



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Universidade Federal de Alfenas. UNIFAL-MG
Rua Gabriel Monteiro da Silva, 714. Alfenas/MG. CEP 37130-000
Fone: (35) 3299-1000. Fax: (35) 3299-1063



GABRIELA AZEVEDO ROCHA

**ECOFISIOLOGIA EM PLANTAS DE CEDRO SUBMETIDAS AO
ALAGAMENTO**

Alfenas-MG
2017



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Universidade Federal de Alfenas. UNIFAL-MG
Rua Gabriel Monteiro da Silva, 714. Alfenas/MG. CEP 37130-000
Fone: (35) 3299-1000. Fax: (35) 3299-1063



GABRIELA AZEVEDO ROCHA

**ECOFISIOLOGIA EM PLANTAS DE CEDRO SUBMETIDAS AO
ALAGAMENTO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade Federal de Alfenas-MG como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Ambientais. Área de concentração: Ecofisiologia Vegetal.

Orientador: Dr. Marcelo Polo

Co-Orientador: Dr. Fabrício J. Pereira

Alfenas – MG
2017



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Universidade Federal de Alfenas / UNIFAL-MG
Programa de Pós-graduação – Ciências Ambientais
Rua Gabriel Monteiro da Silva, 714. Alfenas - MG CEP 37130-000
Fone: (35) 3701-9685 (Coordenação) / (35) 3701-9262 (Secretaria)
<http://www.unifal-mg.edu.br/ppgca/>



GABRIELA AZEVEDO ROCHA

“Ecofisiologia em plantas de cedro submetidas à diferentes níveis de alagamento”

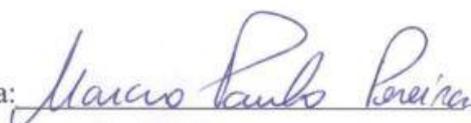
A Banca julgadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de Concentração: Ciências Ambientais.

Aprovada em: 09 de dezembro de 2017.

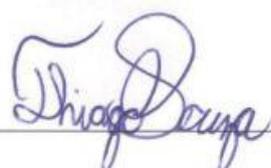
Prof. Dr. Marcelo Polo
Instituição: UNIFAL - MG

Assinatura: 

Prof. Dr. Márcio Paulo Pereira
Instituição: UFLA

Assinatura: 

Prof. Dr. Thiago Corrêa de Souza
Instituição: UNIFAL - MG

Assinatura: 

Dedico este trabalho à minha mãe Elaine,
fonte de determinação, perseverança e todo
amor que carrego comigo.
Aos meus irmãos Daniela e João Francisco,
por serem minha maior motivação.

AGRADECIMENTOS

À minha mãe Elaine e à minha irmã Daniela, pelo imenso amor doado e compartilhado, por todo apoio, compreensão e companheirismo de uma vida toda. Obrigada por serem os alicerces fundamentais da minha vida, sem vocês nada disso seria real. Essa vitória é nossa!

Ao meu pequeno irmão João Francisco, que chegou a esse mundo para nos encher de luz e amor! Você foi minha fonte de força em muitos momentos de fraqueza.

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcelo Polo, por todo carinho, compreensão, paciência e credibilidade depositada em mim e na realização desse projeto. E acima de tudo, agradeço por todo conhecimento compartilhado nesse tempo de pesquisa. Trabalhar ao seu lado foi uma grande honra. Obrigada, professor!

Ao meu co-orientador Fabricio José Pereira, por ter me acolhido com entusiasmo, cedendo toda atenção e confiança ao projeto e por ter acreditado que juntos poderíamos concretizar com sucesso essa pesquisa. Sou muito grata por ter tido a oportunidade de aprender tanto com o senhor!

Ao Prof. Dr. Plínio Rodrigues dos Santos Filho, pela paciência e orientações necessárias para realização desse projeto. À Profa. Dra. Marina Wolowski Torres, pelo carinho, confiança e palavras de apoio.

Ao Laboratório de Biotecnologia Ambiental e Genotoxicidade (BIOGEN), ao laboratório de Bioquímica e ao Laboratório de Botânica e Herbário da Universidade Federal de Alfenas, pela receptividade e amparo.

Ao meu orientador da graduação Fernando Bonillo (*in memoriam*), que sempre me incentivou, depositando toda confiança em mim. Sua força me direcionou inúmeras vezes nesse período da pós-graduação, minha gratidão vai além de palavras!

Aos meus amigos da pós-graduação Kamilla, Antônio, Carol, Leila, Elba, Aline, Danilo, Valdir, Gabriela, os quais foram essenciais no desenvolvimento deste projeto, agradeço por terem me ensinado tudo que precisava, por terem tido paciência e compreensão com todas as minhas dificuldades.

Um agradecimento especial a minha amiga/irmã Priscila, por ter dividido comigo (literalmente) todo o peso da pós-graduação, por todas as noites mal dormidas, idas ao laboratório e ensinamentos compartilhados, sem você não teria chegado até

aqui! Você foi essencial nessa caminhada, obrigada!

À secretária do programa de Pós-graduação Denise, por tanta paciência e disposição desde o início, e pelo ombro amigo que sempre ofereceu nos momentos de dificuldades.

Aos membros da banca examinadora, pela disponibilidade e paciência em analisar este trabalho, propondo discussões e sugestões que servirão para meu crescimento, aprendizado e incentivo à pesquisa.

À Universidade Federal de Alfenas e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais pela oportunidade.

A todos que, independente da maneira, colaboraram para que fosse possível encerrar este importante ciclo em minha vida.

Serei eternamente grata a todos vocês!

RESUMO

Estima-se que em florestas tropicais haverá uma grande oscilação no regime de chuvas, ressaltando a possibilidade de ocorrência de períodos atípicos de precipitação pluviométrica, podendo afetar diretamente a duração e intensidade dos alagamentos. Em situações de saturação hídrica o desenvolvimento das plantas pode ser prejudicado, levando a uma série de distúrbios no metabolismo, que promovem alterações no crescimento e no desenvolvimento vegetal. Com o objetivo de prover informações sobre a tolerância ao alagamento por um maior número de espécies arbóreas e com o propósito de amparar projetos de recuperação de áreas degradadas sujeitas a tais condições, no presente trabalho foi realizada uma avaliação ecofisiológica da espécie *Cedrela fissilis* Vell. em condições de saturação hídrica, incluindo estudos anatômicos, trocas gasosas, atividade do sistema antioxidante e de crescimento. O experimento foi conduzido em delineamento de blocos casualizados (DBC) com três blocos para cada tratamento, onde cada bloco foi representado por uma bandeja, contendo nove parcelas. Cada parcela foi composta por uma planta, totalizando 27 plantas por tratamento. Foram realizadas avaliações biométricas no início e no final do experimento, mensurações das trocas gasosas no 60º dia, análise da anatomia caulinar e do sistema antioxidante ao final dos 90 dias. Não houve nenhuma morte durante o experimento, a sobrevivência dessa espécie pode ser atribuída principalmente ao desenvolvimento de espaços intercelulares corticais, que foram de 5 a 6 vezes maiores nos caules das plantas submetidas aos dois níveis de alagamento quando comparadas com as plantas controle. Houve limitação nas trocas gasosas, redução da periderme, acúmulo de grãos de amido nos tecidos caulinares, acentuada peroxidação lipídica nas folhas, diminuição da atividade de SOD e aumento na atividade de APX e CAT nos tecidos foliares. Mediante os resultados é possível afirmar que as plantas jovens de *Cedrela fissilis* toleram parcialmente o alagamento visto que apresentam modificações fisiológicas, anatômicas e bioquímicas que lhe atribuem à capacidade de sobreviver, mas com restrições no crescimento e na eficiência fotossintética. A espécie pode ser indicada para plantio em ambientes que apresentam alagamento intermitente e não muito intensos, como florestas ribeirinhas e áreas de domínio ciliar.

Palavra-chave: *Cedrela fissilis* Vell, enzimas antioxidantes, alagamento, baixa disponibilidade de O₂, espaços intercelulares.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	9
2. REVISÃO DA LITERATURA	11
2.1 Aspectos da saturação hídrica na ecofisiológica vegetal.....	11
2.2 Aspectos da saturação hídrica na bioquímica das plantas	14
2.3 <i>Cedrela fissilis Vell.</i>	15
3. JUSTIFICATIVA	17
4. OBJETIVOS	17
4.1 Objetivo Geral	17
4.2 Objetivos Específicos	17
REFERÊNCIAS	19
ANEXO A	25
ECOFISIOLOGIA DA ESPÉCIE ARBÓREA <i>Cedrela fissilis</i> Vell. (Meliaceae) SUBMETIDA A DIFERENTES NIVEIS DE ALAGAMENTO	25

1. INTRODUÇÃO

É comum que plantas passem, durante o ciclo natural de suas vidas, por períodos de alagamento ou saturação hídrica do solo, que promove deficiência de oxigênio podendo levá-las à morte. A redução na disponibilidade de oxigênio pode ocorrer em solos mal drenados e ou compactados, sendo provocado em decorrência do excesso de irrigação ou de chuvas (DE CARVALHO GONÇALVES et al., 2013).

Não obstante, tem sido enaltecido em âmbito mundial que mudanças climáticas têm afetado o ciclo hidrológico, impactando diretamente na disponibilidade de água nos ecossistemas (MARENCO, et al. 2011). Estima-se que em florestas tropicais haverá uma grande oscilação no regime de chuvas, ressaltando a possibilidade de ocorrência de períodos atípicos de precipitação pluviométrica, podendo afetar diretamente a duração e intensidade dos alagamentos (IPCC, 2014).

Em situações de saturação hídrica o desenvolvimento das plantas pode ser prejudicado, levando a uma série de distúrbios no metabolismo, que promovem alterações no crescimento e no desenvolvimento. Certas alterações estão relacionadas aos mecanismos de tolerância, que permitem às plantas sobreviverem por períodos mais prolongados frente às condições de alagamento. Tais mecanismos podem levar a planta a promover modificações fisiológicas, anatômicas e ou em sua morfologia externa (VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2013). Os mecanismos de tolerância concedem à planta a possibilidade de suportar a redução na disponibilidade de oxigênio.

Algumas respostas das plantas ao alagamento incluem a senescência e abscisão foliares (BLOM & VOESENEK, 1996; KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997), diminuição nas trocas gasosas, ativação do metabolismo anaeróbico, aumento das espécies reativas de oxigênio (ERO) (MARTIZZARO et al., 2013; POLACIK & MARICLE, 2013; VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015), alteração a alocação de biomassa nos diferentes órgãos da planta e no acúmulo de reservas (FERREIRA et al., 2009), hipertrofia de lenticelas, formação de raízes adventícias, aerênquima e pneumatóforos (BLOM & VOESENEK, 1996; ARRUDA & COLBO, 2004; MEDRI et al., 2007; VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015).

Apesar do amplo conhecimento a respeito das possíveis respostas que as plantas podem apresentar frente às condições de baixa disponibilidade de oxigênio, a tolerância e tipos de resposta variam entre as espécies e dependem de múltiplos fatores como a

intensidade e duração do estresse, a idade da planta, as características físico-químicas do ambiente, entre outros fatores (COLMER & PEDERSEN, 2008, LIRA et al., 2013, KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014).

Vale ressaltar que o conhecimento dos aspectos de tolerância ao alagamento por espécies arbóreas ainda é defasado (GRANDIS et al, 2010; KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014) e há uma relevante importância em buscar conhecer espécies capazes de sobreviver ao alagamento, para auxiliar projetos de recuperação de áreas degradadas sob tais condições. Sabe-se que projetos de reflorestamento no Brasil, principalmente na Mata Atlântica, fracassam devido ao pouco conhecimento sobre as espécies selecionadas e suas respostas adaptativas em relação a estresses ambientais (DE SOUZA & BATISTA, 2004). Desse modo, estudos sobre as respostas ecofisiológicas das árvores, mediante a saturação hídrica, são de grande importância científica e ambiental.

A espécie *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) é uma espécie arbórea nativa das florestas brasileiras, ameaçada de extinção, possui tolerância parcial ao alagamento e à outros fatores ambientais como o sombreamento (BINOTTO et al., 2016; SANCHES et al., 2017). O conhecimento sobre a tolerância de dessa espécie é parcial e não abrange mecanismos ecofisiológicos.

