



GERMINAÇÃO, EMERGÊNCIA E CRESCIMENTO DE *Ormosia*  
*arborea* (VELL.) HARMS SOB ALAGAMENTO

FERNANDA SOARES JUNGLOS

DOURADOS/MS 2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE DOURADOS  
FACULDADE DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E AMBIENTAIS  
PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA GERAL/BIOPROSPECÇÃO

**Fernanda Soares Junglos**

**GERMINAÇÃO, EMERGÊNCIA E CRESCIMENTO DE *Ormosia arborea*  
(Vell.) Harms (FABACEAE) SOB ALAGAMENTO**

**DOURADOS – MS  
2016**



UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE DOURADOS  
FACULDADE DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E AMBIENTAIS  
PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA GERAL/BIOPROSPECÇÃO

**Fernanda Soares Junglos**

**GERMINAÇÃO, EMERGÊNCIA E CRESCIMENTO DE *Ormosia arborea*  
(Vell.) Harms (FABACEAE) SOB ALAGAMENTO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Geral/Bioprospecção, para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Dr<sup>a</sup>. Silvana de Paula Quintão Scalon

Coorientadora: Dr<sup>a</sup>. Daiane Mugnol Dresch

**DOURADOS-MS  
2016**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP).**

J95g Junglos, Fernanda Soares

Germinação, emergência e crescimento de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae) sob alagamento / Fernanda Soares Junglos -  
- Dourados: UFGD, 2016.

110f. : il. ; 30 cm.

Orientadora: Silvana de Paula Quintão Scalon

Co-orientadora: Daiane Mugnol Dresch

Dissertação (Mestrado em Biologia Geral/Bioprospecção) -  
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal  
da Grande Dourados.

Inclui bibliografia

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Submersão. 3. Inundação. 4. Olho de  
Cabra. 5. Plasticidade fenotípica. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

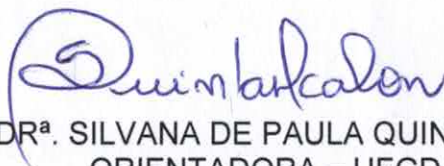
**©Direitos reservados. Permitido a reprodução parcial desde que citada a fonte.**

“GERMINAÇÃO, EMERGÊNCIA E CRESCIMENTO DE *Ormosia arborea* (VELL.) HARMS SOB ALAGAMENTO”.

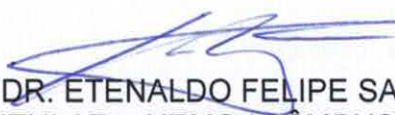
POR

**FERNANDA SOARES JUNGLOS**

DISSERTAÇÃO APRESENTADA À UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE DOURADOS (UFGD), COMO PARTE DOS REQUISITOS EXIGIDOS PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM BIOLOGIA GERAL - ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: “BIOPROSPECÇÃO”.



PROF.<sup>ª</sup>. DR.<sup>ª</sup>. SILVANA DE PAULA QUINTÃO SCALON  
ORIENTADORA – UFGD



PROF. DR. ETENALDO FELIPE SANTIAGO  
MEMBRO TITULAR – UEMS / CÂMPUS DOURADOS



PROF.<sup>ª</sup>. DR.<sup>ª</sup>. GLAÚCIA ALMEIDA DE MORAIS  
MEMBRO TITULAR – UEMS / CÂMPUS IVINHEMA

Aprovada em 16 de fevereiro de 2016.

*Aos grandes amores da minha vida,*

***Ivanor Junglos, Maria Helena Soares Junglos,***

***Mário Soares Junglos e Francisco Tiago Alves da Silva,***

*dedico esse trabalho, fruto do meu mestrado, pois “ainda que eu tivesse o dom de profecia, e conhecesse todos os mistérios, e toda a ciência, e ainda que tivesse toda fé, de maneira tal que transportasse os montes, e não tivesse amor, eu nada seria.”*

*(I Cor. 13.)*

*A todos os meus professores que me inspiram o lindo dom da docência  
e contribuíram para minha formação,  
desde o professor da pré-escola  
até os da pós-graduação,  
**Ofereço***

## AGRADECIMENTOS

Até o fim da conclusão deste curso, o caminho foi árduo, mas não me considere heroína, afinal este item se faz necessário para mostrar que ciência não se faz sozinho e admito que sem crédito aos personagens que citarei esta página cheia de realização, seria truncada e de nada valeria!

Assim inicio agradecendo aos meus pais, **Maria Helena Soares Junglos** (Bióloga de formação) e **Ivanor Junglos** (Biólogo por convivência), pelo amor, dedicação e ensinamentos que levarei até o fim da vida e que nenhuma universidade pode me dar (E como são sábios!). Obrigada por acreditarem em mim mesmo quando parecia impossível continuar e por lutarem com todos os seus ímpetos na busca da minha consolidação em subir mais um degrau na escada do saber, vocês dois são como tochas que reanimam minha caminhada no labirinto da vida. Espero ser orgulho pra vocês como tenho em tê-los como pais. Amo vocês!

Ao meu cúmplice, **Mário Soares Junglos**, a qual eu tenho tamanha e complexa relação de irmão, companheiro de kitnet, colega de classe, laboratório, R.U. e trabalhos árdus de campo. Como foi bom tê-lo por perto dominando a Bomba de Scholander, os manuais dos aparelhos e peneirando substrato até o anoitecer; saiba que sem você e seu “Tá muito bom!” tudo teria sido mais difícil!

Ao meu noivo, **Francisco Tiago Alves da Silva**, pelo apoio incondicional, admiração, e por compreensivamente aceitar minhas ausências, crises e loucuras. Sim, à distância nos privou de presença física, mas jamais me impediu de te amar e te amar, sempre mais. Até por que em cada suspiro de saudade, nosso relacionamento foi se fortificando pelo ensinamento bíblico: "o amor tudo crê, tudo suporta...". Por fim não irei gritar que te amo para não espantar os passinhos que cantam ao vento como é grande meu amor por você.

À toda **família** pelo incentivo em me especializar e por tornar esta conquista mais suave, vocês são a engrenagem que me movimenta ao sucesso!

À minha orientadora e professora mais elegante da UFGD, **Silvana de Paula Quintão Scalon**, profissional exemplar e de extrema competência, que durante estes dois anos de convivência, ofereceu muito mais do que teoria, deixou transparecer o que há de mais bonito nela, sua humanidade. Obrigada por ter acolhido uma desconhecida e por todos os conselhos, saiba que me esforcei ao máximo para corresponder a sua confiança.

À minha coorientadora, **Daiane Mugnol Dresch**, pelas horas discutindo sobre a “protusão da raiz: germinação ser ou não ser?!”, por se tornar bióloga só para me ajudar, ser a agrônoma que dá o diagnóstico das minhas plantas, por aturar minhas perguntas cabulosas, me ensinar um pouquinho de tudo, técnicas de laboratório e fotografia (devo a você a belas imagens das lenticelas), estatística, plotagem de gráficos e por ser minha companheira do cafezinho (e o fato de eu não tomar café não faz muita diferença, porque ela dá conta da minha parte). A qualquer hora, dia, fim de semana, ela estava lá pronta para ajudar... E a gente perturbando sábado de manhaaã... Não bastasse tudo isso, no momento mais difícil da minha vida (Momento que meu pai sofreu um AVC), sem pedir nada em troca, ela se fez a melhor amiga que alguém pode ter, junto com a professora **Silvana**, a **Larissa Faterelli Bento** e a professora **Glaucia** trouxe conforto e carinho... Passem todos os anos da vida, jamais conseguirei agradecer o que representam pra mim, sem o apoio de vocês não seria possível continuar esse trabalho.

À todos os meus professores que contribuíram de alguma forma para minha formação e me inspiram o lindo dom da docência. Em destaque, **Antônio Luciano da Costa Nunes** por me inspirar a ser Bióloga, a **Glaucia Almeida de Moraes**, que é muito mais que uma professora (segunda mãe) e me ajudou nos primeiros passos na botânica e mostrou a nobre função da pesquisa, a **Mara “Maravilhosa” Mussury** pela amizade e todos

os ensinamentos, a *Maria do Carmo Vieira* pela doçura que inspira e a *Kely de Picoli Souza* por ser uma profissional de excelência e que me ensinou a melhorar sempre.

Agradeço aos Biólogos (*Mãe, Pai, Noivo, Irmão e Prof<sup>a</sup> Glaucia*) que auxiliaram nas coletas das pouquíssimas 5 mil sementes utilizadas neste trabalho e ao *Isac* (Bolsista de Iniciação científica júnior - ICJr) que no sol árduo me ajudou a lavar os mais de 2000 tubetes de escovinha - um a um.

Aos *colegas de laboratório*, por curiosamente me ajudarem a desvendar os segredos recônditos de *Ormosia arborea*, especialmente aos que desfrutei harmoniosa convivência e que se tornaram verdadeiros amigos, *Daiane M. Drech, Larissa F. Bento, Vanessa de Mauro Barbosa Freitas, e Julielen Zanetti Brandani*. O mundo precisa de mais pessoas dispostas a ajudar, assim como vocês. Vocês são insubstituíveis!

Aos *colegas de turma*, de modo especial ao *Mário* e a *Nathaskia Nunes* pelas contribuições nos nossos trabalhos em grupo, as referências sempre atualizadas e pela companhia na biblioteca para estudar para provas de fisiologia até altas horas. Compreender a eficiência quântica do PSII, com a companhia de vocês corroborou com um momento mais leve e divertido!

Aos *técnicos e funcionários da UFGD*, em especial ao *Paulo* (Secretário do programa), *Fabício* (Funcionário da casa de vegetação), *Juliana* (Técnica do laboratório de botânica), *Suzana* (Técnica do laboratório de plantas medicinais), *Taiany* e *Arlene* (Técnicas do laboratório de morfoanatomia animal) pela paciência e atenção comigo e minhas plantas.

À *CAPES* por ter dado início e a *Fundect-MS* por dar sequência a concessão de bolsa de estudo (Processo: 23/200.550/2014), elemento essencial para que conseguisse terminar este trabalho com excelência.

À *UFGD* e ao *Programa de Pós-graduação em Biologia Geral/Bioprospecção* pela oportunidade, confiança, recurso financeiro e local apropriado para a realização deste trabalho.

À *banca examinadora* da qualificação e defesa pela solicitude em dispensar um precioso tempo na leitura deste material e pelas valiosas colaborações.

Aos *verdadeiros amigos* que não estiveram tão próximos, mas não deixaram de torcer por mim e de dizer palavras de apoio, que me fizeram perceber o quanto sou capaz. Em especial as *Belas* e as *ex-MCSC* que usaram a tecnologia pra estarem sempre por perto.

A cada um dos meus *alunos*, da educação infantil ao ensino médio, é por vocês que busco melhorar e mantenho acesa a chama do saber, na certeza que não contribuirei somente na formação de cientistas, mas de grandes profissionais nas diversas áreas do conhecimento.

E por fim, não pensem que me esqueço de Deus neste momento, mas encontro em vocês a presença dele e sei que respeitando seu maior mandamento “Amar ao próximo como a ti mesmo!” estou sendo grata todos os dias. Obrigada *DEUS* pelos anjos que me enviaste e pelo privilégio de neste lindo dia, celebrar esta conquista que significa mais do que as palavras podem expressar!

*Queridos et al.* assumo que o melhor desta dissertação vem da valiosa contribuição de todos vocês. Os erros remanescentes são meus!!! Saibam que um simples: “Obrigada!” não é capaz de representar minha gratidão, porém não encontrei no dicionário algo que conseguisse dar tal significado ao meu sentimento. Afinal, vocês foram a luz do sol que desponta atrás da nuvem e fazem as leituras de fotossíntese acontecer. Bem, pensando melhor foram mais que isso, porque essa luz é colorida e carinhosa e fizeram germinar em mim uma força que nem eu sabia que tinha, descobri que sou fotoblástica positiva que com a luz que recebo de vocês posso enfrentar as barreiras, por isso deixo aqui registrado, por palavras que transcendem as frases, meus sinceros agradecimentos por me mostrarem às virtudes que fazem uma profissional ser grande e diferenciada...

*E sigo nesta construção...*



*"As Árvores são poemas que a Terra escreveu para o Céu"*  
*(Gibran Khalil Gibran)*

*Plante Poemas!!!*

## RESUMO

O alagamento do solo restringe a disponibilidade de oxigênio necessário para a germinação de sementes e o crescimento de plantas, no entanto, ajustes fisiológicos, morfológicos, anatômicos e/ou metabólicos adaptativos envolvendo respostas plásticas fenotípicas de indivíduos são mecanismos que auxiliam a ocupar áreas inundáveis e a ampla gama de estratégias desenvolvidas pelas plantas para sobreviver nestas condições dependem não só da espécie, mas também da intensidade e duração do estresse. Assim, esta pesquisa objetivou avaliar o efeito de diferentes períodos de alagamento na germinação, emergência e crescimento de *Ormosia arborea*. Para tanto, sementes escarificadas por 15 minutos em ácido sulfúrico ou intactas (sem tratamento pré-germinativo) foram submersas por 0, 15, 30 e 45 dias e, após cada tempo de submersão, as sementes intactas foram escarificadas por 0, 5, 10 e 15 minutos em ácido sulfúrico, para então serem semeadas em tubetes e em papel Germitest®, para caracterizar emergência e germinação, respectivamente. Mudanças também foram alagadas por diferentes períodos (0, 15, 30, 45 e 60 dias) e ao final de cada período de alagamento, estas foram drenadas para a avaliação da recuperação 75 dias após a saída das mudas do alagamento (pós-alagamento). Verificou-se que, sementes intactas são tolerantes a submersão, mas perdem rapidamente a viabilidade quando a dormência tegumentar é superada. Esta resposta indica que o tegumento impermeável e rígido da semente é uma importante característica para tolerar condições adversas e impedir a inviabilidade. As mudas de *O. arborea* sobreviveram sob alagamento, inclusive ao pós-alagamento apresentando hipertrofia lenticelar e mudanças no ângulo da folha, mas durante os períodos mais longos de alagamento as mudas reduziram a eficiência quântica do PSII e trocas gasosas (exceção da concentração interna de CO<sub>2</sub> que aumentou neste período). Durante o restabelecimento pós-alagamento o metabolismo foi retomado, no entanto as taxas fotossintéticas e eficiência da carboxilação não foram recuperadas completamente quando submetidas ao alagamento mais prolongado (60 dias), também não foi observada recuperação da condutância estomática e eficiência do uso da água ao nível do controle independente do período de alagamento. O Potencial hídrico foliar e a anatomia da folha permaneceram semelhante as mudas controle, apresentando apenas diferenças na espessura da nervura central, feixe vascular, abertura e índice estomático. Estes ajustes fisiológicos e morfoanatômicos apresentados não prejudicaram o crescimento de *O. arborea* que não deixou de acumular massa seca durante todo o experimento e investiu em altura pós-alagamento, demonstrando sua plasticidade fenotípica e indicando potencial de sobrevivência e tolerância em áreas temporariamente inundadas.

**Palavras-chave:** Ecofisiologia vegetal, Submersão, Inundação, Olho de cabra, Plasticidade fenotípica.

## ABSTRACT

Soil flooding restricts the availability of oxygen required for seed germination and plant growth; however, adaptive physiological, morphological, anatomical and / or metabolic adjustments involving phenotypic plastic responses of individuals are mechanisms that help occupy flooded areas and the wide range of strategies developed by plants to survive in these conditions depend not only on the species, but also on the intensity and duration of stress. Thus, this research aimed to evaluate the effect of different periods of flooding on the germination, emergence and growth of *Ormosia arborea*. For this, seeds scarified for 15 minutes in sulfuric acid or intact (without pre-germination treatment) were submerged for 0, 15, 30 and 45 days and, after each submersion time, the intact seeds were scarified by 0, 5, 10 and 15 minutes in sulfuric acid, to be seeded in tubes and Germitest® paper, to characterize emergence and germination, respectively. Seedlings were also flooded for different periods (0, 15, 30, 45 and 60 days) and at the end of each flooding period, they were drained for recovery evaluation 75 days after leaving the floodplain (post-flooding). It has been found that intact seeds are tolerant to submersion, but rapidly lose viability when integument dormancy is overcome. This response indicates that the waterproof and rigid integument of the seed is an important characteristic to tolerate adverse conditions and to prevent inviability. *O. arborea* seedlings survived under flooding, including post-flooding, with lenticel hypertrophy and changes in leaf angle, but during the longer flooding periods the seedlings reduced the quantum efficiency of PSII and gas exchange (except for the internal concentration of CO<sub>2</sub>, which increased in this period). During post-flooding restoration the metabolism was resumed, however photosynthetic rates and carboxylation efficiency were not fully recovered when submitted to prolonged flooding (60 days), neither recovery of stomatal conductance nor water use efficiency was observed at the level of control regardless of the flooding period. The leaf water potential and the leaf anatomy remained similar to the control seedlings, presenting only differences in the thickness of the central vein, vascular bundle, opening and index stomatal. These physiological and morpho-anatomical adjustments did not affect the growth of *O. arborea*, which did not stop accumulating dry mass during the experiment and invested in height post-flooding, demonstrating its phenotypic plasticity and indicating potential for survival and tolerance in temporarily flooded areas.

**Keywords:** Plant ecophysiology, Submersion, Inundation, Olho de cabra, Phenotypic plasticity.

## SUMÁRIO

<b>REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>11</b>
Floresta Ciliar.....	11
Alagamento na germinação de sementes.....	12
Respostas de plantas ao alagamento.....	14
Respostas de plantas pós-alagamento.....	17
Descrição botânica de <i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms.....	19
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>24</b>
Objetivo Geral.....	24
Objetivos Específicos.....	24
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>25</b>
<b>CAPÍTULO I: COMPORTAMENTO DE SEMENTES DE <i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms (FABACEAE) À ESCARIFICAÇÃO E SUBMERSÃO EM ÁGUA.....</b>	<b>35</b>
Resumo.....	36
Introdução.....	37
Material e Métodos.....	38
Resultados.....	41
Discussão.....	45
Conclusão.....	49
Referências.....	50
<b>CAPÍTULO II: RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE MUDAS DE <i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms (FABACEAE) SOB ALAGAMENTO E PÓS-ALAGAMENTO.....</b>	<b>55</b>
Resumo.....	56
Introdução.....	57
Material e Métodos.....	58
Resultados.....	62
Discussão.....	80
Conclusão.....	91
Referências.....	92

<b>APÊNDICES</b> .....	<b>101</b>
APÊNDICE A - Visão geral da montagem dos experimentos do capítulo I.....	102
APÊNDICE B - Tabelas do quadrado médio do resíduo referente ao Capítulo I.....	103
APÊNDICE C - Tabelas do quadrado médio do resíduo referente ao Capítulo II.....	104

## REVISÃO DE LITERATURA

### Floresta Ciliar

Florestas ciliares conhecidas também como formações florestais ribeirinhas, matas de galeria e matas ripárias, são aquelas que recobrem as margens de rios e de suas nascentes, e estão presentes em todos os domínios fitogeográficos brasileiros (KUNTSCHIK; EDUARTE; UEHARA, 2011), exercendo função protetora sobre os recursos naturais bióticos e abióticos (DURIGAN; SILVEIRA, 1999), uma vez que além de proteger os mananciais, funcionam como refúgio, abrigo e fonte de alimento para a fauna (ALBUQUERQUE et al., 2010).

As florestas ciliares, assim como outras formações florestais, mesmo protegidas por legislação específica, também são alvo da degradação devido à conversão destas em terras agrícolas, além de outras ações antrópicas, o que resulta em altas taxas de perda de biodiversidade (BAPTISTA-MARIA et al., 2009).

Diante da importância que as matas ciliares apresentam, ações têm sido realizadas para restaurar estas áreas, mas muitas vezes estes esforços são dificultados pelo conhecimento limitado do comportamento das espécies vegetais, especialmente sobre a fase de germinação de sementes (LUCAS et al., 2012), já que uma das mais importantes decisões para garantir o sucesso da restauração é a escolha de espécies adaptadas (SOBANSKI; MARQUES, 2014).

A proximidade com os cursos d'água torna as florestas ciliares locais propensos ao alagamento do solo (KUNTSCHIK; EDUARTE; UEHARA, 2011), que pode ser sazonal (periódico) ou permanente (KISSMANN et al., 2014) e causa respostas acentuadas de estresse, sendo determinante na distribuição, composição e diversidade de espécies (AYRES, 2006).

Parolin (2009) comenta em sua revisão que a condição de alagamento impõe restrição de disponibilidade de oxigênio dissolvido, mudanças drásticas na disponibilidade de dióxido de carbono, nutrientes minerais e concentrações de fitotoxinas, aumento da decomposição anaeróbia da matéria orgânica, aumento da solubilidade de substâncias minerais potencialmente tóxicas tais como íons ferrosos, e privação de luz. Todos estes fatores atuam na seleção natural das espécies que vivem em florestas inundáveis (SILVA et. al, 2012).

## **Alagamento na germinação de sementes**

Sobrevivência de sementes, germinação e sobrevivência das plântulas são as fases mais críticas de uma comunidade vegetal e são fortemente dependentes do lugar aonde a semente chega após a dispersão (CALVIÑO-CANCELA, 2002).

Algumas sementes caem na água após libertação da planta-mãe (MORA; RAMÍREZ; FEEST, 2013), podendo ser em poças d'água formadas em solos mal drenados nas florestas ripárias (KISSMANN; HABERMANN, 2013), no rio onde são carregadas pela correnteza (AYRES, 2006) ou ainda em solos encharcados. Assim, diferentes concentrações de oxigênio são encontradas em ambientes alagáveis e a tolerância a estas condições varia significativamente entre as espécies (OKAMOTO; JOLY, 2000).

Quando as sementes caem em áreas alagáveis elas podem afundar ou, devido à presença de estruturas externas do fruto e da semente (por exemplo, tecidos impermeáveis, apêndices, pelos, pericarpo ou asas), podem flutuar e permitir o movimento de propágulos por água (hidrocoria), mas também podem estar relacionadas com a dispersão pelo vento (anemocoria) e por animais (zoocoria) (PAROLIN et al., 2010). Estas estruturas externas podem ainda representar uma barreira que impede a rápida embebição das sementes, e possivelmente a germinação prematura (MORA; RAMÍREZ; FEEST, 2013).

Diante da condição adversa imposta pelo alagamento, principalmente pela baixa disponibilidade de O<sub>2</sub>, os padrões germinativos das espécies podem ser alterados e diferentes respostas à inundação são descritas, incluindo: capacidade de germinar em condição de hipóxia com o mesmo desempenho em comparação com condições de normóxia (KISSMANN; HABERMANN, 2013), melhores taxas de germinação, como também uma redução neste processo (MELO et al., 2015), inviabilidade das sementes (KISSMANN et al., 2012), e inibição da germinação, porém independentemente do mecanismo pelo qual o alagamento suprime a germinação, algumas espécies têm seu poder germinativo aumentado quando retiradas da submersão (LUCAS et al., 2012).

O fato de espécies colonizadoras de sítios inundados serem incapazes de germinar nestes ambientes, a princípio, parece um paradoxo, no entanto estudos tem demonstrado que a sazonalidade da inundação está associada a ajustes dos eventos fenológicos (FERREIRA; RIBEIRO, 2001). *Talauma ovalata* A. St.-Hil., por exemplo, espécie nativa de áreas alagadas e que não germina quando submersa, dispersa suas

sementes na estação seca (CASTAN et al., 2007). Por outro lado, *Calophyllum brasiliense* Camb., que também não germina submersa apesar de ocorrer em áreas inundáveis, dispersa seus frutos na estação chuvosa, mas suas sementes se mantêm viáveis por pelo menos três meses, e ao encontrar microsítios favoráveis, germinam (MARQUES; JOLY, 2000). Além da sincronia do período germinativo com a estação seca, o estabelecimento desta espécie é dada à alta tolerância das plântulas a inundação (MARQUES; JOLY, 2000).

Durante o alagamento as sementes que não perdem a viabilidade podem flutuar durante longos períodos e/ou germinar enquanto flutuam ou permanecem submersas, algumas espécies apresentam apenas a protusão da raiz, outras formam plântulas totalmente desenvolvidas, emitindo raiz, cotilédones e folhas primárias (PAROLIN, 2009), mas em alguns casos com retardo da emergência do epicótilo (SCARANO; PEREIRA; ROCAS, 2003).

Este comportamento de formar plântulas durante o alagamento pode aumentar as taxas de recrutamento, pois ao final da estação de cheia as plântulas estarão prontas para se estabelecerem no ambiente, por outro lado, este mecanismo nem sempre é uma garantia de estabelecimento, pois plântulas de algumas espécies não são capazes de sobreviver em um solo mais drenado (MELO et al., 2015; PAROLIN, 2009), sugerindo que neste caso a capacidade de colonizar zonas úmidas parece estar relacionada com mecanismos de dormência que impedem ou atrasam a germinação em água (MELO et al., 2015).

Sementes com dormência podem superá-la após passar por um período de hipóxia (BASKIN; BASKIN; CHESTER, 2000; LUCAS et al., 2012) e a capacidade de atrasar ou impedir a germinação de sementes pode ser imposta pela impermeabilidade e rigidez do tegumento que evita a embebição das sementes, mesmo após submersão prolongada (MELO et al., 2015). Tegumentos espessos (mas permeáveis) também parecem aumentar a longevidade de sementes, no entanto, para 3 espécies do gênero *Styrax*, tegumentos de sementes relativamente espessos não oferecem uma barreira para a absorção de água das sementes (embebição) levando à inviabilidade das sementes (KISSMAM et al., 2012).

Estes exemplos de diferentes estratégias de germinação permitem o estabelecimento de plantas num ambiente que é restrito para a maioria das espécies arbóreas concorrentes (KOLB; JOLY, 2010). Mas, apesar da importância deste assunto para o manejo e restauração ambiental, pouco se sabe sobre o comportamento



germinativo da maioria das espécies lenhosas de florestas alagáveis (LUCAS et al., 2012). E o conhecimento sobre como o estresse hídrico interfere na germinação tem especial importância para a ecofisiologia, na avaliação dos limites de tolerância e capacidade de adaptação das espécies (LARCHER, 2004).

### **Respostas de plantas ao alagamento**

Para reintroduzir espécies nativas e gerenciar áreas naturais é essencial compreender o comportamento e as estratégias que permitem às espécies sobreviver em ambientes sob forte estresse fisiológico (OLIVEIRA; JOLY, 2010).

O alagamento é um fator que causa repostas acentuadas de estresse (AYRES, 2006) e quando as plantas são submetidas ao estresse, inicialmente passam por uma fase de alarme, seguidas da perda de estabilidade das estruturas e funções responsáveis pelas atividades vitais (LARCHER, 2004). Se a intensidade do fator de estresse não for alterada, as sínteses protéicas reconstituirão as substâncias de proteção e o organismo tem suas funções estabilizadas novamente - fase de resistência - esta fase pode permanecer elevada por algum tempo após o distúrbio ter ocorrido, mas se o estresse é demorado ou a intensidade aumenta, a planta fica suscetível a injúrias permanentes ou a morte (LARCHER, 2004).

Neste panorama as plantas têm desenvolvido mecanismos complexos, incluindo respostas em todos os níveis de organização, desde alterações fisiológicas, morfo-anatômicas, bioquímicas e etológicas (comportamentais), bem como uma combinação destas, que podem reduzir o efeito danoso do estresse e garantir o crescimento e/ou sobrevivência sob condições de alagamento (MEDINA et al., 2009; SILVA et al., 2012).

Água em excesso pode asfixiar as raízes das plantas terrestres, devido uma redução do oxigênio do solo, impedindo as trocas gasosas entre raízes, rizosfera e o ambiente aéreo (KERBAUY, 2004). Com isso, espera-se que o crescimento da raiz seja baixo (LOPEZ; KURSAR, 2003), pois os ápices do sistema radicial geralmente apresentam morte celular (GRISI et al., 2011), porém a produção de raízes adventícias pode compensar a redução de biomassa radicular (MAURENZA et al., 2012).

Estas raízes formadas durante as condições de hipoxia quando comparadas com raízes laterais primárias são mais ramificadas, superficiais e possuem maior quantidade

de aerênquima, conseqüentemente, são mais eficientes no transporte de água, oxigênio e íons (VISSER et al., 1997).

Apesar de o crescimento poder ser reduzido em plantas alagadas quando comparadas com as plantas não alagadas, o fato de manterem ou aumentarem o peso seco em relação ao início do alagamento, mostram que as plantas podem continuar acumulando biomassa enquanto inundadas, critério utilizado para classificar espécies como tolerantes (LOBO; JOLY, 2000).

Como a deficiência de  $O_2$  é uma das perturbações mais importantes do alagamento, plantas tolerantes têm ou iniciam o desenvolvimento de estruturas que facilitam a difusão de gases, tais como a formação de raízes adventícias, aerênquimas (VOESENEK et al., 2016) e a habilidade de formar ou aumentar o número de lenticelas (KOZLOWSKI, 1997).

Espécies pouco tolerantes também podem produzir lenticelas em resposta ao alagamento, mostrando que nem sempre o surgimento destas estruturas está estreitamente correlacionado à tolerância (LOPEZ; KURSAR, 2003), sendo muitas vezes resultantes de alterações no balanço hormonal (FERREIRA; RIBEIRO, 2001).

Esta variação nos níveis hormonais, principalmente o aumento do ácido abscísico (ABA), auxina, etileno e seus precursores e a queda das citocininas e ácido giberélico durante o alagamento podem interferir no comportamento das espécies (LARCHER, 2004). Cortezi e Colli (2011) destacaram em sua revisão que durante o alagamento as plantas estimuladas pela alteração no nível de etileno apresentam epinastia, senescência precoce e abscisão foliar, redução do crescimento, hipertrofia da base do caule, formação de lenticelas e desenvolvimento de raízes adventícias.

O conteúdo de ABA em folhas e seiva e o decréscimo conhecido na condutância estomática ( $g_s$ ) aparenta uma relação positiva entre ABA e fechamento dos estômatos (HERRERA, 2013). O aumento da concentração do ABA apresenta relação muito eficaz no fechamento estomático, reduzindo a perda de água por transpiração (LARCHER, 2004; TAIZ; ZEIGER, 2013). Batista et al. (2008) sugerem que junto com o aumento de ABA a queda das citocininas também pode estar interferindo no movimento estomático de *Cecropia pachystachya* Trécul.

A rápida redução da  $g_s$  pode ser particularmente importante para a sobrevivência das plantas sob alagamento, pois evita a transpiração excessiva em condições em que a capacidade de absorção de água está prejudicada (KISSMANN et al., 2014). Na maioria das espécies tolerantes à inundaçã, a diminuição inicial da  $g_s$  frequentemente é seguida

por uma recuperação (reabertura estomática) (KOZLOWSKI, 1997). No entanto, nem todas as espécies consideradas tolerantes à inundação apresentam esta resposta de reabertura dos estômatos ainda sob condições de alagamento (LOPEZ; KURSAR, 2003).

Sob alagamento, a redução inicial na  $g_s$  em espécies intolerantes, é acompanhada pela diminuição do potencial hídrico da folha ( $\Psi_w$ ) (HERRERA, 2013), mas para muitas espécies sob condições de alagamento, baixa  $g_s$  ocorre sem reduções em  $\Psi_w$  (KOZLOWSKI, 1997), inclusive, algumas espécies tolerantes apresentam aumento do  $\Psi_w$  durante o alagamento (HERRERA, 2013). O fechamento de estômatos e, portanto, a redução da transpiração e a manutenção do potencial de água nas folhas, pode inibir a dessecação (DAVANSO et al., 2002), já que baixos valores de  $g_s$  geralmente observadas em plantas alagadas não estão necessariamente associadas com desidratação da folha (KISSMANN et al., 2014).

