *T. rosea* e *M. urundeuva* produziram mais folhas em condições de irrigação normal, enquanto *H. chrysotrichus* e *C. langsdorffii* produziram a mesma quantidade de folhas nas duas condições. *A. macrocarpon* e *K. coriacea* não produziram novas folhas durante o período nos dois tratamentos (Fig. 8).

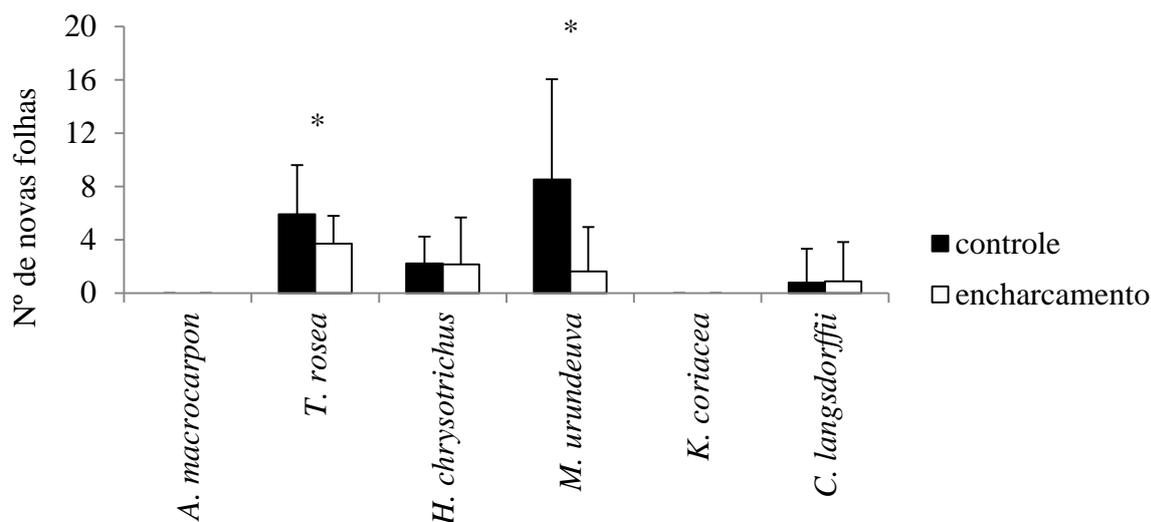


Figura 8. Média do número de novas folhas produzidas em plantas irrigadas e submetidas ao encharcamento de *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Copaifera langsdorffii* Desf. Dados coletados após um mês de exposição ao encharcamento. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. Dados expressos em média \pm desvio padrão. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.

A média da massa seca da parte radicular foi maior no grupo controle quando comparamos com as plantas do grupo encharcado sendo que somente para *T. rosea* e *K. coriacea* a diferença não foi significativa (Fig. 9A). Houve diferença significativa entre a massa seca da parte aérea nas plantas do grupo controle e plantas encharcadas apenas para *M. urundeuva* e *K. coriacea* (Fig. 9B), em que a massa seca do caule foi menor nas plantas encharcadas. Não houve diferenças significativas para as outras espécies.

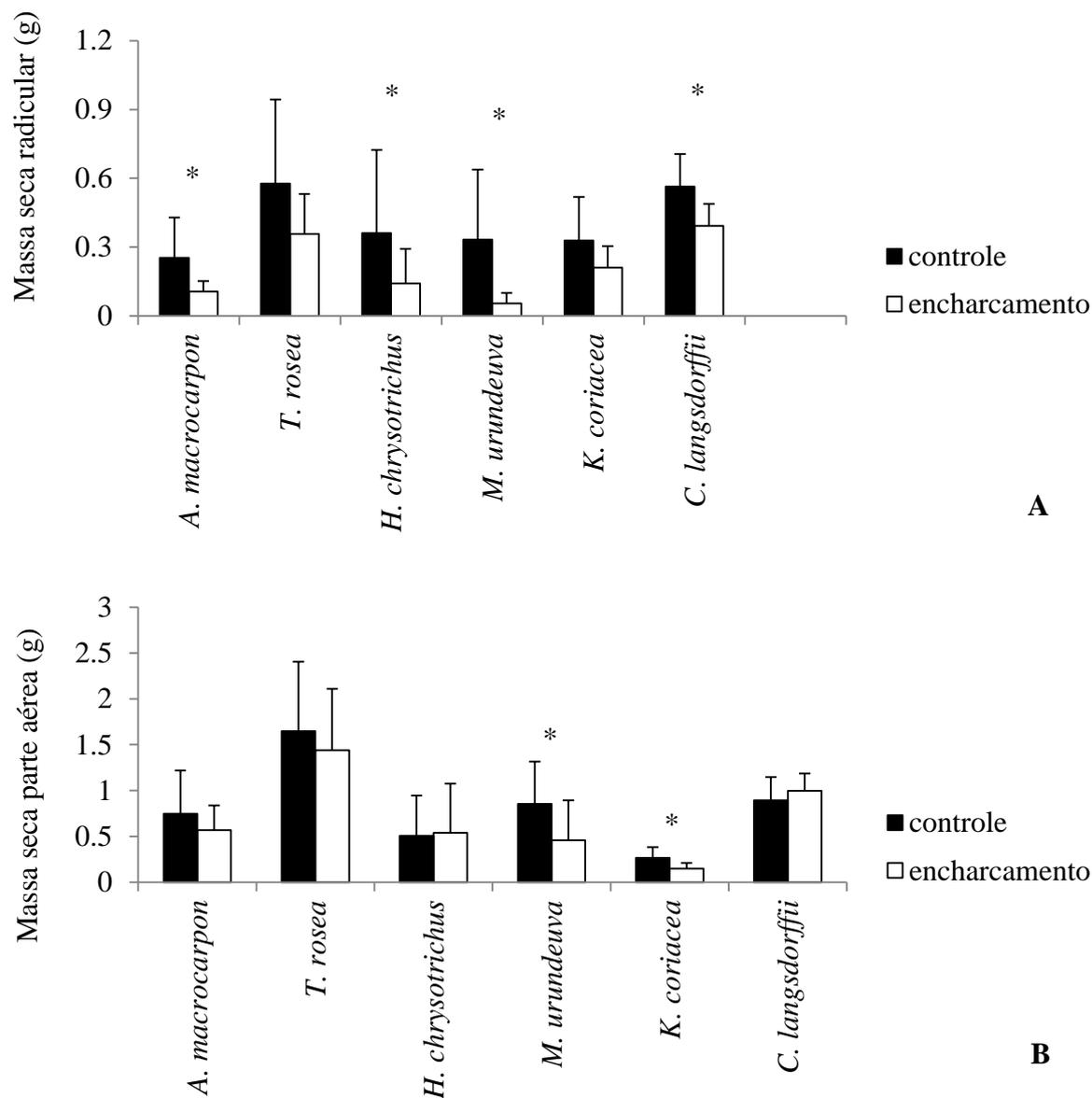


Figura 9. Média de massa seca da parte radicular (A) e de massa seca da parte aérea(B), em *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Copaifera langsdorffii* Desf., submetidas a condições de encharcamento pelo período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.

A média da razão massa seca da parte radicular/massa seca da parte aérea foi maior nas plantas controles quando comparamos com as plantas encharcadas sendo que apenas para *K. coriacea* a diferença não foi significativa (Fig. 10).

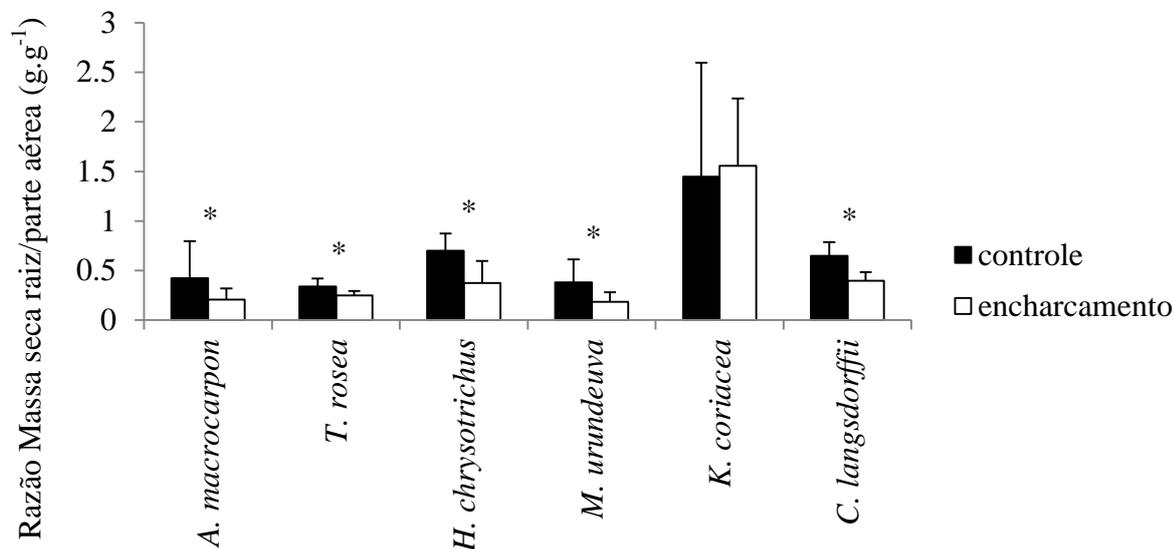


Figura 10. Média da razão massa seca da parte radicular/massa seca da parte aérea em *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Copaifera langsdorffii* Desf., submetidas a condições de encharcamento pelo período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.

A massa seca foliar e massa seca total foram significativamente maiores nas plantas controles em *M. urundeuva* e *K. coriacea* (Fig. 11 A,B). Não houve diferenças significativas entre plantas alagadas e não alagadas para as outras espécies.

