

UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE DOURADOS

**ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E POTENCIAL DE
RECUPERAÇÃO EM MUDAS DE *Dipteryx alata* Vogel SOB
ALAGAMENTO E SOMBREAMENTO**

JÉSSICA ALINE LINNÉ

DOURADOS
MATO GROSSO DO SUL
2020

**ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E POTENCIAL DE
RECUPERAÇÃO EM MUDAS DE *Dipteryx alata* Vogel SOB
ALAGAMENTO E SOMBREAMENTO**

JÉSSICA ALINE LINNÉ
Engenheira Agrônoma

Orientadora: PROF^a. DR^a. SILVANA DE PAULA QUINTÃO SCALON

Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia – Produção Vegetal, para obtenção do título de Mestre.

Dourados
Mato Grosso do Sul
2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP).

L758a Linne, Jessica Aline

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E POTENCIAL DE RECUPERAÇÃO EM MUDAS DE
Dipteryx alata Vogel SOB ALAGAMENTO E SOMBREAMENTO [recurso eletrônico] / Jessica
Aline Linne. -- 2020.

Arquivo em formato pdf.

Orientador: Silvana de Paula Quintão Scalon.

Coorientador: Daiane Mugnol Dresch.

Dissertação (Mestrado em Agronomia)-Universidade Federal da Grande Dourados, 2020.

Disponível no Repositório Institucional da UFGD em:

<https://portal.ufgd.edu.br/setor/biblioteca/repositorio>

1. Baru. 2. estresse hídrico. 3. luminosidade. 4. plasticidade. 5. trocas gasosas. I. Scalon, Silvana
De Paula Quintão. II. Dresch, Daiane Mugnol. III. 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.

“Aspectos ecofisiológicos e potencial de recuperação em mudas de *Dipteryx alata* Vogel sob alagamento e sombreamento”

por

JÉSSICA ALINE LINNÉ

Dissertação apresentada como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de
MESTRE EM AGRONOMIA

Aprovada em: 05/03/2020.



Prof.^a. Dra. Silvana de Paula Quintão Scalon
UFGD



Prof. Dr. Etenaldo Felipe Santiago
UEMS



Prof. Dr. Cleberton Correia Santos
UFGD



UFGD

MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DA GRANDE DOURADOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

ATA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO APRESENTADA POR JÉSSICA ALINE LINNÉ ALUNA DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM AGRONOMIA, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO "PRODUÇÃO VEGETAL".

Aos cinco dias do mês de março de dois mil e vinte, às 13 horas e 30 minutos, em sessão pública, realizou-se na Universidade Federal da Grande Dourados, a Defesa de Dissertação de Mestrado intitulada "Aspectos ecofisiológicos e potencial de recuperação em mudas de *Dipteryx alata* Vogel sob alagamento e sombreamento" apresentada pela mestranda Jéssica Aline Linné, do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, à Banca Examinadora constituída pelos membros: Dr^a. Silvana de Paula Quintão Scalon PGAGRO/UFGD (presidente), Dr. Etenaldo Felipe Santiago /UEMS, Dr. Cleberton Correia Santos /UFGD. Iniciados os trabalhos, a presidência deu a conhecer à candidata e aos integrantes da Banca as normas a serem observadas na apresentação da Dissertação. Após a candidata ter apresentado a sua Dissertação, os componentes da Banca Examinadora fizeram suas arguições. Terminada a Defesa, a Banca Examinadora, em sessão secreta, passou aos trabalhos de julgamento, tendo sido a candidata considerada Aprovada, fazendo jus ao título de MESTRE EM AGRONOMIA. Nada mais havendo a tratar, lavrou-se a presente ata, que vai assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof^a. Dra. Silvana de Paula Quintão Scalon/UFGD

Prof. Dr. Etenaldo Felipe Santiago/UEMS

Prof. Dr. Cleberton Correia Santos/UFGD

Dourados, 05 de março de 2020.

ATA HOMOLOGADA EM: ___/___/___, PELA PRÓ-REITORIA DE ENSINO DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA / UFGD.

Pró-Reitoria de Ensino de Pós-Graduação e Pesquisa
Assinatura e Carimbo

Aos meus pais, José Edison Linné e Rosa Maria Bonfim, pelos ensinamentos e valores que me transmitiram, além de todo amor, compreensão e carinho que sempre me proporcionaram.