Além do fechamento de estômatos, plantas submetidas ao alagamento apresentam queda das folhas (OLIVEIRA; JOLY, 2010), o que compromete a fotossíntese. As reduções na fotossíntese foram relatadas para muitas espécies submetidas ao alagamento (KISSMANN et al., 2014; KOZLOWSKI, 1997; LIU et al., 2014; MAURENZA et al., 2012), e esta entre as principais consequências da depleção de oxigênio (LOPEZ; KURSAR, 2003), mas nem sempre estão associadas à queda da  $g_s$  (limitação estomática) visto que limitações não-estomáticas também são relatadas (HERRERA, 2013).

Quando a queda fotossintética é atribuída a limitação estomática (fechamento estomático) ocorre um aumento no valor limite estomatal ( $L_s$ ) e um declínio na concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), pois o fechamento estomático prejudica a capacidade da planta de capturar  $\text{CO}_2$ , todavia, se  $C_i$  aumenta em resposta ao declínio na taxa de fotossintética ( $A$ ) e do  $L_s$ , as mudanças na fotossíntese devem ser atribuídas principalmente à limitação não-estomática (LIU et al., 2014).

Liu et al. (2014) observaram em sua revisão que, no caso de limitações não-estomática, a  $A$  pode diminuir por diferentes causas, incluindo: diminuição do teor e da atividade da enzima carboxilase/oxigenase bisfosfato 1,5-ribulose, a inibição do transporte fotossintético de elétrons, fosforilação fotossintética, a regeneração da ribulose 1,5-bisfosfato, as desordens metabólicas de oxigênio ativo; e aumentos de etileno e outros hormônios endógenos.

A fluorescência da clorofila *a*, um parâmetro robusto que mede a eficiência do aparelho fotossintético (MAXWELL; JOHNSON, 2000), também pode diminuir durante a inundação (MAURENZA et al., 2012) indicando estresse (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Apesar das respostas morfo-anatômicas ao alagamento das raízes e caules de árvores tropicais serem bem relatadas (raízes adventícias, lenticelas hipertrofiadas e aerênquimas) estudos sobre a anatomia foliar são mais escassos. Herrera (2013) sugere que a anatomia foliar se mantém praticamente inalterada independentemente da fase do ciclo de inundação.

Observando a anatomia foliar de 9 espécies tolerantes ao alagamento desenvolvidas em solo drenado ou inundado, nenhuma diferença quantitativa foi encontrada entre as folhas, com exceção de uma redução na espessura da folha inteira em *Eschweilera tenuifolia* (Berg.) Miers., *Pouteria orinocoensis* (Aubr.) Penn. Ined. e *Symmeria paniculata* Benth., e uma mudança na contribuição do parênquima paliçádico em *E. tenuifolia*, na qual uma redução da espessura da folha e/ou a espessura do parênquima pode estar relacionada ao aumento da condutância mesofilar e, conseqüentemente, da *A* (HERRERA; ESCALA; RENGIFO, 2009).

Herrera (2013) defende que o alagamento não é estressante para as plantas de áreas úmidas, mas apenas para as plantas de terra firme (não adaptadas), estas respostas inicialmente "negativas" de plantas tolerantes à inundação fazem parte da adaptação. Mas apesar das crescentes pesquisas sobre as respostas de plantas ao alagamento, ainda existem limitações sobre o grau de tolerância das espécies a inundação, pois não existem padrões estabelecidos para esta classificação (FERREIRA; RIBEIRO, 2001).

### **Respostas de plantas pós-alagamento**

Muitas espécies apresentam tolerância à inundação, inclusive espécies que enfrentam pouca ou nenhuma inundação em seus habitats, entretanto estas não conseguem se estabelecer em ambientes inundáveis (KISSMANN et al., 2014). Isso porque a diversidade de espécies nas áreas sujeitas à inundação sazonal não está relacionado apenas com a tolerância ao alagamento, mas também com tolerância a condições de pós-alagamento, que envolve períodos com menor disponibilidade de água (LOPEZ; KURSAR, 2003). Além disso, espécies com alta tolerância à inundação geralmente têm baixa tolerância à seca (LUO; SONG; XIE, 2008).

A capacidade de restabelecimento pós-injúrias provocadas pelo alagamento é crucial para o sucesso do estabelecimento das plantas após o período de submersão (LUO et al., 2011), pois, a rápida exposição a uma condição na qual o solo está com uma melhor drenagem, pode expor a planta ao estresse pela troca radical da condição ambiental, por isso, quando retiradas do alagamento plantas intolerantes estão sujeitas a danos oxidativos severos quando em contato com o oxigênio, o que pode acarretar a morte do indivíduo (RAWYLER; ARPAGAUS; BRAENDLE, 2002).

A capacidade de uma espécie de se manter viva em habitats temporariamente inundados pode ser melhor explicada por uma combinação de estratégias adaptativas voltadas para recuperação dos danos causados durante a inundação (LOPEZ; KURSAR, 2003). Dentre as estratégias, o desenvolvimento de raízes longas ou o maior acúmulo de biomassa radicular, pode ser o fator fisiológico primário que define a composição de espécies de habitats temporariamente inundados, visto que raízes mais profundas são mais resistentes à condição de pós-alagamento, quando a disponibilidade hídrica é reduzida (LOPEZ; KURSAR, 2003), favorecendo assim a sobrevivência dos indivíduos.

Apesar disso, para uma planta ser considerada tolerante à anoxia e/ou hipoxia não é necessário que cada órgão ou tecido sobreviva à privação de oxigênio, numa visão ecológica, o que é necessário é a sobrevivência de órgãos essenciais para a regeneração de toda a planta pós-inundação, e como as raízes são relativamente sensíveis à privação de oxigênio a capacidade de sobrevivência da maior parte das espécies tolerantes reside na parte aérea ou rizomas (SCHLÜTER; CRAWFORD, 2001). Em várzeas amazônicas, por exemplo, mesmo as plantas que perdem todas as folhas sobrevivem por longos períodos de submersão, e ao final do alagamento as raízes recomeçam o crescimento e novas folhas se desenvolvem (PAROLIN, 2009).

O mais importante para uma rápida recuperação é manter o aparato fotossintético, pelo menos, em condições de reiniciar logo após a inundação (WALDHOFF; JUNCK; FURCH, 2000). Comparações do desenvolvimento de folhas de espécies de várzeas amazônicas, submersas em luz e escuro revelaram que aquelas mantidas em luz, aparentemente, não sofrem nenhum comprometimento irreversível do aparelho fotossintético, com base em análises de  $F_v/F_m$  e o rearranjo do centro de reação do PSII ocorre poucas horas após o fim da submersão ou em até 3 semanas, entretanto, não tem sido relatada a recuperação de valores próximos de 0 (PAROLIN, 2009).

Uma razão  $F_v/F_m$  abaixo de 0,2 - 0,3 é utilizada para indicar senescência ou danos irreversíveis, no entanto, em espécies de plantas amazônicas, as folhas estavam meramente em repouso, uma vez que a razão  $F_v/F_m$  retornou aos valores normais após 6 dias, indicando que não há danos irreversíveis no aparato fotossintético que estava dormente (PAROLIN, 2009). Esta capacidade acentuada para compensar o período de repouso induzida pela submersão é demonstrada por um crescimento rápido na altura das plantas pós-alagamento (PAROLIN, 2001).

Assim sendo, as respostas pós-alagamento podem desempenhar um papel muito importante na distribuição e abundância das espécies em habitats inundáveis (LOPEZ; KURSAR, 2003). Por outro lado, apesar dos estudos sobre a tolerância ao alagamento terem progredido muito, inclusive em nível molecular, pouco se sabe sobre o estresse pós-alagamento (VOESENEK et al., 2016).

### **Descrição botânica de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms**

*Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae: Papilionoideae), conhecida popularmente como olho-de-cabra, tento, pau-ripa e coronheira (CARVALHO, 2008), é uma espécie nativa e endêmica do Brasil que ocorre nos domínios fitogeográficos de Cerrado e Mata Atlântica (CARDOSO; MEIRELES, 2015). Existem registros de sua ocorrência natural desde a Bahia, passando por Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, até Santa Catarina, podendo se estabelecer em ambientes ripários (Figura 1a) ou em solos bem drenados (CARVALHO, 2008).

Possui copa arredondada, tronco reto ou levemente tortuoso, com casca externa (ritidoma) rugosa (CARVALHO, 2008). O caule jovem é verde-escuro com inúmeras lenticelas, sendo as estrias e fendas facilmente visualizadas com auxílio de lupa (GURSKI; DIAS; MATTOS, 2012).

As folhas simples com pilosidade nas nervuras da face abaxial (GURSKI; DIAS; MATTOS, 2012), na fase jovem, tornam-se compostas, sendo observada heterofilia. Estas folhas são então classificadas como imparipenadas e compõem-se de folíolos coriáceos, glabros, com nervuras bem salientes (CARVALHO, 2008), mudam a filotaxia de oposta para alterna, possuem pecíolo curto piloso (GURSKI; DIAS; MATTOS, 2012) com duas estipelas persistentes na base de cada folha e apresentam nictinastia descendente (RODRIGUES; TOZZI, 2007) denominada como “tipo A” por Baudet (1974), ou seja, voltam-se para baixo e expõem sua face adaxial.

Suas flores são zigomorfas, hermafroditas, nectaríferas, levemente odoríferas (GONÇALVES et al., 2008), reunidas em panículas amplas, terminais de cor violácea-clara até lilás, que surgem de outubro a novembro e após serem fecundadas dão origem a frutos com pericarpo lenhoso, com uma, ou raramente, três sementes (CARVALHO, 2008).

Frutos de *O. arborea* mantêm uma conexão morfológica com suas sementes através do funículo, mesmo depois da sua deiscência completa e a maturidade das sementes (Figura 1b) (BRANCALION et al., 2010), podendo permanecer conectados a planta-mãe por até 3 anos, o que permite um aumento do período de dispersão de sementes (GALETTI, 2002).

Suas sementes em formato ovado-arredondado, com tegumento de textura lisa (GURSKI; DIAS; MATTOS, 2012) e de comportamento ortodoxo, após deiscência do fruto começam a ficar dormentes, com o teor de umidade reduzindo drasticamente o revestimento da semente manifesta mimetismo, adquirindo coloração vermelha, com uma pequena mancha negra em um dos lados (Figura 1c), sugerindo que este é um fenômeno fisiológico induzido pela luz (BRANCALION et al., 2010). Diversos autores destacam que a pigmentação do tegumento em sementes de Fabaceae tem relação com a baixa taxa de embebição (LEGESSE; POWELL, 1996; ASIEDU; POWELL, 1998; MERTZ et al., 2009).

O mimetismo é uma estratégia extremamente comum em Fabaceae, pela qual o tegumento, no caso de *O. arborea* bicolor, sem polpa ou arilo associado, imita um fruto carnoso, que atrai aves (GALETTI, 2002). Este sistema tem sido proposto como parasita, porque não prevê uma recompensa nutricional para potenciais dispersores de sementes, sendo mais eficiente em atrair frugívoros ingênuos que não tiveram experiência suficiente para saber que estas sementes miméticas efetivamente não oferecem recompensa (GALETTI, 2002).

Existe ainda a hipótese que este sistema seja mutualístico, e o tratamento abrasivo da ingestão de sementes miméticas por aves poderia servir para superar a dormência e permitir o aumento de germinação após a sua dispersão (FOSTER, 2008; FOSTER; DELAY, 1998; PERES; VAN ROOSMALEN, 1996). Entretanto, sementes de *O. arborea* ingeridas por aves apresentaram germinação inferior a sementes não ingeridas, semeadas sem tratamento prévio para superar a dormência (GALETTI, 2002).

Sementes de *O. arborea* apresentam dormência física, imposta pela impermeabilidade do tegumento (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006) e

possuem na composição alcalóides quinolizidínicos que fornecem proteção contra a predação, sem reduzir a dispersão (GUIMARÃES-JR. et al., 2003). Estes fatores contribuem para que as sementes depois que caem da planta-mãe permaneçam por longos períodos no chão da floresta (até 18 meses) sem depleção sensível por predadores ou patógenos (GALETTI, 2002).

Na composição das sementes foi observado também baixa concentração de polissacarídeos de reserva de parede celular (PRPC) demonstrando que sementes de *O. arborea* apresentam um baixo potencial para exploração de polissacarídeos funcionais (CLIPPEL et al., 2008).

*O. arborea* apresenta germinação do tipo hipógea criptocotiledonar (GURSKI; DIAS; MATTOS, 2012), com cotilédones armazenadores inseridos no tegumento da semente, não emergentes, permanecendo ao nível do solo (RODRIGUES; TOZZI, 2007; GURSKI; DIAS; MATTOS, 2012). O tipo de germinação criptocotiledonar observada em *O. arborea* pode estar relacionado à sua distribuição, uma vez que é comumente encontrada em formações vegetais sujeitas a condições climáticas adversas, em que o tegumento atuaria como barreira, protegendo os cotilédones (RESSEL et al., 2004).

No sistema radicial de *O. arborea* ocorrem numerosos nódulos, a partir do terceiro mês de desenvolvimento da plântula (GURSKI; DIAS; MATTOS, 2012) e o substrato indicado é terra de subsolo, visto que mudas de *O. arborea* se desenvolvem bem com baixa fertilidade (SILVA; MORAIS, 2013). Classificada como secundária tardia ou clímax, é uma espécie esciófila (CARVALHO, 2008), Koga e Scalon (2015) inclusive indicam sombreamento de 70% para a produção de mudas desta espécie.

Produzida por viveiristas, estes encontram dificuldades de propagação devido ao baixo índice de germinação para sementes não tratadas e o grande período de dormência (CARVALHO, 2008), além disso, a lenta emergência (entre 14 e 97 dias após semeadura) (ZAMITH; SCARANO, 2004) e a desuniformidade das mudas, seguida de crescimento lento, também são entraves, atingindo tamanho ideal para plantio cerca de 10 meses após a semeadura (CARVALHO, 2008).

O baixo índice de germinação em razão da dormência pode ser superado por escarificação química com ácido sulfúrico por 15 minutos, este método permite que a água seja absorvida e a raiz principal emitida depois de 72 horas, no final da fase II (SILVA et al., 2014). A escarificação mecânica também tem proporcionado bons

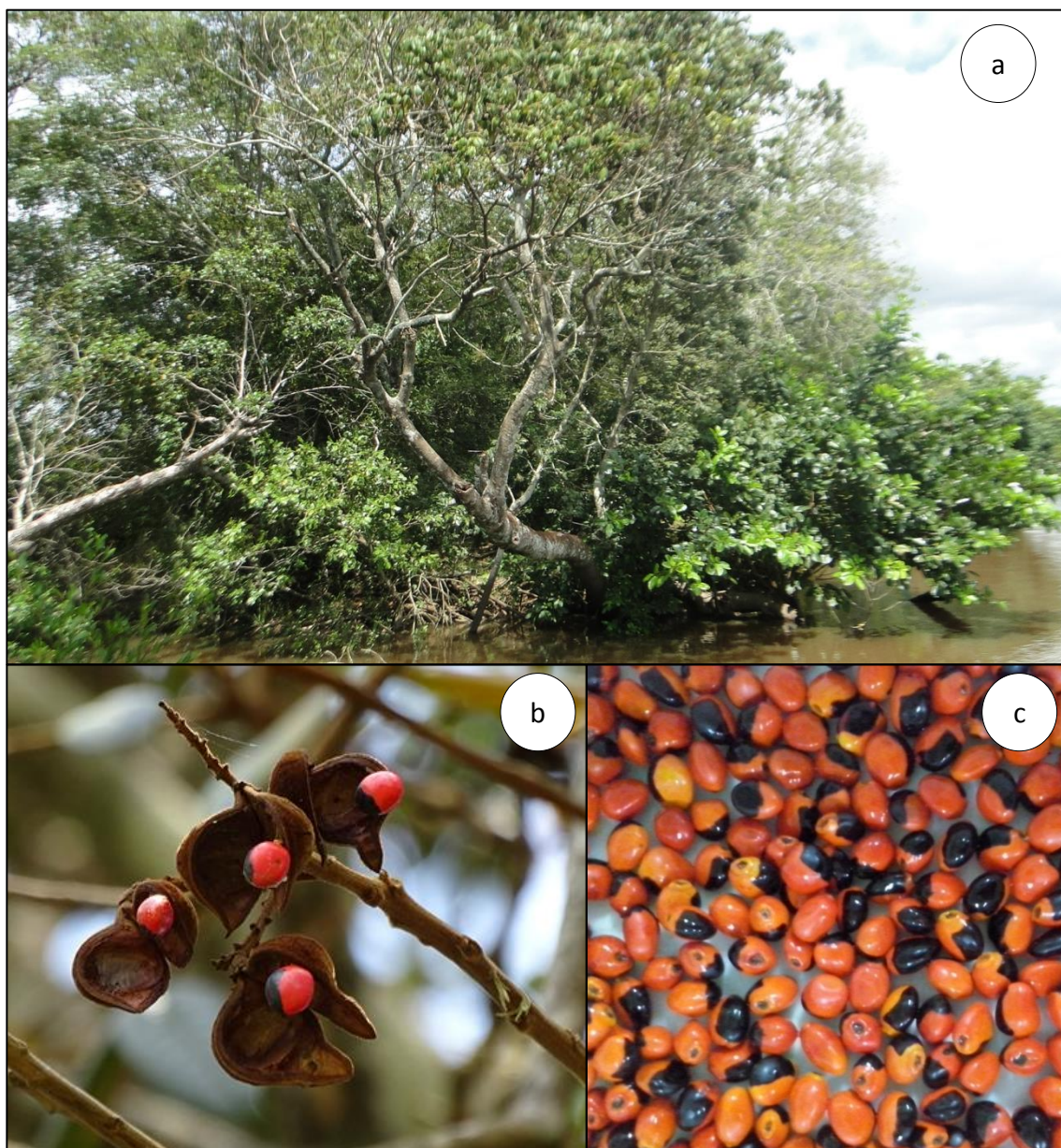


resultados (MARQUES; RODRIGUES; PAULA, 2004; LOPES; DIAS; MACEDO; 2004; BASQUEIRA et al., 2011).

Árvores desta espécie tem valor paisagístico por ser ornamental e possuir sombra frondosa (CARVALHO, 2008). O fato de a madeira ser resistente ao ataque de organismos xilófagos proporciona grande durabilidade, sendo própria para construção civil e para a marcenaria de luxo, além de ser uma espécie recomendada para arborização de ruas e avenidas e para plantios destinados à restauração de áreas degradadas (CARVALHO, 2008).

Suas sementes de coloração intensa são muito utilizadas por comunidades locais na produção de bijuterias e peças artesanais (CARVALHO, 2008) e na medicina popular, tostadas ou trituradas na forma de chá para dores na bexiga (SENS, 2002) e como contraceptivos (DUARTE; DRANKA; YANO, 2012). Diferentes espécies do gênero *Ormosia* também são utilizadas na medicina popular para vários fins, tais como sedativos, contraceptivo, ginecológico e distúrbios digestivos (BOURDY et al., 2000; DUARTE; DRANKA; YANO, 2012). Ensaios farmacológicos demonstraram ainda efeitos sedativos, atividades citotóxicas e antimicrobianas em outras espécies do gênero *Ormosia* (DUARTE; DRANKA; YANO, 2012).

Considerando ainda que por causa das constantes devastações esta em vias de extinção (PICK-UPAU, 2012), tornam-se indispensáveis ações que visem à conservação deste recurso genético com ampla aplicabilidade e alto potencial de utilização. Existem diversos estudos sobre a espécie, no entanto a grande maioria se limita a métodos para a superação da dormência física de suas sementes (BASQUEIRA et al., 2011; CURIEL; MORAES, 2011; GONÇALVES et al., 2011; MARQUES; RODRIGUES; PAULA, 2004; SILVA; MORAIS, 2012; TEIXEIRA et al., 2011; SILVA et al., 2014, LOPES; DIAS; MACEDO, 2004). O gênero *Ormosia* também é o mais utilizado em estudos que investigam a ecologia de sementes miméticas (PERES; VAN ROOSMALEN, 1996; FOSTER; DELAY, 1998; GALETTI, 2002; FOSTER, 2008; BRANCALION et al., 2010), porém investigações tratando outros temas ainda são escassos com a espécie foco deste trabalho.



**Figura 1.** Ocorrência natural de *Ormosia arborea* em vegetação ciliar do Rio Ivinhema, no município de Nova Andradina/MS. Visão geral do indivíduo adulto (a), detalhe de frutos (b) e sementes (c). Fotos: Fernanda Soares Junglos.

## OBJETIVOS

### Objetivo Geral

- Avaliar o efeito de diferentes períodos de alagamento na germinação, emergência e crescimento inicial de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms.

### Objetivos Específicos

- Avaliar se a escarificação das sementes de *O. arborea* interfere nas respostas à submersão em água;
- Testar se a submersão de sementes interfere na superação da dormência física e no vigor de plântulas de *O. arborea*;
- Conhecer as estratégias fisiológicas e morfoanatômicas de mudas *O. arborea* em resposta a diferentes períodos de alagamento do solo;
- Avaliar a capacidade de restabelecimento de *O. arborea* pós-alagamento;
- Fornecer informações sobre os mecanismos de sobrevivência dessas plantas diante do ciclo de alagamento/pós-alagamento, subsidiando projetos de restauração de áreas degradadas.

## REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, L. B.; ALONSO, A. M.; AQUINO, F. G.; REATTO, A.; SOUZA-SILVA, J. C.; LIMA, J. E. F. W.; SOUZA, A. C. S. A.; DOUZA, E. S. **Restauração ecológica de matas ripárias: uma questão de sustentabilidade**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2010. 77 p.

ASIEDU, E. A.; POWELL, A. A. Comparisons of the storage potencial of cultivars of cowpea (*Vigna unguiculata*) differing in seed coat pigmentation. **Seed Science and Technology**, v. 26, n. 1, p. 211-221, 1998.

AYRES, J. M. **As matas de várzea do Mamirauá**. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, 2006. 123 p.

BAPTISTA-MARIA, V. R.; RODRIGUES R. R.; DAMASCENO-JUNIOR, G.; MARIA, F. S.; SOUZA, V. C. Composição florística de florestas estacionais ribeirinhas no estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 23, n. 2, 2009.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M.; CHESTER, E. W. Effect of flooding on the annual dormancy cycle and on germination of seeds of the summer annual *Schoenoplectus purshianus* (Cyperaceae). **Aquatic Botany**, v. 67, n. 2, p. 109-116, 2000.

BASQUEIRA, R. A.; PESSA, H.; SOUZA-LEAL, T.; MORAES, C. P. Superação de dormência em *Ormosia arborea* (Fabaceae: Papilionoideae) pela utilização de dois métodos de escarificação mecânica em diferentes pontos do tegumento. **Revista em Agronegócios e Meio Ambiente**, v. 4, n. 3, p. 547-561, 2011.

BATISTA, C. U. N.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C.; PIMENTA, J. A. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trécul (Cecropiaceae): Aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 91-98, 2008.

BAUDET, J. C. Signification taxonomique des caracteres blastogèniques dans la tribu des Papilionaceae –Phaseoleae. **Bulletin du jardin botanique national de Belgique**, v. 44, n. 3/4, p. 259-293, 1974.

BOURDY, G.; DEWALT, S. J.; CHÁVEZ DE MICHEL, L. R.; ROCA, A.; DEHARO, E.; MUNÓZ, V.; BALDERRAMA, L.; QUENEVO, C.; GIMENEZ, A. Medicinal plants uses of the Tacana, an Amazonian Bolivian ethnic group. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 70, n. 2, p. 87-109, 2000.

BRANCALION, P. H. S.; NOVENBRE, A. D. L. C.; RODRIGUES, R. R.; MARCOS-FILHO, J. Dormancy as exaptation to protect mimetic seeds against deterioration before dispersal. **Annals of Botany**, v. 105, n. 6, p. 991-998, 2010.

CALVIÑO-CANCELA, M. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. **Journal of Ecology**, v. 90, n. 5, p. 775-784, 2002.

CARDOSO, D. B. O. S.; MEIRELES, J. E. *Ormosia* in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB29802>>. Acesso em: 28 mai. 2015

CARVALHO, P. E. R. **Espécies Arbóreas Brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2008. v. 3, p. 211-215.

CASTAN, G. S.; GUIMARÃES, C. C.; GUIMARÃES D. M.; BARBOSA, J. M. Sobrevivência de sementes de *Talauma ovata* St. Hill. (Magnoliaceae) quando submetida à condição de submersão em água. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 2, p. 822-824, 2007.

CLIPPEL, J.; CARMO, H. N. C.; NASCIMENTO, L. C. Z.; CUZZUOL, G. R. F. Análise química em órgãos de reserva de algumas herbáceas e arbóreas ocorrentes na flora do Espírito Santo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 4, p.1057-1067, 2008.

CORNAGLIA, P. S.; SCHRAUF, G. E.; DEREGIBUS, V. A. Flooding and grazing promote germination and seedling establishment in the perennial grass *Paspalum dilatatum*. **Austral Ecology**, v. 34, n. 3, p. 343-350, 2009.

CORTEZI, D. G.; COLLI, S. Efeito de alagamento e de aplicação de fitorreguladores na brotação de *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae) e de *Sesbania virgata* (Fabaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 34, n. 3, p. 423-430, 2011.

CURIEL, A. C.; MORAES, C. P. Germinação de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms submetida a diferentes períodos de exposição e concentração de GA<sub>3</sub> pós escarificação mecânica. **Scientia Plena**, v. 7, n. 12, p. 1-6, 2011.

DAVANSO, V. M.; SOUZA, L. A.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E. Photosynthesis, Growth and Development of *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in Flooded Soil. **Brazilian Archives of Biology Technology**, v. 45, n. 3, p. 375-384, 2002.

DUARTE, M. R.; DRANKA, E. R. K.; YANO, M. Leaf Microscopic Characters of *Ormosia arborea* (Vell.) Harms, Fabaceae. **Latin American Journal Pharmacy**, v. 31, n. 4, p. 526-530, 2012.

DURIGAN, G.; SILVEIRA, E. R. Recomposição de mata ciliar em domínio de cerrado, Assis, SP. **Scientia Florestalis**, v. 56, p. 135-144, 1999.

FERREIRA, J. N.; RIBEIRO, J. F. Ecologia da inundação em matas de galeria. In: RIBEIRO, J. F.; FONSECA, C. E. L.; SOUZA-SILVA, J. C. **Cerrado: Caracterização e Recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2001. p. 425-444.

FINCH-SAVAGE, W. E.; LEUBNER-METZGER, G. L. Seed dormancy and the control of germination. **New Phytologist**, v. 171, n. 3, p. 501-523, 2006.

FOSTER, M. S. Potential effects of arboreal and terrestrial avian dispersers on seed dormancy, seed germination and seedling establishment in *Ormosia* (Papilionoideae) species in Peru. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 6, p. 619-627, 2008.

FOSTER, M. S.; DELAY, L. S. Dispersal of mimetic seeds of three species of *Ormosia* (Leguminosae). **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, n. 4, p. 389-411, 1998.

GALETTI, M. Seed dispersal of mimetic fruits: Parasitism, mutualism, aposematism or exaptation? In: LEVEY, D. J.; SILVA, W. R.; GALETTI, M. E. D. S. **Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation**. Wallingford: CAB International, 2002. p. 177-191.

GONÇALVES, E. P.; SOARES, F. S. J.; SILVA, S. S.; TAVARES, D. S; VIANA, J. S.; CARDOSO, B. C. C. Dormancy Breaking in *Ormosia arborea* Seeds. **International Journal of Agronomy**, p. 1-5. 2011.

GONÇALVES, I. P.; GAMA, M. C.; CORREIA, M. C. R.; LIMA, H. A. Caracterização dos frutos, sementes e germinação de quatro espécies de leguminosas da restinga de Maricá, Rio de Janeiro. **Revista Rodriguésia**, v. 59, p. 497-512, 2008.

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.

GUIMARÃES-JR., P. R.; JOSÉ, J.; GALETTI, M.; TRIGO, J. R. Quinolizidine alkaloids in *Ormosia arborea* seeds inhibit predation but not hoarding by agoutis (*Dasyprocta leporina*). **Journal Chemical Ecology**, v. 29, n. 5, p. 1065-1072, 2003.

GURSKI, C.; DIAS, E. S.; MATTOS, E. A. Caracteres das sementes, plântulas e plantas jovens de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms e *Ormosia fastigiata* Tul. (Leg-Papilionoideae). **Revista Árvore**, v. 36, n. 1, p.37-48, 2012.

HERRERA, A. Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical tolerant trees of a black-water wetland. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, n. 106, p. 1-12, 2013.

HERRERA, A.; ESCALA, M.; RENGIFO, E. Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 4, p. 301-308, 2009.

KISSMANN, C.; HABERMANN, G. Seed germination performances of *Styrax* species help understand their distribution in Cerrado areas in Brazil. **Bragantia**, v. 72, n. 3, p. 199-207, 2013.

KISSMANN, C.; TOZZI, H. H.; MARTINS, M.; HABERMANN, G. Germination performance of congeneric *Styrax* species from the Cerrado sensu lato areas and their distribution pattern in different physiognomies. **Flora**, v. 207, n. 9, p. 673-681, 2012.

KISSMANN, C.; VEIGA, E. B.; EICHEMBERG, M. T.; HABERMANN, G. Morphological effects of flooding on *Styrax pohlii* and the dynamics of physiological responses during flooding and post-flooding conditions. **Aquatic Botany**, v. 119, p. 7-14, 2014.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

KOGA, A. S. F.; SCALON, S. P. Q. Diferentes níveis de sombreamento no desenvolvimento de mudas de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms. In: Encontro de Ensino, Pesquisa e Extensão (ENEPEX/UFGD-UEMS), 9, 2015, Dourados. **Anais online...** Dourados: UFGD-UEMS, 2015. Disponível em: <<http://eventos.ufgd.edu.br/enepex/anais/arquivos/1185.pdf>>. Acesso em: 21 nov. 2015.

KOLB, R. M.; JOLY, C. A. Germination and anaerobic metabolism of seeds of *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC subjected to flooding and anoxia. **Flora**, v. 205, n. 2, p. 112-117, 2010.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree physiology monograph**, n. 1, p. 1-29, 1997.

KUNTSCHIK, D. P.; EDUARTE, M.; UEHARA, T. H. K. **Matas Ciliares**. São Paulo: SMA, 2011. 84 p.



LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima, 2004. 531 p.

LEGESSE, N.; POWELL, A. A. Relationship between the development of seed coat pigmentation, seed coat adherence to the cotyledons and the rate of imbibition during the maturation of grain legumes. **Seed Science and Tecnology**, v. 24, p. 23-32, 1996.

LIU, Z. B.; CHENG, R. M.; XIAO, W. F.; GUO, Q. S.; WANG, N. Effect of off-Season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. **PloS One**, v. 9, n. 9, p. 1-9, 2014.

LOBO, P. C.; JOLY, C. A. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F., (Orgs.). **Matas Ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo – Fapesp, 2000. p. 143-157.

LOPES, J. C.; DIAS, P. C.; MACEDO, C. M. P. Tratamentos para superar a dormência de sementes de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms. **Brasil Florestal**, v. 80, p. 25-35, 2004.