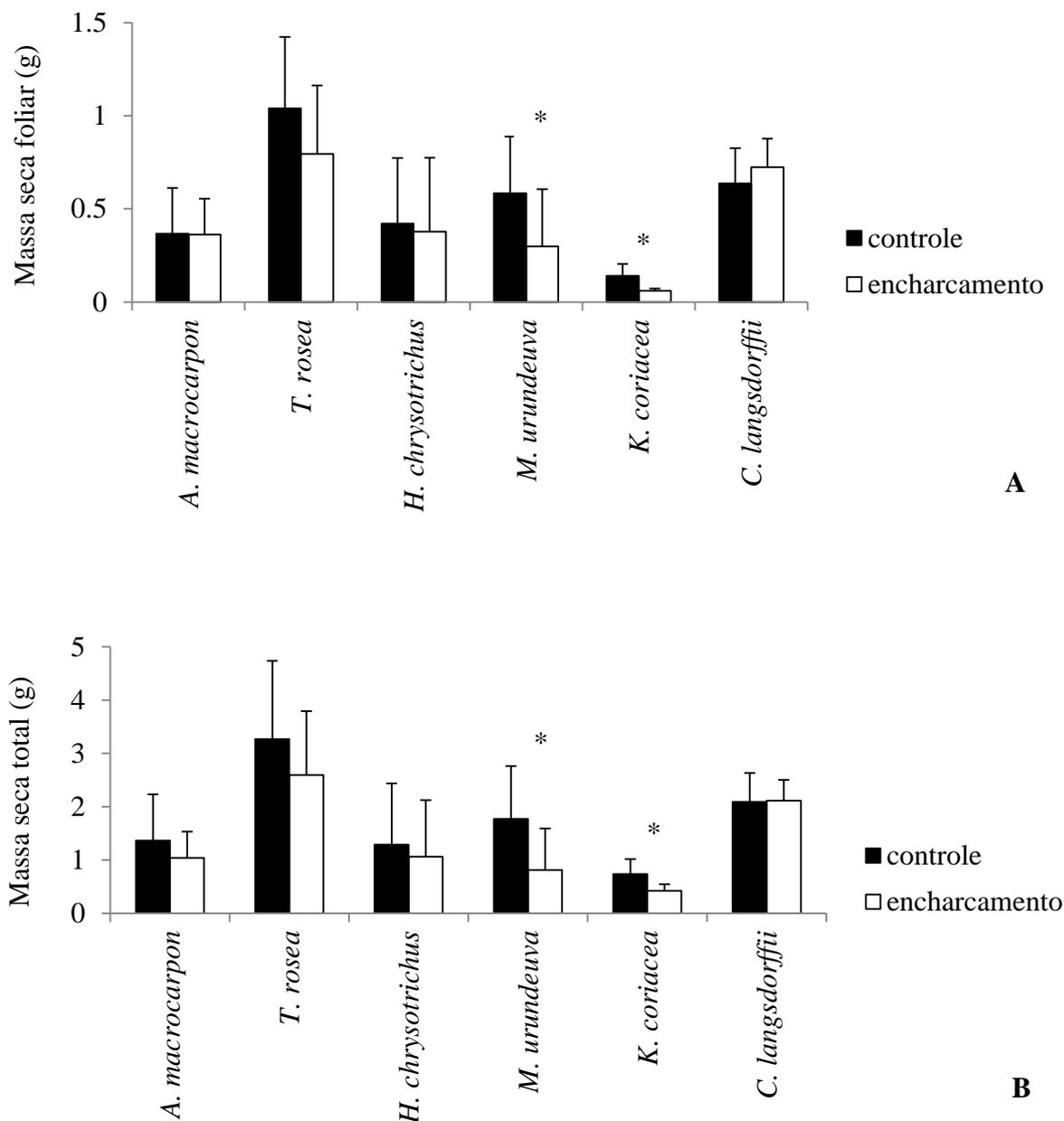


Figura 11. Média de massa seca foliar (A) e massa seca total (B) em *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Copaifera langsdorffii* Desf., submetidas a condições de encharcamento por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.

O comprimento da parte aérea nas plantas controles foi significativamente maior que nas plantas encharcadas em *H. chrysotrichus* e *M. urundeuva* e menor em *T. rosea* (Fig. 12A), não diferindo entre os dois tratamentos para as outras espécies. Quanto ao comprimento da parte radicular, as plantas controles de *T. rosea* e *M. urundeuva*

tiveram valores significativamente maiores que as plantas encharcadas, sem diferenças significativas para as outras espécies (Fig. 12B).

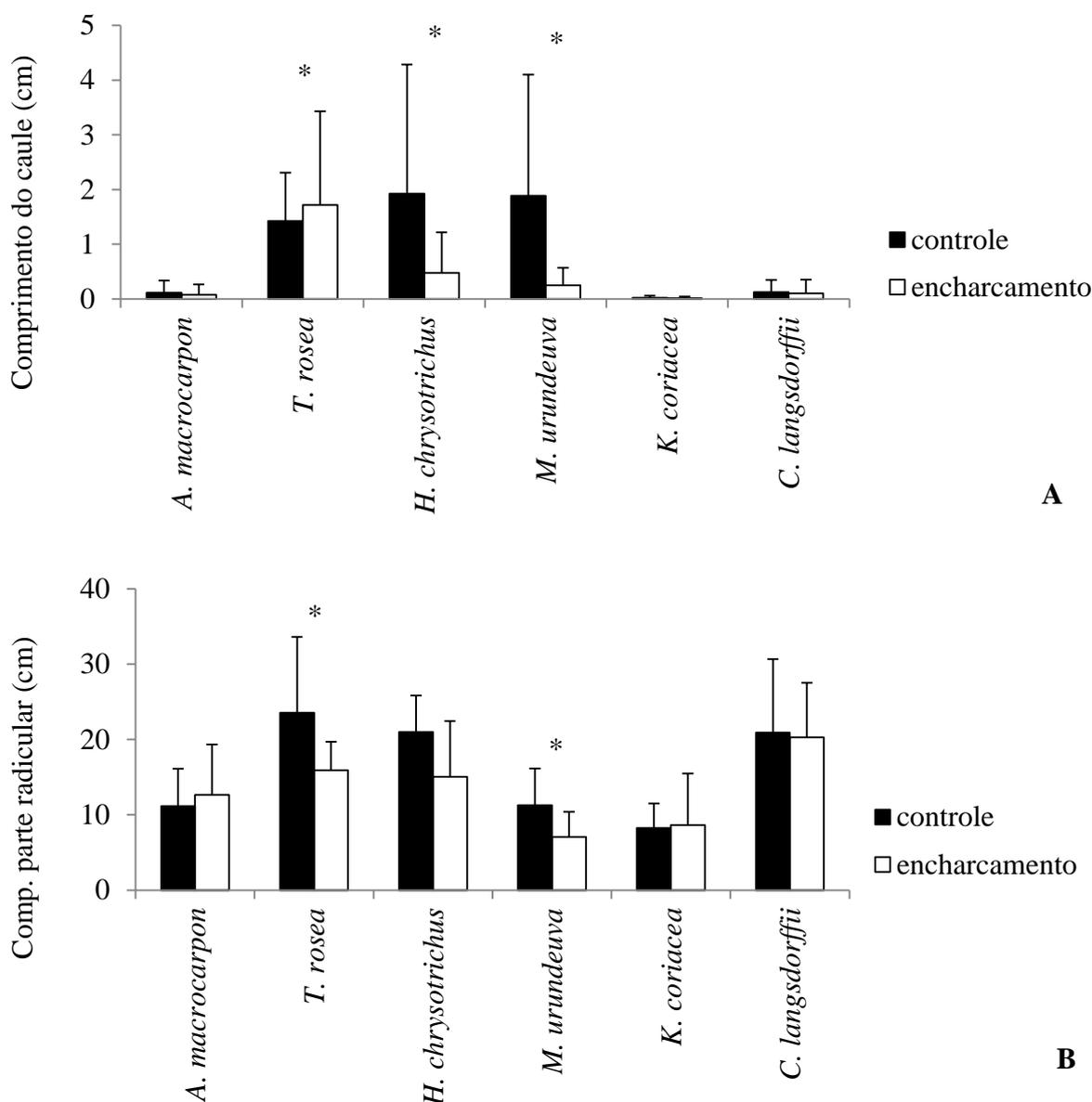


Figura 12. Comprimento do caule (A) e parte radicular (B) em *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Copaifera langsdorffii* Desf., submetidas a condições de encharcamento por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.

Quanto ao diâmetro caulinar a média dos valores foi significativamente maior nas plantas controles em *M. urundeuva*. Não houve diferenças significativas entre os tratamentos para as demais espécies (Fig. 13).

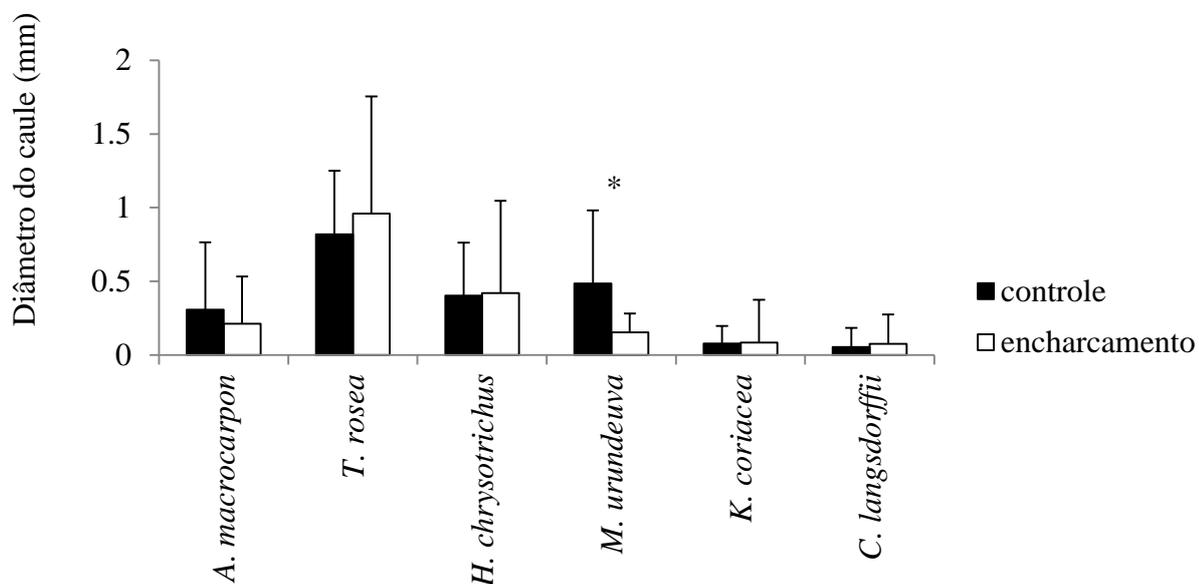


Figura 13. Diâmetro do caule em *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Copaifera langsdorffii* Desf., submetidas a condições de encharcamento por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferença significativa, $p < 0,05$.

A área foliar total foi significativamente maior nas plantas controles comparada com as plantas encharcadas, para *T. rosea*, *M. urundeuva* e *K. coriacea*, enquanto as plantas encharcadas das outras três espécies não diferiram com relação aos controles (Fig. 14).