Ao Diego Alves, meu companheiro, por todo suporte, parceria e compreensão durante esta jornada.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me conceder saúde e sabedoria e por me amparar nos momentos mais difíceis;

À Universidade Federal da Grande Dourados, em especial o Programa de Pós-Graduação em Agronomia pela oportunidade concedida;

À CNPq pelo auxílio financeiro através da bolsa de estudos;

À professora Silvana de Paula Quintão Scalon por toda dedicação com os trabalhos e por todos os ensinamentos, orientações, paciência, profissionalismo e amizade;

À professora Daiane Dresch Mugnol pela coorientação, além de estar sempre prontamente disponível a ajudar com muita paciência e carinho;

Aos integrantes do GEEP, Grupo de Estudos em Ecofisiologia de Plantas da UFGD, em especial Maílson Vieira Jesus, Vânia Tomazalli de Lima e Lucas Coutinho que estiveram comigo desde o início até o final dessa jornada, contribuindo diretamente no desenvolvimento dessa pesquisa, além de todo o carinho e amizade que construímos. Essa pesquisa é fruto do nosso trabalho;

Aos meus pais, José Edison Linné e Rosa Maria Bonfim Linné, por me incentivarem nos momentos mais difíceis;

Ao meu companheiro, Diego Alves, por estar sempre presente, me apoiando e torcendo pelas minhas realizações e vitórias;

À banca examinadora pelas valiosas correções;

À todos que contribuíram direta ou indiretamente para que este trabalho fosse realizado.

SUMÁRIO

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E POTENCIAL DE RECUPERAÇÃO EM MUDAS DE <i>Dipteryx alata</i> Vogel SOB ALAGAMENTO E SOMBREAMENTO	ix
RESUMO GERAL	ix
ABSTRACT.....	x
01. INTRODUÇÃO GERAL.....	111
2. HIPÓTESE.....	15
3. OBJETIVOS	16
3.1. Objetivo Geral.....	16
3.2. Objetivos Específicos	16
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	16
CAPÍTULO I: O SOMBREAMENTO AMENIZA O ESTRESSE POR ALAGAMENTO EM MUDAS DE <i>Dipteryx alata</i> Vogel?.....	21
RESUMO.....	21
ABSTRACT.....	21
1. INTRODUÇÃO	22
2. MATERIAL E MÉTODOS	23
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	26
4. CONCLUSÃO.....	37
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37
CAPÍTULO II: MUDAS DE <i>Dipteryx alata</i> Vogel NO PÓS-ALAGAMENTO SÃO FAVORERECADAS PELA RECUPERAÇÃO DE RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS E ANTIOXIDANTES?	43
RESUMO.....	43
ABSTRACT.....	43

1. INTRODUÇÃO	44
2. MATERIAL E MÉTODOS	45
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	49
4. CONCLUSÃO	62
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62
CONSIDERAÇÕES FINAIS	67
ANEXO	678

ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS E POTENCIAL DE RECUPERAÇÃO EM MUDAS DE *Dipteryx alata* Vogel SOB ALAGAMENTO E SOMBREAMENTO

Autora: Jéssica Aline Linné

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Silvana de Paula Quintão Scalon