LOPEZ, O. R.; KURSAR, T. A. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? **Oecologia**, v. 136, n. 2, p. 193-204, 2003.

LUCAS, C. M.; MEKDEC, F.; NASCIMENTO, C. M. N.; HOLANDA, A. S. S.; BRAGA, J.; DIAS, S.; SOUSA, S.; ROSA, P. S.; SUEMITSU, C. Effects of short-term and prolonged saturation on seed germination of Amazonian floodplain forest species. **Aquatic Botany**, v. 99, p. 49-55, 2012.

LUO, F. L.; NAGEL, K. A.; SCHARR, H.; ZENG, B.; SCHRR, U.; MATSUBARA, S. Recovery dynamics of growth, photosynthesis and carbohydrate accumulation after desubmergence: A comparison between two wetland plants showing escape and quiescence strategies. **Annals of botany**, v. 107, n. 1, p. 49-63, 2011.

LUO, W.; SONG, F.; XIE, Y.; Trade-off between tolerance to drought and tolerance to flooding in three wetland plants. **Wetlands**, v. 28, p. 866-873, 2008.

MARQUES, M. A.; RODRIGUES, T. J. D.; PAULA, R. C. Germinação de sementes de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms submetidas a diferentes tratamentos pré-germinativos. **Científica**, v. 32, n. 2, p. 141-146, 2004.

MARQUES, M. C. M.; JOLY, C. A. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. **Acta Botanica Brasílica**, v. 14, n. 1, p. 113-120, 2000.

MAURENZA, D.; MARENCO, R. A.; PAROLIN, P.; PIEDADE, M. T. F. Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. **Aquatic Botany**, v. 96, n. 1, p. 7-13, 2012.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. Chlorophyll fluorescence-*a* practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.

MEDINA, C. L.; SANCHES, M. C.; TUCCI, M. L. S.; SOUSA, C. A. F.; CUZZUOL, G. R. F.; JOLY, C. A. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. **Annals of Botany**, v. 104, n. 4, p. 671-680, 2009.

MELO, R. B.; FRANCO, A. C.; SILVA, C. O.; PIEDADE, M. T. F.; FERREIRA, C. S. Seed germination and seedling development in response to submergence in tree species of the Central Amazonian floodplains. **AoB Plants**, v. 7, p. 1-12, 2015.

MERTZ, L. M.; HENING, F. A.; CRUZ, H. L.; MENEGHELLO, G. E.; FERRARI, C. S.; ZIMMER, P. D. Diferenças estruturais entre tegumentos de sementes de soja com permeabilidade contrastante. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 31, n. 1, p. 23-29, 2009.

MORA, J. P.; RAMÍREZ, C. S.; FEEST A. Z. The role of fleshy pericarp in seed germination and dispersal under flooded conditions in three wetland forest species. **Acta Oecologica**, v. 46, p. 10-16, 2013.

OKAMOTO, J. M.; JOLY, C. A. Ecophysiology and respiratory metabolism during the germination of *Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Mimosaceae) seeds subjected to hypoxia and anoxia. **Revista brasileira de Botânica**, v. 23, n. 1, p. 51-57, 2000.

OLIVEIRA, V. C.; JOLY, C. A. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): Morphological, physiological and growth responses. **Trees**, v. 24, n. 1, p. 185-193, 2010.

PAROLIN, P. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. **Oecologia**, v. 128, n. 3, p. 326-335, 2001.

\_\_\_\_\_. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 359-376, 2009.

PAROLIN, P.; WALDHOFF, D.; PIEDADE, M. T. F. Fruit and seed chemistry, biomass and dispersal. In: WOLFGANG, J. J.; PIEDADE, M. T. F.; WITTMANN, F.; SCHÖNGART, J.; PAROLIN, P. (Eds.), **Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management**. London: Springer Sciences+Business Media, 2010. p. 243-258.

PERES, C. A.; VON ROOSMALEN, M. G. M. Avian dispersal of mimetic seeds of *Ormosia lignivalvis* by terrestrial granivores: Deception or mutualism? **Oikos**, v. 75, n. 2, p. 249-258, 1996.

PICK-UPAU, Agência Ambiental. Avaliação da germinação e superação de dormência de sementes de Olho-de-cabra (*Ormosia arborea* (Vell.) Harms) em condições de viveiro aliado à cultura indígena Guarani. **Darwin Society Magazine**, v. 2, n. 2, p. 1-27, 2012.

RAWYLER, A.; ARPAGAUS, S.; BRAENDLE, R. Impact of oxygen stress and energy availability on membrane stability of plant cells. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 499-507, 2002.

RESSEL, K.; GUILHERME, F. A. G.; SCHIAVINI, I.; OLIVEIRA, P. E. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 2, p. 311-323, 2004.

RODRIGUES, R. S.; TOZZI, A. M. G. A. Morfologia de plântulas de cinco leguminosas genistóides arbóreas do Brasil (Leguminosae-Papilionoideae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 2, n. 3, p. 599-607, 2007.

SCARANO, F. R.; PEREIRA, T. S.; ROCAS, G. Seed germination during floatation and seedling growth of *Carapa guianensis*, a tree from flood-prone forests of the Amazon. **Plant Ecology**, v. 168, n. 2, p. 291-296, 2003.

SCHLÜTER, U.; CRAWFORD, R. M. M. Long-term anoxia tolerance in leaves of *Acorus calamus* L. and *Iris pseudacorus* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 364, p. 2213-2225, 2001.

SENS, S. L. **Alternativas para a auto-sustentabilidade dos Xokleng da terra indígena Ibirama**. 2002. 366 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia de Produção), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2002.

SILVA, A. C.; HIGUCHI, P.; VAN DEN BERG, P.; NUNES, M. H.; CARVALHO, D. A. **Florestas Inundáveis: Ecologia, florística e adaptações das espécies**. Lavras: Editora UFLA, 2012. 170 p.

SILVA, A. L.; DIAS, D. C. F. S.; LIMA, L. B.; MORAIS, G. A. Methods for overcoming seed dormancy in *Ormosia arborea* seeds, characterization and harvest time. **Journal of seed science**, v. 36, n. 3, p. 318-325, 2014.

SILVA, A. L.; MORAIS, G. A. Biometry and dormancy breaking of *Ormosia arborea* seeds. **Communications in Plant Sciences**, v. 2, n. 3, p. 105-107, 2012.

\_\_\_\_\_. Influência de diferentes substratos no crescimento inicial de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae). **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 8, n. 4, p. 22-27, 2013.

SOBANSKI, N., MARQUES, C. M. M. Effects of soil characteristics and exotic grass cover on the forest restoration of the Atlantic Forest. **Journal for Nature Conservation**, v. 22, n. 3, p. 217–222, 2014.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

TEXEIRA, F. W.; FAGAN, E. B.; CASAROLI, D.; CANEDO S. C.; BARBOSA K. A. Avaliação de métodos para superação de dormência na germinação de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms. **Biotemas**, v. 24, n. 4, p. 25-29, 2011.

VISSER, E. J. W.; NABBEN, R. H. M.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Elongation by primary lateral roots and adventitious roots during conditions of hypoxia and high ethylene concentration. **Plant, Cell and Environmental**, v. 20, p. 647-653, 1997.

VOESENEK, L. A. C. J.; SASIDHARAN, R.; VISSER, E. J. W.; BAILEY-SERRES, J. Flooding stress signaling through perturbations in oxygen, ethylene, nitric oxide and light. **New Phytol**, v. 209, n. 1, p. 39-43, 2016.

WALDHOFF, D.; JUNK, W. J.; FURCH, B. Fluorescence measurements as indicator of adaptation strategies of trees from Central Amazonian Floodplain. **Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie**, p. 30-55, 2000.

ZAMITH, L. R.; SCARANO, F. R. Produção de mudas de espécies das restingas do município do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 18, n. 1, p. 161-176, 2004.

## **CAPÍTULO I**

### **COMPORTAMENTO DE SEMENTES DE *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (FABACEAE) À ESCARIFICAÇÃO E SUBMERSÃO EM ÁGUA**

## COMPORTAMENTO DE SEMENTES DE *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (FABACEAE) À ESCARIFICAÇÃO E SUBMERSÃO EM ÁGUA

### RESUMO

O alagamento do solo restringe a disponibilidade de oxigênio necessário para a ativação dos processos fisiológicos do embrião e que caracterizam a germinação de sementes, no entanto algumas espécies apresentam adaptações que lhes permitem crescer naturalmente em áreas propensas a inundações, como *Ormosia arborea* (Vell.) Harms, uma espécie nativa da Mata Atlântica e do Cerrado. O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito de diferentes tempos de submersão e escarificação na germinação de sementes e emergência de plântulas de *O. arborea*. No experimento 1, as sementes foram escarificadas por 15 minutos em ácido sulfúrico e posteriormente foram semeadas em tubetes submersos em água por 0, 15, 30 e 45 dias. Nos experimentos 2 e 3, as sementes foram submersas em água corrente durante o mesmo período e, após cada tempo de submersão, foram escarificadas por 0, 5, 10 e 15 minutos em ácido sulfúrico e semeadas em tubetes e em papel Germitest®. Verificou-se que depois de quebrar a dormência tegumentar, 15 dias de alagamento são o suficiente para inviabilizar a germinação de sementes de *O. arborea* (Experimento 1), que toleram a submersão em água quando estão intactas (Experimento 2 e 3), observou-se ainda que sementes não escarificadas não germinaram (Experimento 2) e apresentaram baixa emergência (3%) (experimento 3), independente se permaneceram ou não submersas, enquanto as sementes mantidas submersas e posteriormente escarificadas, a permanência em submersão favoreceu a %E, IVE (Experimento 2), TMG e IVG (experimento 3), porém a submersão por até 45 dias ainda não foi suficiente para a superação da dormência. Esses resultados indicam que o tegumento rígido e impermeável da semente é uma importante característica para a manutenção da integridade do embrião.

**Palavras-chave:** Dormência física, escarificação, emergência, germinação, tegumento impermeável.

## Introdução

Muitas áreas perturbadas têm sido capazes de se regenerar naturalmente após abandono (CHEUNG; LIEBSCH; MARQUES, 2010). Em algumas situações, este processo pode ser muito lento ou nem ocorrer (CORBIN; HOLL, 2012), o que favorece a degradação do ambiente. Nestes casos, opções satisfatórias para acelerar o processo de restauração envolvem o plantio de mudas (BRUEL; MARQUES; BRITZ, 2010), a semeadura direta, a transposição de serapilheira e da camada superficial do solo, contendo o banco de sementes, além de outros métodos biológicos ou uma combinação de métodos (RODRIGUES et al., 2009; DIAS et al., 2012; MARTINS, 2012).

No caso de áreas sujeitas ao alagamento (sazonais ou permanentes), é essencial a seleção de espécies adaptadas a estas condições de inundação do solo, podendo esta ser a chave para o sucesso de trabalhos de restauração nessas áreas (SOBANSKI; MARQUES, 2014), visto que, entre outros aspectos, a saturação do solo restringe a disponibilidade de oxigênio para o embrião das sementes, necessário para a ativação dos processos fisiológicos que caracterizam a germinação, podendo ocorrer respostas variáveis, como aumento, redução ou inibição das taxas de germinação, além da perda de viabilidade das sementes (LUCAS et al., 2012).

Entre os mecanismos adaptativos da semente para tolerar a submersão, a dormência pode ser vantajosa para cronometrar a germinação para a estação seca, e o período de hipóxia ocorrido durante o alagamento pode ainda colaborar na quebra desta dormência (BASKIN; BASKIN; CHESTER, 2000; LUCAS et al., 2012).

*Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae: Papilionoideae), conhecida popularmente como olho-de-cabra, é uma espécie nativa da Mata Atlântica e do Cerrado, podendo ocorrer em ambientes ripários ou em solos bem drenados, sendo recomendada para plantios destinados à recuperação de áreas degradadas (CARVALHO, 2008). Suas sementes apresentam dormência física, que é causada pela impermeabilidade do tegumento (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006), podendo ser superada por escarificação química com ácido sulfúrico por 15 minutos (SILVA et al., 2014). Além disso, as sementes desta espécie apresentam valor artesanal por possuir intensa coloração vermelha, com uma pequena mancha negra em um dos lados (CARVALHO, 2008). Relata-se ainda que as sementes desta espécie apresentam alcalóides quinolizidínicos que fornecem proteção contra a predação, sem reduzir a



dispersão (GUIMARÃES Jr. et al., 2003) e são usadas na medicina popular como contraceptivo (DUARTE; DRANKA; YANO, 2012).

Embora a literatura já tenha estabelecido períodos de escarificação das sementes de *O. arborea*, períodos de escarificação inferiores aos mencionados na literatura foram testados para verificar se a submersão antes da escarificação influenciaria no início da embebição, já que os 15 minutos de escarificação poderiam ser suficientes para danificar o embrião em sementes. Considerando que a *O. arborea* é amplamente encontrada em floresta ciliar, nossa hipótese é de que sementes escarificadas deverão apresentar menor tolerância à submersão independente do tempo e que somente o alagamento não é suficiente para superar a dormência das sementes. Diante do exposto, investigamos o efeito de diferentes tempos de submersão e escarificação na germinação de sementes e emergência de plântulas de *O. arborea*.

## **Material e Métodos**

Frutos abertos de *O. arborea* foram coletados como recomendado por Silva et al. (2014), a partir de matrizes distribuídas à margem esquerda do rio Ivinhema (22 03' 04,5" S; 53° 41' 28,2" W), uma área sujeita a inundações, no município de Nova Andradina/MS em junho de 2014, e uma excisada foi depositada no herbário DDMS/UFGD (número de registro 5206). Em seguida as sementes presentes nos frutos foram selecionadas de acordo com a integridade, uniformidade e coloração.

Teor de oxigênio dissolvido, temperatura (Hanna HI 9146 Medidor Portátil de Oxigênio Dissolvido) e pH da água (Hanna HI 98128 Tester pH/Temperatura com 0,01 resolução pH) foram medidos no início e no final de cada período de submersão de sementes.

### *Experimento 1*

As sementes foram escarificadas por 15 minutos com ácido sulfúrico concentrado (98% p.a.), em seguida lavadas em água corrente por 5 minutos (SILVA et al., 2014). Posteriormente, foram semeadas em tubetes 50 x 190 mm (CARVALHO, 2008) na profundidade de um centímetro, utilizando como substrato latossolo vermelho distroférico e areia na proporção de 1:1, visto que mudas de *O. arborea* se desenvolvem bem em substratos com baixa fertilidade (SILVA; MORAIS, 2013).

As bandejas com os tubetes foram depositadas em piscinas plásticas (Capacidade de 1000 litros) por 0, 15, 30 e 45 dias e mantidas com água a 5 cm acima da superfície do substrato (APÊNDICE A.a). Os tubetes retirados da condição de alagamento e o tratamento controle (tempo zero de alagamento) foram mantidos com irrigação a 70% da capacidade de retenção de água do solo (SOUZA et al., 2000).

Este experimento foi conduzido em casa de vegetação sob 30% de sombreamento com cobertura de tela tipo sombrite®. O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Mesotérmico Úmido do tipo Cwa, com temperaturas e precipitações médias anuais variando de 20 a 24°C e de 1250 mm a 1500 mm, respectivamente.

Diariamente e/ou até completar 90 dias após a semeadura foi determinada a porcentagem de emergência (%E) utilizando-se como critério a emissão de parte área (epicótilo) e o tempo médio de emergência (TME) de acordo com Silva e Nakagawa (1995) com base no número de plântulas emergidas em cada avaliação multiplicado pelo respectivo tempo, dividido o resultado pelo número total de plântulas emergidas ao final do teste.

### *Experimento 2*

As sementes foram distribuídas em embalagens confeccionadas com tecido tipo voal (APÊNDICE A.b) e depositadas em uma caixa feita com tela Sombrite® (APÊNDICE A.c), a qual foi submersa por 0, 15, 30 e 45 dias, no Córrego do Zezão (22°15'56.81"S; 53°52'55.38"W), município de Ivinhema/MS (APÊNDICE A.d), que apresentou pH médio de 6,3; oxigênio de 4,6 mg/L e temperatura de 26 °C.

Ao final de cada tempo de submersão, as sementes foram escarificadas por 0, 5, 10 e 15 minutos com ácido sulfúrico concentrado (98% p.a.). Após este procedimento o experimento foi conduzido como o experimento anterior e diariamente e/ou até completar 90 dias após a semeadura as plântulas emergidas foram acompanhadas para determinar:

- Porcentagem de Emergência (%E): utilizando-se como critério a emissão de parte área (epicótilo).
- Índice de velocidade de emergência (IVE): calculado pelo somatório do número de plântulas emergidas a cada dia, dividido pelo número de dias decorridos entre a semeadura e a emergência, de acordo com a fórmula de Maguire (1962).

- Tempo médio de emergência (TME): de acordo com Silva e Nakagawa (1995) com base no número de plântulas emergidas em cada avaliação multiplicado pelo respectivo tempo, dividido o resultado pelo número total de plântulas emergidas ao final do teste;
- Comprimento de parte aérea e de raiz (CPA e CR): mensurado a partir de uma régua graduada e os resultados expressos em centímetros (cm).
- Número de folhas (NF): contando-se o número total de folhas por planta;
- Diâmetro do coleto (DC): mensurado com auxílio de um paquímetro digital de precisão (0,001 mm) e os resultados expressos em milímetros (mm).
- Massa fresca total (MFT): obtida a partir das pesagens de plântulas frescas em balança analítica de precisão (0,0001g) e os resultados expressos em gramas (g. plântula<sup>-1</sup>).
- Massa seca total (MST): obtida a partir das plântulas secas em estufa regulada a 60°C por 48 horas ou até obter-se a massa seca constante, medida em balança analítica de precisão (0,0001g) e os resultados expressos em gramas (g. plântula<sup>-1</sup>).

### *Experimento 3*

As sementes receberam o mesmo tratamento de submersão e escarificação do experimento 2 e a água do córrego apresentou pH médio de 6,3, oxigênio de 4,7 mg/L e temperatura de 29°C.

No entanto, após cada tempo de submersão seguida de escarificação, as sementes foram semeadas em papel Germitest<sup>®</sup> previamente umedecido conforme as Regras para Análise de Sementes (RAS) (BRASIL, 2009) e depositadas em câmara de germinação tipo B.O.D. (Biochemical Oxygen Demand), com fotoperíodo de 12 horas e na temperatura constante de 25°C (Ferraz; Calvi, 2011).

Diariamente e/ou até completar 40 dias de semeadura foram determinados:

- Porcentagem de germinação (%G): considerando como germinação a protrusão da raiz primária (FERREIRA; BORGUETTI, 2004).
- Porcentagem de plântulas normais (%PN): utilizando-se como critério a emissão de parte aérea e sistema radicular desenvolvido.
- Índice de velocidade de germinação (IVG): Calculado pelo somatório do número de sementes germinadas a cada dia, dividido pelo número de dias decorridos entre a semeadura e a germinação, de acordo com a fórmula de Maguire (1962).
- Tempo médio de germinação (TMG): de acordo com Silva e Nakagawa (1995).

As plântulas provenientes do teste de germinação, foram avaliadas quanto ao comprimento de parte aérea (CPA) e de raiz primária (CR), diâmetro do coleto (DC), massa fresca (MFT) e seca total (MST), como descrito no experimento 2.

#### *Delineamento estatístico e análise dos dados*

No experimento 1 o delineamento foi inteiramente casualizado (DIC) com 4 tempos de submersão (0, 15, 30 e 45 dias) e 4 repetições de 25 sementes, totalizando 400 sementes.

Nos experimentos 2 e 3 foi utilizado DIC em esquema fatorial de 4 tempos de submersão (0, 15, 30 e 45 dias) x 4 tempos de escarificação (0, 5, 10 e 15 minutos) com 4 repetições de 25 sementes, totalizando 1600 sementes por experimento.

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) a 5% de probabilidade e, havendo efeito estatisticamente significativo, as médias foram submetidas a teste de Tukey para o fator escarificação e ajustadas por equações de regressão para o fator submersão e sua interação com a escarificação.

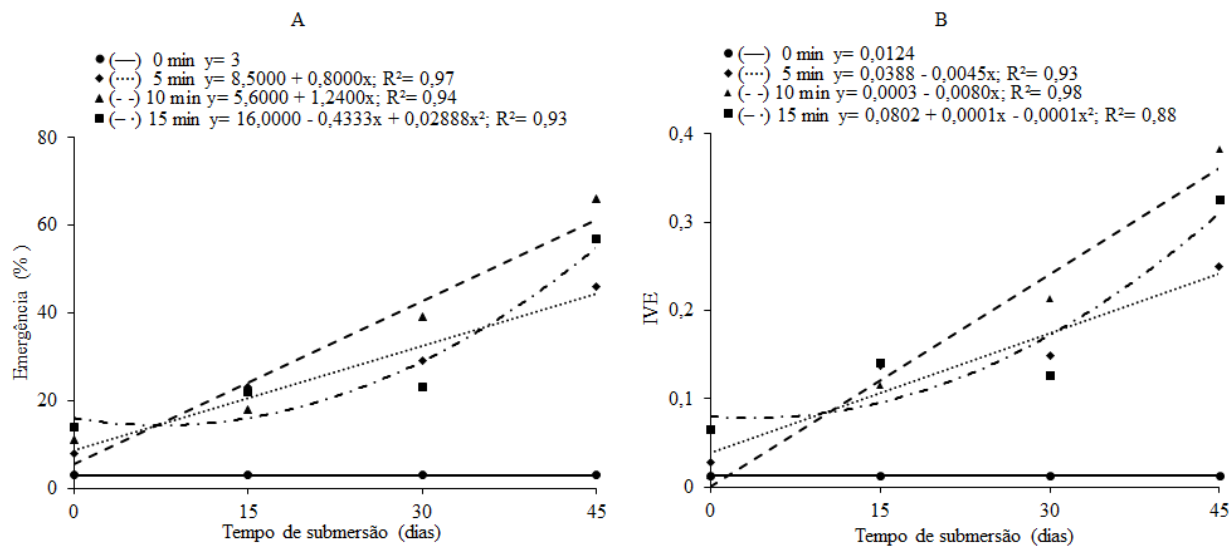
## **Resultados**

### *Experimento 1*

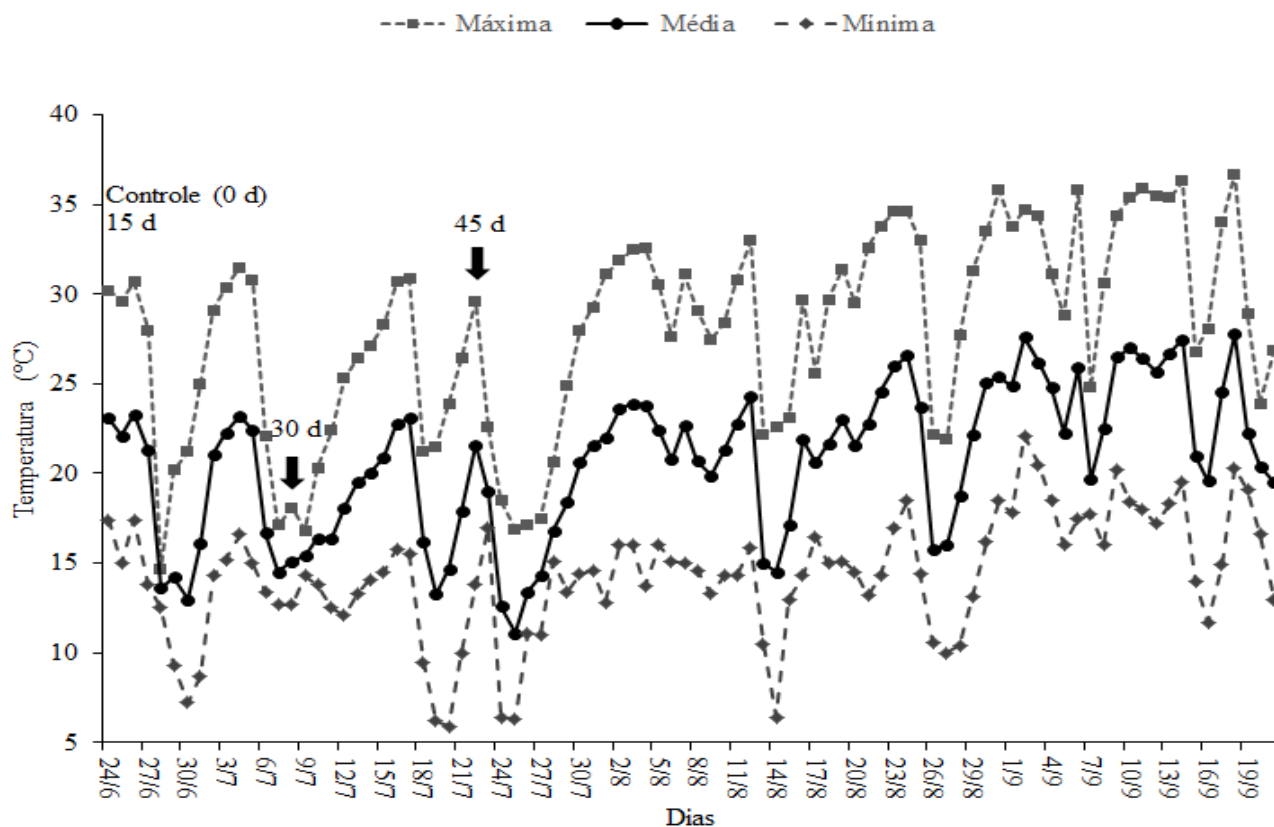
As sementes de *O. arborea* escarificadas, mas não alagadas (tratamento controle) apresentaram emergência de 73% (TME: 46 dias), entretanto, as sementes escarificadas e seguidas de alagamento apodreceram (100%) mesmo no menor tempo avaliado (15 dias), inviabilizando o processo de germinação e formação de plântulas nesta condição.

### *Experimento 2*

Para %E e IVE houve interação entre os tempos de submersão e os tempos de escarificação (APÊNDICE B - Tabela 1), sendo que sementes não escarificadas apresentaram baixa emergência (3%) durante os tempos de submersão (Figura 1a). E o tempo de submersão parece ter uma influência positiva sobre a emergência e IVE em sementes escarificadas (5, 10, e 15 minutos) (Figura 1a, 1b). No entanto, foi observado um aumento na temperatura ambiente, quando as sementes foram semeadas no final de cada tempo de submersão (Figura 2). Não houve interação significativa entre os tratamentos para TME, sendo observado média geral de 50 dias.

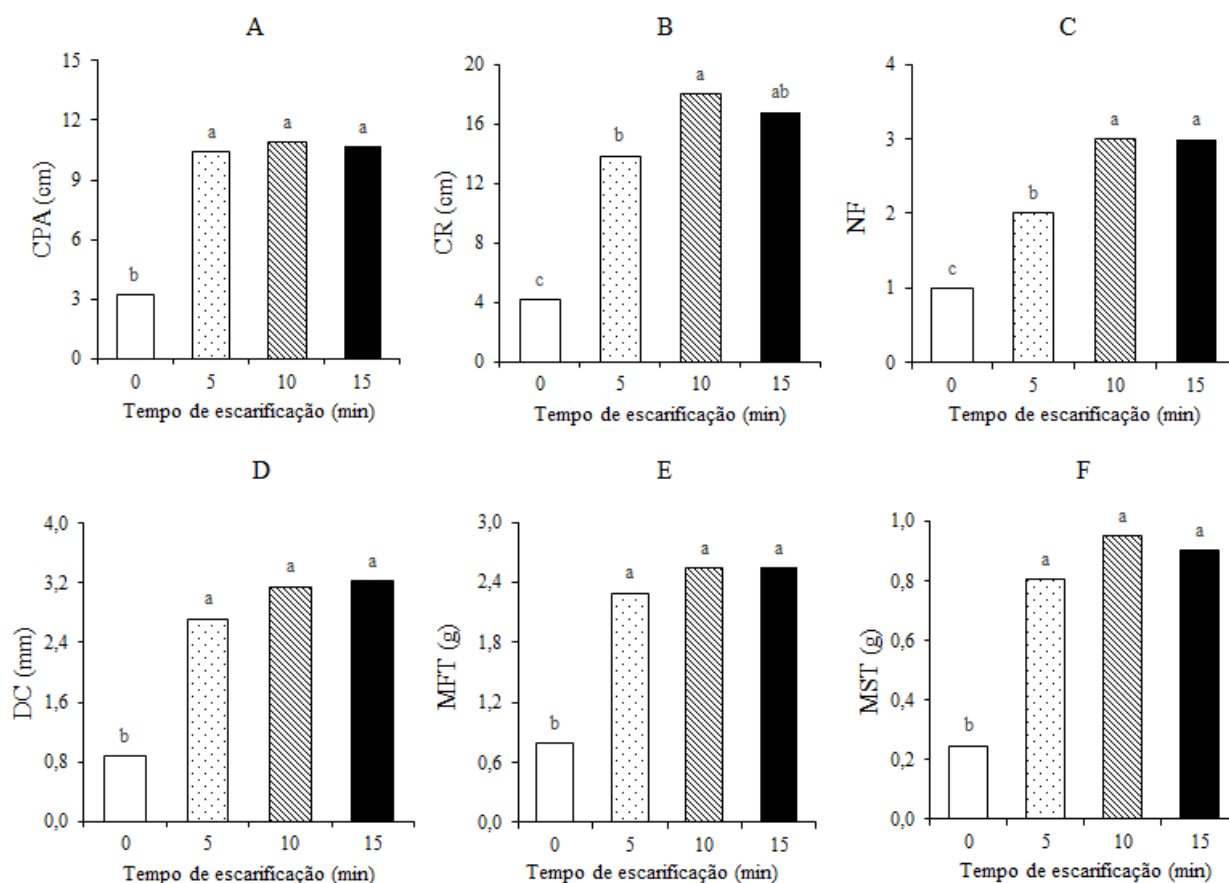


**Figura 1.** Emergência (%) (a) e índice de velocidade de emergência (IVE) (b) de sementes de *Ormosia arborea* submetidas a diferentes tempos de submersão seguida por escarificação e mantidas em viveiro.



**Figura 2.** Temperatura ambiente durante o período do experimento 2. As setas indicam o início da semeadura no final de cada tempo de submersão. Fonte: Embrapa (2015).

Para os parâmetros de crescimento e acúmulo de biomassa não foi observada interação entre os tempos de submersão e os tempos de escarificação e apenas o fator escarificação influenciou estas variáveis (APÊNDICE B - Tabela 1), sendo que, sementes não escarificadas apresentaram os menores resultados e as sementes submetidas a 10 e 15 minutos de escarificação proporcionaram plântulas com maior CR e NF (Figura 3).