Neste contexto, com o objetivo de prover informações sobre a tolerância ao alagamento por um maior número de espécies arbóreas e com o propósito de amparar projetos de recuperação de áreas degradadas sujeitas a tais condições, o presente trabalho realizou uma avaliação ecofisiológica, incluindo estudos anatômicos, de trocas gasosas, do sistema antioxidante e de crescimento da espécie *C. fissilis* em condições de saturação hídrica.

2. REVISÃO DA LITERATURA

2.1 Aspectos da saturação hídrica na ecofisiológica vegetal

A ecofisiologia vegetal é uma ciência que trata dos processos e das respostas vitais das plantas em função das mudanças ambientais, é o estudo descritivo das respostas dos organismos vegetais em relação às condições do ambiente e a análise de seus mecanismos fisiológicos (LARCHER, 2000). Nesse sentido, o desempenho ecofisiológico pode ser entendido como a capacidade do vegetal em desenvolver respostas e estratégias frente à determinada alteração ambiental.

As plantas desenvolvem mecanismos que permitem a elas sobreviverem às variações nos fatores ambientais. O excesso ou falta d'água no solo, a intensidade da radiação, a variações de temperatura e a salinidade do solo são alguns desses fatores (SINGH et al. 1991; PINTÓ-MARIJUAN & MUNNÉ-BOSCH, 2013).

O alagamento do solo pode ser causado tanto naturalmente, por períodos intensos de pluviosidade, má drenagem do solo ou alterações climáticas globais; quanto artificialmente, pela ação de represas ou irrigação (HENRIQUE et al, 2010; SILVEIRA et al, 2015). É um fenômeno que reduz de forma drástica a sobrevivência, o crescimento e o desenvolvimento das plantas, levando muitas vezes à redução da biodiversidade (VOESENEK et al., 2006; BUDKE, JARENKNOW, DE OLIVEIRA-FILHO; 2010). Tais prejuízos ocorrem devido à redução da concentração de oxigênio disponível para as raízes. Sabe-se que o solo é pobre em oxigênio devido ao consumo desta substância pela respiração das raízes e pelos animais e microrganismos aeróbicos presentes no solo, porém a concentração do oxigênio pode cair para volumes muito mais baixos quando o solo se encontra alagado (LARCHER, 2000; DE CARVALHO GONÇALVES et al., 2013).

Em condições de alagamento, a maior parte do ar presente nos poros do solo é substituída pela água. Isso ocorre porque a solubilidade do O₂ na água é baixa, e sua taxa de difusão é 200.000 vezes menor na fase líquida do que na gasosa, reduzindo a troca de oxigênio entre a atmosfera e o solo inundado (COLMER & PEDERSEN, 2008; KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014).

Portanto, a maior limitação para o crescimento de plantas sob o alagamento é a redução da disponibilidade de oxigênio no solo. Porém, existem plantas capazes de

sobreviver em solos com deficiência de oxigênio, visto que apresentam certas adaptações que lhes atribui à habilidade de superar esta limitação (DE CARVALHO GONÇALVES et al., 2013)

Certos mecanismos de adaptação são conhecidos e incluem o desenvolvimento de aerênquima que facilita a difusão de gases internamente na planta (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997; EVANS, 2004; VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015), de raízes adventícias (ARMSTRONG, BRANDLE, JACKSON, 1994; MEDRI et al., 2007) e de lenticelas hipertróficas (ARMSTRONG, BRANDLE, JACKSON, 1994; KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997; RIBEIRO; 2015). Efeitos negativos do alagamento do solo podem incluir a abscisão de folhas, flores e frutos; clorose nas folhas, diminuição da expansão foliar, redução no comprimento da raiz principal e redução no crescimento (JACKSON & COLMER, 2005; MEDRI et al., 2012).

Além de adaptações morfológicas, podem ocorrer alterações nas taxas de transpiração, de fotossíntese e na condutância estomática, decorrentes de ajustes bioquímicos e metabólicos, provocados pela baixa oxigenação (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997; ARRUDA & COLBO, 2004).

É comum, por exemplo, que mediante a saturação hídrica do solo, a taxa fotossintética apresente redução, por vezes atribuída ao fechamento dos estômatos (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1997; PEZESHKI, 2001; RIBEIRO, 2015). O fechamento estomático sob inundações pode ocorrer em resposta à desidratação de folhas onde as células guarda perdem seu turgor (BRADFORD & HSIAO, 1982; STRIKER, INSAUSTI, GRIMOLDI, 2007), mas também podem ocorrer sem mudanças visíveis no potencial hídrico foliar que responde a um sistema hormonal (não hidráulico) (STRIKER, 2012). No último caso, a evidência disponível apoia a ideia de fechamento estomático mediado pela ação do ácido abscísico (ABA) nas folhas (JACKSON et al., 2003).

Em casos de inundações persistentes e prolongadas, há uma diminuição da capacidade fotossintética nas células do mesófilo, levando a uma redução adicional da fotossíntese (LIAO & LIN, 1994). Essa baixa capacidade fotossintética pode ser atribuída há alguns fatores como (i) menor teor de clorofila foliar (MANZUR et al., 2009) (ii) a menor atividade das enzimas de carboxilação (STRIKER, 2012) e (iii) dano oxidativo no fotossistema II por espécies reativas de oxigênio (YORDANOVA; CHRISTOV; POPOVA, 2004).

Vale ressaltar que inúmeros problemas podem acometer as plantas, se os efeitos

negativos da inundação sobre a fotossíntese for ampliado. A redução do crescimento pode ser destacada como uma dos primeiros efeitos frente à redução da taxa fotossintética. Tal redução no crescimento determina uma baixa demanda de fosfato de triose para a biossíntese de sacarose, bem como uma desaceleração no transporte do floema deste açúcar (SACHS & VARTAPETIAN, 2007). Conseqüentemente, o amido se acumula nos cloroplastos (WAMPLE & DAVIES, 1983), levando a um prejuízo sobre a taxa de fotossíntese (LIAO & LIN, 2001). Além disso, a senescência inicial da folha e a redução na área foliar também podem levar a uma queda na fixação de carbono, prejudicando por consequência, a fotossíntese. (STRIKER et al., 2005). Nesse sentido, para manter sua atividade metabólica, as plantas tendem a recorrer para as suas reservas de carboidratos. Por isso, o nível de carboidratos de reserva pode ser crucial para determinar a tolerância a inundações em longo prazo (STRIKER, 2012).

De modo geral, as estratégias de escape são caracterizadas por um conjunto de modificações, que facilitem as trocas de gases entre os órgãos submersos e o ambiente aéreo e que permita a conservação de energia para prolongar a sobrevivência em condições de alagamento (VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015).

Medri et al. (2007) estudando os efeitos do excesso d'água em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Egl. (Anacardiaceae) observaram maior volume de espaços intercelulares nas raízes secundárias e na base dos caules dessas plantas, sendo que esta última região apresentou lenticelas hipertrofiadas.

A redução do crescimento em solos alagados foi observada em plantas de *Schyzolobium parahyba* (Vell.) Blake (HOOK, 1984) e em plantas de *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub (LOBO et al., 2000), *Vitex cymosa* (RIBEIRO, 2015), ameixeiras cultivar 'América' (MARTINAZZO et al. 2013), *Copernicia prunifera* Mill. H.E. Moore (ARRUDA & CALBO 2004). Contudo, Mielke et al. (2005) observando as respostas de plântulas de *Annona glabra* L submetidas ao alagamento, concluíram que as elevadas taxas de sobrevivência e de crescimento dessa planta estão diretamente relacionadas com a alta capacidade desta em manter elevados valores de condutância estomática e conseqüentemente manter a taxa fotossintética líquida mesmo em condições de alagamento do solo.

Apesar das condições desfavoráveis, muitos estudos ecofisiológicos mostram que a baixa disponibilidade de oxigênio no solo não impede completamente a ocorrência de determinados processos fisiológicos. A capacidade de sobrevivência das plantas quando submetidas às condições de deficiência ou ausência de oxigênio,

causado por alagamento permanente ou transitório, é amplamente difundida na natureza (VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2013). Portanto, o conhecimento dos mecanismos de adaptação a essas condições é de grande importância.

2.2 Aspectos da saturação hídrica na bioquímica das plantas

Os vegetais apresentam respostas distintas quando submetidos a baixos teores de oxigênio, podendo tolerar desde horas até dias de estresse (ARRUDA & CALBO, 2004). Em tais condições, o metabolismo aeróbico fica comprometido e não há produção de energia suficiente para que haja o desenvolvimento adequado da planta, levando a um metabolismo anaeróbico para manter taxas basais para garantir sua sobrevivência (IRFAN et al, 2010). Nessas condições, a planta estimula a maior atividade das enzimas relacionadas ao metabolismo anaeróbico, tais como descarboxilase do piruvato, desidrogenase alcoólica e desidrogenase do lactato (BORELLA et al., 2013).

Nas folhas, limitações na captação de CO₂ e outras alterações podem levar à formação do radical superóxido (O₂⁻), por um processo conhecido como reação de Mehler (CARVALHO, 2012). Portanto, a privação de O₂ que leva a uma diminuição da assimilação de CO₂, reduz a atividade dos fotossistemas e altera o sistema de transporte de elétrons, acelerando a geração de espécies reativas de oxigênio (ERO) nos cloroplastos (ASADA, 1999).

As ERO como o radical superóxido (O₂⁻), hidroxila (OH⁻) e peróxido de hidrogênio (H₂O₂), são produzidas em reações ocorridas nas mitocôndrias, cloroplastos e peroxissomos (FOYER & NOCTOR, 2000). Essas moléculas possuem elétrons livres ou não pareados apresentando alta capacidade reativa (SHARMA & DUBEY, 2005).

A alta produção dos ERO acarreta no chamado estresse oxidativo (AHMED et al., 2009; CARVALHO, 2012) que é muito prejudicial à planta, podendo levar a danos no DNA, RNA e nas membranas celulares através da peroxidação lipídica (FOYER & NOCTOR, 2000). Para evitar o acúmulo de ERO, causado por condições adversas, como o alagamento do solo, as plantas possuem mecanismos antioxidante enzimáticos e não-enzimáticos, que permitem, por vezes, a eliminação total dessas espécies reativas e a proteção contra os danos oxidativos (ZUCARELI, 2011).

Dentre as principais enzimas que compõem o sistema antioxidante pode-se citar

a dismutase do superóxido (SOD), a peroxidase do ascorbato (APX) e a catalase (CAT), que (SCANDALIOS, 1993; GARCIA-LIMONES et al, 2002; FURLANETTO, 2014).

A ação combinada do sistema antioxidante não enzimático, que envolve componentes como ascorbato (AsA), a glutathiona (GSH) e o β -caroteno, juntamente com o sistema antioxidante enzimático, que envolve as enzimas anteriormente citadas, podem evitar a formação de radicais livres, sequestrá-los ou promover sua degradação, prevenindo a ocorrência de danos celulares e permitindo a sobrevivência das plantas em condições de alagamento (SHARMA, 2012).

2.3 *Cedrela fissilis* Vell

Cedrela fissilis Vell. é conhecida popularmente como cedro-rosa, sendo lenhosa nativa da Mata Atlântica, ocorrendo em diversas formações florestais brasileiras e praticamente em toda América Tropical (DURIGAN et al, 2002). Apresenta uma ampla distribuição florestal, desenvolvendo-se como espécie emergente no interior de florestas primárias e também como espécie pioneira próxima às bordas e à margem de rios (OLIVEIRA-FILHO, JARENKOW, RODAL, 2006), principalmente em Florestas Estacionais Semidecíduais e Florestas Ombrófilas Mistas (ANTONIAZZI et al., 2013).

A espécie *C. fissilis* pertence à família Meliaceae, chega a alcançar 35 m de altura e 90 cm de diâmetro do caule à altura do peito (DAP). As folhas são compostas pinadas e alternas espiraladas, medindo entre 60-100 cm de comprimento (LORENZI, 1999). Suas flores são brancas, com tons levemente esverdeados, são pequenas, agrupadas em tirso axilares de 30 cm. Os frutos são cápsulas em forma de pera, deiscentes, apresentam cinco valvas longitudinais (que se abrem por ocasião da deiscência), ásperas, de coloração marrom, com lenticelas claras e alojam de 30 a 100 sementes viáveis (BACKES, 2004). A floração e a frutificação, que se iniciam entre dez e quinze anos após o plantio, entre agosto e setembro e a frutificação ocorre entre novembro e fevereiro (RAMOS et al, 2008).