RESUMO GERAL

Dipteryx alata Vogel é uma arbórea amplamente disseminada no Cerrado brasileiro e que tem apresentado destaque por ser importante à agricultura familiar, no qual utilizam a comercialização da amêndoa e de seus subprodutos para complemento de renda, além de ser uma espécie promissora para a recuperação de áreas degradadas. As constantes mudanças climáticas e ambientais, também consideradas estresses abióticos, comprometem o desenvolvimento e crescimento vegetal, podendo alterar os biomas a longo prazo. Como exemplo desse tipo de estresse podemos destacar o alagamento, que é recorrente na região em que *D. alata* é fortemente encontrada. Entretanto, as respostas das plantas ao estresse hídrico por alagamento envolvem diversas alterações metabólicas, as quais podem garantir a sua adaptabilidade e sobrevivência. Além disso, o conhecimento da necessidade luminosa da espécie pode mitigar os efeitos estressantes. Portanto, objetivamos avaliar as modificações morfofisiológicas e bioquímicas ocorridas em mudas de *Dipteryx alata* Vogel cultivadas em níveis de sombreamento e épocas de alagamento, bem como o potencial de recuperação das mudas. No primeiro experimento, avaliamos o metabolismo fotossintético e qualidade das mudas cultivadas sob três níveis de sombreamento (0% – pleno sol, 30% e 70%) com dois regimes hídricos (alagamento e controle), sendo que o alagamento durou 60 dias e 100 dias após o término dessa condição determinamos o período de recuperação dessas plantas. Observamos que o alagamento prejudicou as trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, altura de plantas e qualidade de mudas, entretanto a espécie recuperou ou apresentou tendência de recuperação para a maioria das características avaliadas 100 dias após o fim da condição estressante, com os melhores resultados ou a amenização do estresse sob 30% de sombreamento. A qualidade das mudas e altura de plantas não apresentaram recuperação ou tendência de recuperação ao alagamento, além disso a área foliar também foi comprometida pelo estresse. No segundo experimento, avaliamos os efeitos do alagamento no metabolismo fotossintético e antioxidante bem como a qualidade de mudas *D. alata* cultivadas durante quatro períodos de avaliação (0, 20, 40 e 60 dias), bem como os períodos de recuperação, determinadas por 100 dias após o término de cada período de avaliação (0+100, 20+100, 40+100, 60+100 dias), possibilitando verificar os efeitos do pós-alagamento. Verificamos que as plantas apresentaram sensibilidade ao alagamento por até 60 dias de avaliação e os danos foram mais evidentes no aparato fotossintético, entretanto a qualidade das mudas foi mantida até os 40 dias de avaliação, sendo que não houve a recuperação das plantas previamente submetidas aos 60 dias de inundação. Mudanças morfológicas, como o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas, associadas à alterações fisiológicas e um eficiente sistema enzimático antioxidante devem ter contribuído para a recuperação dessas mudas que, portanto apresentaram tolerância ao estresse. Logo, os resultados obtidos podem sugerir o uso de mudas de *D. alata* em projetos de áreas degradadas onde ocorra alagamento

temporário com o estabelecimento das plantas em condição de sombreamento, por meio de, por exemplo, espécies pioneiras já implantadas.

Palavras-chave: baru, estresse hídrico, luminosidade, plasticidade, trocas gasosas, sistema enzimático antioxidante.

ECOPHYSIOLOGICAL ASPECTS AND POTENTIAL RECOVERY OF *Dipteryx alata* Vogel SEEDLINGS UNDER FLOODING AND SHADING

ABSTRACT

Dipteryx alata Vogel is a tree widely found in the Brazilian Cerrado and its main importance is related to family farming with the commercialization of almond and its by-products, as income supplement, in addition this species is also promising for the recovery of degraded areas. The constant environmental and climatic changes, also considered abiotic stresses, affect plant development and growth, which may modify long-term biomes. As an example of this stress, we can highlight flooding, which occurs occasionally in that region where *D. alata* is found. Although, plant responses to water stress by flooding involve several metabolic changes that may assure vegetal adaptability and survival. Besides, the knowledge about luminosity of species can reduce stressful effects. Thus, the aim of this study was to evaluate the morphophysiological and biochemical changes in *D. alata* seedlings under shading levels and flooding times, as well as the potential for seedling recovery. In the first experiment, we evaluated the photosynthetic metabolism and seedling quality under three levels of shading (0% – full sunlight, 30% and 70%) with two water regimes (flooding and control), but also, the periods of evaluation which lasted 60 days of flooding and periods of recovery which consisted of 100 days after the end of flooding. We verified that flooding reduced gas exchanges, chlorophyll *a* fluorescence, plant height and seedling quality, however this species recovered or showed recovery trend for the most characteristics evaluated 100 days after the end of the stressful condition, showing the best results with the reduction of flooding under 30% of shading. The seedling quality and plant height did not show recovery or any tendency to recover from flooding, in addition the leaf area was also compromised by the stress. In the second experiment, we evaluated the effects of flooding on photosynthetic and antioxidant systems as well as the seedling quality of *D. alata* during four periods of evaluation (0, 20, 40 and 60 days) and also during the periods of recovery, in which consisted of 100 days after ending each period of evaluation (0 + 100, 20 + 100, 40 + 100, 60 + 100 days), allowing us to study the effects of post-flooding. Our results suggested that flooded seedlings were sensible to stress up to 60 days of evaluation showing the most visible damages in photosynthetic apparatus, however seedling quality was maintained up to 40 days of evaluation, but there was not the recovery for previously-flooded plants up to 60 days. Morphological changes, such as hypertrophied lenticels, associated with physiological changes and an efficient antioxidant enzyme system must have contributed to the recovery of these seedlings, then conferring tolerance to stress. Thus, we may suggest by these results the use of *D. alata* seedlings in projects with degraded areas where flooding occurs temporary, in which the establishment of these plants must occur in shading conditions, for example, by pioneer species already implanted.