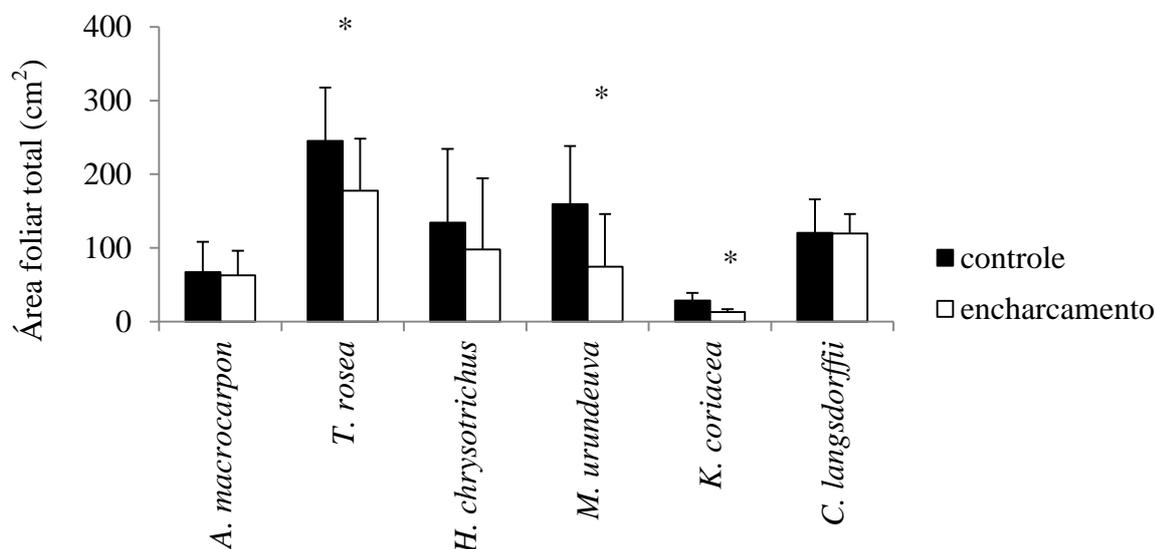


Figura 14. Área foliar total de plantas jovens de *Aspidosperma macrocarpon* Mart., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, *Myracrodruon urundeuva* Allemão, *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Copaifera langsdorffii* Desf., submetidas a condições de encharcamento por período de um mês. Os controles foram irrigados para manter o solo na capacidade de campo. * Diferenças significativas, $p < 0,05$.

4.2. Morfologia externa e anatomia

Em geral as plantas do grupo controle apresentaram aspecto saudável e desenvolvimento normal, em comparação às plantas submetidas ao encharcamento, que sofreram alterações nos padrões de desenvolvimento, que se refletiu em modificações anatômicas e morfológicas, e na maioria das espécies, necrose nas folhas ou nas raízes. Contudo, as modificações induzidas pelo encharcamento na anatomia do caule e da raiz e na morfologia externa do corpo da planta não foram as mesmas para as seis espécies estudadas.

A partir do 5º dia de experimento foram observadas lenticelas hipertróficas nas plantas submetidas ao encharcamento de *T. rosea*, *H. chrysotrichus* e *M. urundeuva* (Fig. 15A,B,C). Alguns indivíduos de *T. rosea* submetidos ao encharcamento

apresentaram epinastia (Fig. 15D) e um indivíduo apresentou caule com rachadura cortical (Fig. 15E). As alterações citadas não foram observadas nas plantas controles.

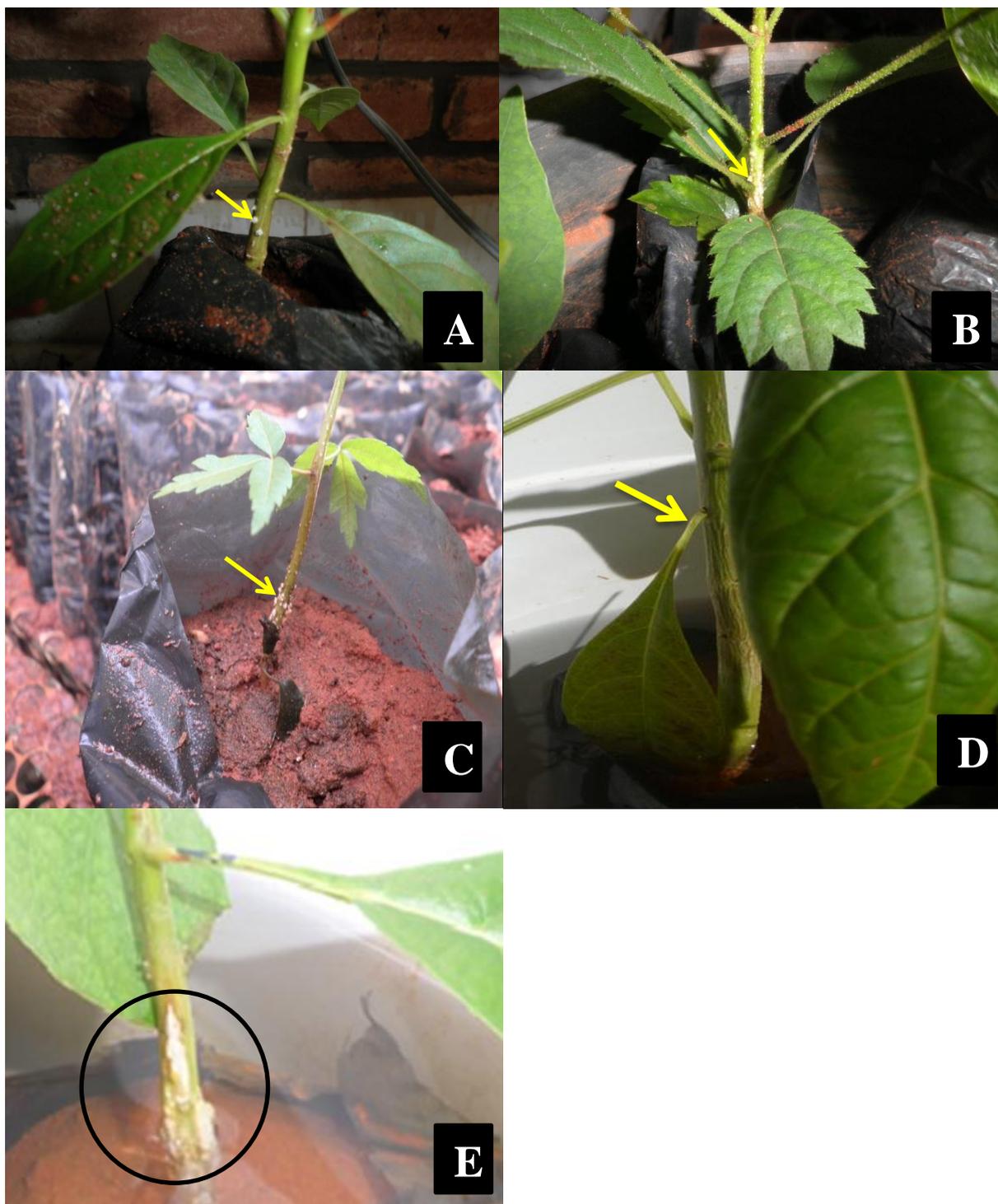


Figura 15. Presença de lenticelas (A,B e C) (setas finas), epinastia (D) (seta grossa) e rachadura cortical (E) (círculo) em plantas jovens submetidas ao encharcamento por período de um mês. (A,D e E) - *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC., (B)- *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos, (C)- *Myracrodruon urundeuva* Allemão.

Com exceção de *A. macrocarpon* e *K. coriacea* todas as plantas jovens ao início do encharcamento haviam perdido seus cotilédones.

As plantas de *A. macrocarpon* no grupo encharcado sofreram necrose foliar e nas raízes, além de apresentarem uma menor quantidade de raízes em relação às plantas com irrigação normal. As plantas controles mantiveram seus cotilédones até o final do experimento o que não ocorreu nas encharcadas, que consumiram seus cotilédones (Fig. 16A). Padrão semelhante foi observado para *K. coriacea*, em que plantas submetidas ao encharcamento consumiram seus cotilédones e também sofreram necrose foliar e nas raízes, enquanto as plantas controles mantiveram aspecto saudável e cotilédones persistentes (Fig. 16B).

T. rosea e *H. chrysotrichus* desenvolveram raízes adventícias nas plantas submetidas ao encharcamento. *H. chrysotrichus* também apresentou caule esbranquiçado com aspecto esponjoso, necrose foliar e menor quantidade de raízes no grupo encharcado (Fig. 16C e 16D).

Apesar de *M. urundeuva* e *C. langsdorffii* apresentarem aspecto saudável na parte aérea em ambos os grupos, suas raízes se mostraram mais escurecidas e com início de necrose nas plantas encharcadas se comparadas às plantas controles (Fig. 16E e 16F).