Devido à sua importância econômica, especialmente para a produção de madeira, esta espécie foi fortemente explorada e atualmente está incluída na categoria ameaçada de extinção da Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas publicada pela International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2017).

Em virtude da sua ampla distribuição em formações florestais brasileiras, associada

ao alto valor agregado à sua madeira, muitos projetos de restauração ambiental têm recomendado o plantio de *C. fissilis*, principalmente em reflorestamentos heterogêneos (BINOTTO et al, 2016). Sabe-se que o cedro-rosa é uma espécie ombrófila durante a sua fase juvenil e heliófila, na fase adulta (MARQUES et al., 1996). Esta é uma característica importante na utilização da mesma para recomposição de áreas degradadas, tendo papel de espécie secundária inicial até secundária tardia, no processo de sucessão ecológica.

Assim sendo, estudos que abrangem os aspectos ecofisiológicos da espécie frente a estresses abióticos, tal como o alagamento, pode contribuir tanto para a conservação da espécie ameaçada de extinção, quanto para o sucesso de projetos de restauração de áreas degradadas sujeitas a inundações.

3. JUSTIFICATIVA

Apesar do amplo conhecimento a respeito das possíveis respostas que as plantas podem apresentar frente às condições de alagamento, a tolerância e tipos de resposta variam entre as espécies e dependem fortemente de múltiplos fatores (COLMER & PEDERSEN, 2008, LIRA et al., 2013, KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014). Vale ressaltar ainda, que a maioria dos estudos sobre as respostas vegetais frente ao alagamento, abrange espécies herbáceas. Portanto, o conhecimento dos aspectos de tolerância às inundações das espécies arbóreas ainda é defasado (GRANDIS et al, 2010; KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014).

Nesta perspectiva, estudos sobre as respostas ecofisiológicas das árvores, mediante o alagamento, são de grande importância acadêmica e ambiental. No aspecto ambiental, o estudo de espécies arbóreas é importante por auxiliar projetos de recuperação de áreas degradadas sujeitas ao alagamento. Sabe-se que projetos de reflorestamento no Brasil, principalmente na Mata Atlântica, fracassaram devido ao pouco conhecimento acerca das espécies selecionadas e suas respostas adaptativas em relação a estresses ambientais (DE SOUZA & BATISTA, 2004).

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo Geral

O objetivo deste trabalho foi avaliar a tolerância ao alagamento e o efeito deste fator ambiental no crescimento inicial de plantas de *Cedrela fissilis* Vell e a relação destes efeitos na fisiologia e anatomia das plantas.

4.2 Objetivos Específicos

Os objetivos específicos deste trabalho foram avaliar os efeitos de dois níveis de alagamento (raiz e caule), sobre o crescimento e desenvolvimento inicial das espécies *C. fissilis*, através de um estudo ecofisiológico, incluindo medidas biométricas da parte aérea; análises das trocas gasosas, avaliações da anatomia caulinar e análises do sistema antioxidante da folha e das raízes. Pretendeu-se, ainda, contribuir com o conjunto de informações de espécies arbóreas utilizadas em recuperação de áreas degradadas

sujeitas ao alagamento, com o intuito de direcionar o sucesso destes projetos ambientais.

REFERÊNCIAS

- AHMED, Ch Ben et al. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and experimental botany**, v. 67, n. 2, p. 345-352, 2009.
- ANTONIAZZI, Ana Paula et al. Eficiência de diferentes recipientes no desenvolvimento de mudas de *Cedrela fissilis* Vell.(Meliaceae). **Revista Brasileira de Biociências**, v. 11, n. 3, 2013
- ARMSTRONG, W.; BRÄNDLE, R.; JACKSON, M. B. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 43, n. 4, p. 307-358, 1994.
- ARRUDA, Giovana Maria Tadaieski; CALBO, Maria Elisa Ribeiro. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) HE Moore). **Acta Botanica Brasilica, São Paulo**, v. 18, n. 2, p. 219-224, 2004.
- ASADA, Kozi. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual review of plant biology**, v. 50, n. 1, p. 601-639, 1999.
- BACKES, Paulo; IRLANG, Bruno. **Mata Atlântica: as árvores e a paisagem**. Paisagem do Sul Editora, 2004.
- BINOTTO, Beatris et al. Tolerância de plântulas de *Cedrela fissilis* Vell. a diferentes amplitudes e intensidades de inundação. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 4, p. 1339-1348, 2016
- BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding: the survival strategies of plants. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 7, p. 290-295, 1996.
- BORELLA, Junior et al. Atividade de enzimas fermentativas em raízes e nódulos de soja sob condições de hipóxia e pós-hipóxia. **Ciência Rural**, v. 43, n. 6, p. 970-977, 2013.
- BRADFORD, Kent J.; HSIAO, Theodore C. Stomatal behavior and water relations of waterlogged tomato plants. **Plant Physiology**, v. 70, n. 5, p. 1508-1513, 1982.
- BUDKE, Jean Carlos; JARENKOW, João André; DE OLIVEIRA-FILHO, Ary Teixeira. Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine forest of southern Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 8, p. 2371-2387, 2010.
- CARVALHO, Pollyanna Aparecida de. Metabolismos do nitrogênio e antioxidante em plantas jovens de seringueira (*Hevea spp*) submetidas à baixa disponibilidade de oxigênio na presença de nitrato e/ou amônio. 2012.
- COLMER, Timothy David; PEDERSEN, Ole. Underwater photosynthesis and

respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO₂ and O₂ exchange. **New Phytologist**, v. 177, n. 4, p. 918-926, 2008.

DE CARVALHO GONÇALVES, José Francisco et al. Crescimento, partição de biomassa e fotossíntese em plantas jovens de *Genipa spruceana* submetidas ao alagamento. **Cerne**, v. 19, n. 2, 2013

DE SOUZA, Flaviana Maluf; BATISTA, Joao Luis Ferreira. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. **Forest ecology and Management**, v. 191, n. 1, p. 185-200, 2004.

DURIGAN, G. Figliolia et al. Sementes e mudas de árvores tropicais. Instituto Florestal, Sao Paulo (Brasil) **Japan International Cooperation Agency**, Sao Paulo (Brasil), 2002.

EVANS, David E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, v. 161, n. 1, p. 35-49, 2004.

FERREIRA, Cristiane Silva et al. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. **Aquatic Botany**, v. 90, n. 3, p. 246-252, 2009

FOYER, Christine H.; NOCTOR, Graham. Tansley Review No. 112 Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. **The New Phytologist**, v. 146, n. 3, p. 359-388, 2000.

FURLANETTO, Ana Luiza Dorigan de Matos. Estresse oxidativo e transição de permeabilidade mitocondrial em células embriogênicas somáticas de *Araucária angustifolia* estressadas pelo frio. 2014.

GARCÍA-LIMONES, Carmen et al. Induction of an antioxidant enzyme system and other oxidative stress markers associated with compatible and incompatible interactions between chickpea (*Cicer arietinum* L.) and *Fusarium oxysporum* f. sp. ciceris. **Physiological and molecular plant pathology**, v. 61, n. 6, p. 325-337, 2002.

GRANDIS, Adriana et al. 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, Fernanda Almeida. Aspectos fisiológicos de aroeira (*Shinus Terebinthifolius* Raddi), sob níveis distintos de saturação hídrica em ambiente protegido, e área ciliar em processo de recuperação. 2013.

HENRIQUE, Paôla de Castro et al. Physiological and anatomical characteristics of Sibipiruna plants under hipoxia. **Ciência Rural**, v. 40, n. 1, p. 70-76, 2010.

HOOK, DONAL D. Adaptations to flooding with fresh water. **Flooding and plant growth**, p. 265-294, 1984.

IRFAN, Mohd et al. Physiological and biochemical changes in plants under

waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, n. 1-4, p. 3-17, 2010.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate Change 2014–Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects**. Cambridge University Press, 2014

The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on **20 November 2017**.

JACKSON, Michael B. et al. Ionic and pH signalling from roots to shoots of flooded tomato plants in relation to stomatal closure. **Plant and Soil**, v. 253, n. 1, p. 103-113, 2003.

JACKSON, M. B.; COLMER, T. D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Annals of Botany**, v. 96, n. 4, p. 501-505, 2005

KOZLOWSKI, Theodore T.; PALLARDY, Stephen G. Physiology of Woody Plants, 411 pp. **Academic, San Diego, Calif**, 1997.

KREUZWIESER, Jürgen; RENNENBERG, Heinz. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. **Plant, cell & environment**, v. 37, n. 10, p. 2245-2259, 2014.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima, 2000.

LARRÉ, Cristina F. et al. Growth and chlorophyll a fluorescence in *Erythrina cristagalli* L. plants under flooding conditions. **Acta physiologiae plantarum**, v. 35, n. 5, p. 1463-1471, 2013.

LIAO, Chung Ta; LIN, Chin Ho. Effect of flooding stress on photosynthetic activities of *Momordica charantia*. **Plant physiology and biochemistry**, v. 32, n. 4, p. 479-485, 1994.

LIAO, Chung-Ta; LIN, Chin-Ho. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceedings of the National Science Council, Republic of China. Part B, Life Sciences**, v. 25, n. 3, p. 148-157, 2001.

LIRA, Jean Marcel Sousa et al. Análise de crescimento e trocas gasosas de plantas de *Lonchocarpus sericeus* (Poir.) DC sob alagamento para uso na recuperação de matas de ciliares. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 4, p. 655-665, 2013.

LOBO, Patrícia Carneiro et al. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. **Matas ciliares: conservação e recuperação**, v. 1, 2000.

LORENZI, H. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 1992. 365p. leguminosas arbóreas. **Acta Botanica. Brasília**, v. 13, n. 2, p. 129-137, 1999

LORENZI, H.; MATOS, J. A. de. Plantas medicinais no Brasil. 2. ed. São Paulo: **Instituto Plantarum**, 2008. p. 243-244.

- MARQUES, M. C. M. et al. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrela fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 39, p. 385-392, 1996.
- MARENGO, José Antonio et al. Riscos das Mudanças Climáticas no Brasil: Análise conjunta Brasil-Reino Unido sobre os impactos das mudanças climáticas e do desmatamento na Amazônia. **CCST/INPE&Met Office Hadley Centre**, 2011
- MARTINAZZO, Emanuela Garbin et al. Photosynthetic activity in japanese plum under water deficit and flooding. **Ciência Rural**, v. 43, n. 1, p. 35-41, 2013.
- MANZUR, M. E. et al. Escape from water or remain quiescent? *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. **Annals of botany**, v. 104, n. 6, p. 1163-1169, 2009.
- MEDRI, Moacyr Eurípedes et al. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 29, n. 1, 2007.
- MEDRI, Cristiano et al. O alagamento do solo afeta a sobrevivência, o crescimento e o metabolismo de *Aegiphila sellowiana* Cham.(Lamiaceae)?. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, v. 33, n. 1, p. 123-134, 2012.
- MIELKE, Marcelo S. et al. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 905-911, 2005.
- OLIVEIRA-FILHO, Ary T.; JARENKOW, João André; RODAL, MJ Nogueira. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. **SYSTEMATICS ASSOCIATION SPECIAL VOLUME**, v. 69, p. 159, 2006.
- PAOLI, ADELITA AS; FREITAS, LEANDRO; BARBOSA, JOSÉ MARCOS. Caracterização morfológica dos frutos, sementes e plântulas de *Croton floribundus* Spreng. e de *Croton urucurana* Baill.(Euphorbiaceae). **Revista Brasileira de Sementes**, v. 17, n. 1, p. 57-68, 1995.
- PEZESHKI, S. R. Wetland plant responses to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 46, n. 3, p. 299-312, 2001.
- PILATI, Rosemari; DE SOUZA, Luiz Antonio. Morfo-anatomia do desenvolvimento de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.(ulmaceae) submetida ao alagamento e a submersão. **Acta Científica Venezuelana**, v. 57, n. 1, p. 28-35, 2006.
- PINTÓ-MARIJUAN, Marta; MUNNÉ-BOSCH, Sergi. Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. **Trends in plant science**, v. 18, n. 12, p. 660-666, 2013

PIRES, Luciana Andrea; CARDOSO, Victor José Mendes. Effect of flooding on survival and initial growth of *Ocotea pulchella* (Nees) Mez. seedlings in semi-controlled light conditions. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, n. 2, p. 435-444, 2011.