Keywords: baru, water stress, luminosity, plasticity, gas exchange, antioxidant enzyme system.

01. INTRODUÇÃO GERAL

As constantes mudanças climáticas têm provocado severas modificações na fisiologia de várias espécies de plantas, afetando a biodiversidade e a sustentabilidade de muitos ecossistemas (FEI et al., 2017). Logo, torna-se fundamental o estudo da ecofisiologia desses organismos em decorrência das alterações climáticas, considerando seus limites de tolerância, uma vez que projetos de recuperação de áreas degradadas necessitam de espécies selecionadas em função de suas respostas adaptativas às mais diversas condições ambientais (BOZINOVIC e PÖRTNER, 2015).

Qualquer condição que seja desfavorável ao desenvolvimento vegetal, de modo a prejudicar a sua homeostase metabólica é considerada estresse ou fator de estresse (TAIZ et al., 2017). Portanto, frio, seca, chuvas exacerbadas e alta salinidade são alguns exemplos comuns de estresses que afetam negativamente o crescimento das plantas (HUANG et al., 2012).

Diante aos fatores de estresse, as plantas são capazes de reconhecer tais condições por meio da percepção de sinais, os quais, por sua vez, induzem respostas morfofisiológicas e bioquímicas necessárias para sua adaptação e sobrevivência nesse ambiente desfavorável (PHUKAN et al., 2016). Resumidamente, as vias de transdução de sinal conectam o mecanismo de detecção e a resposta genética, logo cascatas de transdução de sinal são ativadas de maneira a coordenar e controlar as respostas adaptativas, acionando diferentes medidas de proteção altamente específicas (HUANG et al., 2012). As interações hormonais associadas a outros compostos são importantes nesse processo de resposta, uma vez que são capazes de modificar a arquitetura da planta em função dos estímulos ambientais, atuando como sinalizadores do estresse (SAEED et al., 2017).

Os diferentes tipos de estresses podem promover distintas respostas de acordo com o ciclo de vida do vegetal, no qual a resposta primária de defesa da planta depende de algumas características próprias, como sua adaptação, graus de sensibilidade, duração de exposição e intensidade diante às condições estressantes, entre outras, as quais também interferem diretamente na retomada das funções fisiológicas normais da planta após o estado de estresse (REJEB et al., 2014; TAIZ et al., 2017). Além disso, as respostas estão sujeitas a seleção à

longo prazo, pois podem sofrer mudanças adaptativas através da modificação genética entre muitas gerações (LICHTENTHALER e BURKART, 1999; BRÄUTIGAM et al., 2013).

A plasticidade pode ser considerada como um mecanismo que permite às plantas responderem de maneira ideal à heterogeneidade ambiental, assim muitas características plásticas aumentam a probabilidade de organismos sobreviverem a condições extremas (PALACIO-LÓPEZ et al., 2015).

Quando ocorre uma mudança no fenótipo, expresso por um único genótipo em diferentes ambientes, denominamos essa modificação por plasticidade fenotípica, sendo que ela pode estar sob controle genético e, portanto, sujeita a pressão seletiva e pode ser adaptativa, quando os fenótipos estão intimamente relacionados às mudanças no ambiente com uma aptidão elevada (GRATANI, 2014).

A tolerância da planta ao estresse, ou seja a resistência em extremos, é resultado da plasticidade. Por outro lado, a ausência desse mecanismo pode contribuir para a susceptibilidade da planta ao estresse, ou seja a dificuldade de sobreviver diante aos fatores de estresse (CHEVIN e HOFFMANN, 2017).

As plantas também utilizam de uma mistura de estratégias para evitar os danos pelo estresse, destacando entre elas a fuga ao estresse (CHAVES et al., 2002). O crescimento requer constante energia para as atividades metabólicas e mobilização de recursos, assim a desaceleração do metabolismo e crescimento economiza os recursos vitais para a sobrevivência em condições de estresse, atuando como reações de fuga ao estresse. Esses ajustes ou paralisação da taxa de crescimento e dos processos de desenvolvimento garantem a proteção contra o estresse abiótico, destinando a energia que seria gasta nesses processos para a formação de órgãos e tecidos ou outros metabolismos que auxiliem na sobrevivência da planta no ambiente desfavorável (DOLFERUS, 2014).