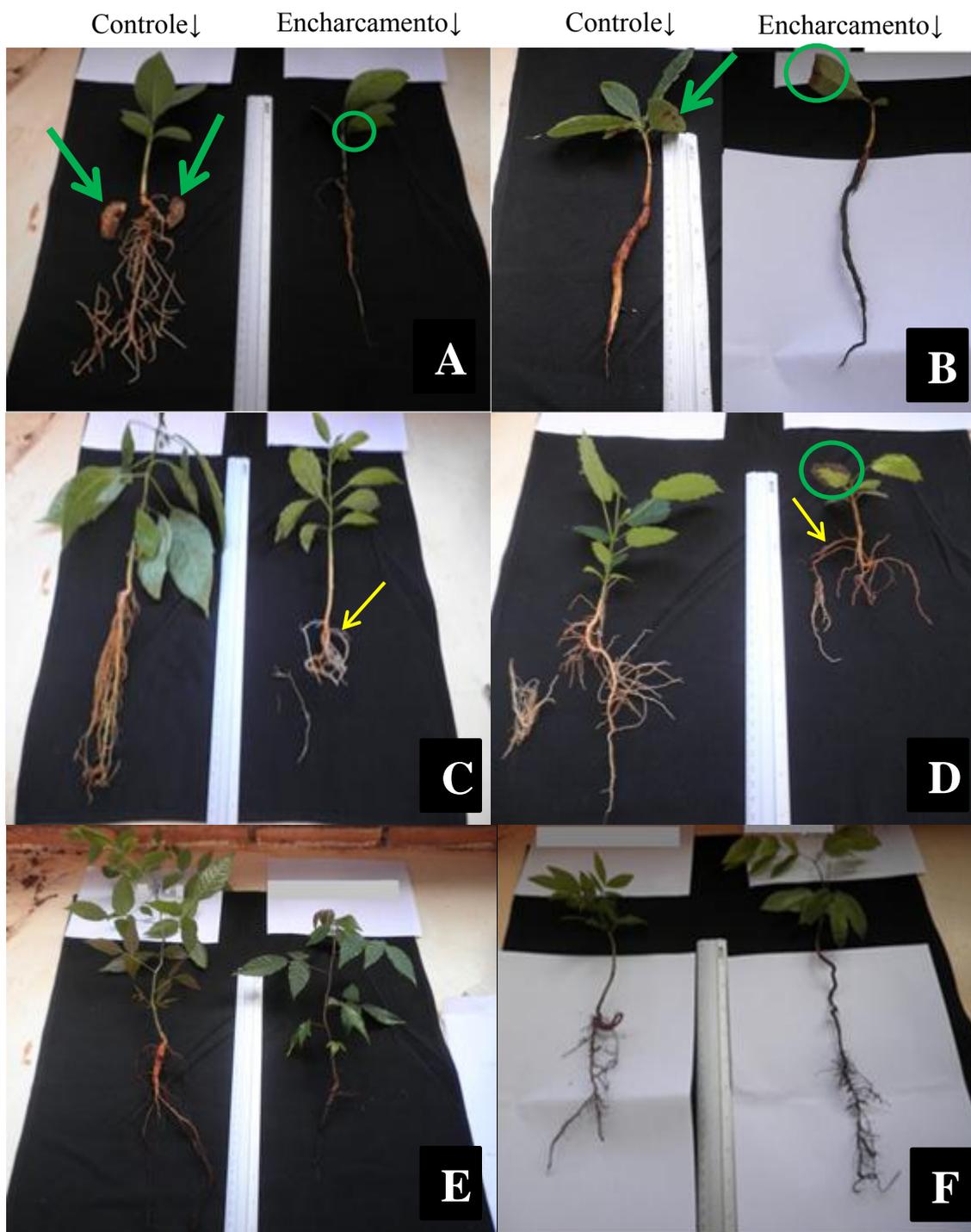


Figura 16. Aspectos morfológicos nas espécies com irrigação normal e submetidas ao encharcamento por trinta dias. *Aspidosperma macrocarpon* Mart. (A), *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (B), *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. (C), *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (D), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (E), *Copaifera langsdorffii* Desf. (F). Cotilédones (seta grossa em A e B), necrose foliar (círculos em A,B e D) e raízes adventícias (seta fina em C e D).

Os cortes anatômicos da raiz de *A. macrocarpon* mostraram que o encharcamento provocou necrose na epiderme, em contraste com as plantas controles, que não apresentaram este tipo de injúria (Fig. 17A,B). No caule o encharcamento provocou necrose na região da periderme e colapso das células na região do córtex enquanto estas regiões nas plantas controles se mantiveram intactas (Fig. 17C,D).

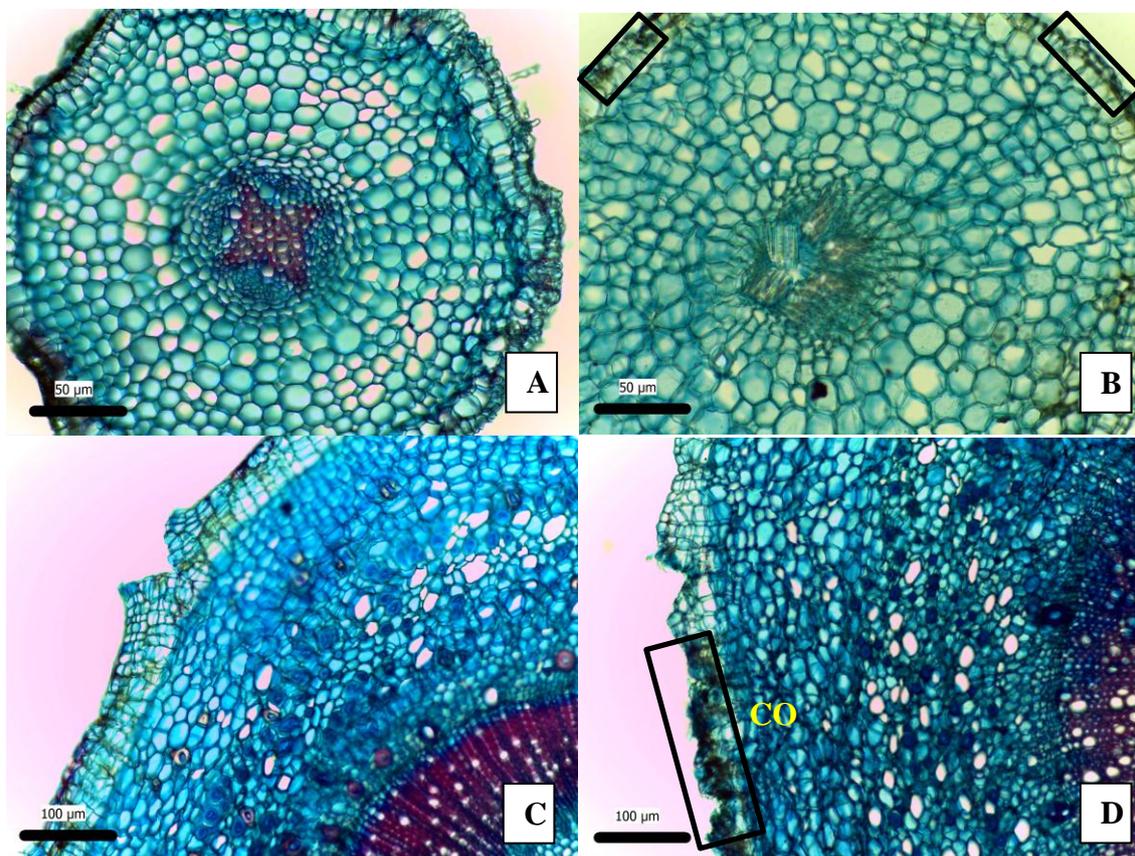


Figura 17. Secções transversais em raiz (A, B), caule (C, D) de *Aspidosperma macrocarpon* Mart.. Região necrosada (retângulo) e córtex (CO). Controle (A,C), encharcada (B,D).

Nas raízes laterais e adventícias de *T. rosea* submetidas ao encharcamento ocorreu formação de aerênquima do tipo esquizo-lisígeno o que também foi observado em alguns indivíduos nas plantas controles, entretanto em menor intensidade (Fig. 18 A,B). Os cortes transversais do caule mostraram a formação de lenticelas hipertróficas no grupo de plantas encharcadas, estrutura ausente no caule das plantas controles (Fig. 18C,D).

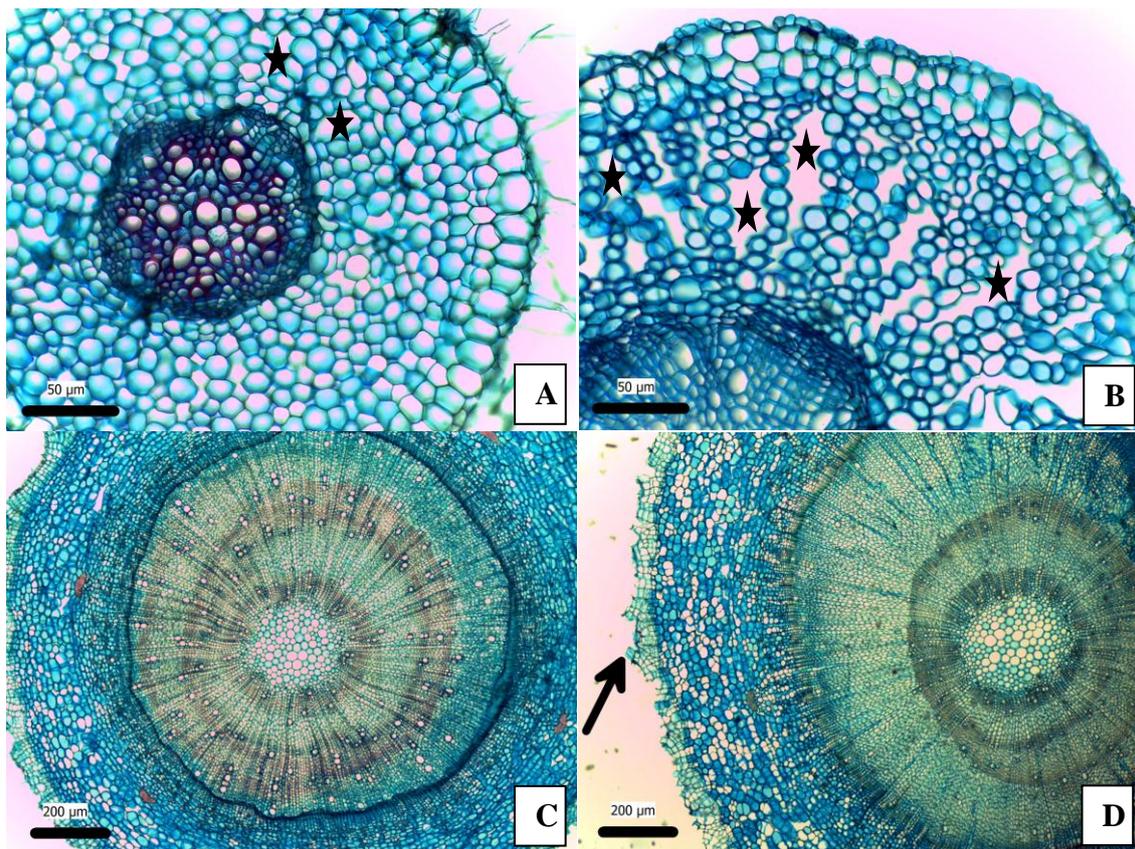


Figura 18. Secções transversais em raiz (A, B), caule (C, D) de *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. Raiz não encharcada com aerênquima (estrela) constituinte (A) e aerênquima (estrela) em raiz encharcada (B). Caule com irrigação normal (C) e caule submetido a encharcamento (D) com formação de lenticelas (seta).

Os cortes anatômicos das raízes de *H. chrysotrichus* não revelaram formação de aerênquima induzido pelo encharcamento (Fig. 19A, B). Os cortes transversais do caule revelaram a presença de lenticelas constituintes nas plantas controles (Fig. 19C,E) e formação de felema aerenquimatoso nas plantas encharcadas (Fig. 19D,F), estrutura não observada nas plantas controles.