**Figura 3.** Comprimento da parte aérea (CPA) (a), comprimento de raiz (CR) (b), número de folhas (NF) (c), diâmetro do coleto (DC) (d), massa fresca total (MFT) (e) e massa seca Total (MST) (f) de plantas de *Ormosia arborea* provenientes de sementes submetidas à submersão seguida por escarificação e cultivadas em viveiro. Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

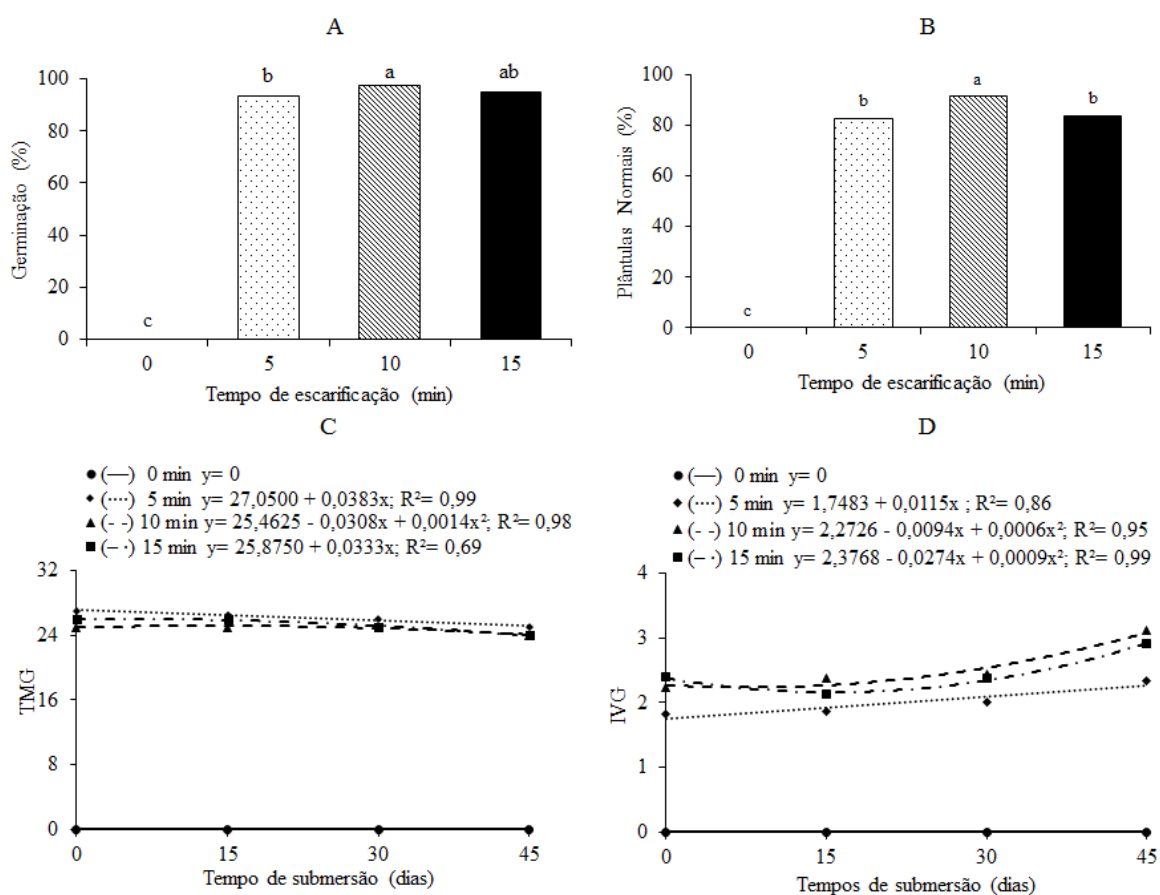
### Experimento 3

A interação entre os tempos de submersão e tempos de escarificação não foi significativa para a maioria das variáveis analisadas, exceto o TMG e IVG (APÊNDICE B - Tabela 2). Assim, o tempo de submersão não afetou a %G, formação de plântulas

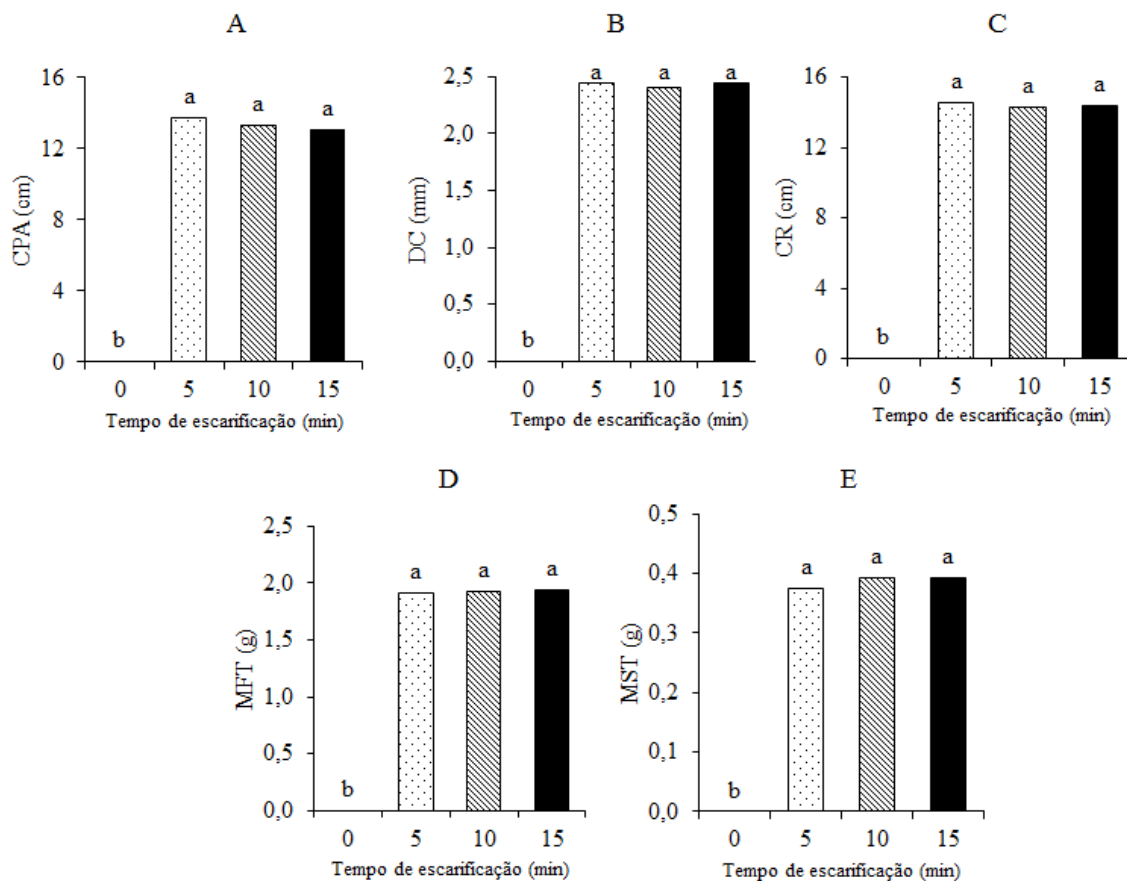
normais, o crescimento inicial e o ganho de biomassa de *O. arborea*, sendo que apenas o fator isolado tempo de escarificação foi significativo nestes casos (Figura 4a, 4b, 5).

As sementes não escarificadas não germinaram durante o tempo avaliado, entretanto, quando escarificadas (5, 10 e 15 minutos), a %G e a %PN foram superiores a 93 e 82% respectivamente. As maiores %G ocorreram com 10 e 15 minutos de escarificação das sementes e a maior %PN foi observada com 10 minutos (Figura 4a, 4b). Para o CPA, CR, DC, MFT e MST, só houve diferença entre as plântulas provenientes das sementes escarificadas (5, 10 e 15 minutos) e não escarificadas (Figura 5).

Os tempos de submersão influenciaram positivamente o IVG e TMG, sendo observado um aumento no IVG e, conseqüentemente, redução no TMG (Figura 4c, 4d).



**Figura 4.** Germinação (%) (a), plântulas normais (%) (b), tempo médio de germinação (TMG) (c) e índice de velocidade de germinação (IVG) (d) de sementes de *Ormosia arborea* submetidas a submersão seguida por escarificação e semeadas em B.O.D (Biochemical Oxygen Demand). Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.



**Figura 5.** Comprimento da parte aérea (CPA) (a), comprimento de raiz (CR) (b), diâmetro do coleto (DC) (c), massa fresca total (MFTA) (d) e massa seca total (MST) (e) de plantas de *Ormosia arborea* provenientes de sementes submetidas a submersão seguida por escarificação e semeadas em B.O.D (Biochemical Oxygen Demand). Médias seguidas por letras iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

## Discussão

A maioria das espécies arbóreas do Cerrado produzem sementes dormentes, sendo que o tipo mais comum é a dormência física, observada em sementes grandes, especialmente em Fabaceae (ZAIDAN; CARREIRA, 2008), como é o caso de *O. arborea*. Este tipo de dormência pode ser quebrado por escarificação química resultando em ruptura do tegumento, permitindo a entrada de água e de oxigênio para o início do processo de germinação (ZAIDAN; CARREIRA, 2008).

Entretanto, as sementes de *O. arborea* submetidas a escarificação antes do alagamento perderam a viabilidade. Isto pode ter ocorrido em função das condições de hipóxia do meio, que induzem as alterações na via respiratória aeróbia e causam um acúmulo de ácido lático e etanol (produzidos pela via fermentativa ou anaeróbia), os



quais são tóxicos e podem levar à morte das células e à perda da viabilidade das sementes (LOBO; JOLY, 1998).

Lopes, Liebsch e Marques (2004) também verificaram redução na germinação (4%) com consequente aumento na porcentagem de sementes deterioradas (48%) quando sementes de *O. arborea* foram escarificadas mecanicamente e pré-embebidas por 24 horas. E, embora Isernhagen (2010) não discuta este aspecto, em seu trabalho de semeadura direta, a ocorrência de encharcamentos esporádicos pode ter influenciado no desempenho germinativo de um lote de sementes de *O. arborea* que apresentou 95% de germinabilidade em laboratório e não teve sucesso em campo (emergência de apenas 3%) após a superação da dormência tegumentar.

Sementes de *Parkia discolor* Spruce ex Benth. (MELO et al., 2015) e de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (DRESCH et al., 2015) também perdem a viabilidade quando escarificadas e em seguida submetidas ao alagamento. Estes resultados indicam que o tegumento rígido e impermeável destas espécies é importante para a tolerância das sementes à inundação (FERREIRA; RIBEIRO, 2001) e proteção do embrião às condições ambientais adversas (RESSEL et al., 2004), impedindo dessa forma o início do processo de germinação.

Assim, sementes escarificadas de *O. arborea* apresentam potencial para serem semeadas após a cheia, visto que estas quando não submersas (controle - experimento 1) apresentam altas taxas de emergência (73%) e nesse caso o estabelecimento da espécie em áreas temporariamente inundáveis será dado à tolerância das plantas jovens (dados apresentados no próximo capítulo).

As sementes de *O. arborea* não escarificadas não germinaram (experimento 3) e apresentaram baixa emergência (3%) (experimento 2), independente se permaneceram ou não submersas. Outras pesquisas com esta espécie também demonstraram baixa emergência (1%) (SILVA; MORAIS, 2012) e ausência de germinação em sementes que não receberam tratamento pré-germinativo (MARQUES; RODRIGUES; PAULA, 2004; TEIXEIRA et al., 2011; SILVA et al., 2014). Sementes intactas imersas em água, por 24, 48 (MARQUES; RODRIGUES; PAULA, 2004) e 72 horas (TEIXEIRA et al., 2011) também não germinaram.

Por outro lado, as sementes de *O. arborea* submersas sem escarificação se mantiveram viáveis e apresentaram alta porcentagem de germinação e emergência após superação da dormência. Esta capacidade das sementes de suportar a submersão a longo prazo pode ser atribuída a características morfológicas como por exemplo, a

impermeabilidade do tegumento, e algumas espécies podem não só tolerar a submersão prolongada, mas também exigem um período de hipóxia para quebrar a dormência de suas sementes (LUCAS et al., 2012).

Em Fabaceae a impermeabilidade do tegumento é, normalmente, associada à presença de substâncias hidrofóbicas nas extremidades exteriores das camadas de células dispostas em paliçada, com espessas paredes secundárias lignificadas (BASKIN; BASKIN; CHESTER, 2000). Em *Ormosia paraensis* Ducke as células esclerenquimáticas, chamados macroesclereídes (camada de Malpighi), formam esta camada de paliçada, que aparece continuamente ao longo da camada exterior, exceto para a área do hilo, onde duas camadas em paliçada compacta podem ser observadas (SILVA et al., 2015). Além dessa camada seu tegumento apresenta cutícula (recobrimento com substâncias hidrofóbicas), hipoderme (células em ampulheta, ou células pilares ou osteoesclerídeos) e células parenquimatosas (SILVA et al., 2015).

Nas sementes mantidas submersas e posteriormente escarificadas, a permanência em submersão favoreceu algumas respostas germinativas (%E, IVE, TMG e IVG) sugerindo que possivelmente o atrito da água (correnteza) com a semente possibilite uma lenta escarificação mecânica do tegumento rígido e impermeável ou ainda que o pH levemente ácido do córrego esteja atuando neste processo conforme aumenta o tempo de submersão. Baskin et al. (2000) observaram que sementes inundadas de *Schoenoplectus purshianus* (Fernald) M.T. Strong saíram do período de dormência mais rápido, entretanto, Lucas et al. (2012) verificaram que as 10 espécies dormentes das várzeas amazônicas germinaram rapidamente quando retiradas das condições anaeróbias (<3 meses).

Na BOD, a submersão aparenta ter exercido menor influência sobre o IVG e o TMG, já em condições de viveiro, conforme houve aumento dos tempos de submersão, a %E e o IVE, foram mais expressivos. No entanto, em viveiro, os fatores externos não controlados, como a temperatura do ambiente, podem ter colaborado nesta resposta, visto que em condições de temperaturas baixas, a reorganização das membranas celulares durante a embebição é dificultada, tornando o processo mais lento (FERREIRA; BORGHETTI, 2004), justificando o aumento da resposta germinativa com o aumento da temperatura ambiente. Sugere-se que temperaturas mais baixas não são indicadas para a sementeira, pois em temperatura de 10 °C durante 120 dias não

favoreceu a formação de plântulas de *O. arborea* (em fase de elaboração)<sup>1</sup>, sendo a temperatura de 25°C a mais indicada para espécies tropicais e subtropicais (FERRAZ; CALVI, 2011).

Porém, apesar destes apontamentos, verificou-se que a submersão por até 45 dias ainda não foi suficiente para a superação da dormência da espécie e esta quando intacta tolera a condição de hipoxia. A dormência antes da exposição à hipoxia pode ser vantajosa para cronometrar a germinação das sementes após a cheia (LUCAS et al., 2012).

A germinação e emergência lentas também podem ser benéficas, até porque em habitats imprevisíveis, tais como as savanas, a germinação rápida pode não ser vantajosa (KISSMANN; HABERMANN, 2013), assim sementes de espécies desse bioma comumente apresentam dormência, impedindo que elas germinem sob condições desfavoráveis (ZAIDAN; CARREIRA, 2008).

O fenômeno de dormência em sementes advém de uma adaptação da espécie às condições ambientais nas quais ela se reproduz, de forma a sincronizar a germinação com a estação mais propícia ao seu desenvolvimento posterior, buscando a perpetuação da espécie (garantia de que alguns indivíduos se estabeleçam) ou colonização de novas áreas (FINCH-SAVAGE; LEUBNER-METZGER, 2006).

Assim, considerando que nas ações de restauração ecológica, os padrões germinativos devem respeitar as variabilidades naturais das espécies, diferente da visão silvicultural que valoriza padrões germinativos mais homogêneos (MARTINS, 2012), as sementes intactas de *O. arborea* apresentam potencial para serem utilizadas na técnica de semeadura direta em áreas temporariamente inundadas, já que devido à dormência física toleram a submersão. Essa espécie também apresenta germinação lenta e pode, portanto, servir para o enriquecimento do banco de sementes.

Especialmente porque, dependendo do histórico de áreas degradadas e da distância dos remanescentes naturais, o banco de sementes pode se tornar muito comprometido ou mesmo inexistente (BARBOSA et al., 2012) e neste caso a regeneração requer intervenção humana (REIS; BECHARA; TRES, 2010).

---

<sup>1</sup> Silva AL, Silva LJ, Vinci h, Rivaben RC, Morais GA, Costa LBLC (2016) Germinação e teste de tetrazólio de sementes de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae).

## **Conclusão**

De forma geral, observou-se que as sementes de *O. arborea* toleram a submersão em água quando estão intactas, mas tornam-se inviáveis rapidamente (15 dias) nesta condição após a superação da dormência, indicando que o tegumento rígido e impermeável é uma importante característica que permite a manutenção da integridade do embrião.

## Referências

BARBOSA, J. M.; EISENLOHR, P. V.; RODRIGUES, M. A.; BARBOSA, K. C. Ecologia da dispersão de sementes em Florestas tropicais. In: MARTINS, S. V. **Ecologia de florestas tropicais do Brasil**. 3 ed. Viçosa: UFV, 2012. p. 85-101.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M.; CHESTER, E. W. Effect of flooding on the annual dormancy cycle and on germination of seeds of the summer annual *Schoenoplectus purshianus* (Cyperaceae). **Aquatic Botany**, v. 67, n. 2, p. 109-116, 2000.

BASKIN, J. M.; BASKIN, C. C.; LI, X. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. **Plant Species Biology**, v. 15, p. 139-152, 2000.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes**. Brasília: Mapa/ACS, 2009. 395 p.

BRUEL, O. B.; MARQUES, M. C. M.; BRITZ, R. M. Survival and growth of tree species under two direct seedling planting systems. **Restoration Ecology**, v. 18, n. 4, p. 414-417, 2010.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies Arbóreas Brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica: Colombo: Embrapa Florestas, 2008. v. 3, p. 211-215.

CHEUNG, K. C.; LIEBSCH, D.; MARQUES, M. C. M. Forest recovery in newly abandoned pastures in southern Brazil: Implications for the Atlantic Rain Forest resilience. **Natureza & Conservação**, v. 8, n. 1, p. 66-70, 2010.

CORBIN, J. D.; HOLL, K. D. Applied nucleation as a forest restoration strategy. **Forest Ecology and Management**, v. 265, p. 37-46, 2012.

DIAS, A. T. C.; BOZELLI, R. L., DARIGO, R. M.; ESTEVES, F. A.; SANTOS, H. F.; FIGUEIREDO-BARROS, M. P.; NUNES, M. F. Q. S.; ROLAND, F.; ZAMITH, L. R.; SCARANO, F. R. Rehabilitation of a bauxite tailing substrate in central Amazonia: The

effect of litter and seed addition on flood-prone forest restoration. **Restoration Ecology**, v. 20, n. 4, p. 483-489, 2012.

DRESCH, D. M.; SOUZA, A. P. R.; OLIVEIRA, I. T., SCALON, S. P. Q.; BENTO, L. F.; JUNGLOS, F. S.; JUNGLOS, M. S.; ALVES, M. A. Emergência de sementes de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne submetidas ao alagamento do solo em diferentes sombreamentos. In: Congresso Nacional de Inovações Técnico-Científicas, Inclusão Social e Valor Agregado do Agronegócio, 2., 2015, Dourados. **Anais...** Dourados: UNIGRAN, 2015. v. 26, p. 66-67.

DUARTE, M. R.; DRANKA, E. R. K.; YANO, M. Leaf Microscopic Characters of *Ormosia arborea* (Vell.) Harms, Fabaceae. **Latin American Journal of Pharmacy**, v. 31, n. 4, p. 526-530, 2012.

FERRAZ, I. D. K.; CALVI, G. P. Teste de germinação. In: LIMA JUNIOR, M. J. **Manual de procedimentos de análise de sementes florestais**. Londrina: Associação brasileira de tecnologia de sementes, p. 51-31, 2011.

FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artme, 2004. 323 p.

FERREIRA, J. N.; RIBEIRO, J. F. Ecologia da inundação em matas de galeria. In: RIBEIRO, J. F.; FONSECA, C. E. L.; SOUZA-SILVA, J. C. **Cerrado: Caracterização e Recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2001. p. 425-444.

FINCH-SAVAGE, W. E.; LEUBNER-METZGER, G. L. Seed dormancy and the control of germination. **New Phytologist**, v. 171, n. 3, p. 501-523, 2006.

GUIMARÃES-JR., P. R.; JOSÉ, J.; GALETTI, M.; TRIGO, J. R. Quinolizidine alkaloids in *Ormosia arborea* seeds inhibit predation but not hoarding by agoutis (*Dasyprocta leporina*). **Journal Chemical Ecology**, v. 29, n. 5, p. 1065-1072, 2003.

ISERNHAGEN, I. **Uso de sementeira direta de espécies arbóreas nativas para restauração florestal de áreas agrícolas, sudeste do Brasil**. 2010. 105 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

KISSMANN, C.; HABERMANN, G. Seed germination performances of *Styrax* species help understand their distribution in Cerrado areas in Brazil. **Bragantia**, v. 72, n. 3, p. 199-207, 2013.

LOBO, P. C.; JOLY, C. A. Tolerance to hypoxia and anoxia in Neotropical tree species. **Oecologia Brasiliensis**, v. 4, n. 137-156, 1998.

LOPES, J. C.; DIAS, P. C.; MACEDO, C. M. P. Tratamentos para superar a dormência de sementes de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms. **Brasil Florestal**, v. 80, p. 25-35, 2004.

LUCAS, C. M.; MEKDEC, F.; NASCIMENTO, C. M. N.; HOLANDA, A. S. S.; BRAGA, J.; DIAS, S.; SOUSA, S.; ROSA, P. S.; SUEMITSU, C. Effects of short-term and prolonged saturation on seed germination of Amazonian floodplain forest species. **Aquatic Botany**, v. 99, p. 49–55, 2012.

MAGUIRE, J. D. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, v. 2, n. 1, p. 176-177, 1962.

MARQUES, M. A.; RODRIGUES, T. J. D.; PAULA, R. C. Germinação de sementes de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms submetidas a diferentes tratamentos pré-germinativos. **Científica**, v. 32, n. 2, p. 141-146, 2004.

MARTINS, S. V. **Restauração ecológica de ecossistemas degradados**. Viçosa: UFV, 2012. 293 p.

MELO, R. B.; FRANCO, A. C.; SILVA, C. O.; PIEDADE, M. T. F.; FERREIRA, C. S. Seed germination and seedling development in response to submergence in tree species of the Central Amazonian floodplains. **AoB Plants**, v. 7, p. 1-12, 2015.

REIS, A.; BECHARA, F. C.; TRES, D. R. Nucleation in tropical ecological restoration. **Scientia Agricola**, v. 67, n. 2, p. 244-250. 2010.

RESSEL, K.; GUILHERME, F. A. G.; SCHIAVINI, I.; OLIVEIRA, P. E. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 2, p. 311-323, 2004.

RODRIGUES, R. R.; LIMA, R. A. F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A. G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1242-1251, 2009.

SILVA, A. L.; DIAS, D. C. F. S.; LIMA, L. B.; MORAIS, G. A. Methods for overcoming seed dormancy in *Ormosia arborea* seeds, characterization and harvest time. **Journal of seed science**, v. 36, n. 3, p. 318-325, 2014.

SILVA, A. L.; MORAIS, G. A. Biometry and dormancy breaking of *Ormosia arborea* seeds. **Communications in Plant Sciences**, v. 2, n. 3, p. 105-107, 2012.

\_\_\_\_\_. Influência de diferentes substratos no crescimento inicial de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae). **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 8, n. 4, p. 22-27, 2013.

SILVA, B. M. S.; LIVEIRA, C.; MORO, F. V.; VIEIRA, R. D. Morphoanatomy of fruit, seed and seedling of *Ormosia paraensis* Ducke. **Journal of Seed Science**, v. 37, p. 192-198, 2015.

SILVA, J. B. C.; NAKAGAWA, J. Estudos de fórmulas para cálculo de germinação. **Informativo ABRATES**, v. 5, n. 1, p. 62-73, 1995.

SOBANSKI, N.; MARQUES, C. M. M. Effects of soil characteristics and exotic grass cover on the forest restoration of the Atlantic Forest. **Journal for Nature Conservation**, v. 22, n. 3, p. 217-222, 2014.



SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, I. F.; AMORIM NETO, M. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, n. 3, p. 338-342, 2000.

TEXEIRA, F. W.; FAGAN, E. B.; CASAROLI, D.; CANEDO S. C.; BARBOSA K. A. Avaliação de métodos para superação de dormência na germinação de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms. **Biotemas**, v. 24, n. 4, p. 25-29, 2011.

ZAIDAN, L. B. P.; CARREIRA, R. C. Seed germination in Cerrado species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 167-181, 2008.

## **CAPÍTULO II**

### **RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE MUDAS DE *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (FABACEAE) SOB ALAGAMENTO E PÓS- ALAGAMENTO**

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E MORFOANATÔMICAS DE MUDAS DE  
*Ormosia arborea* (Vell.) Harms (FABACEAE) SOB ALAGAMENTO E PÓS-  
ALAGAMENTO**

**RESUMO**

O sucesso das ações de restauração em áreas sujeitas a alagamentos sazonais está associado com a seleção de espécies de plantas tolerantes ao alagamento e pós-alagamento, pois evitar danos auxiliará no processo de estabelecimento das mudas nos locais de plantio. Considerando a plasticidade expressa em ambientes dinâmicos foi avaliado o efeito de diferentes períodos de alagamento e pós-alagamento nas respostas fisiológicas e morfoanatômicas de mudas de *Ormosia arborea*. Os vasos contendo mudas da espécie foram colocadas em piscinas plásticas com o nível da água a 5 cm acima do substrato por 0, 15, 30, 45 e 60 dias de alagamento, com exceção do tratamento controle que foi mantido com irrigação a 70% da capacidade de retenção de água do solo. Ao final de cada período de alagamento, as mudas foram retiradas das piscinas para drenagem e mantidas com irrigação a 70% da capacidade de retenção de água do solo para a avaliação do restabelecimento das mudas 75 dias após a saída do alagamento. As mudas de *O. arborea* sobreviveram sob o ciclo de alagamento e pós-alagamento apresentando hipertrofia lenticelar e alterações no ângulo das folhas. Durante os períodos mais longos de alagamento as mudas apresentaram queda na eficiência quântica do PSII e das trocas gasosas (exceção da concentração interna de CO<sub>2</sub> que aumentou neste período), retomando seu metabolismo durante o restabelecimento, mesmo com os níveis de clorofila reduzidos neste período. O potencial hídrico foliar, bem como a estrutura básica da anatomia foliar, mantiveram comportamentos semelhantes ao controle durante todo o experimento, sendo observados apenas variações na espessura da nervura central, feixe vascular, abertura e índice estomático. Estes ajustes fisiológicos e morfoanatômicos apresentados não prejudicaram o crescimento de *O. arborea* que não deixou de acumular massa seca e investiu em altura pós-alagamento, demonstrando sua plasticidade fenotípica e indicando potencial de sobrevivência em áreas temporariamente inundadas.

**Palavras-chave:** Anatomia foliar, Crescimento, Fluorescência da clorofila, Inundação, Restabelecimento, Trocas gasosas, Plasticidade adaptativa.

## Introdução

O plantio de mudas com espécies nativas é um procedimento bem sucedido para restauração de áreas (BRUEL et al., 2010), mas o crescimento e sobrevivência destas mudas está relacionada ao tipo de solo e, especialmente à disponibilidade de água ao longo do ano (SOBANSKI; MARQUES, 2014). No caso de áreas sujeitas a períodos de alagamento, a saturação promove alterações químicas, físicas e biológicas no solo, transformando não só as condições de crescimento das plantas, mas também promovendo alterações na fisiologia, morfologia e anatomia (KOZLOWSKI, 1997).

Muitas espécies apresentam tolerância à inundação, inclusive espécies que enfrentam pouca ou nenhuma inundação em seus habitats, entretanto algumas não conseguem se estabelecer em ambientes sazonalmente inundáveis (KISSMANN et al., 2014). Isso porque a diversidade de espécies nas áreas sujeitas à inundação sazonal não está relacionado apenas com a tolerância ao alagamento, mas também com tolerância a condições de pós-alagamento, que envolve períodos com menor disponibilidade de água (LOPEZ; KURSAR, 2003).

A dinâmica do ambiente implica em baixa confiabilidade da informação (VALLADARES; GIANOLI; GÓMEZ, 2007) interagindo com a seleção genes através das gerações (WEST-EBERHARD, 2003), e resultando na expressão fenotípica de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais induzidas pelas características ambientais (MALDONADO-CHAPARRO et al., 2015), referida como plasticidade fenotípica, nestes casos se o aumento de plasticidade resulta em maior aptidão é considerado plasticidade adaptativa (DEWITT; SIH; WILSON, 1998; GRATANI, 2014).

Assim, ajustes fisiológicos, morfológicos, anatômicos e metabólicos adaptativos envolvendo respostas plásticas fenotípicas de indivíduos às variações ambientais são mecanismos que podem ou não ocorrer simultaneamente e auxiliam o indivíduo a ocupar o ambiente (MAURENZA; MARENCO; PIEDADE, 2009) e a ampla gama de estratégias desenvolvidas pelas plantas para sobreviver nestas condições dependem não só da espécie, mas também da intensidade e duração do estresse (LARCHER, 2004).

Considerando estes aspectos, para o sucesso das ações de restauração faz-se necessário a seleção de espécies adaptadas a esta condição (SOBANSKI; MARQUES, 2014), pois a capacidade de evitar danos e perdas no complexo fotossintético auxiliará no estabelecimento das mudas nos locais de plantio (MARTINS, 2012) e a capacidade

de recuperação de plantas pós-alagamento, provavelmente, oferece mudas com maior chance de recrutamento em ambientes periodicamente submersos (LIU et al., 2015).

Na última década, a pesquisa sobre os mecanismos que controlam a tolerância ao alagamento progrediu rapidamente, inclusive em nível molecular, no entanto, há grandes dúvidas a serem compreendidas, sobre o metabolismo do estresse pós-alagamento (VOESENEK et al., 2016). *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae: Papilionoideae) é uma espécie recomendada para plantios destinados à restauração de áreas degradadas, que ocorre nos domínios fitogeográficos de Cerrado e Mata Atlântica, podendo se estabelecer em ambientes ripários ou em solos bem drenados (CARVALHO, 2008), sugerindo uma importante plasticidade adaptativa. A espécie é pouco exigente em nutrientes e as mudas não respondem ao aumento da fertilidade do substrato, podendo ser até mesmo prejudicial ao seu desenvolvimento (SILVA; MORAIS, 2013).

Assim, diante da limitação de conhecimento sobre a biologia básica das espécies a serem implantadas em áreas de restauração, avaliamos o efeito de diferentes períodos de alagamento e restabelecimento pós-alagamento nas respostas fisiológicas e morfoanatômicas de mudas de *O. arborea*.

## **Material e Métodos**

As sementes de *O. arborea* foram coletadas de frutos abertos com as sementes expostas como recomendado por Silva et al. (2014), em março de 2014, a partir de matrizes distribuídas à margem esquerda do rio Ivinhema, no município de Nova Andradina/MS (22 03' 04,5" S; 53° 41' 28,2" W). Em seguida foram selecionadas quanto à integridade, uniformidade e coloração.

Devido à forte dormência tegumentar, em maio de 2014, as sementes foram escarificadas por 15 minutos com ácido sulfúrico concentrado (98% p.a.) e lavadas em água corrente por 5 minutos (SILVA et al., 2014). Posteriormente foram semeadas em tubetes 50 x 190 mm (CARVALHO, 2008), na profundidade de um centímetro, utilizando como substrato Latossolo Vermelho Distroférico (peneirado) e areia na proporção de 1:1.

Em outubro de 2014, as mudas produzidas, foram transplantadas para vasos com capacidade para 5 kg contendo o mesmo tipo de substrato dos tubetes. E, durante 4 meses, permaneceram com irrigação na capacidade de 70% de retenção de água do solo

(CRA) (SOUZA et al., 2000). O experimento foi conduzido em casa de vegetação com sombrite® de 70% de sombra. O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é Mesotérmico Úmido do tipo Cwa, com temperaturas e precipitações médias anuais variando de 20 a 24°C e de 1250 mm a 1500 mm, respectivamente.