A disponibilidade luminosa e hídrica são fatores abióticos que influenciam diretamente a germinação e desenvolvimento vegetal, uma vez que em condições desfavoráveis daquelas exigidas por uma espécie, podem afetar sua sobrevivência e comprometer seu estabelecimento (MOTA et al., 2012).

A fim de evitar perdas das plantas por morte e conseqüentemente, prejuízos nos projetos de áreas degradadas torna-se importante o estudo de espécies tolerantes à

inundações, de modo que haja o conhecimento das mudanças metabólicas vegetais sob tais condições (LIRA et al., 2013).

Em regiões alagadas, a água ocupa os espaços de ar do solo, limitando as trocas gasosas com a atmosfera, conseqüentemente há a redução na disponibilidade de oxigênio para as células, tornando o ambiente hipóxico ou anóxico (VOESENEK e SASIDHARAN, 2013). Logo, uma série de desordens fisiológicas e bioquímicas ocorrem na planta, dentre elas, o efeito imediato da redução da respiração, produção inadequada de ATP, aumento de processos fermentativos, elevada produção de espécies reativas ao oxigênio (EROs) e aumento de fitormônios, especialmente o etileno (TAIZ et al., 2017).

Em respostas ao alagamento, as EROs e o etileno participam como sinalizadores do estresse, sendo que este último ainda atua na formação de aerênquima e raízes adventícias, bem como no crescimento da planta sob esta condição (VOESENEK e SASIDHARAN, 2013).

As EROs são originadas pelo metabolismo aeróbio e em pequenas quantidades têm a função de sinalizar a hipóxia, além de participarem no processo de morte celular programada e formação de aerênquima (VOESENEK e BAILEY-SERRES, 2015). Entretanto, o desequilíbrio de produção e consumo pode afetar a sobrevivência da célula vegetal, principalmente pela oxidação de lipídios, proteínas de membrana e ácidos nucléicos, de modo que a proteção celular é ativada por meio, principalmente, de um sistema enzimático antioxidante, como por exemplo a superóxido dismutase, catalase e peroxidase (IRFAN et al., 2010). Entre as principais EROs que causam danos à nível celular, podemos citar o radical superóxido (O_2^-), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o radical hidroxila (OH^-) (APEL e HIRT, 2004; DELMASTRO e PIGANELLI, 2011; WANG et al., 2018).

As pesquisas sobre os mecanismos que controlam a tolerância à inundações progrediram, porém o metabolismo do estresse pós-alagamento ainda requer esclarecimentos (VOESENEK e BAILEY-SOARES, 2015). Algumas espécies são capazes de sobreviver ao alagamento e recuperar suas atividades fisiológicas após o estresse devido aos ajustes metabólicos e morfológicos. Dentre essas modificações, a formação de lenticelas hipertrofiadas, aerênquimas, pneumatóforos e raízes adventícias permitem as trocas gasosas sob disponibilidade limitada de oxigênio, além de auxiliarem na eliminação de metabólitos potencialmente tóxicos (LI et al., 2015).

Outras respostas como redução do crescimento de raiz e parte aérea, diminuição nas trocas gasosas, abscisão e senescência foliar, são observadas sob alagamento e também podem contribuir para a sobrevivência nessas condições adversas (ZANANDREA et al., 2010; ZHAO et al., 2014). Diversos trabalhos com espécies arbóreas têm mostrado essas alterações morfofisiológicas em condição limitada de oxigênio, conferindo, em alguns casos, tolerância ao estresse ou potencial de sobrevivência, como por exemplo em *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (JUNGLOS et al., 2018), *Theobroma cacao* Linnaeus (BRANCO et al., 2017), *Lonchocarpus cultratus* (Vell.) AMG Azevedo e HC Lima (MARCÍLIO et al., 2019), *Annona glabra* Linnaeus e *Pachira aquatica* Aublet (INFANTE-MATA et al., 2019).

A disponibilidade luminosa também é considerada um fator altamente heterogêneo em ambientes florestais devido ao significado ecológico da luz para distribuição de plantas e manejo florestal, especialmente considerando o grau de sucessão ecológica das espécies em áreas florestais (MIELKE e SCHAFFER, 2010). A habilidade de algumas espécies manterem populações de plantas jovens em sub-bosques de florestas está diretamente associada à sua sobrevivência em condição de baixa luminosidade, indicando a capacidade em tolerar o sombreamento (FRANCO e DILLENBURG, 2007; CARDINELLI et al., 2017).