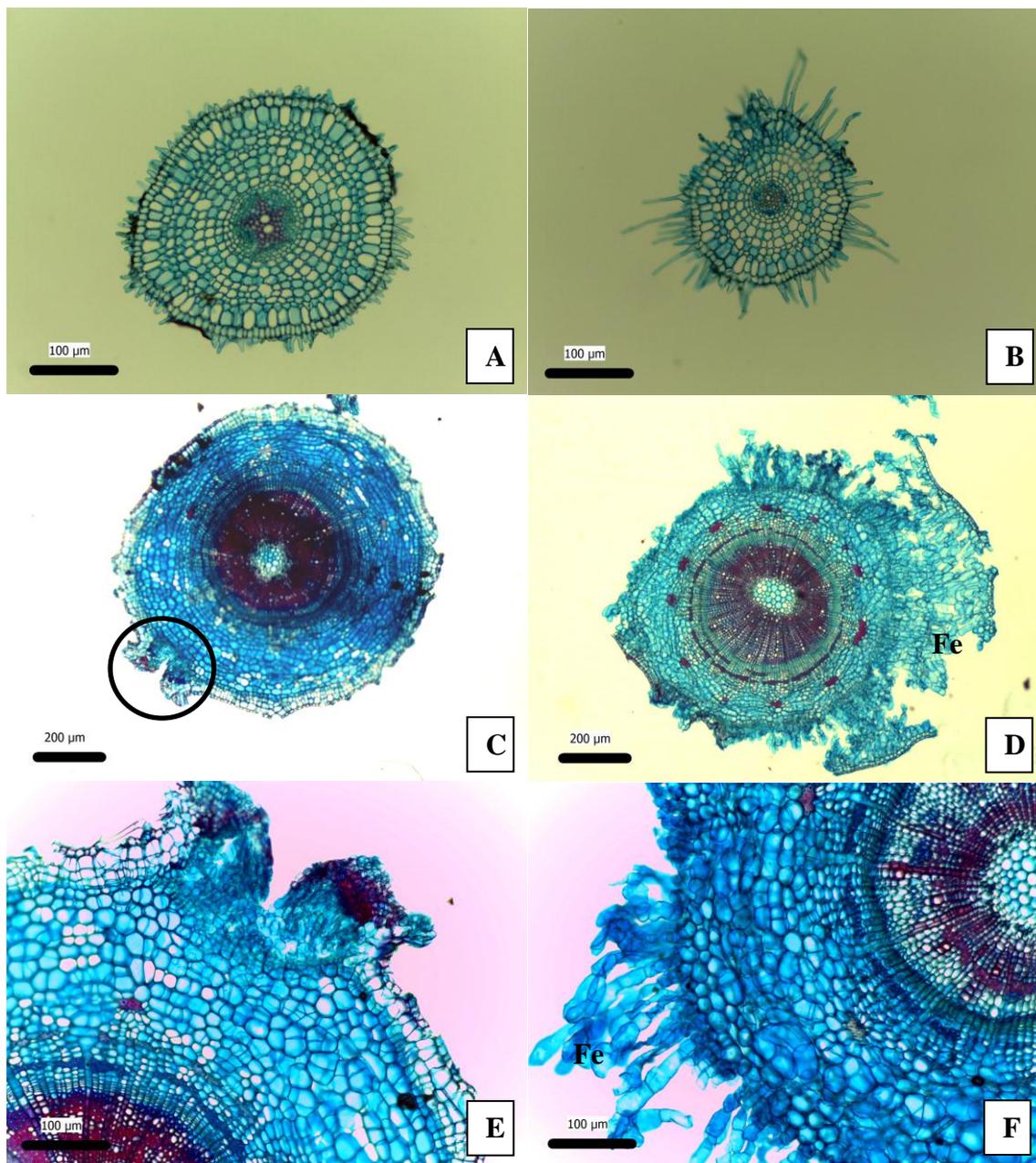


Figura 19. Secções transversais em raiz controle (A), encharcada (B) e caule não encharcado (C,E), encharcado (D,F) de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. Ex A. DC.) Mattos. Lenticela constituinte (círculo), felema aerenquimatoso (Fe).

Os cortes transversais da raiz de *M. urundeuva* (Fig. 20 A, B) mostraram um número maior de cavidades secretoras nas plantas controles onde foram visualizadas em uma área de 200 mm² uma média de 13 cavidades enquanto que nas plantas encharcadas foram registradas uma média de 8 cavidades. No xilema secundário as paredes dos elementos de vaso foram mais espessas nas plantas controles quando comparadas às plantas encharcadas. A zona cambial nas raízes das plantas encharcadas se mostraram com maior número de células em divisão em relação às plantas controles.

O encharcamento induziu um aumento no número de camadas do córtex do caule em comparação aos controles (Fig. 20 C,D). O caule de *M. urundeuva* apresentou maior quantidade de grãos de amido nas plantas controles em relação às plantas encharcadas.

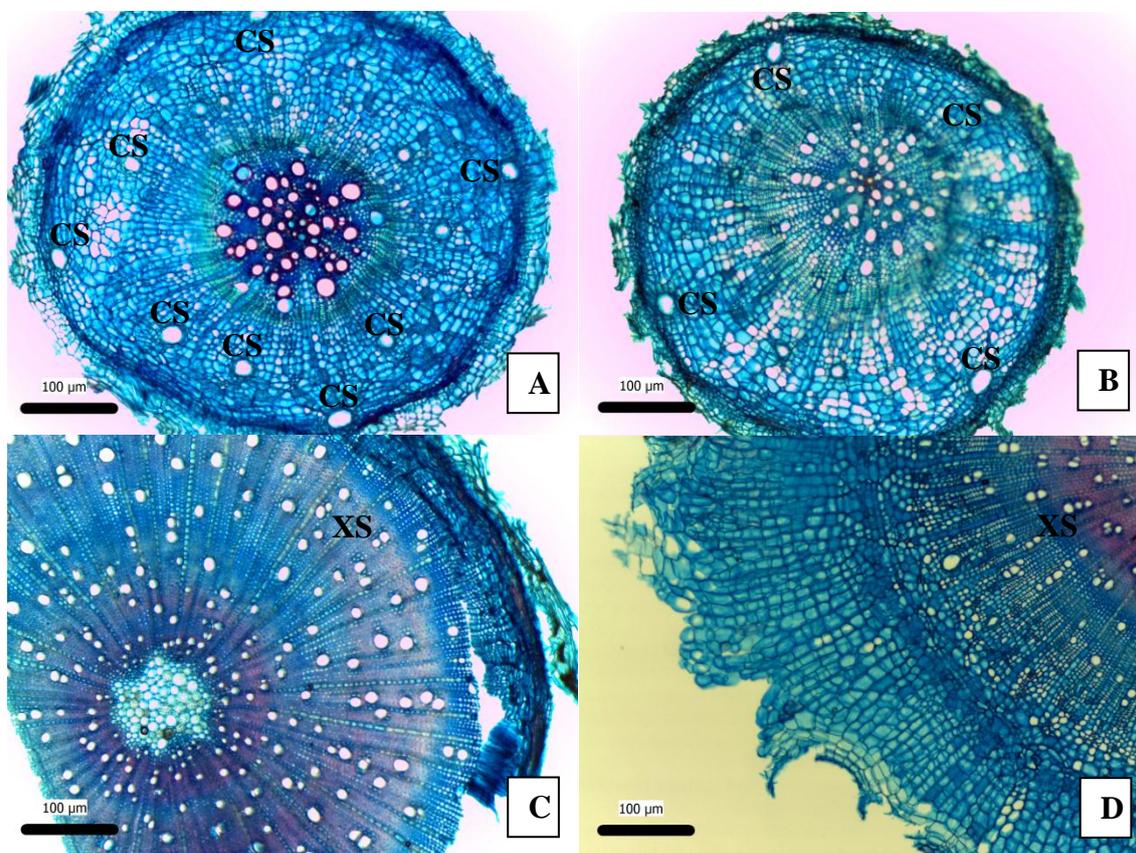


Figura 20. Secções transversais em raiz (A,B) e caule (C,D) de *Myracrodruon urundeuva* Allemão submetidas a condições de encharcamento pelo período de um mês (B,D) e irrigadas (A,C) para manter o solo na capacidade de campo. Xilema secundário (XS) e cavidade secretora (CS).

As raízes principais das plantas controles de *K. coriacea* apresentaram um diâmetro maior que as plantas submetidas ao encharcamento. A região do floema (primário e secundário) nas raízes das plantas controles desenvolveu maior quantidade de células que a mesma região das plantas encharcadas. As paredes dos elementos de vaso, no xilema secundário, foram mais espessas nas plantas controles (Fig. 21 A) em comparação às plantas encharcadas (Fig. 21 B). Uma maior quantidade de grãos de amido se acumulou nas raízes das plantas controles do que nas raízes das plantas encharcadas (Fig. 21 C, D).

Os cortes transversais do caule de *K. coriacea* mostraram uma maior quantidade de cavidades secretoras no córtex das plantas encharcadas, sendo visualizadas em uma área aproximada de 1 cm² uma média de 26,6 cavidades enquanto nas plantas controles foram registradas 21 cavidades. Também foi maior a quantidade de grãos de amido nas

regiões do córtex e cilindro vascular nas plantas encharcadas (Fig. 21 F) em relação às plantas controles (Fig. 21 E).