Em fevereiro de 2015, os vasos foram separados em dois regimes hídricos: (1) Mudanças alagadas - mantidas com o nível de água a 5 cm acima do substrato; (2) Controle (Mudanças não alagadas) - mantidas com irrigação a 70% da CRA.

As mudas alagadas foram depositadas dentro de piscinas plásticas (Capacidade de 1000 litros) por 0, 15, 30, 45 e 60 dias. O nível de água nas piscinas foi verificado semanalmente, e sempre que necessário a água foi completada, de forma lenta e suave, para evitar agitação da água e o aumento da concentração de oxigênio.

O teor de oxigênio dissolvido e a temperatura da água onde as mudas ficaram alagadas foram mensurados com auxílio do medidor Hanna HI9146 Portable Dissolved Oxygen Meter em cada período de alagamento e estes valores foram em média  $3,9 \pm 0,6$  mg/L e  $25,9^\circ \pm 1,4^\circ\text{C}$  respectivamente.

Ao final de cada período de alagamento, as mudas foram retiradas das piscinas para drenagem e mantidas com irrigação a 70% da CRA para a avaliação do restabelecimento das mudas 75 dias pós-alagamento.

As mudas controle foram avaliadas nos mesmos períodos das mudas submetidas ao alagamento ou restabelecimento, assim, ao início (Tempo zero), ao final de cada período de alagamento e ao completar 75 dias após a saída de cada período de alagamento (restabelecimento pós-alagamento), foram determinados:

- **Sobrevivência:** Obtida pelo número de plantas sobreviventes em cada avaliação e os resultados expressos em porcentagem (%);
- **Estado geral das mudas:** Observando mudanças morfológicas, como desenvolvimento de estruturas acessórias (lenticelas e raízes adventícias), clorose, senescência e posição das folhas, as quais foram descritas e fotografadas com uma câmera digital (Modelo Samsung ES55), sendo que as imagens das lenticelas foram obtidas com auxílio de uma lupa manual de bolso com aumento de 20X;
- **Parâmetros de crescimento e biomassa:** Dois indivíduos de cada repetição por tratamento (N=8) foram avaliados quanto a características destrutivas e não destrutivas de crescimento e biomassa. As características não destrutivas (Altura, Diâmetro do caule, Número de folhas) foram avaliadas sempre nos mesmos indivíduos marcados

previamente. A **altura** (Alt) foi considerada a distância mensurada da borda do vaso até o meristema apical da planta, tomada com uma régua graduada e os resultados expressos em centímetros (cm); o **diâmetro do caule** (DC) tomado na do substrato com auxílio de um paquímetro digital de precisão (0,001 mm) e os resultados expressos em milímetros (mm) e o **número de folhas** (NF) contando-se o número total de folhas completamente expandidas por planta. Métodos destrutivos foram utilizados para aferir a **área foliar** (AF - cm<sup>2</sup>), medida com o aparelho LI-COR modelo LI-3100C; o **comprimento de raiz** (CR) a partir de uma régua graduada e os resultados expressos em centímetros (cm); **massa fresca** (Parte aérea, raiz e total – MFPA, MFR e MFT), a partir das pesagens de cada órgão fresco em balança analítica de precisão (0,0001g) e **massa seca** (Parte aérea, raiz e total – MSPA, MSR e MST) a partir da secagem de cada fração em estufa de circulação forçada de ar, regulada à 70°C por 72 horas ou até atingir massa constante, posteriormente pesadas em balança analítica de precisão (0,0001g). A partir dos dados de crescimento foram calculados as relações **altura/diâmetro** (RAD), **raiz/parte aérea** (R/PA) e **massa seca da parte aérea/massa seca de raiz** (MSPA/MSR), além do **Índice de qualidade de Dickson** (IQD) obtido pela expressão matemática:  $IQD = \frac{\text{massa seca total}}{\text{razão altura/diâmetro} + \text{razão massa seca da parte aérea/massa seca da raiz}}$  (DICKSON; LEAF; HOSNER, 1960).

- **Índice de clorofila**: obtido com auxílio de um medidor de clorofila (Konica Minolta, SPAD 502);

- **Trocas gasosas**: utilizando-se um analisador de gases no infravermelho (IRGA), marca ADC, modelo LCi PRO (Analytical Development Co. Ltda, Hoddesdon, UK) que determina a **taxa fotossintética** ( $A \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), **transpiração foliar** ( $E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), **condutância estomática** ( $g_s \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e **concentração interna de CO<sub>2</sub>** ( $C_i \mu\text{mol mol}^{-1}$ ). As avaliações foram realizadas em 3 indivíduos de cada repetição por tratamento (N=12) no período matutino, entre 8 e 11 horas, em uma folha completamente expandida e previamente marcada, de modo que todas as medições fossem realizadas nas mesmas folhas, sendo considerados apenas os dados medidos sob fluxo fotossintético de fótons (FFF) maior que  $700 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A partir dos dados de trocas gasosas foram calculadas as seguintes relações: **eficiência instantânea do uso da água** ( $EUA = A/E \mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ), **eficiência intrínseca do uso de água** ( $EIUA = A/g_s \mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) e **eficiência de carboxilação da Rubisco** ( $A/C_i \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) (ZHANG et al., 2001);

- **Fluorescência da clorofila *a***: obtida por meio de fluorômetro portátil modelo OS-30p (Opti-Sciences Chlorophyll Fluorometer, Hudson, USA), sendo registradas as medidas de **fluorescência inicial** ( $F_0$ ), **fluorescência máxima** ( $F_m$ ) e a **eficiência quântica potencial do fotossistema II** ( $F_v/F_m$ ). A partir dos dados de fluorescência foram calculados: **fluorescência variável** ( $F_v = F_m - F_0$ ) e **eficiência quântica efetiva de conversão de energia absorvida** ( $F_v/F_0$ ). A determinação da fluorescência foi realizada entre 8 e 11h da manhã, nas mesmas folhas utilizadas para as avaliações das trocas gasosas, estas foram submetidas a um período de 30 minutos de adaptação ao escuro com o auxílio de cliques adaptadores, para que todos os centros de reação nessa região foliar adquirissem a condição de “aberto”, ou seja, oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons. Em seguida expostas a um flash de 1 segundo, com intensidade de  $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

- **Potencial hídrico da folha** ( $\Psi_w$ ): obtido a partir de leituras realizadas em folhas individuais totalmente expandidas, entre 10 e 11h da manhã, usando uma câmara de pressão tipo Scholander (Portable Plant water status console - modelo 3115) (Scholander et al., 1964), imediatamente após a coleta das folhas. Os valores foram obtidos em bar e posteriormente convertidos em MPa (1 bar = 0,1 MPa).

- **Anatomia Foliar**: folhas completamente expandidas de cada tratamento foram seccionadas paradérmicas e transversalmente ( $n=8$ ). Os cortes transversais foram realizados a mão livre, em material fresco com lâmina de aço, sendo submetidos à clarificação em hipoclorito de sódio 2%, neutralização em água acética 1%, tríplex lavagem com água destilada e coloração com safrablau (5 mL de solução aquosa de safranina 1% - 95 mL de solução aquosa de azul de Astra 1% - duas gotas de ácido acético glacial), para posterior montagem de lâminas com água glicerizada. A partir desta secção transversal foram determinados a espessura dos seguintes tecidos/estruturas foliares constituintes do limbo: **cutícula adaxial** ( $CA_d \mu\text{m}$ ) e **abaxial** ( $CA_b \mu\text{m}$ ), **epiderme adaxial** ( $EAd \mu\text{m}$ ) e **abaxial** ( $EAb \mu\text{m}$ ), **parênquima paliçádico** ( $PP \mu\text{m}$ ) e **lacunoso** ( $PL \mu\text{m}$ ), **nervura central** ( $NC \mu\text{m}$ ) e **feixe vascular** ( $FV \mu\text{m}$ ). As secções paradérmicas foram preparadas no período da manhã, entre 8 e 11 horas, com impressões em cola Super Bonder® de amostras da região mediana do limbo na face adaxial e abaxial. Foram determinados: **diâmetro polar** ( $DP \mu\text{m}$ ) e **diâmetro equatorial dos estômatos** ( $DQ \mu\text{m}$ ), **abertura ostiolar** ( $AE \mu\text{m}$ ) e o **índice estomático** ( $IE \%$ ) que foi calculado por meio da fórmula proposta por Salisbury (1927):  $IE = [NE / (CE + NE)] \times 100$ , sendo (NE) o número de estômatos e (CE) o número de



células da epiderme. O laminário obtido foi fotografado com auxílio de câmera digital Moticam 2000 acoplada ao microscópio óptico por meio do programa Motic Image 2000 e ajustadas escalas nas condições ópticas adequadas.

#### *Delineamento estatístico e análise dos dados*

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC). Para o alagamento das mudas o esquema fatorial foi de 2 regimes hídricos (Controle e Alagado) x 5 períodos de alagamento (0, 15, 30, 45, 60 dias), com 4 repetições de 5 mudas cada.

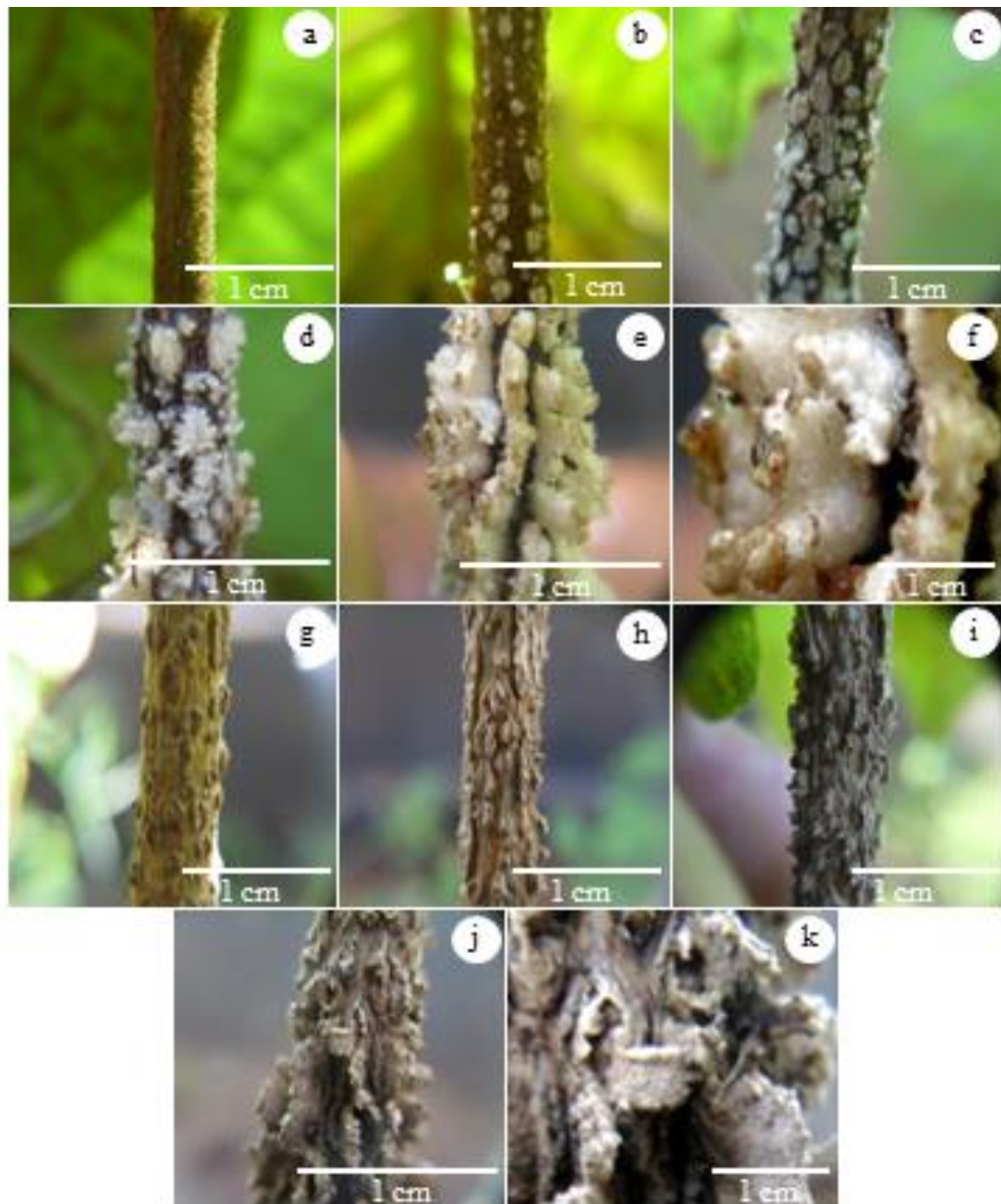
Para o período de restabelecimento pós-alagamento, o esquema fatorial foi de 2 regimes hídricos (Controle e alagamento) x 4 períodos de restabelecimento (15, 30, 45 e 60 dias de alagamento + 75 dias pós-alagamento), com 4 repetições de 3 mudas cada.

Os dados coletados foram submetidos à análise de variância a 5% de probabilidade e havendo efeito estatisticamente significativo as médias referentes aos regimes hídricos foram submetidas ao teste *t* e os períodos de alagamento, pós-alagamento e sua interação com os regimes hídricos foram ajustadas por equações de regressão ( $R > 0,60$ ).

Os dados morfológicos foram descritivos e avaliados por meio de imagens.

### **Resultados**

Todas as mudas sobreviveram até o final do experimento, sem dano visível, independente do tratamento. Aos 15 dias de alagamento, 100% das mudas apresentavam lenticelas hipertróficas na região do caule próxima a superfície da água. Aos 60 dias essa estrutura mostrou-se bastante desenvolvida e após a retirada de cada período de alagamento as lenticelas hipertróficas assumiram um aspecto “desidratado” (Figura 1), entretanto, não foi observada a formação de raízes adventícias durante o período experimental.



**Figura 1.** Visão das lenticelas de plantas de *Ormosia arborea* ao final de cada período de alagamento e restabelecimento pós-alagamento. (a) 0 dias, (b) 15 dias, (c) 30 dias, (d) 45 dias, (e) 60 dias, (f) detalhe das lenticelas hipertróficas aos 60 dias de alagamento, (g) 75 dias após 15 dias de alagamento, (h) 75 dias após 30 dias de alagamento, (i) 75 dias após 45 dias de alagamento, (j) 75 dias após 60 dias de alagamento, (k) detalhe das lenticelas aos 75 dias após 60 dias de alagamento. Escala: 1 cm.

As folhas das mudas do tratamento controle durante todo o experimento apresentaram posição horizontal, enquanto que nas mudas submetidas ao alagamento por 60 dias, observou-se a curvatura das folhas da posição horizontal para a vertical, ou seja, voltam-se para baixo e expõem sua face adaxial, retomando a posição horizontal pós-alagamento (Figura 2).



**Figura 2.** Visão geral das mudas de *Ormosia arborea*: (a) Controle, (b) Alagamento por 60 dias e (c) restabelecimento (75 dias após 60 dias de alagamento). Escala: 6 cm.

De modo geral, os parâmetros de crescimento e biomassa das mudas de *O. arborea* não foram influenciados pela interação entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento (APÊNDICE C - Tabela 1 e 3), ou de restabelecimento (APÊNDICE C - Tabela 2 e 4), exceto para MSPA durante o período de alagamento.

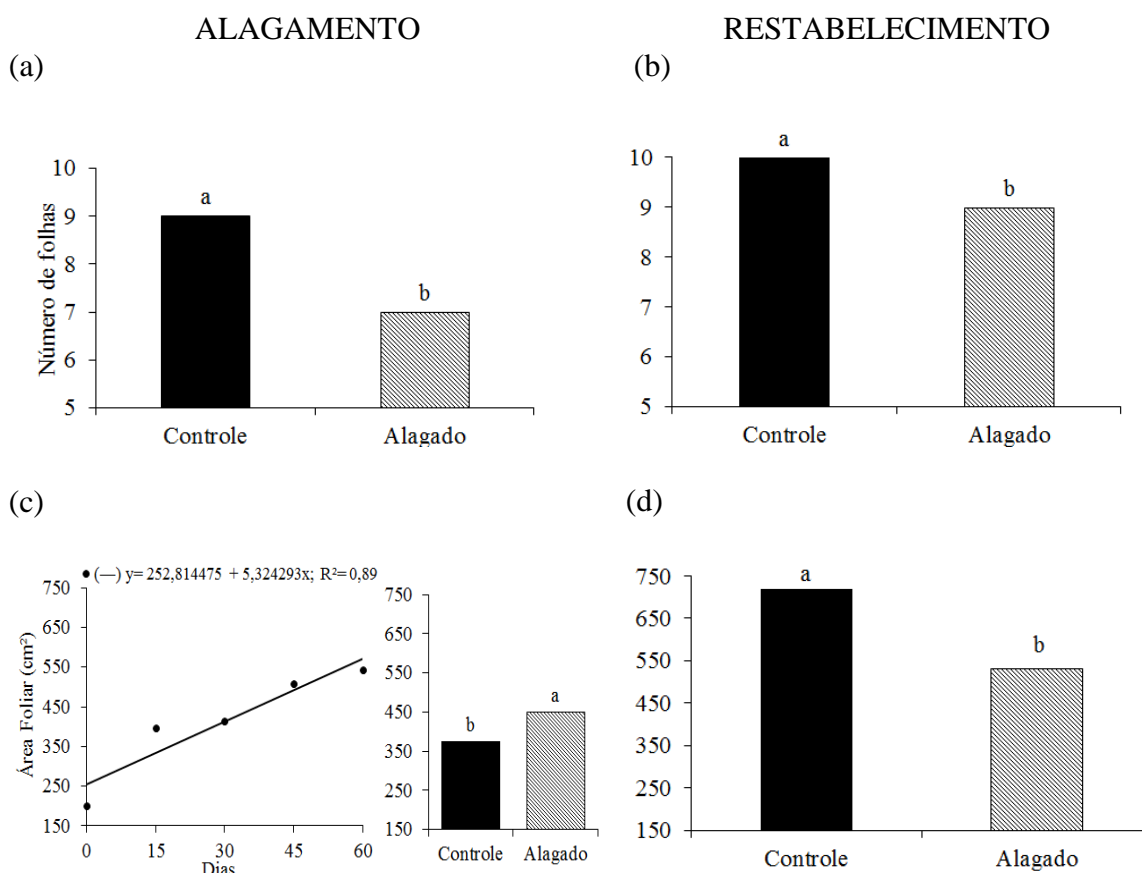
Durante o período de alagamento, para o NF, o regime hídrico de forma isolada proporcionou um maior número para as mudas controle (Figura 3a). Considerando que as mudas inicialmente apresentavam em média 7 folhas, não houve incremento de folhas nas mudas submetidas ao alagamento durante o período que ficaram submetidas a esta condição, enquanto que no tratamento controle as mudas desenvolveram em média 2 folhas no período de 60 dias.

Ao final do período de restabelecimento as mudas anteriormente alagadas mantiveram um NF ligeiramente menor que às mudas controle, mesmo a produção de folhas sendo semelhante neste período em ambas as condições (Figura 3b), fato que não está associado à abscisão, mas sim ao cessamento de produção de novas folhas durante o alagamento.

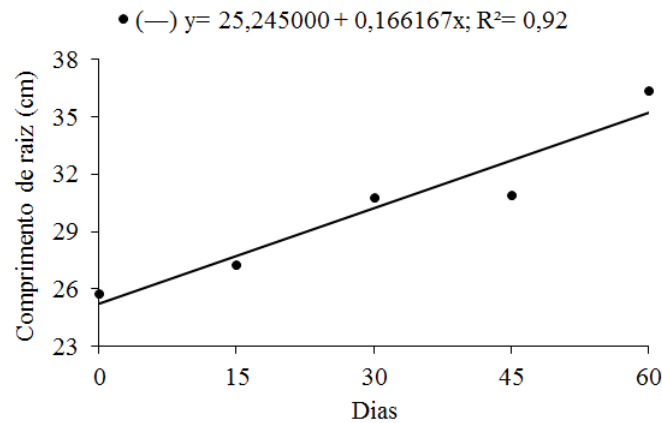
Apesar de durante o período de alagamento o NF ser menor, observou-se que a AF foi maior nas mudas alagadas quando comparado com o controle e houve aumento em função dos períodos de alagamento (Figura 3c). Por outro lado durante o período de restabelecimento a AF das plantas anteriormente alagadas foi afetada negativamente pelo regime hídrico (Figura 3d).

O alagamento não influenciou o CR e o DC, no entanto, houve uma resposta positiva conforme o aumento dos períodos de alagamento (Figura 4, 5a). A Alt das mudas apresentou média geral de 14,2 cm independente dos regimes hídricos ou dos períodos de alagamento.

Os índices de clorofila das mudas de *O. arborea* também não sofreram alterações entre os regimes hídricos neste período, apresentando média geral de 37,9 (SPAD) e efeitos fisiológicos mais graves que podem ser observados nessas condições como, clorose, senescência e abscisão não foram desencadeados durante o período avaliado.

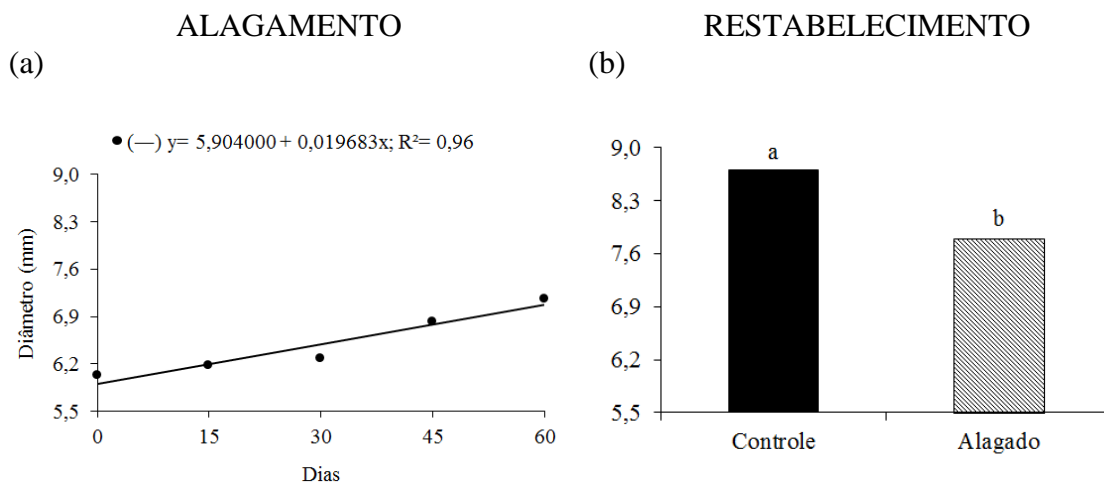


**Figura 3.** Número de folhas (NF) (a, b) e área foliar (AF) (c, d) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento e o restabelecimento pós-alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.



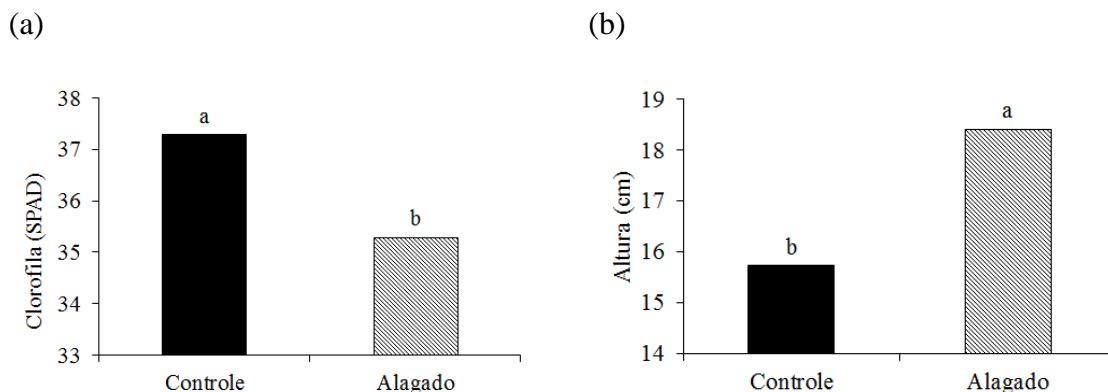
**Figura 4.** Comprimento de raiz (CR) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento.

Durante o período de restabelecimento, o DC (Figura 5b) e o índice de clorofila (Figura 6a) das plantas anteriormente alagadas foram afetadas negativamente pelo regime hídrico, por outro lado o crescimento em Alt superou as mudas controle (Figura 6b). O CR não variou muito durante este período, apresentando média geral de 33,1 cm.

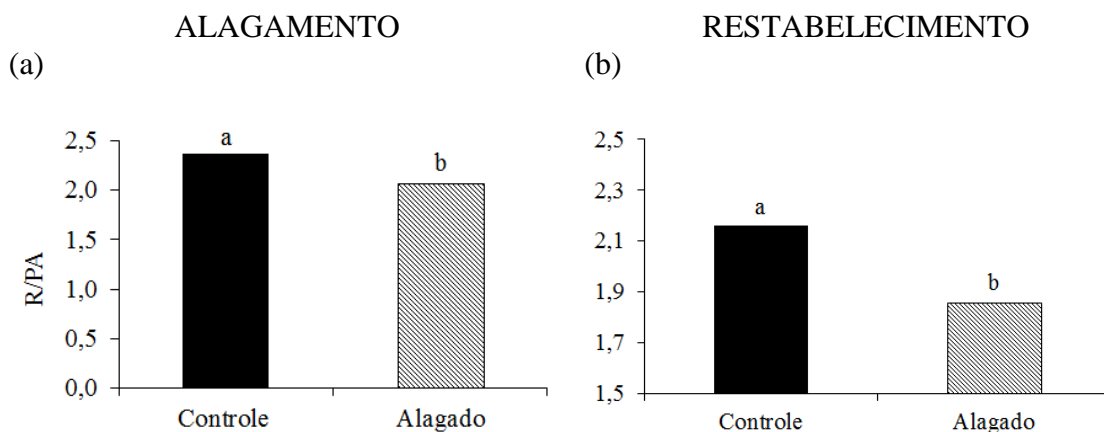


**Figura 5.** Diâmetro do caule (DC) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento (a) e o restabelecimento pós-alagamento (b). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.

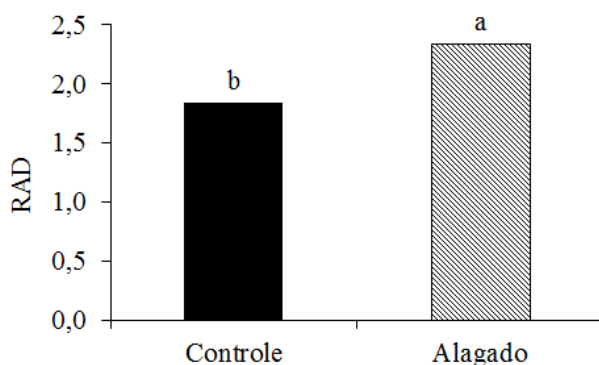
A razão R/PA foi maior para tratamento controle tanto durante o período de alagamento quanto de restabelecimento (Figura 7). A RAD durante o período de alagamento apresentou média geral de 2,2 e no restabelecimento os valores foram mais elevados para as mudas anteriormente alagadas (Figura 8).



**Figura 6.** Índice de clorofila (a) e altura (Alt) (b) de mudas de *Ormosia arborea* durante o restabelecimento pós-alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.



**Figura 7.** Razão raiz/parte aérea de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento e o restabelecimento pós-alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.

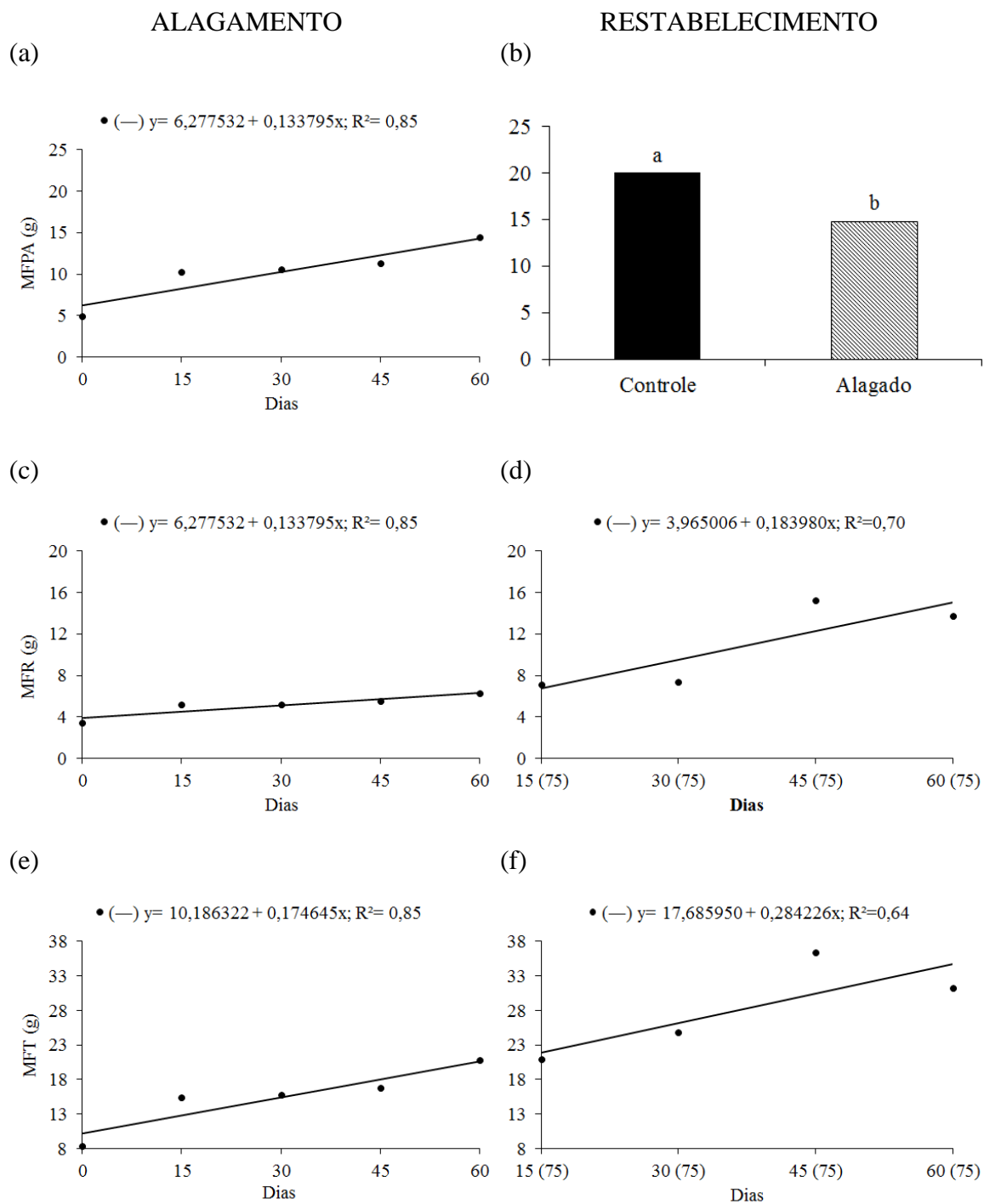


**Figura 8.** Razão altura/diâmetro de mudas de *Ormosia arborea* durante o restabelecimento pós-alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.