POLACIK, Kristen A.; MARICLE, Brian R. Effects of flooding on photosynthesis and root respiration in saltcedar (*Tamarix ramosissima*), an invasive riparian shrub. **Environmental and experimental botany**, v. 89, p. 19-27, 2013.

RAMOS, Viviane Soares et al. **Árvores da floresta estacional semidecidual: guia de identificação de espécies**. Ed. da Univ. de São Paulo, 2008.

RIBEIRO, Aliny Clawdy Mota. Efeito do alagamento e da luminosidade em plantas de *Vitex cymosa*: respostas fisiológicas, bioquímicas e morfoanatômicas. 2015.

SACHS, Martin M.; VARTAPETIAN, Boris B. Plant anaerobic stress I. Metabolic adaptation to oxygen deficiency. **Plant Stress**, v. 1, n. 2, p. 123-135, 2007.

SANCHES, Maria Cristina et al. Morpho-physiological responses in *Cedrela fissilis* Vell. submitted to changes in natural light conditions: implications for biomass accumulation. **Trees**, v. 31, n. 1, p. 215-227, 2017.

SCANDALIOS, John G. Oxygen stress and superoxide dismutases. **Plant physiology**, v. 101, n. 1, p. 7, 1993.

SHARMA, Pallavi; DUBEY, Rama Shanker. Lead toxicity in plants. **Brazilian journal of plant physiology**, v. 17, n. 1, p. 35-52, 2005.

SHARMA, Pallavi et al. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of Botany**, v. 2012, 2012.

SILVA, Geraldo Alves da. Estudo farmacognóstico de *Croton urucurana* baillon (Sangra d'água). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 1999.

SILVEIRA, Neidiquele Maria et al. Growth and carbohydrate partition of *Sebastiania membranifolia* plans submitted to flooding. **Cerne**, v. 21, n. 1, p. 67-74, 2015.

SINGH, Bharat P. et al. Flooding reduces gas exchange and growth in snap bean. **HortScience**, v. 26, n. 4, p. 372-373, 1991.

STRIKER, Gustavo G. et al. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. **Plant and Soil**, v. 276, n. 1, p. 301-311, 2005.

STRIKER, G. G.; INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A. Effects of flooding at early summer on plant water relations of *Lotus tenuis*. **Lotus Newsletter**, v. 37, p. 1-7, 2007.

STRIKER, Gustavo Gabriel. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses. In: **Botany**. InTech, 2012.

TAIZ, Lincoln; ZEIGER, Eduardo. Fisiologia vegetal. In: **Fisiologia vegetal**. Artmed, 2009.

VOESENEK, L. A. C. J. et al. How plants cope with complete submergence. **New phytologist**, v. 170, n. 2, p. 213-226, 2006.

VOESENEK, Laurentius ACJ; BAILEY-SERRES, Julia. Flooding tolerance: O₂ sensing and survival strategies. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, n. 5, p. 647-653, 2013.

VOESENEK, Laurentius ACJ; BAILEY-SERRES, Julia. Flood adaptive traits and processes: an overview. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 57-73, 2015.

WAMPLE, Robert L.; DAVIS, Ronald W. Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Plant physiology**, v. 73, n. 1, p. 195-198, 1983.

YORDANOVA, Rusina Yordanova; CHRISTOV, Kaloyan Nikolov; POPOVA, Losanka Petrova. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany**, v. 51, n. 2, p. 93-101, 2004.

ZUCARELI, Valdir. Aspectos anatômicos, fisiológicos e bioquímicos da enxerta de maracujazeiros sobre *Passiflora cincinnata* Mast. 104-f. 2011.

ANEXO A

ECOFISIOLOGIA DA ESPÉCIE ARBÓREA *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) SUBMETIDA AO ALAGAMENTO

AUTORES: Gabriela Azevedo Rocha¹, Priscila Romanatti¹, Fabiana Mara Oliveira¹, Antônio Rodrigues da Cunha Neto¹, Fabricio José Pereira¹, Marcelo Polo¹.

Artigo redigido conforme as normas da Revista CERNE (Qualis CAPES A2 na área de Ciências Ambientais).

ECOFISIOLOGIA DA ESPÉCIE ARBÓREA *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae)
SUBMETIDA AO ALAGAMENTO

Gabriela Azevedo Rocha¹, Priscila Romanatti¹, Fabiana Mara Oliveira¹, Antônio Rodrigues da Cunha Neto¹, Fabricio José Pereira¹, Marcelo Polo¹.

⁽¹⁾Universidade Federal de Alfenas, Instituto de Ciências da Natureza, Rua Gabriel Monteiro da Silva, 700, CEP 37130-000, Alfenas-MG, Brasil. E-mail: marcelo.51.polo@gmail.com

RESUMO: A saturação hídrica do solo exige diferentes estratégias adaptativas das espécies arbóreas que enfrentam tais condições. Com o objetivo de prover informações sobre as respostas de tolerância ao alagamento por um maior número de espécies arbóreas e com o propósito de amparar projetos de recuperação de áreas degradadas sujeitas ao alagamento, o presente trabalho realizou uma avaliação ecofisiológica da espécie *Cedrela fissilis* em condições de saturação hídrica do substrato, incluindo estudos anatômicos, das trocas gasosas, do sistema antioxidante e do crescimento. Para tal, plantas com aproximadamente 100 dias foram submetidas a três tratamentos: Controle (CC) com o substrato em capacidade de campo; Raiz Alagada (RA), onde o substrato permaneceu submerso, mas sem acúmulo de lâmina d'água em sua superfície e Caule Alagado (CA), no qual houve o acúmulo de água a aproximadamente 3,0 cm acima do substrato, alagando parte do caule das plantas. As plantas permaneceram por um período de 90 dias sob tais condições. Não houve nenhuma morte durante o experimento. A sobrevivência pode ser atribuída principalmente ao desenvolvimento de espaços intercelulares corticais desenvolvidos nas plantas alagadas. Houve limitação nas trocas gasosas, redução da periderme, acúmulo de grãos de amido nos tecidos caulinares, acentuada peroxidação lipídica nas folhas, diminuição da atividade de SOD e aumento na atividade de APX e CAT nos tecidos foliares. É possível afirmar que plantas jovens de *Cedrela fissilis* toleram parcialmente o alagamento visto que apresentam modificações fisiológicas, anatômicas e bioquímicas que lhe atribuem à capacidade de sobreviver, porém com restrições no crescimento e na eficiência fotossintética.

Palavra-chave: Cedro, saturação hídrica, superóxido dimustase, catalase, peroxidação lipídica.

ABSTRACT: Soil water saturation requires different kinds of adaptative strategies from tree species which live within such conditions. Aiming at providing information around the responses for flooding tolerance of a greater number of tree species and for the purpose of sheltering projects developed for recovering degraded areas subjected to flooding, the present work performed a ecophysiological evaluation of *Cedrela fissilis* under water saturation conditions of the substrate, including anatomical studies of gas exchange, antioxidant system and growth. In order to perform it, plants aging around 100 days were subjected to three treatments: Control (FC) where the substrate was at field capacity; Flooded Root (FR), where the substrate remained submerged, however without accumulating water line on its surface and Flooded Stem (FS), in which there was water accumulation of around 3.0 cm over the substrate, flooding part of their stems. The plants were kept under such conditions for 90 days. No plant died during the experiment. This absolute number of survivors might be justified, mainly, by the development of cortical intercellular spaces found on flooded plants. Gas exchanges

were limited. The periderm was reduced. There was accumulation of starch granules on stem tissues and significant lipid peroxidation on leaves. SOD activity was decreased but APX and CAT activities on foliar tissues were increased. It is possible to state that young *Cedrela fissilis* plants partially tolerate flooding since they develop physiological, anatomical and biochemical changes which allow them to survive, although their growth and photosynthetic efficiency are restricted.

Palavra-chave: Cedar, water saturation, superoxide dimustase, catalase, lipid peroxidation.

INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas têm afetado o ciclo hidrológico no mundo todo, impactando diretamente a disponibilidade dos recursos hídricos nos ecossistemas (MARENGO, et al. 2011). Estima-se que em florestas tropicais haverá uma grande oscilação na disponibilidade hídrica, ressaltando a possibilidade da ocorrência de períodos atípicos de precipitação pluviométrica, o que pode afetar diretamente a duração e intensidade dos alagamentos (IPCC, 2014).

Com a provável ampliação dos eventos de alagamento, a vida vegetal pode ser comprometida, uma vez que a saturação hídrica no solo causa redução na disponibilidade de oxigênio. Isso ocorre porque a solubilidade do O₂ na água é baixa, e sua taxa de difusão é 200.000 vezes menor na fase líquida do que na gasosa, reduzindo a troca de oxigênio entre a atmosfera e o solo inundado (COLMER & PEDERSEN, 2008; KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014).

A baixa disponibilidade de oxigênio pode acarretar diversos distúrbios na planta, como, por exemplo, diminuição do crescimento, clorose, abscisão prematura das folhas, queda no potencial hídrico, diminuição da expansão foliar, entre outras injúrias e ainda, por vezes, levá-la à morte (JACKSON & COLMER, 2005; MEDRI et al, 2011).

Porém, existem plantas capazes de se desenvolverem em solos com deficiência de oxigênio (DE CARVALHO GONÇALVES et al., 2013; VOESENEK & BAYLEY-SERRES, 2015). Os mecanismos de tolerância são complexos e envolvem a combinação de alterações fisiológicas e anatômicas, como exemplo: a ativação do metabolismo anaeróbico, ajustes bioquímicos, ativação do sistema antioxidante (ERO) (MARTIZZARO et al., 2013; POLACIK & MARICLE, 2013; VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015), alteração na alocação de biomassa nos órgãos da planta, alterações nas reservas de carboidratos (FERREIRA et al., 2009), hipertrofia de lenticelas nos caules, formação de raízes adventícias, aerênquima e pneumatóforos

(BLOM & VOESENEK, 1996; ARRUDA & COLBO, 2004; MEDRI et al., 2007; VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015).

Embora haja um extenso conhecimento a respeito das respostas das plantas frente às condições de baixa disponibilidade de oxigênio, os mecanismos de tolerância variam entre as espécies e dependem de múltiplos fatores, como a intensidade e duração do estresse e a idade do vegetal entre outros (COLMER & PEDERSEN, 2008, LIRA et al., 2013, KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014). Contudo, o conhecimento das respostas de plantas arbóreas sob alagamento ainda é limitado em comparação a espécies herbáceas (GRANDIS et al, 2010; KREUZWIESER & RENNENBERG, 2014).

Cedrela fissilis Vell. (Meliaceae), conhecida popularmente como cedro-rosa, é uma espécie lenhosa nativa da Mata Atlântica. Apresenta uma ampla distribuição geográfica; desenvolve-se como espécie emergente no interior de florestas primárias e também como espécie pioneira próxima à margem de rios (OLIVEIRA-FILHO, JARENKOW, RODAL, 2006). Ocorre principalmente em Florestas Estacionais Semideciduais e Florestas Ombrófilas Mistas (ANTONIAZZI et al., 2013). Devido à sua importância econômica, especialmente para a produção de madeira, esta espécie foi fortemente explorada sendo incluída como ameaçada de extinção na Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas publicada pela International Union for Conservation of the Nature (IUCN, 2017).

Em virtude da sua ampla distribuição em formações florestais brasileiras, associada ao alto valor agregado à sua madeira, muitos projetos de restauração de áreas florestais utilizam *C. fissilis* (BINOTTO et al., 2016).

Assim sendo, estudos que abrangem a interação dos aspectos ecofisiológicos mediante as diferentes níveis hídricos podem contribuir para fomentar o conhecimento sobre as variáveis respostas de tolerância vegetal, tanto quanto para a conservação da espécie ameaçada de extinção e para o sucesso de projetos de restauração de áreas sujeitas ao alagamento.