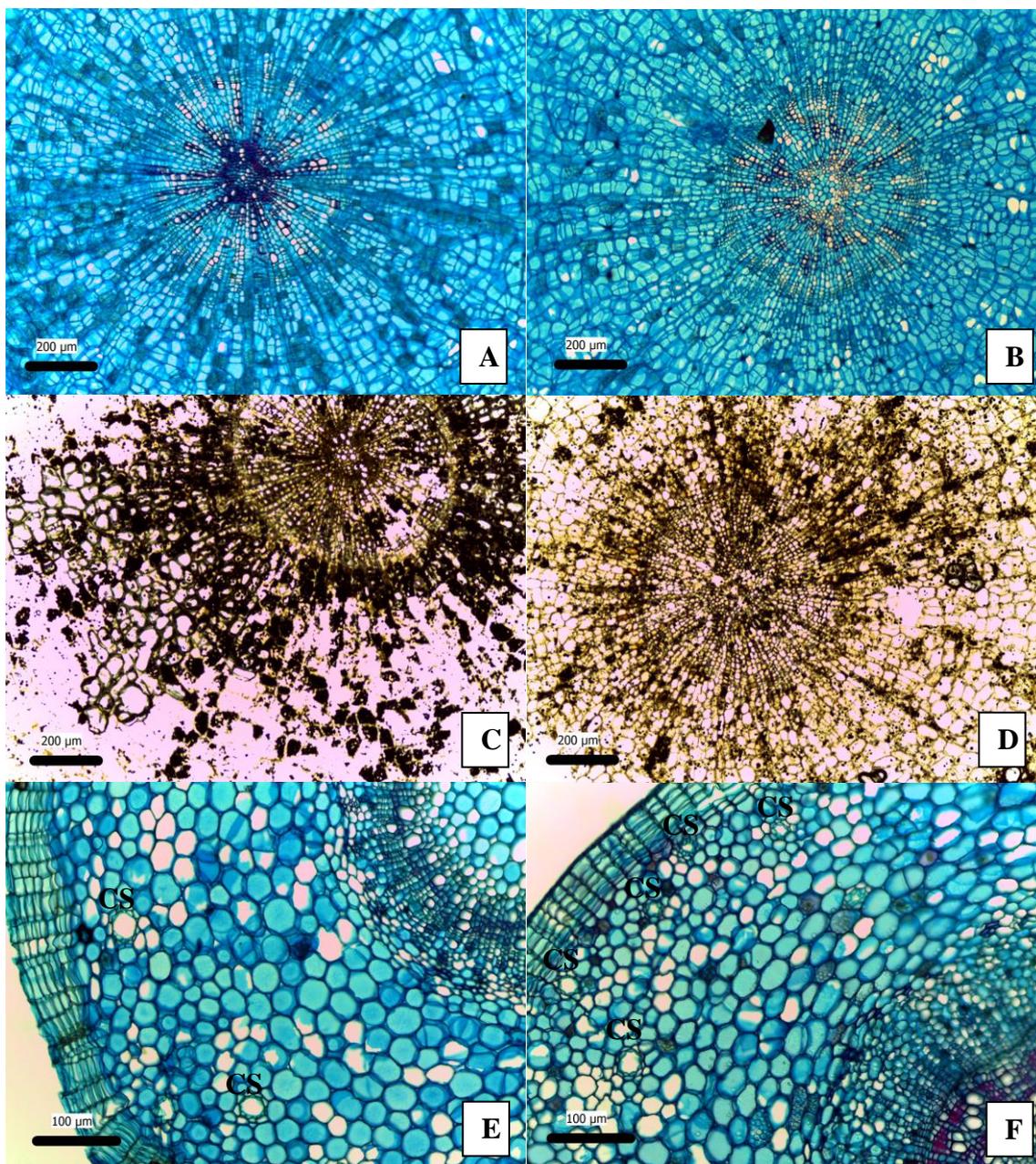


Figura 21. Secções transversais em raiz principal (A,B), raiz principal corada com solução de lugol (C,D) e caule (E,F) de *Kilmeyera coriacea* Mart. & Zucc. submetidas a condições de encharcamento por período de um mês (B,D,F) e irrigadas (A,C,E) para manter o solo na capacidade de campo. Cavidade secretora (CS).

Os cortes transversais da raiz de *C. langsdorffii* mostraram espaçamento entre as células na região do córtex tanto das plantas controles quanto das plantas encharcadas (Fig. 22A, B). As plantas controles apresentaram maior quantidade de áreas de procâmbio e periciclo em divisão quando comparadas às plantas encharcadas (Fig. 22 C,D).

Os cortes do caule de *C. langsdorffii* mostraram que as plantas controles apresentaram lenticelas constituintes e desenvolveram mais o xilema secundário em relação às plantas encharcadas com uma distância média entre o floema secundário e medula de 256,75 μ m e 131,67 μ m respectivamente. Não houve diferença no número de cavidades secretoras entre as plantas encharcadas e as plantas controles (Fig. 22E e F).

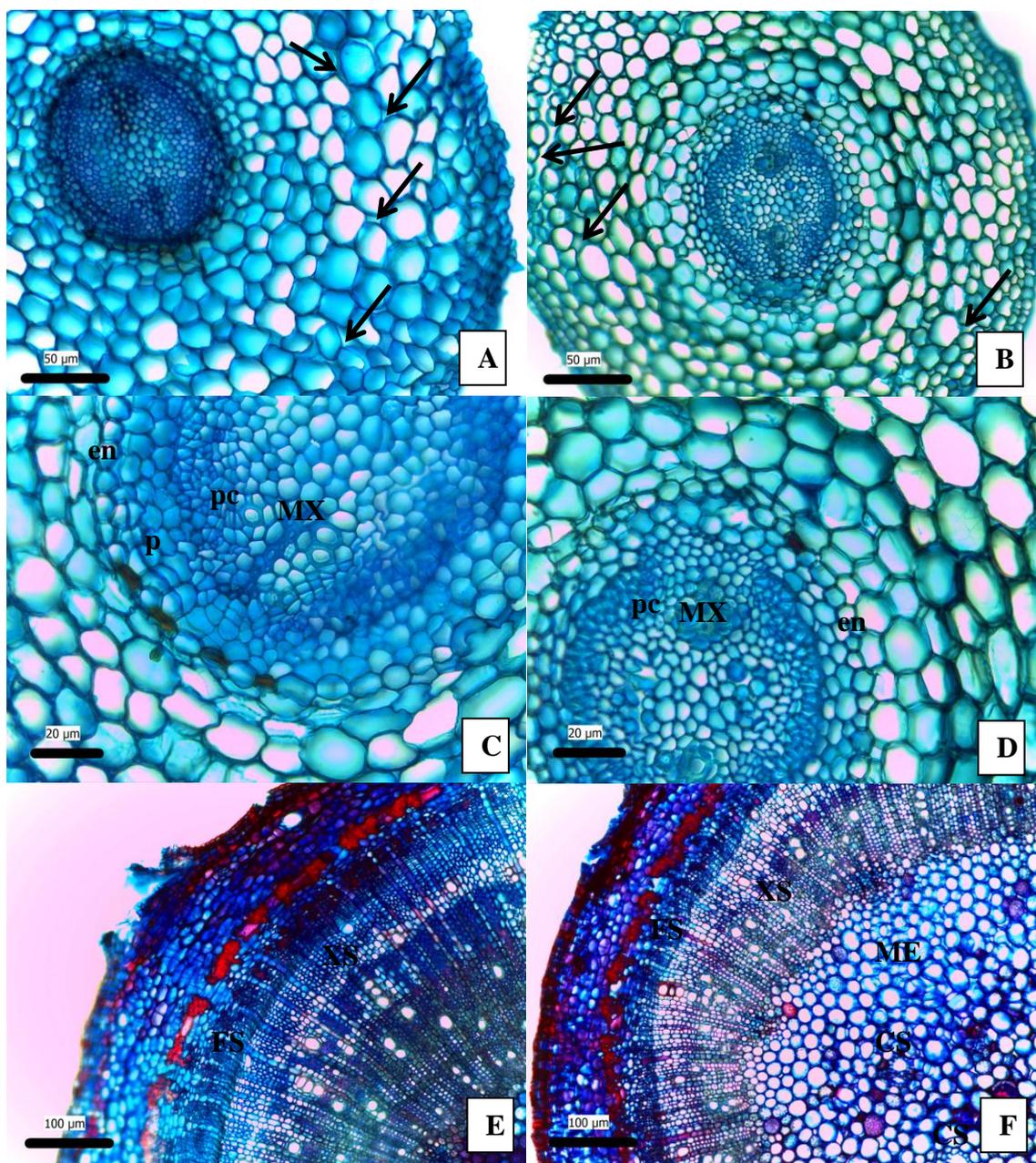


Figura 22. Secções transversais em raiz (A-D) e caule (E,F) de *Copaifera langsdorffii* Desf. (A,C e E) controle, (B,D e F) encharcada por trinta dias. Espaçamento entre as células (ponta da seta), endoderme (en), periciclo (P), procâmbio (pc), metaxilema (Mx), floema secundário (FS), xilema secundário (XS), medula (ME) e cavidade secretora (CS).

O encharcamento induziu a redução do diâmetro dos elementos de vaso nos caules de *M. urundeuva* e *T. rosea* (Tabela 1).

Tabela 1. Diâmetro (μm) dos elementos de vaso medidos nas secções transversais do caule de seis espécies tropicais irrigadas e submetidas ao encharcamento por trinta dias. Dados expressos em média \pm desvio padrão, n=25, não significativo (NS).

Espécie	Controle	Encharcamento	P
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.	18,26 \pm 2,72	18,67 \pm 2,05	NS
<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.	13,82 \pm 2,06	14,62 \pm 2,71	NS
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	15,29 \pm 1,92	11,42 \pm 1,55	<0,05
<i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. Ex A. DC.) Mattos	10,07 \pm 1,08	10,48 \pm 1,70	NS
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	18,41 \pm 2,93	12,62 \pm 2,46	<0,05
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	14,30 \pm 2,03	13,79 \pm 2,45	NS

4.3 Sobrevivência

As espécies com maior sobrevivência foram *T. rosea* e *C. langsdorffii* com 100% de indivíduos vivos ao final do experimento, no controle e encharcamento. *A. macrocarpon* e *K. coriacea* foram afetados pelo encharcamento, com redução de 21,43% e 40% em relação ao controle, respectivamente. *H. chrysotrichus* e *M. urundeuva* apresentaram uma pequena mortalidade de indivíduos encharcados em relação ao controle com uma redução de 7,69% e 7,14% respectivamente (Tabela 2).

Tabela 2. Sobrevivência por espécie. (IV) porcentagem de indivíduos vivos ao final de 30 dias de encharcamento.

Espécie	Controle	IV(%)	Encharcamento	IV(%)
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart. & Zucc.		75		45
<i>Aspidosperma macrocarpon</i> Mart.		93,33		73,33
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão		100		92,86
<i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. Ex A. DC.) Mattos		100		92,31
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.		100		100
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.		100		100

5. Discussão

As espécies mais sensíveis ao encharcamento, *K. coriacea* e *A. macrocarpon*, apresentaram inibição do crescimento, perda prematura dos cotilédones, necrose foliar e radicular induzidas pelo encharcamento; respostas semelhantes foram observadas em estudo anterior com espécies tropicais (Joly & Crawford, 1982; Lopez & Kursar, 2003).

Plantas sob o estresse por deficiência de oxigênio (hipoxia) tendem a mobilizar reservas para suprir a demanda de carbono necessário para manter o metabolismo (Ferreira *et al.*, 2009; Grandis *et al.*, 2010; Kolb *et al.*, 1998). Os cotilédones são

importantes órgãos que contém grande quantidade de compostos de reserva que são consumidos na germinação e durante o crescimento inicial da planta (Corte *et al.*, 2006).