No entanto, o aparato fotossintético é sensível às alterações na quantidade e qualidade da radiação fotossinteticamente ativa, isto é, ao haver uma quantidade de luz maior que a ideal, o centro de reações do fotossistema II (FSII) é inativado e frequentemente danificado, levando a fotoinibição, a qual pode ocasionar a fotodestruição dos pigmentos fotossintéticos e redução das atividades fotoquímicas (DALMOLIN et al., 2013). Por outro lado, a deficiência de luz pode também comprometer esse sistema em plantas não tolerantes ao sombreamento, uma vez que a quantidade de energia torna-se insuficiente para promover o transporte de elétrons em velocidade adequada para a máxima eficiência do aparato fotossintético.

A variação na capacidade de resposta à modificações na disponibilidade luminosa em espécies arbóreas mostra que as plantas sombreadas apresentam algumas características que as diferem das plantas de sol, como por exemplo, maior área foliar, altura de planta e concentração de clorofilas por unidade de massa, menor acúmulo de matéria seca, taxa de fotossíntese, intensidade de respiração e transpiração, e conseqüentemente, redução na taxa de crescimento relativo (TAIZ et al., 2017). Algumas espécies arbóreas, como

Pterogyne nitens Tull. (CÉSAR et al., 2014), *Bertholletia excelsa* Bonpl. (LOPES et al., 2019) e *Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nicholson (SOUSA et al., 2019) apresentaram essas mudanças em resposta ao sombreamento.

Nesse contexto, o baru (*Dipteryx alata* Vogel – Fabaceae), também conhecido popularmente por cumarurana e cumbaru, é caracterizado como uma árvore de alto porte, caule reto e fruto do tipo drupa, chegando a medir 25 metros de altura e podendo atingir 70 cm de diâmetro, com vida útil em torno de 60 anos (LORENZI, 1992; SANO et al., 2016).

O emprego de *D. alata* está relacionado à diversas áreas, tais como madeireiro, medicinal, industrial e paisagístico. Entretanto, a sua principal importância econômica está voltada para a agricultura familiar com a exploração extrativista do fruto e comercialização das amêndoas (Anexo Figura 1B) e seus subprodutos (SANO et al., 2004). Além disso, a espécie é considerada promissora para a recuperação de áreas degradadas (Anexo Figura 1C), por conta da sua copa densa e arredondada, crescimento rápido e alta produção de massa foliar que contribuem para fixação de carbono da atmosfera (CARRAZZA e ÁVILA, 2010).

Quanto a sua distribuição geográfica, *D. alata* é amplamente encontrada no Cerrado brasileiro onde inundações sazonais estão sujeitas, entretanto o seu estabelecimento ocorre preferencialmente em solos bem drenados (SANO et al., 2016). Quanto à necessidade luminosa dessa planta, é classificada em secundária, ou seja, menores intensidades luminosas são ideais ao seu desenvolvimento (CARVALHO, 1994). Entretanto as condições de solo e intensidade luminosa ou ambos podem limitar a sua ocorrência, comprometendo seu estabelecimento e sobrevivência (COSTA et al., 2012).

Apesar das heterogêneas condições edafoclimáticas em que *D. alata* pode se encontrar, há poucas informações referentes ao comportamento desta espécie relacionando-a com a interação entre alagamento e disponibilidades luminosas. Portanto, torna-se importante estudar a resiliência desta espécie nessas condições, bem como o seu potencial de recuperação ao estresse.

2. HIPÓTESE

Hipotetizamos que *D. alata* não tolera inundações, entretanto ajustes no metabolismo fotossintético e antioxidante além do sombreamento podem mitigar o efeito causado pelo

estresse por alagamento, contribuindo para a recuperação das mudas após a suspensão do estresse.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo Geral

Avaliar as modificações morfofisiológicas e bioquímicas ocorridas em mudas de *D. alata* cultivadas em níveis de sombreamento e períodos de avaliação, bem como o potencial de recuperação das mudas.

3.2. Objetivos Específicos

Avaliar o efeito do sombreamento associado ao alagamento nas respostas de crescimento, trocas gasosas, parâmetros da fluorescência da clorofila *a* e a qualidade de mudas de *D. alata*.

Avaliar a plasticidade expressa em plantas de *D. alata* sob alagamento e discutir o valor adaptativo das respostas.

Avaliar o potencial de recuperação pós-alagamento das mudas de *D. alata*.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 373-399, 2004.

BOZINOVIC, F.; PÖRTNER, H. Physiological ecology meets climate change. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 5, p. 1025-1030, 2015.