De modo geral, durante o alagamento, o acúmulo de biomassa, foi especialmente influenciado de forma positiva pelo aumento dos períodos de alagamento (Figura 9a, 9c, 9e, 10b), exceto para MSR que apresentou média geral de 1,3304 g, e MSPA que apresentou interação entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento, mostrando aos 60 dias, maior massa para as mudas submetidas ao alagamento (Figura 10a).

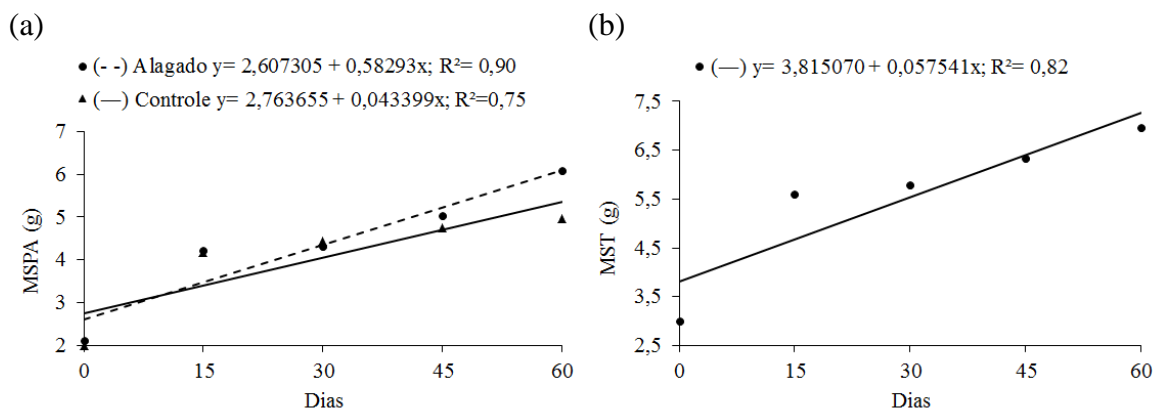
Durante o restabelecimento as variáveis de acúmulo de biomassa continuaram sem apresentar interação, no entanto a MFPA foi afetada negativamente pelo regime hídrico (Figura 9b), e a MFR (Figura 9d) e MFT (Figura 9f) influenciados positivamente pelos períodos de restabelecimento. Para s MSPA, MSR e MST (média geral de: 6,7029 g, 2,4349 g, 9,6372 g, respectivamente) não houve diferença, mostrando que as mudas anteriormente submetidas aos diferentes períodos de alagamento continuaram com valores semelhantes ao controle.

De forma similar, para a razão entre MSPA/MSR e o IQD das mudas avaliadas durante o alagamento foi observado apenas um aumento das variáveis em função dos períodos de alagamento (Figura 10, 11a). Já durante o restabelecimento pós-alagamento esta razão não apresentou diferença entre os fatores avaliados (média geral de 2,3837) e o IQD apresentou interação entre os regimes hídricos e os períodos de restabelecimento, sendo que as plantas controle apresentaram resposta linear positiva e as plantas anteriormente alagadas mantiveram o índice estável (Figura 11b).

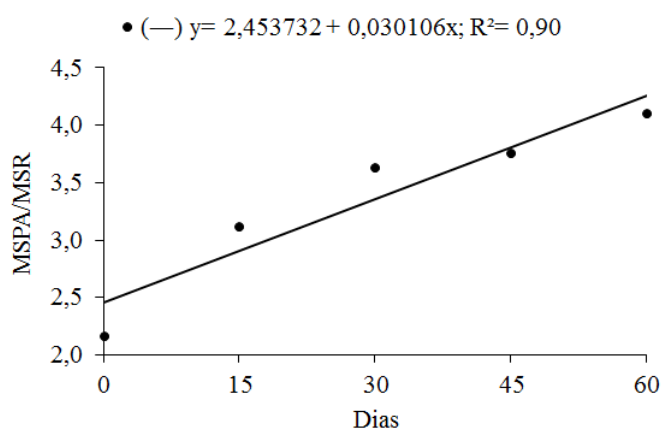


**Figura 9.** Massa fresca da parte aérea (MFPA) (a, b), massa fresca de raiz (MFR) (c, d) e massa fresca total (MST) (e, f) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento e o restabelecimento pós-alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.

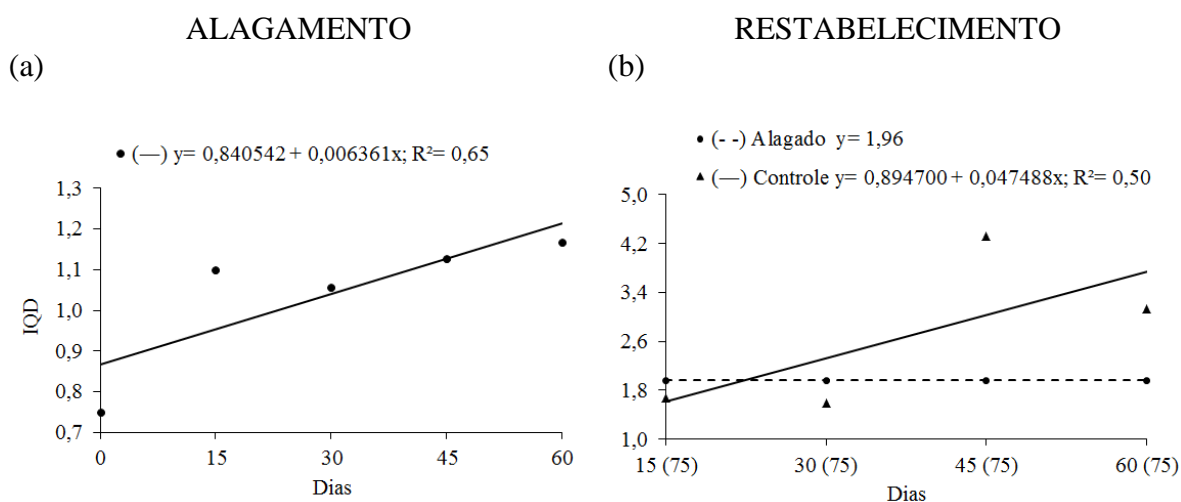




**Figura 10.** Massa seca da parte aérea (MSPA) (a) e massa seca total (MST) (b) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento.



**Figura 11.** Razão massa seca da parte área/massa seca de raiz (MSPA/MSR) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento.



**Figura 12.** Índice de qualidade de Dickson (IQD) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento (a) e o restabelecimento pós-alagamento (b).

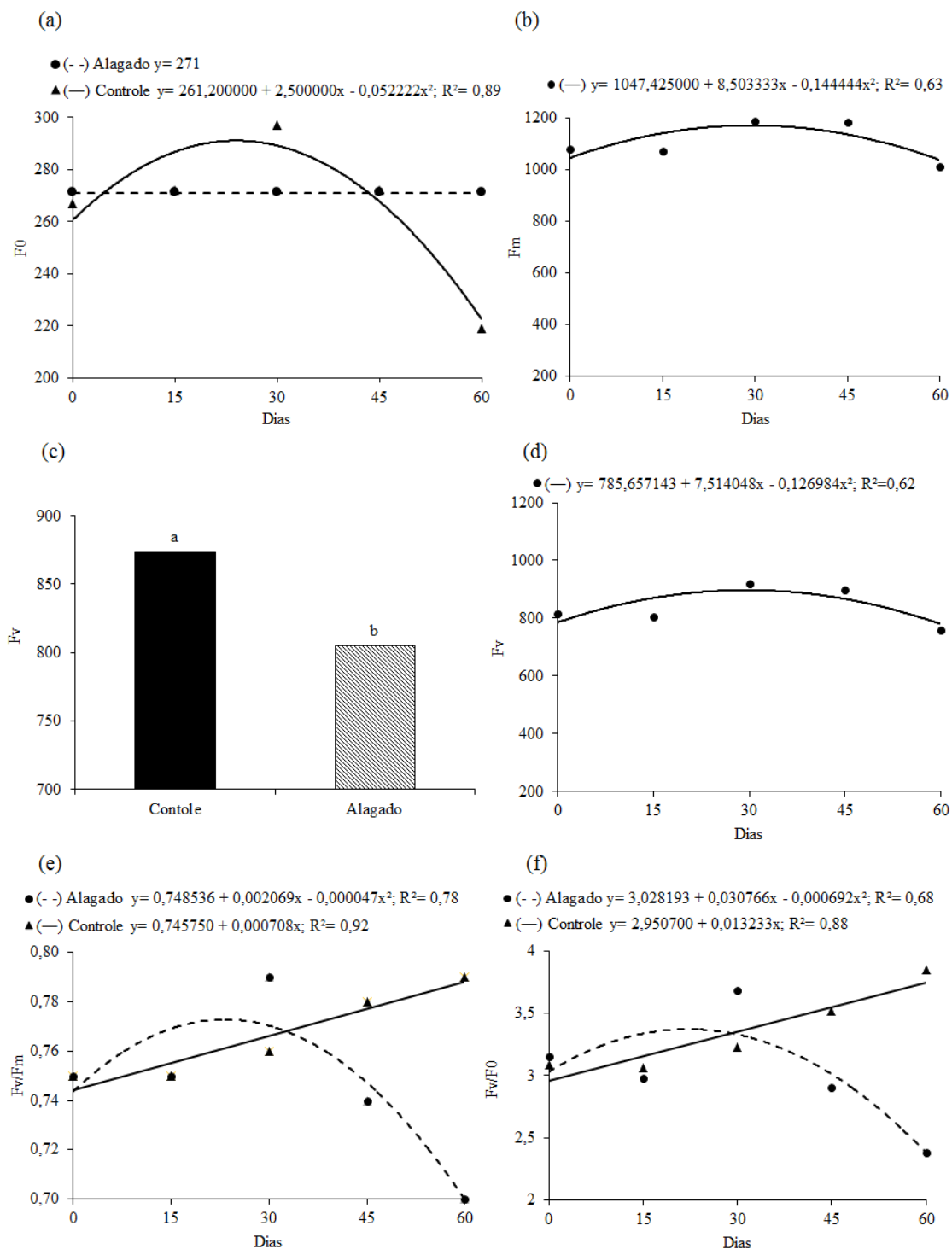
Para  $F_0$  houve interação significativa entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento (APÊNDICE C - Tabela 5), sendo que em mudas sujeitas ao alagamento os valores se mantiveram estáveis, e nas mudas controle o ponto de máxima foi aos 24 dias (291,12), sendo que aos 60 dias as mudas controle apresentam os menores valores (Figura 13a).

Para a  $F_m$ , apenas o fator períodos de alagamento foi significativo sendo observado valor máximo de  $F_m$  aos 29 dias (1173) (Figura 13b). Para  $F_v$  também não houve interação, no entanto os dois fatores isolados foram significativos (APÊNDICE C – Tabela 5), sendo que a  $F_v$  foi menor no tratamento alagado quando comparado com o controle (Figura 13c) e houve resposta quadrática em função dos dias, sendo observado valor máximo aos 30 dias (897) (Figura 13d).

A  $F_v/F_m$  foi influenciada pela interação entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento (APÊNDICE C – Tabela 5), sendo que as plantas controle apresentaram resposta linear positiva e as plantas submetidas ao alagamento responderam de forma quadrática, com ponto de máxima aos 22 dias (0,77). Ressalta-se que a partir dos 45 dias, foi observado um decréscimo no valor de  $F_v/F_m$  (0,74) quando comparado com o controle (0,77), sendo que aos 60 dias este valor chegou a 0,70 para mudas alagadas e 0,79 para o tratamento controle (Figura 13e).

Para a  $F_v/F_0$  foi observado o mesmo padrão de resposta de  $F_v/F_m$ , com ponto de máxima aos 22 dias (3,37) para mudas alagadas, após este período os valores foram decrescendo (Figura 13f).

Apesar do efeito negativo do alagamento, 75 dias pós-alagamento foram suficientes para retomar completamente o desempenho destas variáveis ( $F_v/F_m$  e  $F_v/F_0$ ), visto que durante este período, para todos os parâmetros de Fluorescência da clorofila *a* (média geral:  $F_0=261$ ,  $F_m=1147$ ,  $F_v=885$ ,  $F_v/F_m=0,77$ ,  $F_v/F_0=3,41$ ), não houve diferença entre as mudas controle e as mudas inicialmente alagadas, independente do tempo no qual ficaram submetidas ao estresse (APÊNDICE C - Tabela 6).



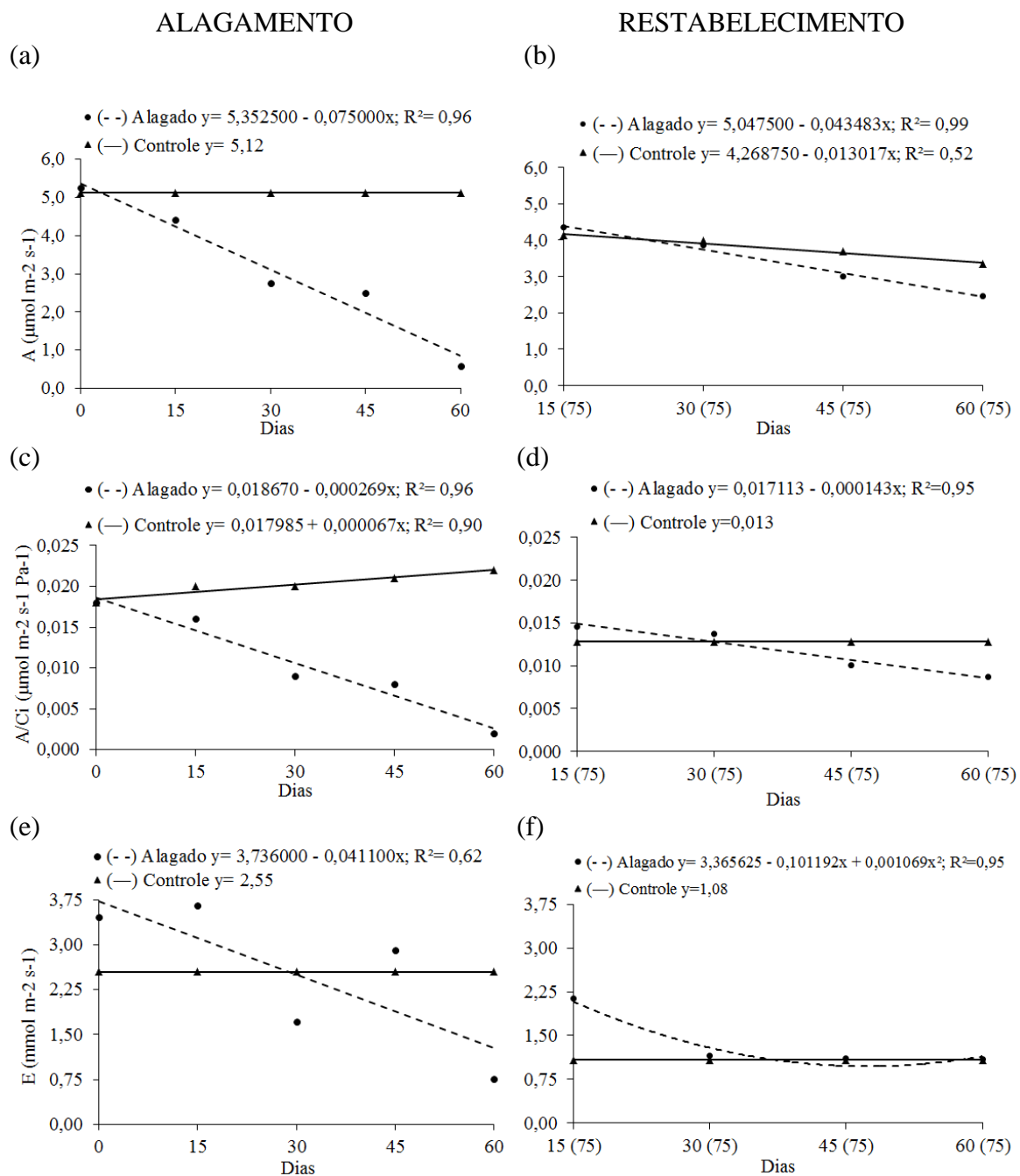
**Figura 13.** Fluorescência inicial ( $F_v$ ) (a); fluorescência máxima ( $F_m$ ) (b); fluorescência variável ( $F_v$ ) (c, d) eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) (e) e eficiência quântica efetiva de conversão de energia absorvida ( $F_v/F_0$ ) (f) de mudas de *Ormosia arborea* durante o alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste  $t$  a 5% de probabilidade.

Durante o alagamento houve interação entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento para todas as variáveis de trocas gasosas (APÊNDICE C - Tabela 7), sendo que para mudas mantidas sob a condição de estresse houve redução linear da  $A$ , até próximo a zero aos 60 dias de alagamento ( $0,586 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Figura 14a). Também observou-se redução na  $A/C_i$  (Figura 14c),  $E$  (Figura 14e),  $g_s$  (Figura 15a),  $EUA$  (Figura 15c), e  $EIUA$  (Figura 15e), entretanto a  $C_i$  aumentou (Figura 16).

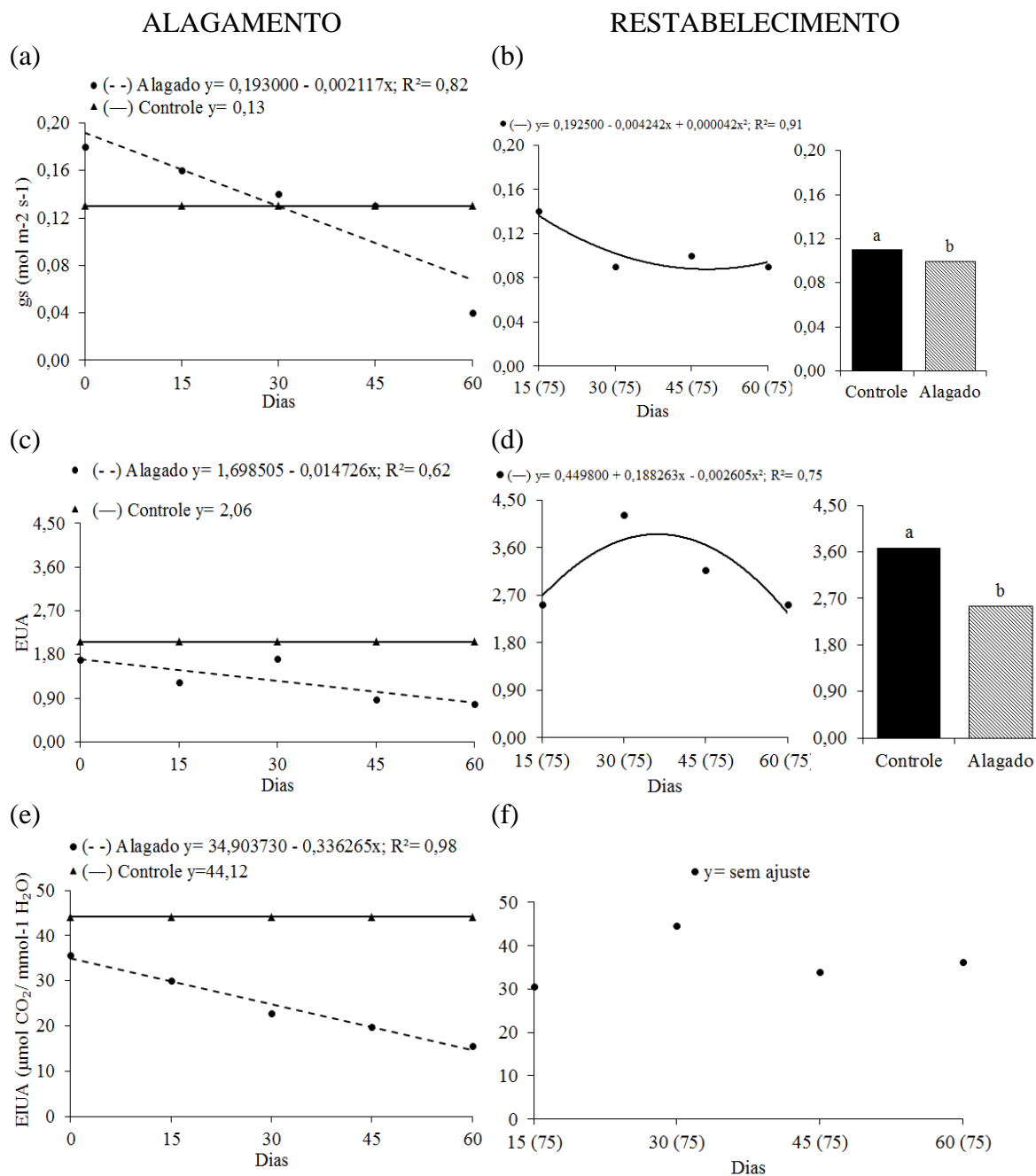
No restabelecimento observa-se interação entre os regimes hídricos e os períodos de pós-alagamento para algumas variáveis de trocas gasosas, tais como  $A$ ,  $E$  e  $A/C_i$  (APÊNDICE C - Tabela 8), sendo que a suspensão do alagamento promoveu uma retomada de  $A$  e  $A/C_i$  de modo a não diferir do controle para as mudas anteriormente alagadas por até 45 dias, por outro lado mudas alagadas por um período mais prologando (60 dias) apesar das taxas serem retomadas pós-alagamento, estas não atingiram taxas equivalentes ao controle (Figura 14b, 14d). As mudas submetidas a 15 dias de alagamento apresentam  $E$  superior pós-alagamento quando comparadas ao controle na mesma época e com os demais períodos de restabelecimento (Figura 14f).

A  $C_i$  se manteve estável durante o restabelecimento (média geral de  $292,63 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), contudo,  $g_s$  e a  $EUA$  foram influenciadas pelos fatores isolados, sendo os menores valores observados nas mudas anteriormente alagadas, mostrando que mesmo estes parâmetros terem retomado neste do período de restabelecimento não atingiram valores semelhantes ao controle (Figura 15b, 15d). Já  $EIUA$  foi influenciada apenas em função dos períodos de restabelecimento sendo que os valores não se ajustaram a equação linear ou quadrática (Figura 15f).

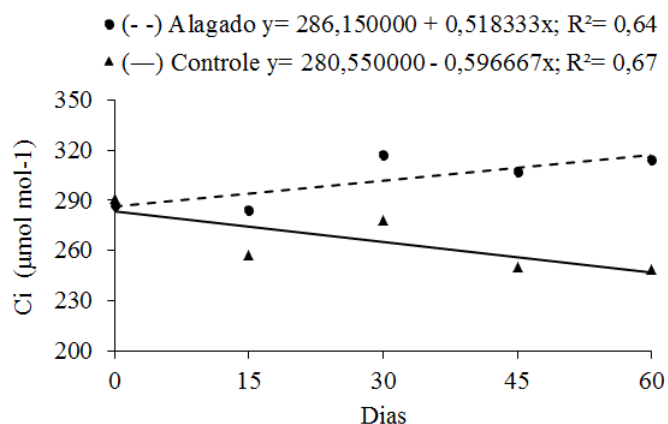
O  $\Psi_w$  não foi influenciado pela interação entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento, respondendo apenas de forma positiva tanto durante o período de alagamento, quanto durante o restabelecimento (Figura 17) (APÊNDICE C - Tabela 7 e 8).



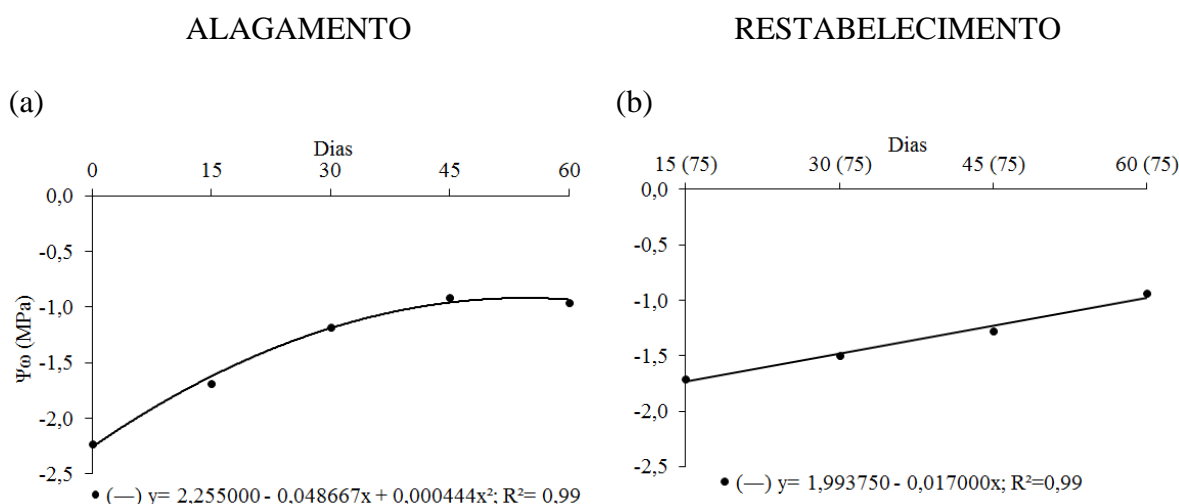
**Figura 14.** Taxa fotossintética (A) (a, b), eficiência de carboxilação da Rubisco (A/Ci) (c, d) e transpiração (E) (e, f) de folhas de *Ormosia arborea* durante o alagamento e o restabelecimento pós-alagamento.



**Figura 15.** Condutância estomática ( $gs$ ) (a, b), eficiência do uso da água ( $EUA$ ) (c, d) e eficiência intrínseca do uso da água ( $EIUA$ ) (e, f) de folhas de *Ormosia arborea* durante o alagamento e o restabelecimento pós-alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste t a 5% de probabilidade.



**Figura 16.** Concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $C_i$ ) em folhas de *Ormosia arborea* durante o alagamento.



**Figura 17.** Potencial hídrico da folha ( $\Psi\omega$ ) de *Ormosia arborea* durante o alagamento (a) e o restabelecimento pós-alagamento (b).

A estrutura anatômica da folha de *O. arborea* foi semelhante para todos os tratamentos. Em secção paradérmica observou-se que as paredes celulares da face adaxial (Figura 18a) e abaxial (Figura 18b) são de contorno sinuoso e há ocorrência de estômatos paracíticos apenas na face abaxial, o que caracteriza essa folha como hipoestomática.

Em secção transversal (Figura 19), o limbo apresenta epiderme unisseriada recoberta por cutícula lisa e espessa tanto na face adaxial quanto na face abaxial, com tricomas glandulares e tectores unicelular e unisseriado abundantes na face abaxial. Há diferença no tamanho das células epidérmicas da face adaxial, que são maiores em relação às da face abaxial. A nervura central possui formato côncavo convexo, sendo revestida por epiderme unisseriada, encontrando adjacente a essa uma a duas faixas de

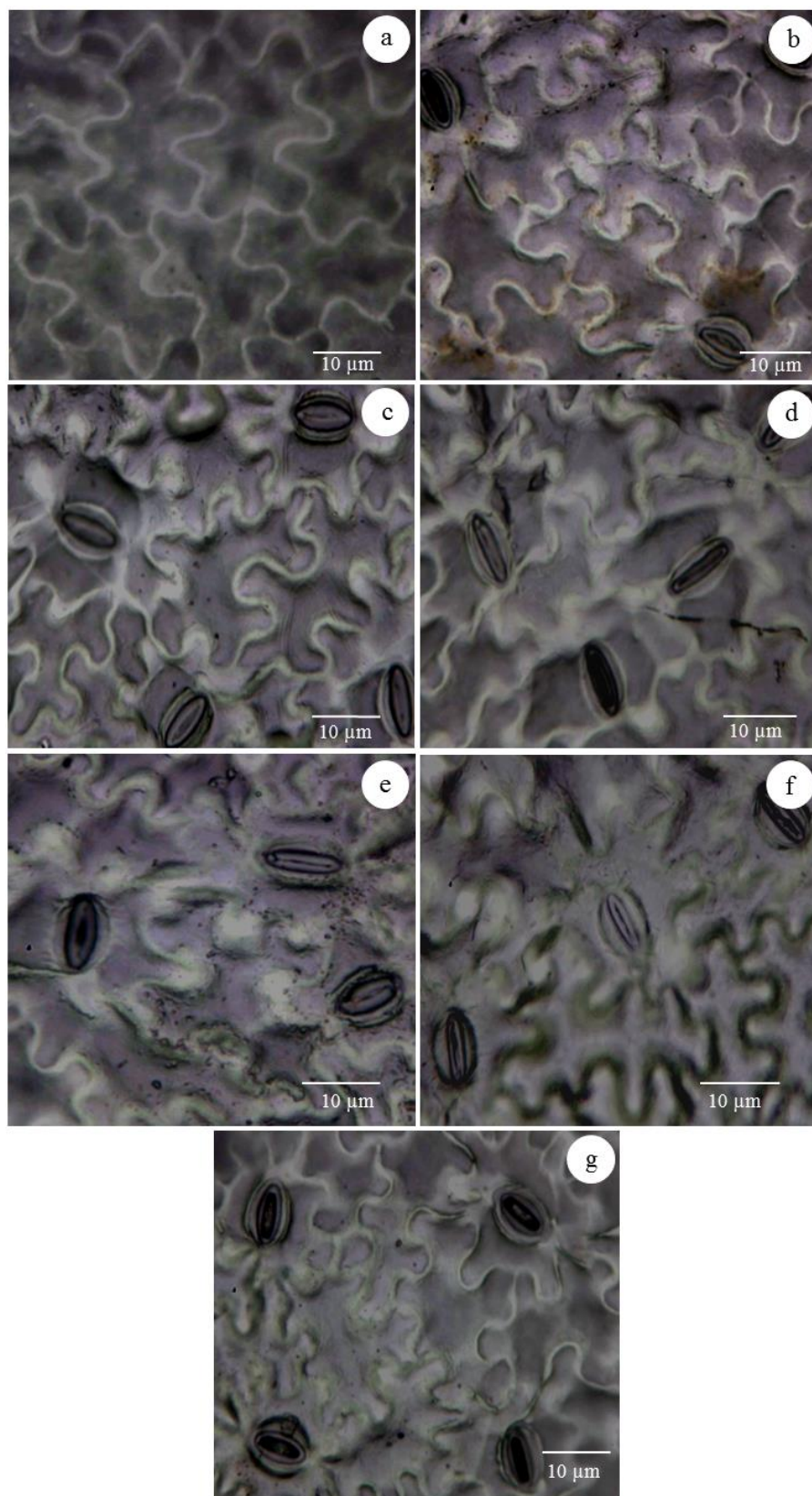
colênquima angular (Figura 19a). Nessa região há um grande feixe vascular bicolateral fechado envolto por um arco de fibras perivasculares de esclerênquima circundada por várias camadas de parênquima regular e duas de colênquima subepidérmico na face abaxial (Figura 19b). O mesofilo é dorsiventral, com 1 ou 2 camadas de parênquima paliádico e 3 camadas de lacunoso (Figura 19b).

Não houve diferença no *DP*, bem como no *DQ* dos estômatos independente do período de alagamento (*DP*: 9,13  $\mu\text{m}$ , *DQ*: 6,72  $\mu\text{m}$ ) ou restabelecimento (*DP*: 8,74  $\mu\text{m}$ , *DQ*: 7,23  $\mu\text{m}$ ). A *AE* e o *IE* foram influenciados pela interação entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento (APÊNDICE C - Tabela 9), sendo que para as mudas submetidas ao alagamento estas variáveis diminuíram conforme aumentou o período de alagamento (Figura 20) e 75 dias pós-alagamento retomaram valores semelhantes ao controle (média geral: *AE*=1,16  $\mu\text{m}$ , *IE*=14,42  $\mu\text{m}$ ).