A persistência de cotilédones em espécies lenhosas tropicais tem sido constatado em diversos estudos como em Cabral *et al.* (2004), que verificaram uma permanência de 120 dias dos cotilédones aderidos à plantas de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. F. ex S. Moore; Figueirôa *et al.* (2004) registraram persistência dos cotilédones de *M. urundeuva* até os 90 dias. Nardoto *et al.* (1998) observaram que *K. coriacea* manteve os cotilédones por 6 meses, e destacaram a grande dependência destes órgãos no desenvolvimento inicial de *K. coriacea*.

A manutenção dos cotilédones também foi observada ao final deste experimento nas plantas controles em *K. coriacea* e *A. macrocarpon*. A queda prematura dos cotilédones nas plantas encharcadas sugere que estas esgotaram mais rapidamente as reservas contidas nestes órgãos devido à alta demanda por carboidratos durante a exposição ao estresse (Aidar *et al.*, 2002; Grandis *et al.*, 2010).

O decréscimo de grãos de amido no caule de *M. urundeuva* e na raiz de *K. coriacea* sugere que houve consumo desta reserva de energia, para atender a maior demanda imposta pelo estresse causado pelo alagamento (Kolb *et al.*, 1998). Entretanto, o caule de *K. coriacea* apresentou maior quantidade de grãos de amido nas plantas submetida ao encharcamento, talvez em função de uma diminuição do crescimento e do metabolismo da parte aérea em resposta ao alagamento parcial. A mortalidade, que reduziu o número de plantas medidas, pode ter levado à ausência de diferenças significativas entre plantas alagadas e não alagadas nos valores de massa seca radicular, comprimento da parte aérea e radicular e razão massa seca radicular/massa seca parte aérea.

A produção de folhas, a acumulação de biomassa e valores de crescimento nas espécies estudadas mostraram que o encharcamento afetou negativamente o desenvolvimento, em especial para *M. urundeuva* onde a diferença entre plantas controles e encharcadas foi significativa em todos estes parâmetros.

A redução do diâmetro dos elementos de vaso no caule de *T. rosea* e *M. urundeuva* induzida pelo encharcamento provavelmente conferiu a estas espécies uma maior proteção contra a cavitação. Com a diminuição da capacidade de absorção de água pelas raízes causada pelo encharcamento, evitar a cavitação é fundamental para a sobrevivência da planta (Lovisollo & Schubert, 1998; Vasellati *et al.*, 2001). Esta redução do diâmetro dos elementos de vaso em resposta ao alagamento, também foi verificada em *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae) (Batista *et al.*, 2008) e em *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) (Kolb *et al.*, 1998).

T. rosea e *H. chrysotrichus* são de gêneros evolutivamente próximos (Grose & Olmstead, 2007), entretanto *H. chrysotrichus* não desenvolveu aerênquima na raiz e

rachadura cortical no caule, mecanismos adaptativos presentes em *T. rosea* confirmando seu menor grau de tolerância ao encharcamento, o que se refletiu em necrose foliar, diminuição de biomassa da raiz e do comprimento do caule. *H. chrysotrichus*, no entanto, desenvolveu felema aerenquimatoso no caule em resposta ao encharcamento, uma importante adaptação para sobreviver à hipoxia, por facilitar a circulação de ar e a eliminação de produtos potencialmente tóxicos. Esta estrutura também foi encontrada em plantas alagadas de *Lavosisiera bergii* Cogn., *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (Somavilla & Graciano-Ribeiro, 2012); *Sesbania cannabina* (Retz.) Poir. e *S. rostrata* Bremek. & Oberm. (Shiba & Daimon, 2003); *Glycine max* (L.) Merr. (Shimamura *et al.*, 2003).

T. rosea apresentou o maior nível de tolerância ao encharcamento, pois desenvolveu diversos mecanismos adaptativos como lenticelas hipertróficas, raízes adventícias, rachadura cortical, aerênquima e maior crescimento do caule; alcançando, juntamente com *C. langsdorffii*, 100% de sobrevivência ao final do período de encharcamento. O maior comprimento da parte aérea em *T. rosea* submetida ao encharcamento também foi observado em *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC. (Bignoniaceae) (Kolb & Joly, 2009), sendo que provavelmente esta capacidade de crescer melhor quando alagada confere uma vantagem a esta espécie sobre outras espécies que ocorrem na mesma área alagada.

C. langsdorffii não apresentou características adaptativas típicas de espécies tolerantes ao encharcamento como: raízes adventícias, hipertrofia de lenticelas e aerênquima, mas obteve 100% de sobrevivência ao final do experimento e não apresentou injúrias como clorose e necrose foliar. Uma característica que pode explicar estes resultados seria a existência de lenticelas constituintes da espécie, o que também se reflete na sua ampla distribuição dentre as fitofisionomias ocorrendo tanto em ambientes onde o solo pode sofrer encharcamento sazonal na Mata de Galeria e Mata Ciliar, quanto em locais com solo bem drenado no Cerradão e Cerrado sentido restrito.

Apesar de não ter havido uma redução na sobrevivência, a menor quantidade de áreas de procâmbio e periciclo em divisão na raiz de *C. langsdorffii* encharcada se refletiu em uma redução da biomassa radicular nas plantas submetidas ao encharcamento. Suas raízes se mostraram mais escurecidas e com início de necrose nas plantas encharcadas se comparadas às plantas controles. Portanto, é de se esperar que períodos mais longos de encharcamento fossem prejudiciais ao desenvolvimento desta espécie.

6. Conclusão

A Tabela 3 apresenta uma síntese das principais alterações no desenvolvimento das espécies estudadas em resposta ao encharcamento. As espécies típicas de solos bem drenados se mostraram mais sensíveis ao encharcamento o que provocou a redução na

sobrevivência de *K. coriacea* e *A. macrocarpon* inibição do crescimento e necrose sofridas por estas. *H. chrysotrichus* e *M. urundeuva* são espécies comuns em terrenos secos, mas que também podem ocorrer em solos onde o lençol freático está mais próximo à superfície do terreno, apresentaram um pequeno grau de tolerância, porém não o suficiente para evitar necrose foliar, inibição do crescimento e a redução na sobrevivência impostas pelo encharcamento. A tolerância ao encharcamento foi maior nas espécies que são encontradas naturalmente em locais sujeitos ao alagamento sazonal, o que se refletiu na elevada sobrevivência de *T. rosea* e *C. langsdorffii*.

Tabela 3. Resumo dos resultados obtidos ao final de 30 dias de encharcamento em seis espécies tropicais. Redução (-), aumento (+), diferença não significativa (ns), presença (p) e ausência (a) da característica observada. *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc. (*K. cor.*), *Aspidosperma macrocarpon* Mart. (*A. mac.*), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (*M. urund.*), *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex A. DC.) Mattos (*H. chrys.*), *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. (*T. ros.*), *Copaifera langsdorffii* Desf. (*C. langsd.*).

	Espécies					
	<i>K. cor.</i>	<i>A. mac.</i>	<i>M. urund.</i>	<i>H. chrys.</i>	<i>T. ros.</i>	<i>C. langsd.</i>
<i>Crescimento e biomassa</i>						
Novas folhas	a*	a*	-	ns	-	ns
Massa seca da raiz	ns	-	-	-	ns	-
Massa seca da parte aérea	-	ns	-	ns	ns	ns
Razão raiz/parte aérea	ns	-	-	-	-	-
Massa seca foliar	-	ns	-	ns	ns	ns
Comprimento da raiz	ns	ns	-	ns	-	ns
Comprimento da parte aérea	ns	ns	-	-	+	ns
Diâmetro do caule	ns	ns	-	ns	ns	ns
<i>Alterações na morfologia</i>						
Lenticelas hipertróficas	a	a	p	p	p	a
Raízes adventícias	a	a	a	p	p	a
Rachadura cortical	a	a	a	a	p	a
Epinastia	a	a	a	a	p	a

Perda prematura dos cotilédones						
	p	p	a**	a**	a**	a**
Necrose foliar						
	p	p	a	a	a	a
Necrose na raiz						
	p	p	a	a	a	a
Alterações na anatomia da raiz						
Aerênquima						
	a	a	a	a	p	a
Quantidade de cavidades secretoras						
	a***	a***	-	a***	a***	a***
Grãos de amido						
	-	ns	ns	ns	ns	ns
Áreas de procâmbio e periciclo em divisão						
	ns	ns	ns	ns	ns	-
Alterações na anatomia do Caule						
Felema aerenquimatoso						
	a	a	a	p	a	a
Grãos de amido						
	+	ns	-	ns	ns	ns
Quantidade de cavidades secretoras						
	+	a***	ns	a***	a***	ns
Diâmetro dos elementos de vaso						
	ns	ns	-	ns	-	ns

*As plantas controles e encharcadas destas duas espécies não produziram novas folhas durante o tempo de duração do experimento.

**As plantas controles e encharcadas destas espécies já não apresentavam cotilédones no início do experimento.

***As plantas controles e encharcadas destas espécies já não apresentavam cavidades secretoras no início do experimento.

7. Referências bibliográficas

Aidar, M. P. M.; Martinez, C. A.; Costa, P. M. F.; Dietrich, S. M. C.; Buckeridge, M. S. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on the establishment of seedlings of jatobá, *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Biota Neotropica*, v. 2, n. 1, 2002. Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br/v2n1/pt/abstract?article+BN016020122002>. Acesso em 13 de dez. 2012.

Arruda, G. M. T.; Calbo, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, troca gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). Acta Botanica Brasilica, v. 18, n. 2, p. 219-224, 2004.

Batista, C. U. N.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Medri, C.; Pimenta, J. A. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. Acta Botanica Brasilica, v. 22, n. 1, p. 91-98, 2008.

Benincasa, M. M. P. Análise de Crescimento de Plantas (noções básicas). Jaboticabal, FUNEP, 42p, 1988.

Benschop, J. J.; Jackson, M. B.; Gühl, K.; Vreeburg, R. A. M.; Croker, S. J.; Peeters, A. J. M.; Voesenek, L. A. C. J. Contrasting interactions between ethylene and abscisic acid in *Rumex* species differing in submergence tolerance. The Plant Journal, v. 44, p. 756-768, 2005.

Brasil. Resolução CONAMA nº 357/2005. Dispõe sobre a classificação dos corpos de água e diretrizes ambientais para o seu enquadramento, bem como estabelece as condições e padrões de lançamento de efluentes, e dá outras providências. Diário Oficial da União, n. 053, p. 58-63, 2005.