No presente trabalho, avaliou-se a tolerância de plantas jovens de *C. fissilis* frente a diferentes disponibilidades de água, buscando analisar a capacidade da espécie em sobreviver ao alagamento em seus estádios iniciais de desenvolvimento e avaliar se a sobrevivência é conferida por alterações na morfologia, nas trocas gasosas, na anatomia caulinar e no sistema antioxidante foliar. Pretendeu-se, ainda, contribuir com o conjunto de informações de espécies arbóreas utilizadas em recuperação de áreas

degradadas sujeitas ao alagamento, com o intuito de direcionar o sucesso destes projetos ambientais.

MATERIAL E MÉTODO

Coleta de sementes e produção das plantas

Os frutos de *Cedrela fissilis* Vell. foram obtidos mediante coleta direta em área de vegetação secundária, localizada no município de Alfenas, Minas Gerais (21°25'28''S e 45°56'57''O). As sementes foram dispostas em bandejas de polipropileno (45 cm x 35 cm x 4 cm) contendo areia e vermiculita na proporção 1:2 v v⁻¹ com substrato à capacidade de campo e em casa de vegetação. Após 100 dias da semeadura, as plântulas foram transplantadas para outras bandejas que constituíram as parcelas do experimento. Estas plantas apresentavam, em média, 4 cm de altura de parte aérea.

A preparação das mudas e a instalação do experimento ocorreram em Casa de Vegetação localizada na Universidade Federal de Alfenas, Campus Santa Clara, Alfenas, Minas Gerais (21°25'15''S e 45°58'56''O). O local apresenta temperatura média entorno de 28° C (com mínima de 13°C e máxima de 36°C), umidade relativa do ar variando entre de 55 e 80% e radiância máxima de 700 W/m² ao meio dia.

Delineamento experimental

O experimento foi instalado utilizando-se bandejas plásticas de 5 litros contendo substrato composto por areia de granulometria fina lavada e vermiculita na proporção de 1:2 v v⁻¹. Os tratamentos constituíram-se em: Controle (CC) com o substrato em capacidade de campo sendo devidamente irrigado e drenado; Raiz Alagada (RA), onde o substrato permaneceu submerso, mas sem acúmulo de lâmina d'água em sua superfície e Caule Alagado (CA), no qual as bandejas permaneceram com aproximadamente 3,0 cm de lâmina d'água acima do substrato, alagando parte do caule das plantas. A nutrição das plantas foi realizada com solução nutritiva de Hoagland & Arnon (1950) a 40% de força iônica, durante os 90 dias de experimento.

O experimento foi conduzido em delineamento de blocos casualizados (DBC) com três blocos para cada tratamento, onde cada bloco foi representado por uma bandeja,

contendo nove parcelas. Cada parcela foi composta por uma planta, totalizando 27 plantas por tratamento (Figura 1).

Sistema de Irrigação

O experimento dispôs de um sistema de irrigação desenvolvido exclusivamente para este trabalho. Este sistema foi composto por uma estrutura metálica de 3 degraus, onde cada degrau acomodou um tratamento distinto. O degrau mais elevado manteve-se conectado a um reservatório contendo solução nutritiva. O reservatório continha uma bomba submersa com capacidade de vazão de 1000 L h^{-1} (SARLO, São Paulo, Brasil) permitindo irrigação contínua e regular dos tratamentos. O degrau mais elevado conservou o tratamento Caule Alagado (CA), com as bandejas perfuradas a 3 cm acima do substrato e interligadas através de duas mangueiras de 2 mm de diâmetro com as bandejas do tratamento Raiz Alagada (RA) no degrau abaixo. As bandejas do tratamento RA por sua vez possuíam 2 perfurações no nível do substrato, impossibilitando o acúmulo de lâmina d'água acima do solo, uma vez que a água excedente escorria para as bandejas contendo o tratamento controle (CC) no degrau abaixo. As bandejas com o tratamento controle possuíam perfurações na base da bandeja permitindo uma eficiente drenagem da solução. A solução drenada de todo sistema voltava ao reservatório e assim o ciclo se reiniciava (Figura 1).

O controle do nível da solução nutritiva nas bandejas foi realizado diariamente e a medição da sua força iônica foi realizada semanalmente, por meio de condutivímetro de bancada, modelo MCA-150 (MS TECNOPON, São Paulo, Brasil). Sempre que necessário foi realizada a adição de solução ou água.

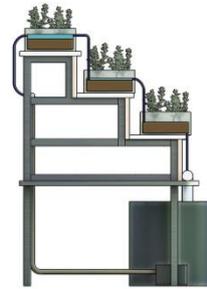


Figura 1. Representação do sistema de irrigação utilizado no experimento, mostrando os três níveis de água no solo. O degrau mais elevado conservou o tratamento com as plantas submetidas ao alagamento do caule (CA), no degrau intermediário foram mantidas as plantas com suas raízes alagadas (RA) e o degrau mais abaixo conservou o tratamento controle (CC), onde não houve o acúmulo de água no solo.

Avaliação biométrica

As análises da biometria das plantas de *C. fissilis* foram realizadas em dois momentos: na montagem do experimento e após 90 dias de exposição ao alagamento. As características avaliadas foram: o comprimento do caule, considerando a distância vertical entre coleto da planta e o ápice caulinar e o diâmetro do caule a 3 cm acima do coleto. A formação de novas folhas foi avaliada por contagem direta.

O alongamento foi medido com régua graduada de precisão de 1 mm, o diâmetro foi medido com paquímetro digital com precisão de 0,03 mm (DIGMESS, São Paulo, Brasil).

Os resultados apresentados representam o desenvolvimento das plantas durante os

90 dias de exposição ao alagamento. Foram obtidos a partir da diferença entre os valores obtidos ao final do experimento e os valores medidos ao início do experimento.

Análises das trocas gasosas foliares

As análises fisiológicas foram realizadas no 60º dia após a montagem do experimento, quando as plantas já estavam aclimatadas e apresentavam folhas expandidas. As análises foram realizadas por meio de analisador de trocas gasosas por infravermelho (IRGA), modelo LI-6400XT (LI-COR, Lincoln, EUA). Todas as medidas foram realizadas no período da manhã entre 9:00 e 11:00 h, em folhas completamente expandidas e livres de patógenos, localizadas no terceiro folíolo do terceiro nó contado à partir da região apical. Devido ao tamanho das folhas, as medidas realizadas foram ajustadas para uma área foliar de 4,8 cm². Os parâmetros avaliados foram: taxa fotossintética (A), taxa de transpiratória (E), condutância estomática (gs) e concentração intercelular de CO₂ (Ci).

Previamente foi realizada a curva de resposta de luz e determinado o ponto de saturação do sistema fotossintético, sendo determinado o valor da densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ como o ideal para as análises. A temperatura foliar foi mantida a 28 °C na câmara.

Análise anatomia caulinar

No final do experimento fragmentos do caule aproximadamente a 1,0 cm acima do coleto foram coletados e fixados em FAA_{70%} (JOHANSEN, 1940). Posteriormente, estas amostras foram desidratados em série etanólica sendo: etanol 70%, 80%, 90% e 100% progressivamente por um período de 2 horas em cada etapa. Em seguida, estes materiais passaram pelo processo de infiltração com soluções de etanol 100% e resina líquida (1:1) e resina ativada pura. Posteriormente, foi realizada a inclusão destes nos histomoldes, acrescentando-se endurecedor. Após 7 dias em estufa a aproximadamente 35° C, os materiais foram retirados dos histomoldes e fixados em blocos de madeira, a fim de auxiliar a microtomia. Os cortes histológicos foram realizados em micrótomo rotatório de mesa Leica RM 2235 (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemanha) com espessura de 10 μm . Os cortes foram corados com azul de toluidina 1,0 % e para análise de amido foram corados com lugol 1% (KRAUS & ARDUIN, 1997). Foram avaliados

15 cortes para cada repetição.

As fotomicrografias foram realizadas utilizando uma câmera digital modelo Moticom 2300 (MOTIC, Xiamem, China), acoplada ao microscópio Nikon eclipse E200 (NIKON, São Paulo, Brasil). Estas foram utilizadas para as medições das características anatômicas, utilizando-se o programa de análise de imagem Image J.

As características anatômicas analisadas foram: espessura da periderme, percentual de espaços intercelulares no córtex, somatório da área de elementos de tubo crivado, número de elementos de tubo crivado, diâmetro da medula, área média da célula da medula, área total do xilema, densidade do elemento de vaso, percentual de elemento de vaso, percentual de fibras no xilema, número de grãos de amido por célula cortical, da medula e dos raios parenquimáticos do xilema.

Vale ressaltar que os cortes anatômicos das raízes foram impossibilitados, pois ocorreu o parcial apodrecimento das mesmas, quando expostas ao alagamento.

Análises bioquímicas

Ao final dos 90 dias de exposição aos tratamentos, foram recolhidas folhas totalmente expandidas do terceiro e quarto nó a partir da região apical das plantas de *C. fissilis*. Os materiais foram embalados em papel alumínio, previamente identificados e armazenados em ultra freezer a -80°C até a análise.

A peroxidação lipídica foi determinada conforme descrito por Buege e Aust (1978) com modificações. Para tanto, 0,1 g de material vegetal foi macerado em nitrogênio líquido, acrescido de 20% de PVPP (m v^{-1}) e homogeneizados em 1,5 mL de ácido tricloroacético 20% (m v^{-1}). Este material foi centrifugado a 15.000 rpm, por 10 minutos. Alíquotas (0,75 mL) do sobrenadante foram adicionadas a 0,75 mL de ácido tiobarbitúrico (TBA). Em seguida, os tubos foram fervidos a 90°C , por 20 minutos. Após a fervura, os tubos foram resfriados rapidamente em banho de gelo e as leituras determinadas em espectrofotômetro Biochrom, modelo Libra S22 (Empresa, Cidade, País de fabricação), a 540 nm. A concentração do complexo entre aldeído malônico/ácido tiobarbitúrico (MDA/TBA) foi calculada usando o coeficiente de extinção $1,55 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

Para a extração proteica para a análise das enzimas do sistema antioxidante, 200 mg de tecido foram macerados em nitrogênio líquido e homogeneizados em 1,5 mL de

tampão de extração. Os homogeneizados foram centrifugados a 12.000 rpm, por 30 minutos, a 4°C, coletando-se os sobrenadantes para as análises enzimáticas da dismutase do superóxido (SOD), catalase (CAT), peroxidase do ascorbato (APX) conforme apresentado por Biemelt, Keetman e Albrecht (1998). O conteúdo de proteínas foi determinado pelo método de Bradford (1976) usando Soro Albumina Bovina como padrão e as atividades das enzimas foram determinadas utilizando os métodos indicados por García-Limones et al., (2002), conforme mostrado a seguir.

A atividade da dismutase do superóxido (SOD) foi determinada pela capacidade da enzima inibir a redução fotoquímica do nitro blue tetrazolium (NBT) na presença de riboflavina. Os tubos contendo o controle (meio de incubação sem a amostra) e os tubos com o tampão fosfato a 50mM e pH 7,8, EDTA 0,1Mm, metionina 13mM, 7,5µM de NBT, riboflavina 2mM juntamente com 20µL de amostra, foram iluminados com lâmpada fluorescente de 20 W por 12 minutos. Posteriormente as leituras foram realizadas a 560 nm em espectrofotômetro. A unidade de SOD foi definida pela quantidade de enzima que inibe 50% da taxa de redução do NBT (GIANNOPOLITIS & RIES, 1977).

A atividade da catalase (CAT) foi determinada pelo decréscimo na absorvância a 240nm, a cada 15 segundos, por 3 minutos, monitorado pelo consumo de peróxido de hidrogênio. A mistura de reação foi formada por tampão fosfato 50 mM, pH 7,0, 20 mM de H₂O₂ e 50µL de extrato enzimático. A reação foi iniciada pela adição do H₂O₂ ($\epsilon = 36 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$). Uma unidade de CAT é definido pela quantidade de enzima necessária para decompor 1 µmol min⁻¹ de H₂O₂ (BEERS & SIZER, 1952).