BRANCO, M. C. S.; ALMEIDA, A. A. F.; DALMOLIN, Â. C.; AHNERT, D.; BALIGAR, V. C. Influence of low light intensity and soil flooding on cacao physiology. **Scientia Horticulturae**, v. 217, p. 243-257, 2017.

BRÄUTIGAM, K.; VINING, K. J.; LAFON-PLACETTE, C.; FOSSDAL, C. G.; MIROUZE, M.; MARCOS, J. G.; FLUCH, S.; FRAGA, M. F.; GUEVARA, M. Á.; ABARCA, D.; JOHNSEN, Ø.; MAURY, S.; STRAUSS, S. H.; CAMPBELL, M. M.;

ROHDE, A.; DÍAZ-SALA, C.; CERVERA M. T. Epigenetic regulation of adaptive responses of forest tree species to the environment. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 399-415, 2013.

CARDINELLI, L. S.; FONSECA, R. S.; MARTINS, S. V. Invasão de palmeira australiana no sub-bosque de uma floresta plantada, Viçosa, MG. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 37, n. 91, p. 249-258, 2017.

CARRAZZA, L.; ÁVILA, J. **Manual Tecnológico de Aproveitamento Integral do Fruto do Baru**. 2. ed. Brasília: Instituto Sociedade, População e Natureza, 2010. 56p.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA - CNPF/SPI, 1994. 640p.

CÉSAR, F. R. C. F.; MATSUMOTO, S. N.; VIANA, A. E. S.; BONFIM, J. A. Crescimento inicial e qualidade de mudas de *Pterogyne nitens* Tull. conduzidas sob diferentes níveis de restrição luminosa artificial. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 2, p. 357-366, 2014.

CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M. L.; RICARDO, C. P. P.; OSÓRIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 907-916, 2002.

CHEVIN, L. M.; HOFFMANN, A. A. Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, n. 1723, p. 20160138, 2017.

COSTA, S. R.; SANO, S. M.; MAGALHÃES, R. M. **Baru: *Dipteryx alata* VOG**. Brasília: Secretaria de Desenvolvimento Agropecuário e Cooperativismo –MAPA/ACS, 2012. 25p. (Série: Boas práticas de manejo para o extrativismo sustentável orgânico).

DALMOLIN, A. C.; DALMAGRO, H. J.; LOBO, F.; ANTUNES, M. Z.; ORTÍZ, C. E. R.; VOURLITIS G. L. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. **Photosynthetica**, v. 51, n. 3, p. 379-386, 2013.

DELMASTRO, M. M.; PIGANELLI, J. D. Oxidative stress and redox modulation potential in type 1 diabetes. **Clinical and Developmental Immunology**, v. 2011, p. 1- 15, 2011.

DOLFERUS, R. To grow or not to grow: a stressful decision for plants. **Plant Science**, v. 229, p. 247-261, 2014.

FEI, S.; DESPREZ, J. M.; POTTER, K. M.; JO, I.; KNOTT, J. A.; OSWALT, C. M. Divergence of species responses to climate change. **Science Advances**, v. 3, n. 5, p. 1-9, 2017.

FRANCO, A. M. S.; DILLENBURG, L. R. Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p. 135-144, 2007.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**, v. 2014, 2014.

HUANG, G. T.; MA, S. L.; BAI, L. P.; ZHANG, L.; MA, H.; JIA, P.; LIU, J.; ZHONG, M.; GUO, Z. F. Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. **Molecular Biology Reports**, v. 39, n. 2, p. 969-987, 2012.

IRFAN, M.; HAYAT, S.; HAYAT, Q.; AFROZ, S.; AHMAD, A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, n. 1, p. 3-17, 2010.

INFANTE-MATA, D.; MORENO-CASASOLA, P.; VALVERDE, T.; MAZAVILLALOBOS, S. Effects of soil flooding, sunlight and herbivory on seedlings of *Annona glabra* and *Pachira aquatica* in a tropical swamp. **Wetlands Ecology and Management**, v. 27, n. 4, p. 539-551, 2019.

JUNGLOS, F. S.; JUNGLOS, M. S.; DRESCH, D. M.; BENTO, L. F.; SANTIAGO, E. F.; MUSSURY, R. M.; SCALON, S. D. P. Q. Morphophysiological responses of *Ormosia arborea* (Fabaceae) seedlings under flooding and post-flooding conditions. **Australian Journal of Botany**, v. 66, n. 7, p. 489-499, 2018.