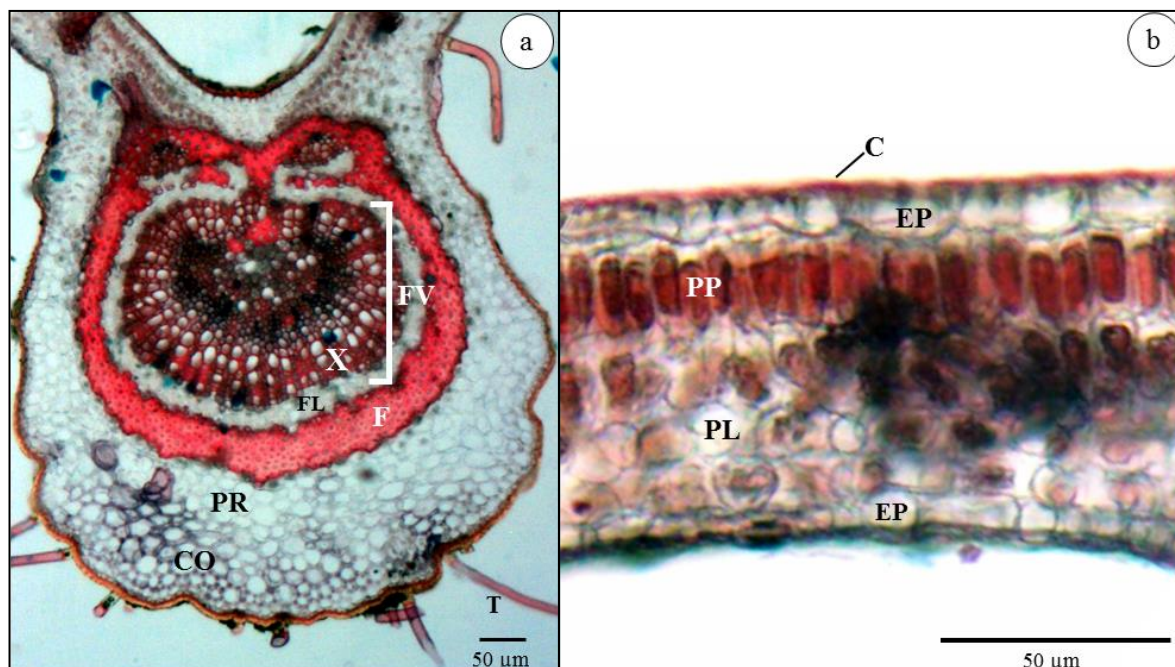
As espessuras da secção transversal não foram influenciadas pela interação entre os regimes hídricos e os períodos de alagamento (APÊNDICE C - Tabela 11) e restabelecimento (APÊNDICE C - Tabela 12). A *NC* foi maior para as mudas submetidas ao alagamento e aumentou linearmente em função dos períodos de alagamento (Figura 21).

Para o *FV*, houve aumento linear em função dos períodos de alagamento (Figura 22a), entretanto não houve diferença quanto aos regimes hídricos (Controle e alagamento) e durante o restabelecimento o *FV* apresentou valores menores para as mudas anteriormente alagadas (Figura 22b). As demais estruturas da secção transversal (região internervural) se mantiveram estáveis durante o alagamento (Média geral: *CAd*=2,36  $\mu\text{m}$ , *CAb*=2,31  $\mu\text{m}$ , *EAd*=7,48  $\mu\text{m}$ , *EAb*=7,07  $\mu\text{m}$ , *PP*=33,18  $\mu\text{m}$ , *PL*=36,72  $\mu\text{m}$ ) e o restabelecimento (Média geral: *CAd*=2,34  $\mu\text{m}$ , *CAb*=2,17  $\mu\text{m}$ , *EAd*=6,04  $\mu\text{m}$ , *EAb*=5,45  $\mu\text{m}$ , *PP*=17,96  $\mu\text{m}$ , *PL*=30,62  $\mu\text{m}$ ).

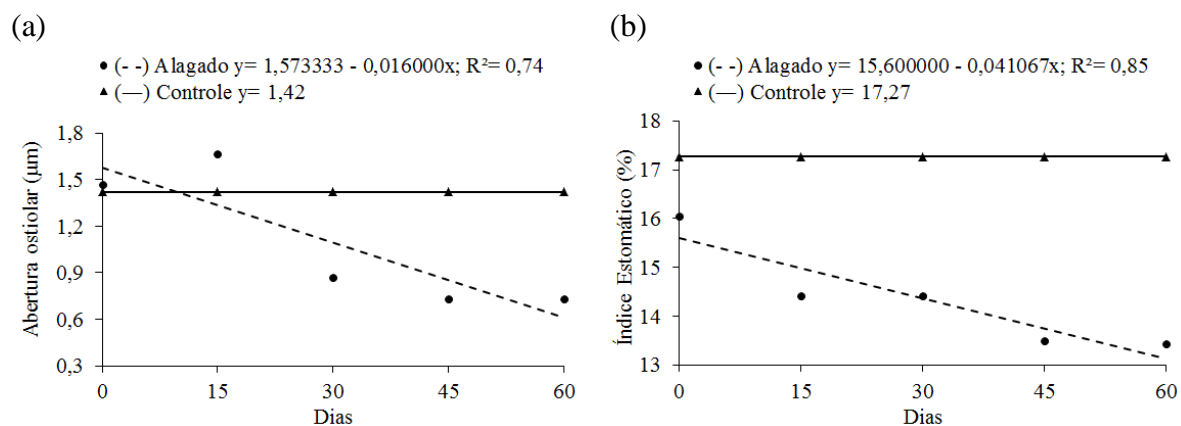




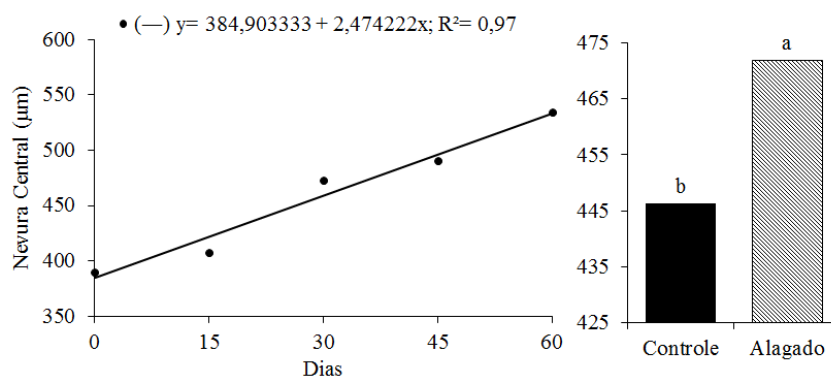
**Figura 18.** Seção paradérmica de folhas de *Ormosia arborea* ao final de cada período de alagamento e restabelecimento pós-alagamento. Face adaxial – 0 dias (a), face abaxial - 0 dias (b), face abaxial - 15 dias (c), face abaxial - 30 dias (d), face abaxial - 45 dias (e), face abaxial - 60 dias (f), face abaxial – Restabelecimento pós-alagamento (g). Escala: 10 µm.



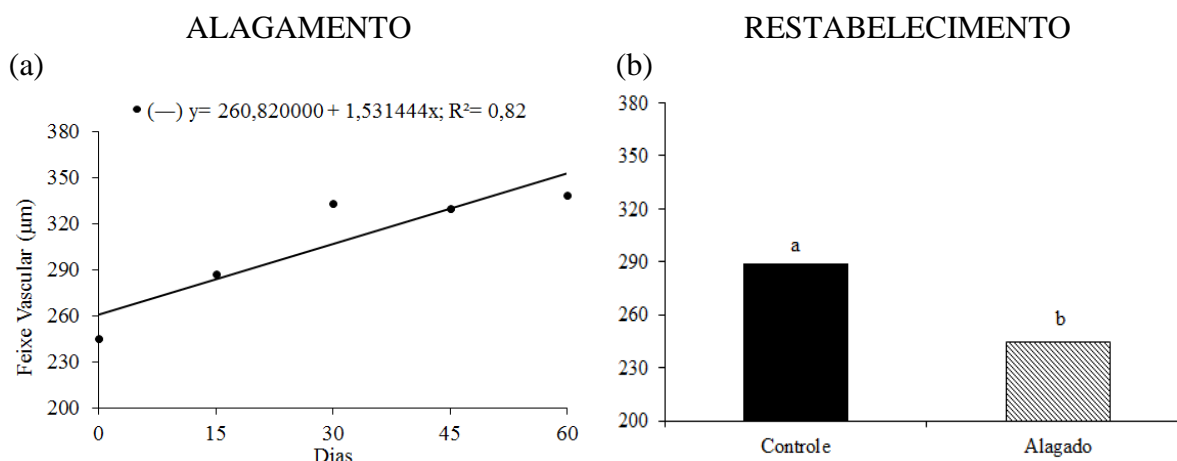
**Figura 19.** Secções transversais da lamina foliar de *Ormosia arborea*. Região central (a); Região internervural (b). Abreviaturas: C= cutícula; CO = colênquima; EP= epiderme; FL= floema; FV= feixe vascular; F= fibras; PL= parênquima lacunoso; PP= parênquima paliçádico; PR= parênquima de preenchimento; T= tricoma; X= xilema. Escala: 50 µm.



**Figura 20.** Abertura ostiolar (AE) (a) e índice estomático (IE) (b) de folhas de *Ormosia arborea* durante o alagamento.



**Figura 21.** Espessura da nervura central (NC) de folhas de *Ormosia arborea* durante o alagamento. Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.



**Figura 22.** Espessura do feixe vascular (FV) de folhas de *Ormosia arborea* durante o alagamento (a) e o restabelecimento pós-alagamento (b). Médias seguidas por letras distintas diferem entre si pelo teste *t* a 5% de probabilidade.

## Discussão

O alagamento do substrato normalmente desencadeia respostas morfofisiológicas com importante papel no ajuste e restabelecimento metabólico em plantas tolerantes, ou por outro lado, quando gerador de estresse, implica no descontrole metabólico culminando na morte celular ou mesmo do organismo.

A presença de lenticelas hipertróficas como as encontradas na base do caule de plantas de *O. arborea* são estruturas que geralmente estão associadas com respostas adaptativas ao alagamento do solo, favorecendo a sobrevivência das plantas cujas raízes estão expostas a hipoxia ou anoxia (KOZLOWSKI, 1997), visto que, nestas condições

podem expressar fissuras no caule com tecido frouxo associado capaz de promover o aumento da superfície, facilitando as trocas gasosas com o meio aerado (SANTIAGO; PAOLI, 2003), a continuidade da condutividade da raiz (OLIVEIRA, 2011) e a eliminação dos metabólitos potencialmente tóxicos, como o metanol e acetaldeído, produzidos em decorrência da baixa disponibilidade de oxigênio (BAILEY-SERRES; VOESENECK, 2008; BOURTSOUKIDIS et al., 2014).

A hipertrofia das lenticelas na região do caule próxima a superfície da água em condições de hipoxia está relacionada à presença de oxigênio neste nível da água (BOTELHO et al., 1998) e a formação desta estrutura é resultante do aumento da atividade do felogênio (LARSON; DAVIES; SCHAFFER, 1991) por divisões anticlinais e periclinais que se estendem às células do parênquima cortical caulinar e exercem pressão nas lenticelas e sua hipertrofia de dentro para fora, promovendo alongamento e morte celular que resultam no tecido esponjoso (SANTIAGO; PAOLI, 2003; OLIVEIRA et al., 2015). Estes eventos são mediados pelo aumento das concentrações do etileno (YAMAMOTO; KOZLOWSKI, 1987).

Enquanto a formação de lenticelas hipertróficas consiste em respostas morfológicas envolvendo ativação gênica, síntese protéica, reações catalíticas e morte celular (ELDHUSET et al., 2013; VOESENEK et al., 2016), o alagamento desencadeia também respostas plásticas caracterizadas pelo movimento e alterações no ângulo das folhas de *O. arborea*.

Os movimentos foliares (movimentos násticos) podem ser induzidos pela luz ou outros estímulos, este evento, amplamente observado em Fabaceae (BALDET, 1974) é causado pelas alterações reversíveis de turgor nas células do pulvino, e mecanismos que envolvem hormônios (etileno), fluxo de potássio, H<sup>+</sup>-ATPases e do potencial hídrico das células dos vacúolos (SASIDHARAN; VOESENEK, 2015; TAKAHASHI; KINOSHITA, 2016). Em *O. arborea* as folhas voltam-se para baixo e expõem sua face adaxial, este comportamento foi descrito para espécie como nictinastia descendente (RODRIGUES; TOZZI, 2007) e denominada como “tipo A” por Baudet (1974).

Embora o valor adaptativo de inclinar as folhas para baixo em *O. arborea* sob alagamento não é claro, outros autores enfatizam que as mudanças no ângulo das folhas, e crescimento hiponástico pode contribuir para elevar as folhas acima da superfície da água, evitando a condição desfavorável (GRIMOLDI et al., 1999; COX et al., 2003; SASIDHARAN; VOESENEK, 2015), além disso, durante o alagamento as folhas diminuem sua exposição ao sol e durante o período de menor disponibilidade hídrica

(pós-alagamento) voltam à posição horizontal favorecendo a rápida recuperação fotossintética.

A curvatura das folhas, da posição horizontal para a vertical também foi apresentado em resposta ao alagamento em *Schinus terebinthifolius* Raddi, neste caso, diferente do comportamento de *O. arborea* a mudança de ângulo das folhas ocorreu devido a epinastia seguida de abscisão foliar (GRISI et al., 2011). Em *Eugenia glazioviana* Kiarsk, porém em resposta ao déficit hídrico, a mudança de ângulo das folhas deve-se a exposição a fatores que catalisam o processo de perda de água, assim durante o período de seca *E. glazioviana* consegue manter-se viva economizando energia sem perder suas folhas e quando o suprimento hídrico se restabelece, a folha recupera a turgescência (ESPOSITO-POLESI; RODRIGUES; ALMEIDA, 2011).

Sob alagamento as plantas também podem ficar sujeitas ao déficit hídrico principalmente pela menor absorção de água causada por modificações na permeabilidade das membranas das células das raízes, o que leva a uma menor condutividade hidráulica neste órgão (ELSE et al., 2001; BATISTA et al., 2008) devido ao desenvolvimento de acidose que causa inibição das aquaporina (GRANDIS et al., 2010) conseqüentemente há uma redução da turgescência foliar levando e fechamento estomático (ELSE et al., 2001). No entanto, *O. arborea* manteve a turgência das folhas, como observado pelo  $\Psi_w$ .

Em condições de alagamento as plantas podem também aumentar o DC devido a hipertrofia lenticelar (MEDINA et al., 2009; LIRA et al., 2013), no entanto, em *O. arborea* o alagamento não afetou o crescimento do diâmetro do caule em comparação com o controle. *Cecropia pachystachya* Trécul também não apresentou aumento no diâmetro da base do caule durante o alagamento mesmo com lenticelas proeminentes, este comportamento possibilitou levantar duas hipóteses: primeira, que *C. pachystachya* tolera a saturação hídrica não necessitando de oxigênio vindo da parte aérea e segunda, que a espécie já é bem suprida de espaços aéreos nesta região mesmo sem estar em condições de alagamento (BATISTA et al., 2008).

O alagamento também não influenciou no crescimento em Alt das plantas de *O. arborea* caracterizando como lento, sendo esse comportamento também observado para o tratamento controle, confirmando desse modo, a característica da espécie estudada, classificada como secundária tardia ou clímax (CARVALHO, 2008).

O crescimento de raiz apresentou comportamento semelhante, não alterando o padrão de crescimento em relação ao controle inclusive durante o período de

restabelecimento pós-alagamento. Esta capacidade de crescer raiz em ambientes de baixa disponibilidade de oxigênio observada em *O. arborea* é fundamental para a sobrevivência em florestas sazonalmente inundadas e também pode prever resistência ao período de restabelecimento pós-alagamento, já que, depois de um período de inundação numa floresta sazonalmente inundada, mudas com raízes superficiais podem estar em desvantagem para sobreviver e raízes mais profundas são mais resistentes à condição de menor disponibilidade hídrica (LOPEZ; KURSAR, 2003). Todavia, na literatura poucas espécies tolerantes não apresentaram redução do crescimento das raízes quando alagadas (BATISTA et al., 2008).

O acúmulo de biomassa foi mantido durante o alagamento, inclusive com ganho no caso da MSPA, esta resposta é utilizada para classificar espécies como tolerantes a esta condição de estresse (LOBO; JOLY, 2000). O padrão de alocação de biomassa também não foi alterado pelo alagamento do solo e o aumento da razão MSPA/MSR somente em função dos períodos de alagamento indica que a maior parte da biomassa foi alocada para a parte aérea inclusive nas mudas do tratamento controle. Este menor investimento em MSR pode ter possibilitado o incremento da MSPA e a menor relação R/PA nas mudas alagadas, e estar associado à formação de alterações morfológicas como as lenticelas hipertrofiadas observadas.

Assim, de maneira geral, durante o alagamento, os parâmetros de crescimento foram mantidos, com exceção do NF que se manteve estável para as mudas alagadas, enquanto as mudas controle continuaram produzindo novas folhas. É comum sob condições de inundação que a formação e expansão de folhas sejam suprimidas (KOZLOWSKI, 1997), podendo manter aspecto saudável e garantindo entrada de energia para a planta (MAURENZA; MARENCO; PIEDADE, 2009), porque a sobrevivência nesta condição é dependente de um balanço na distribuição de fotoassimilados entre raiz e parte aérea (BATISTA et al., 2008) e a diminuição do investimento em alguns órgãos, durante este período pode ser uma estratégia adaptativa para reduzir a demanda energética e manter o funcionamento do metabolismo, para assim, após alívio das condições adversas poder continuar seu crescimento (WIEDENROTH, 1993).

O IQD, parâmetro bastante utilizado como um bom indicador de qualidade das mudas (DALMOLIN et al., 2015) por considerar a robustez e o equilíbrio da distribuição da biomassa (FONSECA et al., 2002), reforçou que o fato das mudas não produzirem novas folhas durante o alagamento não teve consequências drásticas para o

crescimento de *O. arborea*, visto que mesmo aumentando os dias de alagamento as mudas mantêm este índice semelhante ao controle, mostrando que a espécie estudada se desenvolve bem no cultivo alagado.

Durante o restabelecimento, as mudas anteriormente submetidas ao alagamento reduziram a MFPA, comportamento que pode estar diretamente ligado ao menor NF, AF e DC apresentado. Apesar disto, as mudas não deixaram de acumular massa seca, mantendo o mesmo nível do controle.

Os níveis de clorofila não sofreram alterações sob alagamento, sugerindo que durante este período as mudas apresentavam mecanismos de tolerância à condição de cultivo alagado, uma vez que em plantas submetidas ao estresse hídrico, o decréscimo acentuado no conteúdo de pigmentos fotossintéticos é comumente observado (GONÇALVES, 2012), sendo esta diminuição resultante da degradação da clorofila ou da deficiência em sua síntese (DALMOLIN, 2013).

No entanto, durante o período de restabelecimento pós-alagamento os níveis de clorofila reduziram para as mudas anteriormente alagadas, provavelmente esta diminuição no conteúdo de clorofila ocorre mais pronunciadamente em função da menor síntese de pigmentos, uma vez que em resposta da degradação deste pigmento fotossintético, as plantas podem apresentar amarelamento das folhas, sinal típico de clorose (DALMOLIN, 2013), seguida de senescência, sintomas não observados durante todo o experimento.

A menor síntese de clorofila nas mudas anteriormente alagadas parece estar relacionada com o fato de que após o alagamento as mudas retomaram a produção de folhas (o que explica também a menor AF), e durante este processo de expansão foliar, a folha sofre mudanças estruturais que levam ao amadurecimento do ponto de vista fisiológico e tecidual, assim folhas mais jovens quando comparadas com as folhas maduras, podem conter até metade do teor de pigmentos cloroplastídicos por unidade de área, menor capacidade fotossintética e maior grau de fotoinibição (PAULA et al., 2015).

A  $F_0$  é independente dos eventos fotoquímicos e neste estudo ela manteve-se estável durante o período de alagamento avaliado. O aumento desta variável pode ser consequência de danos no centro de reação do PSII ou da redução da capacidade de transferência da energia de excitação da antena para o centro de reação (BAKER; ROSENQVST, 2004; BAKER, 2008), o que não foi observado em *O. arborea*.

Observa-se ainda que a relação  $F_v/F_0$  e  $F_v/F_m$  aumentaram até o 22º dia de alagamento declinando em seguida. A relação  $F_v/F_m$  foi superior a 0,75 nas mudas controle e alagadas, exceto nas alagadas por mais de 45 dias. Para muitas espécies vegetais em condições não estressantes, a razão  $F_v/F_m$  pode variar entre 0,75 e 0,85, enquanto uma queda abrupta nesta razão reflete a presença de dano fotoinibitório nos centros de reação do PSII, indicando estresse (MAXWELL; JOHNSON, 2000). Assim, acredita-se que acima de 45 dias, as mudas tem sua atividade fotoquímica do PSII apenas reduzida.

No entanto, o mais importante para uma rápida recuperação é manter o aparato fotossintético, pelo menos, em condições de reiniciar suas atividades logo após a inundação (WALDHOFF; JUNK; FURCH, 2000). Esse comportamento foi observado em *O. arborea*, visto que sua performance fotoquímica é recuperada pós-alagamento, indicando que não houve alterações irreversíveis no aparelho fotossintético.

Em espécies de plantas amazônicas, uma queda na relação  $F_v/F_m$  também não representou danos irreversíveis no aparato fotossintético que estava dormente, pois as folhas estavam meramente em repouso, uma vez que  $F_v/F_m$  foram recuperados após a suspensão do alagamento (PAROLIN, 2009).

Embora as mudanças fenotípicas induzidas pelo alagamento sejam consideradas favoráveis, pois podem facilitar as trocas gasosas no nível de folha, tornando a planta capaz de manter uma taxa de assimilação mais elevada durante o alagamento (KOZLOWSKI, 1997; TATIN-FROUX; CAPELLI; PARELLE, 2014), para as plantas de *O. arborea* as respostas morfológicas não foram suficiente para deter o declínio da maioria dessas variáveis fisiológicas. No entanto, toda resposta adaptativa precisa de energia adicional (WIEDENROTH, 1993), assim, o investimento em alterações morfológicas, como lenticelas hipertrofiadas, exige um dispêndio de energia que pode ter influenciado diretamente essa resposta.

Lopes e Kursar (2003) sugerem ainda que a relação lenticela hipertrófica-facilitação das trocas gasosas pode não ser tão simples, pelo contrário, para a manutenção da  $g_s$  por exemplo, outros processos podem ser mais críticos, tais como a difusão de oxigênio para raízes sob alagamento.

As reduções na fotossíntese sob condições de inundação foram demonstradas em numerosas espécies lenhosas (KISSMANN et al., 2014; KOZLOWSKI, 1997; LIU et al., 2014; MAURENZA et al., 2012), sendo que as principais causas envolvem principalmente limitação estomática ou não estomática (LIU et al., 2014).



A hipótese é que quando a queda fotossintética é atribuída à limitação estomática (fechamento estomático) ocorre um aumento no valor limite estomatal ( $L_s$ ) e um declínio na  $C_i$ , pois limita a capacidade da planta de captura-lo, em contrapartida, se  $C_i$  aumenta em resposta ao declínio na  $A$  e do  $L_s$ , as mudanças na fotossíntese devem ser atribuídas principalmente à limitação não-estomática (LIU et al., 2014), explicação que pode ser aceita para *O. arborea*, uma vez que a  $C_i$  aumentou com o aumento dos dias de alagamento.

Liu et al. (2014) observaram em sua revisão que no caso de limitações não-estomática a fotossíntese pode diminuir por diferentes causas, tais como: diminuição do teor e da atividade da enzima carboxilase/oxigenase bisfosfato 1,5-ribulose (que pode ser observado na presente pesquisa ao avaliar a relação  $A/C_i$ ); a inibição do transporte fotossintético de elétrons, fosforilação fotossintética, a regeneração da ribulose 1,5-bisfosfato as desordens metabólicas de oxigênio ativo; e aumento da concentração de etileno e outros hormônios endógenos.

Em resumo, observou-se para *O. arborea* a redução da  $A$ ,  $g_s$ ,  $E$ ,  $EUA$ ,  $EIUA$  e  $A/C_i$ , enquanto a  $C_i$  aumentou gradualmente com o aumento da duração do alagamento. Desta forma, provavelmente a diminuição da  $A$  pode estar relacionada à limitação não estomática. Plantas ribeirinhas, como *Distylium chinense* (Fr.) Diels encontraram resultados semelhantes (LIU et al., 2014).

A baixa  $g_s$  e, portanto, redução da  $E$  em *O. arborea* parece ser uma estratégia que contribui para a manutenção do  $\Psi_w$  semelhante ao controle, inibindo a dessecação (DAVANSO et al., 2002), já que baixos valores de  $g_s$  geralmente observadas em plantas alagadas não estão necessariamente associadas com desidratação da folha (KISSMANN et al., 2014). Para muitas espécies sob condições de alagamento, baixa  $g_s$  ocorre sem reduções em  $\Psi_w$  (KOZLOWSKI, 1997), inclusive, algumas espécies tolerantes apresentam aumento do  $\Psi_w$  durante o alagamento (HERRERA, 2013) como observado em *O. arborea*.

Assim a manutenção do status hídrico em mudas sujeitas ao alagamento pode não ser reflexo apenas da condutividade radicular, mas sim do fechamento estomático e da redução da  $E$ , de maneira que uma menor taxa de absorção de água pelas raízes seja compensada (PEZESHKI; CHAMBERS, 1985 apud OLIVEIRA, 2011). Além disso, estes mecanismos que auxiliam na redução da perda de água podem contribuir para que a queda da  $g_s$  e  $A$  não seja ainda maior (BATISTA et al., 2008).

A rápida retomada das condições fisiológicas próximas ao controle no restabelecimento pós-alagamento, sugere um rápido ajuste fisiológico, comum em espécies adaptadas. Apesar de o metabolismo fotossintético ter retomado, a  $g_s$  e  $EUA$  não recuperam totalmente valores semelhantes ao controle, independente do período que foram submetidas ao alagamento, e  $A$  e  $A/C_i$  somente não se recuperam ao nível do controle nos períodos mais prologados (60 dias), o que provavelmente pode estar relacionado com o maior número de folhas jovens nas plantas anteriormente submetidas ao alagamento, visto que estas, quando comparadas com as folhas maduras, não apresentam aparato fotossintético completamente desenvolvido por estarem em processo de formação (PAULA et al., 2015) e com menor  $AF$  apresentam ainda menor superfície fotossintetizante.

Ressalta-se que a baixa  $g_s$  não foi suficiente para diminuir  $C_i$  que se manteve estável pós-alagamento e a menor  $A$  não foi suficiente para prejudicar o crescimento de *O. arborea* que investiu em  $\Delta t$  no período de restabelecimento. Este crescimento rápido na altura das plantas pós-alagamento demonstra a capacidade de retomada para compensar o período de repouso induzida pela saturação hídrica (PAROLIN, 2001).

A rápida exposição dos tecidos ao oxigênio após um período de anoxia/hipoxia pode expor a planta ao estresse pela mudança radical da condição ambiental, por isso, quando retiradas do alagamento plantas intolerantes estão sujeitas a danos oxidativos severos quando em contato com o oxigênio, o que pode acarretar em morte do indivíduo em espécies intolerantes (RAWYLER; ARPAGAU; BRAENDLE, 2002). Sabendo que o período pós-alagamento também pode ser causador de estresse, talvez fosse necessário um maior tempo de avaliação para a recuperação destas variáveis, entretanto, *O. arborea* demonstra mecanismos de tolerância durante o restabelecimento pós-alagamento.

A estrutura anatômica da folha de *O. arborea* foi semelhante para todos os tratamentos e sua descrição corrobora com os achados de Duarte; Dranka e Yano (2012). Gurski, Dias e Mattos (2012) em estudo comparativo descreveu a presença de tricomas apenas na face abaxial de *Ormosia fastigiata* Tul. (em todas as nervuras) e *O. arborea* (somente na nervura principal), no entanto neste estudo apesar dos tricomas ocorrerem predominantemente na face abaxial, também foram encontrados tricomas esparsos na face adaxial.

O fato da anatomia foliar se manter praticamente inalterada independentemente da fase do ciclo de inundação foi relatado também por Herrera, Escala e Rengifo (2009)

observando a anatomia foliar de 9 espécies tolerantes ao alagamento desenvolvidas em solo drenado e inundado. E embora não sejam observadas modificações visuais na estrutura básica da anatomia foliar de *O. arborea*, variações na espessura da *NC*, *FV*, e *AE* são evidentes.

O aumento da região da *NC* nas folhas de *O. arborea* observado durante o alagamento parece uma estratégia para evitar a dessecação, pois, desta forma é possível aumentar a capacidade de condução (LARCHER, 2004; SACK; HOLBROOK, 2006), e economizar água na planta (BATISTA et al., 2008), fatores que provavelmente contribuíram para a manutenção do  $\Psi_{\omega}$  em mudas da espécie estudada. Ao mesmo tempo o *FV* se expandiu semelhante ao controle sugerindo a capacidade da folha de manter o transporte de água e fotossintatos diante da condição ambiental (BOUGHALLEB et al., 2014).

Manter o potencial de translocação de fotossintatos pode garantir desenvolvimento de raízes (RIBEIRO et al., 2012), e como parece comum em situações de alagamento o comprimento das raízes ser comprometido porque o suprimento de oxigênio para esta região é deficiente (LOPEZ; KURSAR, 2003; VOESENEK et al., 2016) este mecanismo parece vantajoso e pode estar diretamente relacionado com o crescimento de raiz de *O. arborea* comparável ao controle durante o período de alagamento.

Como relato anteriormente durante o restabelecimento pós-alagamento este crescimento de raiz continua equiparável ao controle. A continuidade do crescimento radicular sob condições de menor disponibilidade hídrica, depende da manutenção de uma pressão de turgor mínima nas células, que seja suficiente para permitir o alongamento da parede celulósica e o crescimento celular (SCALON et al., 2011).

Mas apesar do *FV* se expandir semelhante ao controle durante o alagamento, variações foram observadas no restabelecimento pós-alagamento, onde verificou-se uma redução na espessura para as plantas anteriormente alagadas, o que deve ser decorrente da menor atividade procambial.

Maiores valores de *PP* e *PL* conferem maior capacidade fotossintética (RIBEIRO et al., 2012), como a espessura destes tecidos nas folhas de *O. arborea* não apresentaram diferenças entre os tratamentos, provavelmente é um dos fatores que favoreceu o crescimento e desenvolvimento das mudas durante o alagamento e o restabelecimento pós-alagamento.

Tanto a epiderme, como a cutícula, em ambas as faces também não foram influenciadas pelos tratamentos. Apesar de poucos tecidos foliares de *O. arborea* apresentarem modificações na espessura, o alagamento não restringiu o crescimento quando comparado ao controle, com exceção do *FV* durante o restabelecimento pós-alagamento. Alterações deste tipo promovem mudanças na área foliar específica que podem influenciar a condutância do mesófilo e conseqüentemente a *A* (NIINEMETS et al., 2009). Mas quando a condição ambiental não restringe o crescimento, como em *O. arborea*, as plantas investem parte de seus fotoassimilados na expansão dos tecidos fotossintéticos, maximizando a interceptação de luz e, como conseqüência, o crescimento.