A atividade da peroxidase do ascorbato (APX) foi determinada pela diminuição da absorvância do ascorbato ($\epsilon = 2,8 \text{ m M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) a 290 nm a cada 15 segundos durante 3 minutos. A mistura de reação foi formada por tampão fosfato 50 mM, pH 7,0, ascorbato de sódio 0,25, mM, H₂O₂ 5 mM e 50µL de extrato enzimático. Uma unidade de APX foi definida pela quantidade de enzima que oxida 1µmol min⁻¹ de ácido ascórbico (NAKANO & ASADA, 1981).

Análise estatística

Os dados foram testados quanto à normalidade, pelo teste de Shapiro-Wilk e apresentaram distribuição normal. Estes foram submetidos à análise de variância

(ANAVA), seguido pelo teste de comparação de médias Tukey, a 5% de significância, no programa SISVAR, versão 5.6.

RESULTADOS

A taxa de sobrevivência da espécie *C. fissilis* foi de 100% em todos os tratamentos, durante os 90 dias de experimento.

Biometria

As plantas jovens de *C. fissilis* cultivadas sob alagamento apresentaram redução significativa no crescimento da parte aérea tendo uma redução no alongamento do caule de 44% nas plantas com as raízes alagadas e de 64% nas plantas com o caule alagado. Em contrapartida, o alagamento não afetou o diâmetro do caule (Tabela 1).

Tabela 1. Biometria de *Cedrela fissilis* (Meliaceae) em diferentes disponibilidades hídricas. Os dados são apresentados como as médias \pm o desvio padrão.

Variáveis	Controle	Raiz alagada	Caule alagado
Alongamento do caule (cm)	6,3 \pm 3,0 a	3,5 \pm 1,0 b	2,3 \pm 1,3 b
Diâmetro do caule (mm)	1,9 \pm 0,9 a	2,6 \pm 1,2 a	2,3 \pm 1,1 a
Número de novas folhas	3,1 \pm 1,4 a	2,3 \pm 1,5 b	1,9 \pm 0,7 b

As médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey para $p < 0,05$.

O desenvolvimento de novas folhas também foi prejudicado pelo excesso de água disponível. (Tabela 1).

Trocas gasosas foliares

Cedrela fissilis sob condições de alagamento demonstrou redução na taxa fotossintética líquida (A), na condutância estomática (gs) e no carbono interno (Ci). O alagamento da raiz provocou redução de 26% na taxa fotossintética, enquanto o alagamento do caule intensificou esta queda em 46%, quando comparadas ao tratamento. Contudo, a transpiração (E) não exibiu diferenças entre os tratamentos (Tabela 2).

Tabela 2. Trocas gasosas foliares de *Cedrela fissilis* (Meliaceae) em diferentes disponibilidades hídricas. Taxa fotossintética líquida (A), condutância estomática (gs), concentração interna de CO₂ (Ci), taxa transpiratória (E). Os dados são apresentados como a média \pm o desvio padrão.

<i>Variáveis</i>	<i>Controle</i>	<i>Raiz alagada</i>	<i>Caule alagado</i>
A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	3,8 ± 1,0 a	2,8 ± 0,7 b	2,1 ± 0,4 b
g_s ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,06 ± 0,01 a	0,04 ± 0,01 b	0,03 ± 0,004 b
Ci (mmol mol^{-1})	271,5 ± 13,5 a	240 ± 15,2 b	236,2 ± 10,7 b
E ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1,94 ± 0,7 a	1,88 ± 0,8 a	2,03 ± 1,1 a

As médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey para $p < 0,05$.

Análise anatômica

A espessura da periderme diminuiu significativamente nos tratamentos com as plantas alagadas, quando comparados com as plantas do tratamento controle. O alagamento promoveu o aumento do percentual de espaços intercelulares no córtex caulinar. Nas plantas com o caule parcialmente submerso o percentual dos espaços foi em média seis vezes maior que nas plantas do tratamento controle (Figura 2).

O somatório da área dos elementos de tubo crivado no floema não diferiu significativamente entre os tratamentos. Porém, houve uma diminuição linear no número de elementos de tubo crivado à medida que houve o aumento do alagamento (Tabela 3).

O alagamento não influenciou o diâmetro da medula. Em contrapartida, este fator causou redução de 30% no tamanho das células medulares, nas plantas que permaneceram com suas raízes alagadas e redução de 35% nas plantas do tratamento com caule alagado quando comparadas com as plantas controle (Tabela 3).

A área total do xilema foi maior nas plantas controle reduzindo-se naquelas que permaneceram com suas raízes ou caules alagados. Ocorreu um aumento no percentual de elementos de vaso e de raios parenquimáticos no xilema nas plantas sob alagamento. O percentual de fibras no xilema diminuiu conforme o aumento do alagamento. Já o diâmetro dos elementos de vaso aumentou nas plantas que permaneceram com suas raízes alagadas em comparação aos demais tratamentos (Figura 2).

Tabela 3. Características anatômicas caulinar de *Cedrela fissilis* (Meliaceae) em diferentes disponibilidades hídricas. Os dados são apresentados como a média ± o desvio padrão.

<i>Variáveis</i>	<i>Controle</i>	<i>Raiz alagada</i>	<i>Caule alagado</i>
Espessura da Periderme (μm)	107,8 ± 28,2 a	92,22 ± 31,1 b	85,38 ± 26,9 b
Percentual de espaços intercelulares no córtex (%)	0,77 ± 0,4 b	3,97 ± 1,9 a	4,64 ± 1,6 a
Área média do elemento de	439,46 ± 99,9 a	410,53 ± 91,3 a	349,99 ± 112,1 a

tubo crivado (μm^2)			
Número de elementos de tubo crivado	$17 \pm 3,2$ a	$14 \pm 5,2$ b	$9 \pm 1,8$ c
Percentual de elemento de vaso (%)	$2,7 \pm 0,7$ c	$3,5 \pm 0,8$ b	5 ± 1 a
Diâmetro de elemento de vaso (μm^2)	$35,1 \pm 4,4$ b	$48,5 \pm 6,1$ a	$35,7 \pm 4,8$ b
Percentual de fibras no xilema (%)	$90,7 \pm 2,2$ a	$87,6 \pm 2,8$ b	$82,6 \pm 5,4$ c
Percentual de raio parenquimático (%)	$6,6 \pm 2,2$ c	$8,9 \pm 2,6$ b	$12,4 \pm 3,3$ a
Diâmetro da medula (μm)	$505,64 \pm 142,9$ a	$420,75 \pm 141,9$ a	$474,44 \pm 64,5$ a
Área média das células da medula (μm^2)	$1488,55 \pm 589,4$ a	$1040,78 \pm 386,6$ b	$955,17 \pm 991,7$ b

As médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey para $p < 0,01$.

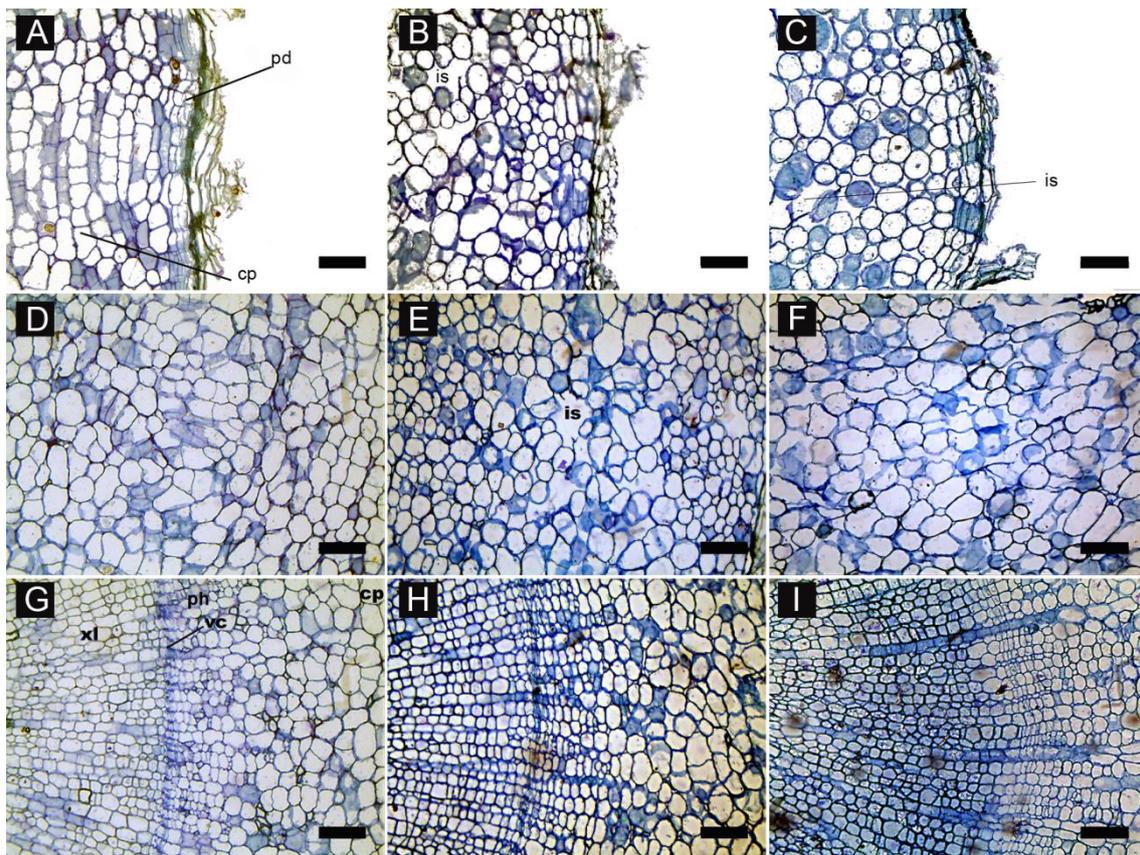


Figura 2. Anatomia da casca do caule de *Cedrela fissilis* (Meliaceae) cultivada em diferentes disponibilidades hídricas. Capacidade de campo (A, D e G), raiz alagada (B, E e H), caule alagado (C, F e I). Seção transversal da periderme (A, B e C), seção transversal do parênquima cortical (D, E e F), tecidos vasculares (G, H e I). pd = periderme, cp = parênquima cortical, is = espaço intercelular, ph = floema, xl = xilema, vc = câmbio vascular. Barras = 100 μm .

A quantidade de amido presente no córtex caulinar diminuiu significativamente apenas nas plantas com as raízes alagadas, onde as plantas do tratamento controle e as com o caule parcialmente alagado não diferiram entre si. Na medula houve aumento linear e significativo no número de grãos de amido à medida que o nível d'água aumentou. Já no xilema, houve o aumento da quantidade de amido apenas nas plantas com caule alagado (Tabela 4).

Tabela 4. Acúmulo de amido no córtex, xilema e medula do caule de *Cedrela fissilis* (Meliaceae) submetida ao alagamento. Os dados são apresentados como as médias \pm o desvio padrão.

Variáveis	Controle	Raiz alagada	Caule alagado
Número de grãos de amido por célula cortical	6 \pm 2,7 a	4 \pm 2,3 b	6 \pm 3,4 a
Número de grãos de amido por célula da medula	7 \pm 3,1 c	10 \pm 3,9 b	13 \pm 5,9 a
Número de grãos de amido nas células do xilema	5 \pm 2 b	5 \pm 3 b	5,5 \pm 2 a

As médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey para $p < 0,01$.