Cabral, E. L.; Barbosa, D. C. A.; Simabukuro, E. A. Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. Acta Botanica Brasilica, v. 18, n. 2, p.241 -251, 2004.

Chen X.; Pierik, R.; Peeters, A.J.M.; Poorter, H.; Visser, E.J.W.; Huber, H.; Kroon, H.; Voesenek, L.A.C.J. Endogenous abscisic acid as a key switch for natural variation in flooding-induced shoot elongation. Plant Physiology, v. 154 p. 969-977, 2010.

Corte, V. B.; Borges, E. E. L.; Pontes, C. A.; Leite, I. T. A.; Ventrella, M. C.; Mathias, A. A. Mobilização de reservas durante a germinação das sementes e crescimento das plântulas de *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (Leguminosae-Caesalpinioideae). Revista Árvore, v. 30, n. 6, p. 941-949, 2006.

Felfili, J. M.; Nascimento, A. R. T.; Fagg, C. W.; Meirelles, E. M. Floristic composition and community structure of a seasonally deciduous forest on limestone outcrops in Central Brazil. Revista Brasileira de Botânica, v. 30, n. 4, p. 611-621, 2007.

Ferreira, C. S.; Piedade, M. T. F.; Parolin, P.; Barbosa, K. M. Tolerância de *Himatanthus sucuuba* Wood. (Apocynaceae) ao alagamento na Amazônia Central. Acta Botanica Brasilica, v. 19, n. 3, p. 425-429, 2005.

Ferreira, C. S.; Piedade, M. T. F.; Tiné, M. A. S.; Rossatto, D. R.; Parolin, P.; Buckeridge, M. S. The role of carbohydrates in seed germination and seedling establishment of *Himatanthus sucuuba*, an Amazonian tree with populations adapted to flooded and non-flooded conditions. Annals of Botany, v. 104, p. 1111-1119, 2009.

- Ferreira, C. S.; Piedade, M. T. F.; Wittmann, A. O.; Franco, A. C. Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. *AoB Plants* vol. 2010, plq009.
- Figueirôa, J. M.; Barbosa, D. C. A.; Simabukuro, E. A. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Acta Botanica Brasilica*, v. 18, n. 3, p. 573-580, 2004.
- Grandis, A.; Godoi, S.; Buckeridge, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 33, n.1, p. 1-12, 2010.
- Grisi, F. A.; Angelo, A. C.; Boeger, M. R. T.; Leitão, C. A. E.; Galvão, S. F.; Wendling, I. Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinus terebinthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. *Floresta*, v. 41, n. 4, p. 881-894, 2011.
- Grose, S. O.; Olmstead, R. G. Taxonomic revisions in the polyphyletic genus *Tabebuia* s. l. (Bignoniaceae). *Systematic Botany*, v. 32, n. 3, p. 660-670, 2007.
- He, C.J.; Finlayson, S.A.; Drew, M.C.; Jordan, W.R.; Morgan, P.W. Ethylene Biosynthesis during Aerenchyma Formation in Roots of Maize Subjected to Mechanical Impedance and Hypoxia. *Plant Physiology*, v. 112, p. 1679-1685, 1996.
- IAWA Committee. International Association of Wood Anatomists. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* , 10(3), p. 219-332, 1989.
- Jackson, M. B.; Armstrong, W. Formation of Aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1, p. 274-287, 1999.
- Joly, C. A.; Crawford, R. M. M. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, v. 33, n. 135, p. 799-809, 1982.
- Justin, S. H. F. W.; Armstrong, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* , v. 106, n. 3, p. 465-495, 1987.
- Kolb, R. M.; Joly, C. A. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: Metabolic, morphological and growth responses. *Flora*, 204, p. 528-535, 2009.
- Kolb, R. M.; Joly, C. A. Germination and anaerobic metabolism of seeds of *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC subjected to flooding and anoxia. *Flora*, 205, p. 112-117, 2010.
- Kolb, R. M.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Giloni, P. C.; Correia, G. T. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 21, n. 3, 1998. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0100-

84041998000300010&lng=en&nrm=iso>. Acesso em 07 Oct. 2012. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84041998000300010>.

Kozłowski, T.T. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology Monograph Nº 1. 1997.

Larcher, W. Ecofisiologia Vegetal. São Carlos: Rima, 2000.

Lohmann, L. G. Bignoniaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB114337>>. Acesso em 17 out. 2012.

Lopez, O. R.; Kursar, T. A. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia*, 136, p. 193-204, 2003.

Lorenzi, H. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol. 1. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 2008.

Lovisoló, C; Schubert, A. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany*, v. 49, n.321, p. 693-700, 1998.

Manzur, M. E.; Grimoldi, A. A.; Insausti, P.; Striker, G. G. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. *Annals of Botany*, v. 104, p. 1163-1169, 2009.

Medri, C.; Medri, M. E.; Ruas, E. A.; Souza, L. A.; Medri, P. S.; Sayhun, S.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. *Acta Botanica Brasílica*, v. 25, n. 2, p.445-454, 2011

Meirelles, L. M.; Guimarães, A. J. M.; Oliveira, R. C.; Araújo, G. M.; Ribeiro, J. F. Impactos sobre o estrato herbáceo de áreas úmidas de Cerrado. In: Aguiar, L. M. S.; Camargo, A. J. A. (ed.). Cerrado: ecologia e caracterização. 1ª ed. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 249p, 2004.

Meirelles, M. L.; Ferreira, E. A. B.; Franco, A. C. Dinâmica Sazonal do Carbono em Campo Úmido do Cerrado. Brasília: Documentos Embrapa. 32p, 2006.

Mendonça, R. C.; Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva Júnior, M. C.; Rezende, A. B.; Figueiras, T. S.; Nogueira, P. E.; Fagg, C. W. Flora Vascular do Bioma Cerrado: Checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiro, J. F. (ed.). Cerrado: Ecologia e Flora Vol. 2. 1ª ed. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 1279p, 2008.

Nardoto, G. B.; Souza, M. P.; Franco, A.C. Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central:

efeitos do estresse hídrico e sombreamento. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 21, n. 3, p. 313-319, 1998.

Oliveira, V. C.; Joly, C. A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. *Trees*, v. 24 p. 185-193, 2010.

Oliveira-Filho, A. T.; Ratter, J. A. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (ed.) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press, p. 91-120, 2002.

Paiva, J.G.A.; Fank-de-Carvalho, S.M.; Magalhães, M.P.; Graciano-Ribeiro, D. Verniz vitral incolor 500: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* v. 20, n.2, p. 257-264, 2006.

Parolin, P. Seed germination and early establishment of 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany* v. 70, p. 89-103, 2001.

Pisicchio, C. M.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Sert, M. A.; Davanso-Fabro, V. M.; Medri, M. E. *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato? *Acta Scientiarum Biological Sciences*. Maringá, v. 32, n. 2, p. 201-209, 2010.

Povh, J. A.; Filho, C. J. R.; Mourão, K. S. M.; Pinto, D. D. Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. *Acta Scientiarum Biological Sciences*. Maringá, v. 27, n. 3, p. 195-202, 2005.

Ribeiro, J. F.; Walter, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P.; Ribeiro, J. F. (ed.). *Cerrado: Ecologia e Flora* Vol. 1. 1ª ed. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 406p, 2008.

Rossatto, D. R.; Siva, L. C. R.; Villalobos-Veja, R.; Sternberg, L. S. L.; Franco, A. C. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. *Environmental and Experimental Botany* 77, p. 259-266, 2012.

Salomão, A. N.; Sousa-Silva, J. C.; Davide, A. C.; Gonzáles, S.; Torres, R. A. A.; Wetzel, M. M. V. S.; Firetti, F.; Caldas, L. S. Germinação de sementes e produção de mudas de plantas do cerrado. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado, 2003.

Scholz, F. G.; Bucci, S. J.; Goldstein, G.; Meinzer, F. C.; Franco, A. C.; Salazar, A. Plant and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v. 20, n. 3, p. 217-232, 2008.

Shiba, H.; Daimon, H. Histological observation of secondary aerenchyma formed immediately after flooding in *Sesbania cannabina* and *S. rostrata*. *Plant and Soil* 255, p. 209-215, 2003.

Shimamura, S.; Mochizuki, T.; Nada, Y.; Fukuyama, M. Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. *Plant and Soil* 251, p. 351-359, 2003.

Silva Júnior, M. C. 100 árvores do cerrado – sentido restrito: guia de campo. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado, 2012.

Silva Júnior, M. C. Felfili, J. M.; Walter, B. M. T.; Nogueira, P. E.; Rezende, A. V.; Morais, R. O.; Nóbrega M. G. G. Análise da flora arbórea de Matas de Galeria no Distrito Federal: 21 levantamentos. In: Ribeiro, J. F.; Fonseca, C. E. L. e Sousa-Silva, J. C. (ed.). Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria 1ª ed. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 899p, 2001.

Silva Júnior, M. C.; Lima, R. M. C. 100 árvores urbanas Brasília: guia de campo. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado, 2010.

Somavilla, N. S. & Graciano-Ribeiro, D. Ontogeny and characterization of aerenchymatous tissues of Melastomataceae in the flooded and well-drained soils of a Neotropical savanna. *Flora* 207, p. 212-222, 2012.

Vartapetian, B. B.; Andreeva, I. N.; Generozova I. P.; Polyakova, L. I.; Maslova, I. P.; Dolgikh, Y. I.; Stepanova, A. Y. Functional Electron Microscopy in Studies of Plant Response and Adaptation to Anaerobic Stress. *Annals of Botany*, v. 91, p. 155-172, 2003.

Vasellati, V.; Oesterheld, M.; Medan, D.; Loreti, J. Effects of flooding and drought on anatomy of *Paspalum dilatatum*. *Annals of Botany*, v. 88, p. 355-360, 2001.

Voesenek, L. A. C. J.; Rijnders, J. H. G. M.; Peeters, A. J. M.; Van de Steeg, H. M.; Kroon, H. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology*, v. 85, n. 1, p. 16-27, 2004.

Watanabe, I. Anaerobic decomposition of organic matter in flooded rice soils. In: International Rice Research Institute. Organic matter and rice, Manila, Philippines, 1984.

Zhang, J.; Van Toai, T.; Huynh, L.; Preiszner, J. Development of flooding-tolerant *Arabidopsis thaliana* by autoregulated cytokinin production. *Molecular Breeding*, v. 6, p. 135-144, 2000.