Em relação aos estômatos, foi observado que o alagamento promoveu alterações que refletiram na redução da *AE* e *IE*, mas não foi observado diferenças no *DQ* e *DP*. Alterações na forma dos estômatos podem interferir diretamente na sua funcionalidade de otimizar a captura de  $\text{CO}_2$  e reduzir a *E* (SOUZA et al., 2010), como não foi observado diferenças no *DQ* e *DP* independente se as mudas foram ou não submetidas ao alagamento e restabelecimento indica que este parâmetro não apresentou prejuízo/benefício ao metabolismo.

As características anatômicas dos tecidos foliares também são importantes indicadores da adaptação das espécies a mudanças na disponibilidade de água (HERRERA; ESCALA; RENGIFO, 2009). O fato das folhas de *O. arborea* serem hipoestomáticas, por exemplo, evita a incidência direta do sol, o que junto com outras características observadas (curvatura da folhas, redução da *AE* e *gs*) podem ter efeito direto na redução da *E*. Representando um importante mecanismo contra a perda de água (ESPOSITO-POLESI; RODRIGUES; ALMEIDA, 2011) e manutenção do  $\Psi\omega$ .

Características xeromórficas como lâmina foliar espessa, textura coriácea, cutícula, hipoderme, parênquima paliçádico e esclerênquimas bem desenvolvidos, observadas em plantas de áreas sujeitas à inundação (DALMOLIN, 2013) como é o caso de *O. arborea*, auxiliam o abastecimento de água para a parte aérea durante período de inundação, e na fase de pós-alagamento, com menor disponibilidade hídrica, reduzem a perda de água (WALDHOFF; PAROLIN, 2010).

Desta forma, o alagamento pode não ser estressante para as plantas de áreas úmidas, mas apenas para as plantas de terra firme (não adaptadas) (HERRERA, 2013), e as respostas inicialmente "negativas" de plantas tolerantes à inundação fazem parte da adaptação e a simples observação de que  $\Psi\omega$  aumenta durante o alagamento apoia a ideia de que o alagamento não é um fator estressor para plantas tolerantes.

Existe um grande número de espécies que apresentam algum grau de tolerância ao alagamento, mas deixam de se estabelecer nestes locais (KISSMANN et al., 2014). Estas observações sugerem que a diversidade de espécies em habitats sujeitos a inundações sazonais não está relacionada somente com tolerância ao alagamento, afinal respostas a eventos pós-inundação podem ser igualmente importantes (LOPEZ; KURSAR, 2003).

Levando em consideração que a tolerância de uma espécie à habitats temporariamente inundados é um complexo que envolve uma combinação de estratégias adaptativas voltadas para recuperação dos danos causados durante a inundação (LOPEZ; KURSAR, 2003), mudas de *O. arborea* podem ser consideradas tolerantes ao alagamento.

## Conclusão

Mudas de *O. arborea* sobrevivem, sem dano visível, sob alagamento de até 60 dias e durante o período de restabelecimento, apresentando lenticelas hipertróficas e alterações no ângulo das folhas para tolerar esta condição limitante.

Durante os períodos mais longos de alagamento as mudas apresentam queda na eficiência quântica do PSII e das trocas gasosas (exceção da concentração interna de CO<sub>2</sub> que aumentou neste período), retomando seu metabolismo durante o restabelecimento, mesmo com os níveis de clorofila reduzidos neste período.

O potencial hídrico foliar, bem como a estrutura básica da anatomia foliar mantêm comportamento semelhante ao controle durante todo o ciclo de alamento e pós-alagamento, sendo observados apenas variações na espessura da nervura central, feixe vascular, abertura e índice estomático.

Os ajustes fisiológicos e morfoanatômicos observados não prejudicaram o crescimento de *O. arborea* que não deixou de acumular massa seca e investiu em altura pós-alagamento, demonstrando sua plasticidade fenotípica e indicando potencial de sobrevivência em áreas temporariamente inundadas.

## Referências

- BAILEY-SERRES, J.; VOESENECK, L. A. C. J. Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. **Annual Review Plant Biology**, v. 59, p. 313-339, 2008.
- BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. **Annual Review Plant Biology**, v. 59, p. 89-113, 2008.
- BAKER, N. R.; ROSENQVST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 403, p. 1607-1621, 2004.
- BATISTA, C. U. N.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C.; PIMENTA, J. A. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trécul (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 91-98, 2008.
- BAUDET, J. C. Signification taxonomique des caracteres blastogèniques dans la tribu des Papilionaceae –Phaseoleae. **Bulletin du jardin botanique national de Belgique**, v. 44, n. 3/4, p. 259-293, 1974.
- BOUGHALLEB, F.; ABDELLAOUI, R.; BEN BRAHIM, N.; NEFFATI, M. Anatomical adaptations of *Astragalus gombiformis* Pomel. under drought stress. **Central European Journal of Biology**, v. 9, n. 12, p. 1215-1225, 2014.
- BOURTSOUKIDIS, E.; KAWALETZ, H.; RADACKI, D.; SCHÜTZ, S.; HAKOLA, H.; HELLEN, H.; NOE, S.; MÖLDER, I.; AMMER, C.; BONN, B. Impact of flooding and drought conditions on the emission of volatile organic compounds of *Quercus robur* and *Prunus serotina*. **Trees**, v. 28, p. 193–204, 2014.
- BOTELHO, M. N.; OLIVEIRA, L. E. M.; OLIVEIRA, M. L.; CARVALHO, C. J. R. Adaptação morfo-anatômica de plantas jovens de *Inga vera* Willd. E *Virola surinamensis* (Rolland. ex Rottb.) Warb. à submersão. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 14, p. 93-107, 1998.

BRUEL, O. B.; MARQUES, M. C. M.; BRITZ, R. M. Survival and growth of tree species under two direct seedling planting systems. **Restoration Ecology**, v. 18, n.4, p. 414-417, 2010.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies Arbóreas Brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica: Colombo: Embrapa Florestas, 2008. v. 3, p. 211-215.

COX, M. C. H.; MILLENAAR, F. F.; BERKEL, Y. E. M. J. V.; PEETERS, A. J. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Plant Movement. Submergence-Induced Petiole Elongation in *Rumex palustris* Depends on Hyponastic Growth. **Plant Physiology**, v. 132, p. 282-291, 2003.

DALMOLIN, A. C. **Relações hídricas, trocas gasosas e anatomia foliar de *Vochysia divergens* pohl., espécie invasora no pantanal mato-grossense**. 2003. 106 f. Tese (Doutorado em Física Ambiental), Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2013.

DALMOLIN, A. C.; THOMAS, S. E. O.; ALMEIDA, B. C.; ORTÍZ, C. E. R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 13, n. 1, p. 41-48, 2015.

DAVANSO, V. M.; SOUZA, L. A.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E.; Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in Flooded Soil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 45, n. 3, p. 375-384, 2002.

DEWITT, T. J.; SIH, A.; WILSON, D. S. Costs and limits of phenotypic plasticity. **Tree**, v. 13, n. 2, p. 77-81, 1998.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedlings stock in nurseries. **Forest Chronicle**, v. 36, p. 10-13, 1960.



DUARTE, M. R.; DRANKA, E. R. K.; YANO, M. Leaf Microscopic Characters of *Ormosia arborea* (Vell.) Harms, Fabaceae. **Latin American Journal of Pharmacy**, v. 31, n. 4, p. 526-530, 2012.

ELDHUSET, T. D.; NAGY, N. E.; VOLAŘÍK, D.; BØRJA, I.; GEBAUER, R.; YAKOVLEV, I. A.; KROKENE, P. Drought affects tracheid structure, dehydrin expression, and above- and belowground growth in 5-year-old Norway spruce. **Plant Soil**, v. 366, p. 305-320, 2013.

ELSE, M. A.; COUPLAND, D.; DUTTON, L.; JACKSON, M. B. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. **Physiologia Plantarum**, v. 111, n. 1, p. 46-54, 2001.

ESPOSITO-POLESI, N. P.; RODRIGUES, R. R.; ALMEIDA, M. Anatomia ecológica da folha de *Eugenia glazioviana* Kiaersk (Myrtaceae). **Revista Árvore**, v. 35, n. 2, p. 255-263, 2011.

FONSECA, E. P.; VALÉRI, S. V.; MIGLIORANZA, É.; FONSECA, N. A. N.; COUTO, L. Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 26, n. 4, p. 515-523, 2002.

GONÇALVES, J. F. C.; MELO, E. G. F.; SILVA, C. E. M.; FERREIRA, M. J.; JUSTINO, G. C. Estratégias no uso da energia luminosa por plantas jovens de *Genipa spruceana* Steyererm submetidas ao alagamento. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 2, p. 391-398, 2012.

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.

GRATANI, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. **Advances in Botany**, p. 1-17, 2014.

GRIMOLDI, A. A.; INSAUSTI, P.; ROITMAN, G. G.; SORIANO, A. Responses to flooding intensity in *Leontodon taraxacoides*. **New Phytologist**, v. 141, n. 1, p. 119-128, 1999.

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.

GURSKI, C.; DIAS, E. S.; MATTOS, E. A. Caracteres das sementes, plântulas e plantas jovens de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms e *Ormosia fastigiata* Tul. (Leg papilionoideae). **Revista Árvore**, v. 36, n. 1, p.37-48, 2012.

HERRERA, A. Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical tolerant trees of a black-water wetland. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, n. 106, p. 1-12, 2013.

HERRERA, A.; ESCALA, M.; RENGIFO, E. Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 4, p. 301-308, 2009.

KISSMANN, C.; VEIGA, E. B.; EICHEMBERG, M. T.; HABERMANN, G. Morphological effects of flooding on *Styrax pohlii* and the dynamics of physiological responses during flooding and post-flooding conditions. **Aquatic Botany**, v. 119, p. 7-14, 2014.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree physiology monograph**, n. 1, p. 1-29, 1997.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima, 2004. 531 p.

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

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

LIU, Z. B.; CHENG, R. M.; XIAO, W. F.; GUO, Q. S.; WANG, N. Effect of off-Season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. **PloS One**, v. 9, n. 9, p. 1-9, 2014.

LOBO, P. C.; JOLY, C. A. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F., (Orgs.). **Matas Ciliares: Conservação e recuperação**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo – Fapesp, 2000. p.143-157.

LOPEZ, O. R.; KURSAR, T. A. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? **Oecologia**, v. 136, n. 2, p.193-204, 2003.

MALDONADO-CHAPARRO, A. A.; MARTIN J. G. A.; ARMITAGE, K. B.; OLI, M. K.; BLUMSTEIN, D. T. Environmentally induced phenotypic variation in wild yellow-bellied marmots. **Journal of Mammalogy**, v. 96, n. 2, p. 269-278, 2015.

MARTINS, S. V. **Restauração ecológica de ecossistemas degradados**. Viçosa: UFV, 2012. 293 p.

MAURENZA, D.; MARENCO, R. A.; PAROLIN, P.; PIEDADE, M. T. F. Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. **Aquatic Botany**, v. 96, n. 1, p. 7-13, 2012.

MAURENZA, D.; MARENCO, R. A.; PIEDADE, M. T. F. Efeito da inundaç o de longa duraç o sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arb rea da v rzea da Amaz nia Central. **Acta Amaz nica**, v. 39, n. 3, p. 519-526, 2009.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. Chlorophyll fluorescence-*a* practical guide. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 659-668, 2000.

MEDINA, C. L.; SANCHES, M. C.; TUCCI, M. L. S.; SOUSA, C. A. F.; CUZZUOL, G. R. F.; JOLY, C. A. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: Morphophysiological and growth responses. **Annals of Botany**, v. 104, n. 4, p. 671-680, 2009.

NIINEMETS, U.; DI'AZ-ESPEJO, A.; FLEXAS, J.; GALME'S J.; WARREN, C. R. Importance of mesophyll diffusion conductance in estimation of plant photosynthesis in the field. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 2271-2282, 2009.

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.

OLIVEIRA, V. C. **Efeito da saturaç o h drica do solo na taxa de assimilaç o de CO<sub>2</sub> e no desenvolvimento de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae).** 2011. 136 f. Tese (Doutorado em Biologia vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2011.

PAROLIN, P. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. **Oecologia**, v. 128, n. 3, p. 326-335, 2001.

\_\_\_\_\_. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. **Annals of Botany**, v. 103, n. 2, p. 359-376, 2009.

PAULA, S. M.; NAVES E. R.; FRANCO, I. M.; PADUA, K. J. M.; SILVA, K. R.; FERNANDES, W. P.; OLIVEIRA, D. C.; LEMOS-FILHO, J. P.; MOREIRA, A. S. F. P. Desempenho fotossintético de folhas jovens e maduras de *Vochysia cinnamomea* (Vochysiaceae) em áreas de cerrado rupestre intactas e pós-queimada. **Bioscience Journal**, v. 31, n. 2, p. 591-600, 2015.

RAWYLER, A.; ARPAGAUS, S.; BRAENDLE, R. Impact of oxygen stress and energy availability on membrane stability of plant cells. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 499-507, 2002.

RIBEIRO, M. N. O.; CARVALHO, S. P.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M. Anatomia foliar de mandioca em função do potencial para tolerância à diferentes condições ambientais. **Revista Ciência Agronômica**, v. 43, n. 2, p. 354-361, 2012.

RODRIGUES, R. S.; TOZZI, A. M. G. A. Morfologia de plântulas de cinco leguminosas genistóides arbóreas do Brasil (Leguminosae-Papilionoideae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 2, n. 3, p. 599-607, 2007.

SACK, L.; HOLBROOK, N. M. Leaf hydraulics. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 361-381, 2006.

SALISBURY, E. J. On the Causes and Ecological Significance of Stomatal Frequency, with Special Reference to the Woodland. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 216, p. 1-65, 1927.

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

SASIDHARAN, R.; VOESENEK, L. A. C. J. Ethylene-Mediated Acclimations to Flooding Stress. **Plant Physiology**, v. 169, p. 3-12, 2015.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; EUZÉBIO, V. L. M.; KODAMA, F. M.; KISSMANN, C. Estresse hídrico no metabolismo e crescimento inicial de mudas de mutambo (*Guazuma ulmifolia* Lam.). **Ciência Florestal**, v. 21, n. 4, p. 655-662, 2011.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; HEMINGSEN, E. A.; BRADSTREET, E. D. Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National of Sciences**, v. 52, n. 1, p. 119-125, 1964.

SILVA, A. L.; DIAS, D. C. F. S.; LIMA, L. B.; MORAIS, G. A. Methods for overcoming seed dormancy in *Ormosia arborea* seeds, characterization and harvest time. **Journal of seed science**, v. 36, n. 3, p. 318-325, 2014.

SILVA, A. L.; MORAIS, G. A. Influência de diferentes substratos no crescimento inicial de *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Fabaceae). **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 8, n. 4, p. 22-27, 2013.

SOBANSKI, N.; MARQUES, C. M. M. Effects of soil characteristics and exotic grass cover on the forest restoration of the Atlantic Forest. **Journal for Nature Conservation**, v. 22, n. 3, p. 217-222, 2014.

SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, I. F.; AMORIM NETO, M. S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 4, n. 3, p. 338-342, 2000.

SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C.; PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; SILVA JUNIOR, J. M.; PARENTONI, S. N. Leaf plasticity in successive selection cycles of ‘Saracur’ maize in response to periodic soil flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 1, p. 16-24, 2010.

TATIN-FROUX, F.; CAPELLI, N.; PARELLE, J. Cause–effect relationship among morphological adaptations, growth, and gas exchange response of pedunculate oak seedlings to waterlogging. **Annals of Forest Science**, v. 71, p. 363-369, 2014.

TAKAHASHI, K.; KINOSHITA, T. The regulation of plant cell expansion: Auxin-induced turgor-driven cell elongation. In: **Molecular cell biology of the growth and differentiation of plant cells**. Cap 10. CRC Press, 2016. p. 156-173.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, n. 749-763, 2007.

VOESENEK, L. A. C. J.; SASIDHARAN, R.; VISSER, E. J. W.; BAILEY-SERRES, J. Flooding stress signaling through perturbations in oxygen, ethylene, nitric oxide and light. **New Phytol**, v. 209, n. 1, p. 39-43, 2016.

WALDHOFF, D.; JUNK, W. J.; FURCH, B. Fluorescence measurements as indicator of adaptation strategies of trees from Central Amazonian Floodplain. **Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie**, p. 30-55, 2000.

WALDHOFF, D.; PAROLIN, P. Morphology and Anatomy of Leaves. In: JUNK, W.J. et al. **Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management**. Ecological Studies, 2010, p. 180-202.

WEST-EBERHARD, M. J. **Developmental plasticity and evolution**. New York: Oxford University Press, 2003.

WIENDENROTH, E. M. Responses of roots to hypoxia: Their structural and energy relations with the whole plant. **Environmental and Experimental Botany**, v. 33, p. 41-51, 1993.

YAMAMOTO, F.; KOZLOWSKI, T. T. Regulation by auxin and ethylene of responses of *Acer negundo* seedlings to flooding of soil. **Journal of Experimental Botany**, v. 27, p. 329-340, 1987.

ZHANG, S.; LI, Q.; MA, K.; CHEN, L. Temperature dependent gas exchange and stomatal/non-stomatal limitation to CO<sub>2</sub> assimilation of *Quercus liaotungensis* under midday higher irradiance. **Photosynthetica**, v. 39, p. 383-388, 2001.

**APÊNDICES**



APÊNDICE A - Visão geral da montagem dos experimentos do capítulo I. Tubetes submersos em piscina plástica durante o experimento 1 (a), detalhe da embalagem feita com tecido voal (b), da caixa confeccionada com tela sombrite® (c) e da submersão da caixa no córrego do Zezão, Ivinhema-MS (d), metodologia utilizada no experimento 2 e 3. Fotos: Fernanda Soares Junglos.



## APÊNDICE B – Tabelas do quadrado médio do resíduo referente ao Capítulo I.

Tabela 1. Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para emergência (E - %), índice de velocidade de emergência (IVE), tempo médio de emergência (TME - dias), número de folhas (NF), diâmetro do coleto (DC - mm), comprimento da parte aérea (CPA - cm), comprimento de raiz (CR - cm), massa fresca total (MFT - g) e massa seca total (MST - g) de plantas de *O. arborea* mantidas em viveiro em função do tempo de submersão (S), escarificação (E) e sua interação (S x E).

QMR									
Fator	E	IVE	TME	NF	DC	CPA	CR	MFT	MST
S	3405,3*	0,1*	91,5	0,2	0,2	2,1	8,8	0,7	0,03
E	3654,7*	0,1*	3950,5	17,5*	19,5*	222,4*	629,3*	11,3*	1,7*
S x E	495,1*	0,02*	296,0	0,4	0,7	8,7	25,4	0,5	0,
CV(%) <sup>1</sup>	32,8	40,0	40,0	29,1	28,02	29,7	27,8	33,6	54,6

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

Tabela 2. Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para germinação (G - %), plântulas normais (PN - %), índice de velocidade de germinação (IVG), tempo médio de germinação (TME - dias), diâmetro do coleto (DC - mm), comprimento da parte aérea (CPA - cm), comprimento de raiz (CR - cm), massa fresca total (MFT - g) e massa seca total (MST - g) de plantas de *O. arborea* mantidas em B.O.D. em função do tempo de submersão (S), escarificação (E) e sua interação (S x E).

QMR									
Fator	G	PN	IVG	TMG	DC	CPA	CR	MFT	MST
S	8,7	24,9	0,9*	4,8*	0,04	0,9	2,6	0,1	0,004
E	36511,8*	29880,3*	22,6*	2596,8*	23,6*	738,1*	829,7*	14,8*	0,6*
S x E	13,8	79,6	0,1*	0,6*	0,03	2,5	3,1	0,1	0,002
CV(%) <sup>1</sup>	4,4	10,7	8,5	2,3	8,9	11,6	14,4	12,5	16,13

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

## APÊNDICE C – Tabelas do quadrado médio do resíduo referente ao Capítulo II.

**Tabela 1.** Quadrado Médio do Resíduo referente à análise de variância para altura (Alt - cm), diâmetro do caule (DC - mm), comprimento de raiz (CR - cm), número de folhas (NF), área foliar (AF - cm<sup>2</sup>), razão raiz/parte aérea (R/PA), razão altura/diâmetro (RAD), índice de qualidade de Dickson (IQD) e índice de clorofila (CLOR - SPAD) de mudas de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de alagamento (A) e sua interação (RH x A).

QMR									
Fator	Alt	DC	CR	NF	AF	R/PA	RAD	IQD	CLOR
RH	19,9	0,1	33,1	24,0*	56568,9*	1,0*	0,2	0,8	0,1
A	6,3	1,9*	135,2*	1,7	143920,9*	0,2	0,01	0,02*	4,7
RH x A	0,4	0,3	17,5	1,0	4705,2	0,1	0,03	1,0	0,4
CV(%) <sup>1</sup>	22,4	6,3	9,9	15,1	13,6	21,5	23,0	28,2	5,4

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 2.** Quadrado Médio do Resíduo referente à análise de variância para altura (Alt - cm), diâmetro do caule (DC - mm), comprimento de raiz (CR - cm), número de folhas (NF), área foliar (AF - cm<sup>2</sup>), razão raiz/parte aérea (R/PA), razão altura/diâmetro (RAD), índice de qualidade de Dickson (IQD) e índice de clorofila (CLOR - SPAD) de mudas de *O. arborea* em função do do regime hídrico (RH), períodos de pós-alagamento (PA) e sua interação (RH x PA).

QMR									
Fator	Alt	DC	CR	NF	AF	R/PA	RAD	IQD	CLOR
RH	58,3*	6,2*	0,3	16,5*	273404,8*	0,7*	2,0*	4,0*	35,5*
PA	17,3	1,1	16,2	1,8	16580,3	0,4	0,1	3,5*	2,4
RH x PA	16,3	1,2	2,3	2,6	11424	0,1	0,1	3,4*	3,4
CV(%) <sup>1</sup>	15,7	8,7	10,7	13,3	26,8	18,5	18,1	16,88	5,1

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 3.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para massa fresca da parte aérea (MFPA - g), massa fresca de raiz (MFR - g), massa fresca total (MFT - g), massa seca da parte aérea (MSPA - g), massa seca de raiz (MSR - g), massa seca total (MST - g) e razão massa seca da parte aérea/massa seca de raiz (MSPA/MSR) de plantas de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de alagamento (A) e sua interação (RH x A).

QMR							
Fator	MFPA	MFR	MFT	MSPA	MSR	MST	MSPA/MSR
RH	0,0001	0,2	0,2	0,8*	0,03	0,5	0,2
A	94,6*	8,9*	161,3*	13,7*	0,4	18,2*	4,5*
RH x A	0,8	0,03	1,1	0,5*	0,01	0,4	1,1
CV(%) <sup>1</sup>	17,7	28,9	19,1	9,0	32,5	12,4	38,3

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 4.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para massa fresca da parte aérea (MFPA - g), massa fresca de raiz (MFR - g), massa fresca total (MFT - g), massa seca da parte aérea (MSPA - g), massa seca de raiz (MSR - g), massa seca total (MST - g) e razão massa seca da parte aérea/massa seca de raiz (MSPA/MSR) de plantas de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de pós-alagamento (PA) e sua interação (RH x PA).

QMR							
Fator	MFPA	MFR	MFT	MSPA	MSR	MST	MSPA/MSR
RH	214,1*	1,9	256,1	10,7	2,5	23,0	0,1
PA	74,5	141,7*	377,7*	14,9	2,8	29,0	1,4*
RH x PA	16,1	31,7	65,8	1,8	2,1	6,9	0,6
CV(%) <sup>1</sup>	30,9	30,8	28,7	37,2	32,7	34,2	28,4

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 5.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para fluorescência inicial ( $F_0$ ); fluorescência máxima ( $F_m$ ); fluorescência variável ( $F_v$ ) eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) e eficiência do fotossistema efetiva da conversão de energia absorvida ( $F_v/F_0$ ) de plantas de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de alagamento (A) e sua interação (RH x A).

QMR					
Fator	$F_0$	$F_m$	$F_v$	$F_v/F_m$	$F_v/F_0$
RH	240,1	40005,6	46376,1*	0,004*	1,1*
A	959,5	47293,3*	36875,8*	0,001	0,2
RH x A	3952,9*	3177,3	6402,5	0,004*	1,1*
CV(%) <sup>1</sup>	13,9	10,9	11,4	3,1	11,9

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 6.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para fluorescência inicial ( $F_0$ ); fluorescência máxima ( $F_m$ ); fluorescência variável ( $F_v$ ) eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) e eficiência do fotossistema efetiva da conversão de energia absorvida ( $F_v/F_0$ ) de plantas de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de pós-alagamento (PA) e sua interação (RH x PA).

QMR					
Fator	$F_0$	$F_m$	$F_v$	$F_v/F_m$	$F_v/F_0$
RH	3220,0	3698,0	13778,0	0,003	0,9
PA	1938,6	4078,2	1876,2	0,001	0,7
RH x PA	320,5	2803,4	2731,8	0,0002	0,1
CV(%) <sup>1</sup>	11,8	7,2	9,3	3,6	20,9

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 7.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para taxa fotossintética líquida ( $A$  -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$  -  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$  -  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), taxa de transpiração ( $E$  -  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), eficiência de carboxilação da Rubisco ( $A/C_i$  -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), eficiência do uso da água ( $EUA$  -  $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ), eficiência intrínseca do uso da água ( $EIUA$  -  $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) e potencial hídrico da folha ( $\Psi_w$  - MPa) de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de alagamento (A) e sua interação (RH x A).

QMR								
Fator	A	$g_s$	$C_i$	$E$	$A/C_i$	$EUA$	$EIUA$	$\Psi_w$
RH	43,8*	0,0002	15249,0*	0,02	0,001*	9,8*	3727,2*	0,1
A	5,4*	0,01*	587,9*	2,5*	0,0001*	0,5*	250,5*	2,5*
RH x A	7,7*	0,01*	1543,0*	3,7*	0,0001*	0,9*	336,1*	0,1
CV(%) <sup>1</sup>	10,5	37,2	4,6	22,4	12,6	20,7	25,0	29,4

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 8.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para taxa fotossintética líquida ( $A$  -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$  -  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), concentração interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$  -  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), taxa de transpiração ( $E$  -  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), eficiência de carboxilação da Rubisco ( $A/C_i$  -  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), eficiência do uso da água ( $EUA$  -  $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ), eficiência intrínseca do uso da água ( $EIUA$  -  $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ ) e potencial hídrico da folha ( $\Psi_w$  - MPa) da folha de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de pós-alagamento (PA) e sua interação (RH x PA).

QMR								
Fator	A	$g_s$	$C_i$	$E$	$A/C_i$	$EUA$	$EIUA$	$\Psi_w$
RH	1,1*	0,002*	180,5	0,7*	0,00001	10,1*	22,0	0,02
PA	2,6*	0,01*	559,9	0,8*	0,00003*	5,1*	284,8*	0,9*
RH x PA	0,8*	0,0004	93,1	0,3*	0,00001*	0,3	5,04	0,1
CV(%) <sup>1</sup>	10,7	222,3	4,9	17,3	13,3	12,6	21,5	24,3

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 9.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para diâmetro polar dos estômatos ( $DP$  -  $\mu\text{m}$ ), diâmetro equatorial dos estômatos ( $DQ$  -  $\mu\text{m}$ ), abertura ostiolar ( $AE$  -  $\mu\text{m}$ ) e o índice estomático ( $IE$  - %) de plantas de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de alagamento (A) e sua interação (RH x A).

QMR				
Fator	$DP$	$DE$	$AE$	$IE$
RH	0,8	1,1	0,6 *	64,0 *
A	0,1	0,4	0,4 *	0,5
RH x A	0,2	0,7	0,3 *	4,9 *
CV(%) <sup>1</sup>	6,7	7,8	18,7	15,8

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 10.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para diâmetro polar dos estômatos ( $DP$  -  $\mu\text{m}$ ), diâmetro equatorial dos estômatos ( $DQ$  -  $\mu\text{m}$ ), abertura ostiolar ( $AE$  -  $\mu\text{m}$ ) e o índice estomático ( $IE$  - %) da folha de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de pós-alagamento (PA) e sua interação (RH x PA).

QMR				
Fator	$DP$	$DQ$	$AE$	$IE$
RH	0,1	0,04	0,002	0,1
PA	0,2	0,2	0,1	2,3
RH x PA	0,02	0,1	0,01	1,0
CV(%) <sup>1</sup>	4,9	4,85	13,8	8,2

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 11.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para cutícula adaxial (*CAd* -  $\mu\text{m}$ ), epiderme adaxial (*EAd* -  $\mu\text{m}$ ), parênquima paliçádico (*PP* -  $\mu\text{m}$ ) parênquima lacunoso (*PL* -  $\mu\text{m}$ ); epiderme abaxial (*EAb* -  $\mu\text{m}$ ), e cutícula abaxial (*CAb* -  $\mu\text{m}$ ), nervura central (*NC* -  $\mu\text{m}$ ) e feixe vascular(*FV* -  $\mu\text{m}$ ) da folha de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de alagamento (A) e sua interação (RH x A).

QMR								
Fator	<i>CAd</i>	<i>EAd</i>	<i>PP</i>	<i>PL</i>	<i>EAb</i>	<i>CAb</i>	<i>NC</i>	<i>FV</i>
RH	0,02	0,1	29,2	0,01	0,8	0,2	4912,6*	5871,6
A	0,01	3,6	138,2	96,2	0,6	0,9	21366,7*	9621,8*
RH x A	0,02	2,9	11,2	86,3	1,7	0,6	2811,9	4160,4
CV(%) <sup>1</sup>	30,1	16,0	24,4	16,5	22,3	29,6	7,03	13,51

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação

**Tabela 12.** Quadrado médio do resíduo referente à análise de variância para cutícula adaxial (*CAd* -  $\mu\text{m}$ ), epiderme adaxial (*EAd* -  $\mu\text{m}$ ), parênquima paliçádico (*PP* -  $\mu\text{m}$ ) parênquima lacunoso (*PL* -  $\mu\text{m}$ ); epiderme abaxial (*EAb* -  $\mu\text{m}$ ), e cutícula abaxial (*CAb* -  $\mu\text{m}$ ), nervura central (*NC* -  $\mu\text{m}$ ) e feixe vascular(*FV* -  $\mu\text{m}$ ) da folha de *O. arborea* em função do regime hídrico (RH), períodos de pós-alagamento (PA) e sua interação (RH x PA).

QMR								
Fator	<i>CAd</i>	<i>EAd</i>	<i>PP</i>	<i>PL</i>	<i>EAb</i>	<i>CAb</i>	<i>NC</i>	<i>FV</i>
RH	1,04	5,6	4,7	17,2	0,5	0,002	6640,02	5871,6*
PA	0,3	0,3	12,1	20,9	2,0	0,3	5560,002	9621,8
RH x PA	0,1	2,4	5,8	15,6	0,1	0,02	31,4	4160,4
CV(%) <sup>1</sup>	24,7	20,6	20,9	13,7	23,1	18,7	13,5	17,3

\* significativo a 5% de probabilidade pela análise de variância (ANOVA).

<sup>1</sup>CV: Coeficiente de variação





Biologia Geral  
BIOPROSPECÇÃO