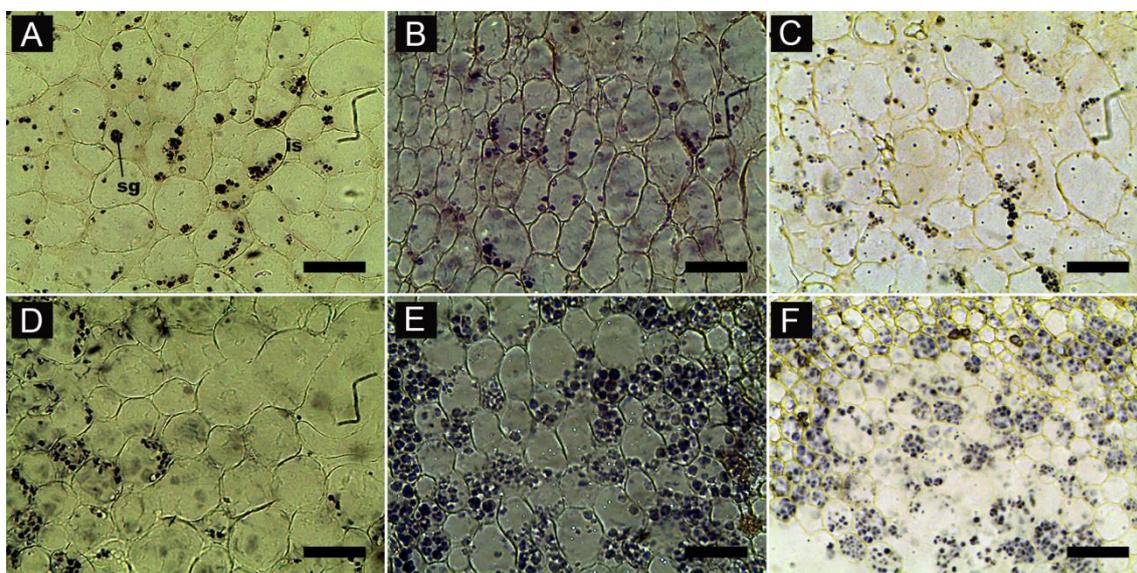


Figura 3. Deposição de amido no caule de *Cedrela fissilis* (Meliaceae) cultivada em diferentes disponibilidades hídricas. Capacidade de campo (A e D), raiz alagada (B e E), caule alagado (C e F). Parênquima cortical (A, B e C), parênquima medular (D, E e F). sg = grãos de amido, is = espaço intercelular. Barras = 50 μ m.

Análises bioquímicas

Verificou-se que as plantas com os caules alagados apresentaram uma

peroxidação lipídica mais acentuada em suas folhas, seguida das plantas com raízes alagadas, sendo que as plantas do tratamento controle demonstraram as menores médias.

A atividade das enzimas do sistema antioxidante nas folhas de *C. fissilis* apresentou diferenças significativas quando as plantas foram submetidas ao alagamento. A atividade da SOD apresentou queda nas folhas das plantas dos tratamentos alagados, quando comparadas com as plantas do tratamento controle. A atividade da CAT não apresentou diferenças significativas nas plantas com as raízes alagadas, mas aumentou significativamente nas plantas que permaneceram com os caules alagados, quando comparadas com as do tratamento controle. Já a atividade do APX aumentou nas duas condições de alagamento (Tabela 5).

Tabela 5. Atividade das enzimas do sistema antioxidante e peroxidação lipídica na folha de *Cedrela fissilis* (Meliaceae) em diferentes disponibilidades hídricas. SOD: dismutase do superóxido, CAT: catalase, APX: peroxidase do ascorbato. Os dados são apresentados como a média \pm o desvio padrão.

<i>Variáveis</i>	<i>Controle</i>	<i>Raiz alagada</i>	<i>Caule alagado</i>
Peroxidação Lipídica (mmol de MDA g ⁻¹ MF)	489,2 \pm 29,1 c	1352,7 \pm 108 b	1568,8 \pm 100 a
SOD (U mg ⁻¹ proteína)	33,53 \pm 11,7 a	13,4 \pm 5,9 b	9,8 \pm 3,5 b
CAT (U mg ⁻¹ proteína)	16,7 \pm 3,9 b	23,6 \pm 2,5 b	36,5 \pm 3,6 a
APX (U mg ⁻¹ proteína)	87,3 \pm 13,8 b	161,7 \pm 34,9 a	191,5 \pm 24,6 a

As médias seguidas de mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey para $p < 0,05$.

DISCUSSÃO

As plantas de *C. fissilis* toleraram parcialmente o alagamento visto que apresentaram modificações fisiológicas, anatômicas e bioquímicas que lhe atribuíram à capacidade de sobreviver, mas com restrições no crescimento e na eficiência fotossintética. A sobrevivência dessa espécie pode ser atribuída principalmente ao desenvolvimento de espaços intercelulares corticais, que foram de 5 a 6 vezes maiores nos caules das plantas submetidas aos dois níveis de alagamento, quando comparadas com as plantas do tratamento controle. Sabe-se que os espaços intercelulares aumentam a porosidade do tecido e que desse modo, contribuem significativamente para a difusão de gases, principalmente o oxigênio, entre os órgãos submersos e os não submersos (VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015; OLIVEIRA et al, 2015). Desse modo é

possível afirmar que os espaços intercelulares minimizaram danos mais graves referentes ao déficit de oxigênio permitindo a sobrevivência das plantas.

Apesar da sobrevivência das plantas de *C. fissilis*, foram observadas limitações nas trocas gasosas. A queda de até 50% na condutância estomática (gs), nas plantas com caule alagado, leva a interpretar que, em condições de alagamento, as plantas de cedro fecharam seus estômatos, o que pode ter acarretado uma limitação estomática para a fotossíntese. Os menores valores da concentração de carbono intercelular (Ci) reforçam esta possibilidade. Além disso, vários trabalhos mostram a correlação entre a condutância estomática e a fixação de carbono em plantas inundadas, indicando que o fechamento estomático pode ser um fator limitante para a fotossíntese (LIAO & LIN, 2001; MIELKE et al., 2003; STRIKER, 2012). Os mecanismos que conduzem à redução da condutância estomática sob alagamento estão distantes de serem completamente entendidos (KREUZWIESER & RENNERNBERG, 2014). Supõe-se que o fechamento estomático possa ocorrer em resposta à desidratação das folhas, levando as células-guarda a perderem seu turgor (STRIKER, 2012). Contudo, também pode ocorrer sem mudanças visíveis no potencial hídrico da planta, através da regulação hormonal pelo ácido abscísico (ABA) nas folhas (JACKSON et al., 2002). No caso das plantas de *C. fissilis* é possível que o fechamento estomático tenha ocorrido mediante a uma resposta hormonal (não hidráulico), uma vez que a transpiração (E) não foi afetada.

A queda acentuada da fotossíntese (A) nas plantas alagadas de *C. fissilis* pode explicar a restrição significativa no desenvolvimento de novas folhas e no alongamento da parte aérea. Uma vez que plantas submetidas à deficiência de oxigênio (hipoxia) e que apresentem danos em seu aparato fotossintético, reduzem a alocação de energia para o crescimento e mobilizam os fotoassimilados para manter seu metabolismo básico a fim de sobreviver (KOLB et al., 1998, GRANDIS et al., 2010; MEDRI et al., 2012; COELHO et al., 2014).

As alterações anatômicas nas plantas alagadas de *C. fissilis* comprovam que a saturação hídrica causou danos no desenvolvimento da espécie. Observou-se que a densidade de elementos de tubo crivado no floema apresentou redução de aproximadamente 50% nas plantas que permaneceram com seus caules alagados. A manutenção do tamanho dos elementos de tubo crivado associado à redução de seu número demonstra que o fluxo de fotoassimilados pelo floema foi drasticamente comprometido. A limitação do fluxo floemático caulinar prejudicou a translocação de carboidratos das folhas para as raízes e demais drenos, afetando negativamente o

desenvolvimento desse órgão (PEREIRA et al, 2010). Percebe-se este efeito na redução do número de novas folhas formadas pelas plantas sob condições de alagamento, devido, em parte, a um menor transporte de fotoassimilados para o meristema apical caulinar que, associado à menor taxa fotossintética, limitou o desenvolvimento de novas folhas.

A redução da periderme nos caules das plantas sob alagamento também pode estar relacionada à dificuldade do fluxo radial de fotoassimilados pelo córtex, que foi comprometido pela redução na capacidade de transporte do floema, pela redução da fotossíntese e pelo excesso de espaços intercelulares nessa região. A diminuição da periderme reflete em uma maior exposição da planta a patógenos externos, porém o menor número de camadas deste tecido pode ter contribuído para uma maior difusão do oxigênio do ambiente externo para o interior da planta, auxiliando na sobrevivência da espécie durante o período de exposição ao alagamento (VOESENEK & BAILEY-SERRES, 2015).

A limitação do transporte dos produtos da fotossíntese via floema é corroborada pelos dados de amido apresentados. Percebe-se que o acúmulo deste carboidrato foi mais acentuado nos tecidos mais internos ao floema, como nos parênquimas xilemático e na medula. Essa hipótese é corroborada por Ferner, Rennenberg e Kreuzwieser (2012), que afirmam que o acúmulo de amido nos órgãos pode estar relacionado com o comprometimento do fluxo floemático.

As alterações no xilema auxiliam na confirmação da tolerância parcial da espécie *C. fissilis* frente à saturação hídrica do substrato, onde se observou um maior investimento na densidade de elementos de vaso nos dois tratamentos alagados. Os elementos de vaso apresentam estrutura especializada, que permite o transporte de grandes quantidades de água com eficiência (SEVERO, ETELVEN, LUSIVON, 2017). Portanto, os resultados demonstram que mesmo com a saturação hídrica a eficiência no transporte de água foi regulada, conservando a condutividade hidráulica nas plantas de *C. fissilis*. Resultados semelhantes foram encontrados por Devanso-Fabro e colaboradores (1998) em *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. A manutenção da condutividade hidráulica, atribuída pelas alterações no xilema, pode explicar a manutenção da taxa transpiratória dessa espécie (SPERRY & POCKMAN, 1993). A manutenção da condutividade hidráulica é importante tendo em vista que o alagamento pode reduzir a absorção de água pelas plantas (COUTTS, 1981).

O incremento dos raios parenquimáticos nos tratamentos alagados permitiu alocar os grãos de amido que se formaram em razão da menor atividade metabólica das plantas estressadas. Devido ao desenvolvimento das estruturas do xilema que favoreceram a condutividade hidráulica e a alocação do amido, percebe-se que ocorreu menor investimento em fibras no tecido, contudo a diminuição destas fibras não foi o suficiente para provocar o tombamento das plantas.

De maneira geral, o somatório das respostas anatômicas ocorridas nas plantas sob alagamento, possibilitou que *C. fissilis* mantivesse um considerável nível de respiração aeróbia e aquisição de nutrientes principalmente em decorrência da manutenção da transpiração e pela difusão de gases pelos espaços intercelulares.

Observa-se que o sistema antioxidante nas folhas dessa espécie não foi eficiente para evitar o estresse pelo alagamento, uma vez que a peroxidação lipídica aumentou cerca de 300% nas plantas sob estresse. Há muitos trabalhos mostrando que sob condições de saturação hídrica as plantas desencadeiam a produção e o acúmulo de espécies reativas de O₂ (ERO), as quais podem causar danos nas membranas celulares através da peroxidação lipídica resultando em prejuízo no metabolismo celular (MITTLER, 2002; BOAMFA et al., 2005; LARRÉ et al., 2013; MESSCHMIDT et al., 2015.)

Para evitar o acúmulo de ERO as plantas possuem sistemas de defesa enzimáticos e não-enzimáticos muito eficientes, que permitem a eliminação dessas espécies reativas e a proteção contra o estresse oxidativo (ZUCARELI, 2011). O alagamento desencadeou a ativação do sistema antioxidante nas folhas de *C. fissilis*, porém as atividades das enzimas estudadas diferiram entre si, com baixa atividade da SOD e aumento das atividades de APX e CAT. Resultados semelhantes foram encontrados por Larré e colaboradores (2013) em plantas de *Erythrina crista-galli* L. quando essas foram submetidas à saturação hídrica, eles atribuíram a baixa atividade de SOD à redução na produção de radical superóxido (O[•]₂). O aumento de mais de 100% na atividade da CAT nas plantas de *C. fissilis* que permaneceram com seus caules alagados, e da atividade de APX nas plantas que foram submetidas aos dois níveis de alagamento, levam a presumir que, ao contrário da menor disponibilidade do radical superóxido, houve um aumento nos níveis de peróxido de hidrogênio (H₂O₂).

As elevadas atividades de APX e CAT evidenciaram que houve formação de ERO em *C. fissilis* quando alagadas, porém, o aumento das atividades das enzimas antioxidantes não foi suficiente para eliminar o excesso de H₂O₂ formado nos tecidos

foliares, o que acarretou no incremento na peroxidação lipídica. Certamente a acentuada peroxidação lipídica nas folhas, degradou parcialmente as membranas dos tilacóides nos cloroplastídeos, o que ajuda a explicar a queda na fotossíntese quando essa espécie é submetida à saturação hídrica.

As respostas encontradas nesse trabalho corroboram com os dados de Binotto e colaboradores (2016) que também conferiram tolerância parcial da espécie *C. fissilis* frente ao alagamento. Porém, esses mesmos autores não observaram redução no crescimento de plântulas dessa espécie quando essas permaneceram parcialmente alagadas, provavelmente devido ao menor tempo em que foram submetidas à inundação parcial (5, 15 e 20 dias). Indicando que a espécie tolera sem prejuízos tempos menores de inundação.

CONCLUSÃO

Mediante os resultados é possível afirmar que plantas jovens de *C. fissilis* toleram parcialmente o alagamento visto que apresentam alterações ecofisiológicas que lhe atribuem a capacidade de sobreviver, porém com restrições no seu desenvolvimento no período avaliado. A espécie pode ser indicada para plantio em ambientes que apresentam alagamento intermitente e não muito intenso, como florestas ribeirinhas e áreas de domínio ciliar.

REFERÊNCIAS

- ANDRIUNAS, F.; ZHANG, H.M.; XIA, X.; PATRICK, J.W.; OFFLER, C.E. Intersection of transfer cells with phloem biology-broad evolutionary trends, function, and induction. **Frontiers in plant science**, v. 4, p. 221, 2013.
- ANTONIAZZI, A.P; BINOTTO, B.; NEUMANN, G.M.; BUDKE, J.C.; SAUSEN, T.L. Eficiência de diferentes recipientes no desenvolvimento de mudas de *Cedrela fissilis* Vell.(Meliaceae). **Revista Brasileira de Biociências**, v. 11, n. 3, P. 313-317, 2013.
- ARRUDA, G.M.T.; CALBO, M.E.R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) HE Moore). **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, n. 2, p. 219-224, 2004.
- ASADA, K, The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual review of plant biology**, v. 50, n. 1, p. 601-639, 1999.

BEERS, R.F.; SIZER, I.W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. **Journal of biological chemistry**, v. 195, n. 1, p. 133-140, 1952.

BIEMELT, S.; KEETMAN, U.; ALBRECHT, G. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology**, v. 116, n. 2, p. 651-658, 1998.

BINOTTO, B.; ANTONIAZZI, A.P.; MARTA NEUMANN, G.; SAUSEN, T.L.; BUDKE, J.C. Tolerância de plântulas de *Cedrela fissilis* VELL. a diferentes amplitudes e intensidades de inundação. **Ciência Florestal**, v. 26, n. 4, p. 1339-1348, 2016.

BLOM, C.W.P.M.; VOESENEK, L.A.C.J. Flooding: the survival strategies of plants. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 7, p. 290-295, 1996.

BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.

BOAMFA, E.I.; VERES, A.H.; RAM, P.C.; JACKSON, M.B.; REUSS, J.; HARREN, F.J.M. Kinetics of ethanol and acetaldehyde release suggest a role for acetaldehyde production in tolerance of rice seedlings to micro-aerobic conditions. **Annals of Botany**, v. 96, n. 4, p. 727-736, 2005.

BUEGE, J.A.; AUST, S.D. Microsomal lipid peroxidation. **Methods and Enzymology**, v. 52, n. 30, p. 302-310, 1978.

COLMER, T.D.; PEDERSEN, O. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO₂ and O₂ exchange. **New Phytologist**, v. 177, n. 4, p. 918-926, 2008.

COELHO, C.C.R.; DA SILVA, J.N.; NEVES, M. G.; DA CONCEIÇÃO, A.G.C.; DA SILVA, R.T.L.; DE OLIVEIRA NETO, C.F. Aspectos ecofisiológicos e crescimento em plantas de milho ao alagamento. **Revista Agroecossistemas**, v. 5, n. 2, p. 41-46, 2014.

COUTTS, M.P. Effects of waterlogging on water relations of actively-growing and dormant Sitka spruce seedlings. **Annals of Botany**, v. 47, n. 6, p. 747-753, 1981.

DE CARVALHO GONÇALVES, J.F.; GURGEL DE FREITAS MELO, E.; FERREIRA, M. J.; MOURA DA SILVA, C.E.; BARRONCAS GOMES, I. Crescimento, partição de biomassa e fotossíntese em plantas jovens de *Genipa spruceana* submetidas ao alagamento. **Cerne**, v. 19, n. 2, p. 193-200, 2013.

DAVANSO-FABRO, V.M.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J.A.. Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers.(Fabaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 41, n. 4, p. 475-482, 1998.

FERNER, E.; RENNENBERG, H.; KREUZWIESER, J. Effect of flooding on C metabolism of flood-tolerant (*Quercus robur*) and non-tolerant (*Fagus sylvatica*) tree

species. **Tree physiology**, v. 32, n. 2, p. 135-145, 2012.

FERREIRA, C.S.; PIEDEDE, M.T.F.; FRANCO, A.C.; GONÇALVES, J.F.C.; JUNK, W.J. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. **Aquatic Botany**, v. 90, n. 3, p. 246-252, 2009.

GARCÍA-LIMONES, C.; HERVÁS, A.; NAVAS-CORTÉS, J.A.; JIMÉNEZ-DÍAZ, R.M.; TENA, M. Induction of an antioxidant enzyme system and other oxidative stress markers associated with compatible and incompatible interactions between chickpea (*Cicer arietinum* L.) and *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*. **Physiological and molecular plant pathology**, v. 61, n. 6, p. 325-337, 2002.

GIANNOPOLITIS, C.N.; RIES, S.K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant physiology**, v. 59, n. 2, p. 309-314, 1977.

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.

HOGLAND, D.R.; ARNON, D.I. The water-culture method for growing plants without soil. **Circular. California Agricultural Experiment Station**, v. 347, n. 2nd edit, 1950.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate Change 2014—Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects**. Cambridge University Press, 2014 1142p.

KOLB, ROSANA M. et al. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Brazilian Journal of Botany**, v. 21, n. 3, p. 305-312, 1998.

KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G. **Physiology of Woody Plants**, 411pp. Academic, 1997.

KRAUS, J.E.; ARDUIN, M. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica: Edur, 1997.

KREUZWIESER, J.; RENNENBERG, H. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. **Plant, cell & environment**, v. 37, n. 10, p. 2245-2259, 2014.

JACKSON, M.B. Long - distance signalling from roots to shoots assessed: the flooding story. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 367, p. 175-181, 2002.

JACKSON, M.B.; COLMER, T.D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Annals of Botany**, v. 96, n. 4, p. 501-505, 2005.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, 1940. 530p.

LARRÉ, C.F.; FERNANDO, J.A.; MARINI, P.; BACARIN, M.A.; PETERS, J.A.

Growth and chlorophyll a fluorescence in *Erythrina crista-galli* L. plants under flooding conditions. **Acta physiologiae plantarum**, v. 35, n. 5, p. 1463-1471, 2013.

LIAO, C.; LIN, C. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceedings of the National Science Council, Republic of China. Part B, Life Sciences**, v. 25, n. 3, p. 148-157, 2001.

LIRA, J.M.S.; ANASTÁCIO FERREIRA, R.; DA SILVA JUNIOR, C.D.; DOS SANTOS NETO, E.M.; DA SILVA SANTANA, W. Análise de crescimento e trocas gasosas de plantas de *Lonchocarpus sericeus* (Poir.) DC sob alagamento para uso na recuperação de matas de ciliares. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 4, p. 655-665, 2013.

MARENGO, J.A.; NOBRE, C.A.; CHOU, S.C.; TOMASELLA, J.; SAMPAIO, G.; ALVES L. M.; OBREGÓN, G.O.; SOARES, W.R.; BETTS, R.; KAY, G. Riscos das Mudanças Climáticas no Brasil: Análise conjunta Brasil-Reino Unido sobre os impactos das mudanças climáticas e do desmatamento na Amazônia. **CCST/INPE&Met Office Hadley Centre**, 2011. 55p.

MARTINAZZO, E.G.; PERBONI, A.T.; OLIVEIRA, P.V.D.; BIANCHI, V.J.; BACARIN, M.A. Photosynthetic activity in japanese plum under water deficit and flooding. **Ciência Rural**, v. 43, n. 1, p. 35-41, 2013.

MEDRI, C.; PIMENTA, J.A.; RUAS, E.A.; SOUZA, L.A.; MEDRI, P.S.; SAYHUN, S.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M.E. O alagamento do solo afeta a sobrevivência, o crescimento e o metabolismo de *Aegiphila sellowiana* Cham.(Lamiaceae)?. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, v. 33, n. 1, p. 123-134, 2012.

MEDRI, M.E.; FERREIRA, A.C.; KOLB, R.M.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J.A.; DAVANSO-FABRO, V.M.; MEDRI, C. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 29, n. 1, p. 15-22, 2007.

MESSCHMIDT, A.A.; BIANCHI, V.J.; ZANANDREA, I.; MARTINAZZO, E.G.; RADMANN, E.B.; BACARIN, M.A. Trocas gasosas e atividade antioxidante de portaenxertos de *Prunus* spp. submetidos ao estresse seca e alagamento. **Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata**, v. 114, n. 1, p. 71-81, 2015.

MIELKE, M.S.; DE ALMEIDA, A.A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A.G.; MANGABEIRA, P.A.O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and experimental botany**, v. 50, n. 3, p. 221-231, 2003.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in plant science**, v. 7, n. 9, p. 405-410, 2002.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and cell physiology**, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; JARENKOW, J.A.; RODAL, M.J.N. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution

patterns. **Systematics Association Special Volume**, v. 69, p. 159, 2006.

OLIVEIRA, A. S.; FERREIRA, C.S.; GRACIANO-RIBEIRO, D.; FRANCO, A.C. Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. **Acta Botanica Brasilica**, v. 29, n. 4, p. 478-488, 2015.

POLACIK, K.A.; MARICLE, B. R. Effects of flooding on photosynthesis and root respiration in saltcedar (*Tamarix ramosissima*), an invasive riparian shrub. **Environmental and experimental botany**, v. 89, p. 19-27, 2013.

SCANDALIOS, J.G. Oxygen stress and superoxide dismutases. **Plant physiology**, v. 101, n. 1, p. 7, 1993.

SEVERO, T.C.; EITELVEN, T.; LUVISON, F. Xilema: Fatores externos que influenciam no seu funcionamento, conectando o cotidiano científico. **Revista Interdisciplinar de Ciência Aplicada**, v. 2, n. 3, p. 4-9, 2017.

SINGH, A.K.; BHATTACHARYYA-PAKRASI, M.; PAKRASI, H. B. Identification of an atypical membrane protein involved in the formation of protein disulfide bonds in oxygenic photosynthetic organisms. **Journal of Biological Chemistry**, v. 283, n. 23, p. 15762-15770, 2008.

SOUZA, T.C.D.; MAGALHÃES, P.C.; PEREIRA, F.J.; CASTRO, E.M.D.; SILVA JUNIOR, J.M.D.; PARENTONI, S.N. Leaf plasticity in successive selection cycles of *Saracura* maize in response to periodic soil flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 1, p. 16-24, 2010.

SPERRY, J.S.; POCKMAN, W.T. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. **Plant, Cell & Environment**, v. 16, n. 3, p. 279-287, 1993.

STRIKER, G.G. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses. In: **Botany**. v. 1, p.3-28, 2012.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I.M.; MURPHY, A. Fisiologia e desenvolvimento vegetal. 6 ed. Artmed, 2017.

The IUCN Red List of Threatened Species. Available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T33928A9821890.en>. Accessed in: 20 November 2017.

VOESENEK, L.A.C.J.; BAILEY-SERRES, J. Flood adaptive traits and processes: an overview. **New Phytologist**, v. 206, n. 1, p. 57-73, 2015.

ZUCARELI, Valdir. Aspectos anatômicos, fisiológicos e bioquímicos da enxerta de maracujazeiros sobre *Passiflora cincinnata* Mast. 2011. 104p. Doctoral thesis Universidade Estadual Paulista, Botucatu.