LI, M.; LÓPEZ, R.; VENTURAS, M.; PITA, P.; GORDALIZA, G. G.; GIL, L.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J. Greater resistance to flooding of seedlings of *Ulmus laevis* than *Ulmus minor* is related to the maintenance of a more positive carbon balance. **Trees**, v. 29, n. 3, p. 835-848, 2015.

LICHTENTHALER, H. K.; BURKART, S. Photosynthesis and High Light Stress. **Bulgarian Journal Plant Physiology**, v. 25, n. 3-4, p. 3-16, 1999.

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, p. 655-665, 2013.

LOPES, J. S.; COSTA, K. C. P.; FERNANDES, V. S.; GONÇALVES, J. F. C. Functional traits associated to photosynthetic plasticity of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants. **Flora**, v. 258, p. 151446, 2019.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Plantarum, 1992. 202p.

MARCÍLIO, T.; BARBEIRO, C.; FIRMINO, T. P.; ROMAGNOLO, M. B.; SOUZA, L. A.; PASTORINI, L. H. Flooding and submersion-induced morphological and physiological adaptive strategies in *Lonchocarpus cultratus*. **Aquatic Botany**, v. 159, p. 103146, 2019.

MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 68, n. 2, p. 113-121, 2010.

MOTA, L. H. S.; SCALON, S. P. Q.; HEINZ, R. Sombreamento na emergência de plântulas e no crescimento inicial de *Dipteryx alata* Vog. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 3, p. 423-431, 2012.

PALACIO-LÓPEZ, K.; BECKAGE, B.; SCHEINER, S.; MOLOFSKY, J. The ubiquity of phenotypic plasticity in plants: a synthesis. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 16, p. 3389-3400, 2015.

PHUKAN, U. J.; JEENA, G. S.; SHUKLA, R. K. WRKY transcription factors: molecular regulation and stress responses in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 760, 2016.

REJEB, I. B.; PASTOR, V.; MAUCH-MANI, B. Plant responses to simultaneous biotic and abiotic stress: molecular mechanisms. **Plants**, v. 3, n. 4, p. 458-475, 2014.

SAEED, W.; NASEEM, S.; ALI, Z. Strigolactones biosynthesis and their role in abiotic stress resilience in plants: a critical review. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1487, 2017.

SANO, S. M.; BRITO, M. A.; RIBEIRO, J. F. *Dipteryx alata*: Baru. In: VIEIRA, R. F.; CAMILLO, J.; CORADIN, L. **Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: Região Centro-Oeste**. Brasília, DF: MMA. 2016. (Série Biodiversidade 44).

SANO, S. M.; RIBEIRO, J. F.; BRITO, M. A. **Baru**: biologia e uso. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados. 2004. 52 p.

SOUSA, H. G. A.; DUARTE, V. B. R.; BORGES, A. V. S.; SOUZA, P. B. Ambientes na emergência e desenvolvimento de mudas de *Tabebuia serratifolia* (Vahl) G. Nichols. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 1, n. 1, p. 276-281, 2019.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858p.

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

VOESENEK, L. A. C. J.; SASIDHARAN, R. Ethylene - and oxygen signaling - drive plant survival during flooding. **Plant Biology**, v. 15, n. 3, p. 426-435, 2013.

WANG, Y.; BRANICKY, R.; NOË, A.; HEKIMI, S. Superoxide dismutases: Dual roles in controlling ROS damage and regulating ROS signaling. **Journal of Cell Biology**, v. 217, n. 6, p. 1915-1928, 2018.

ZANANDREA, I.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; HENRIQUE, P. C.; SILVEIRA, N. M. Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, v. 57, p. 661-669, 2010.

ZHAO, H. F.; ZHAO, Y.; ZHANG, C.; TAO, X.; XU, X. N. Growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence responses of two cultivars of *Salix integra* Thunb to waterlogging stress. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 16, p. 137-149, 2014.

CAPÍTULO I: O SOMBREAMENTO AMENIZA O ESTRESSE POR ALAGAMENTO EM MUDAS DE *Dipteryx alata* Vogel?

RESUMO

As constantes mudanças climáticas ambientais provocam alterações fisiológicas, bioquímicas e morfológicas nas plantas, as quais podem induzir a adaptação e aclimação aos estresses abióticos. O melhor detalhamento da ecofisiologia vegetal, como efeitos da luminosidade e condição hídrica, pode auxiliar na produção e implantação de mudas de espécies nativas regionais em projetos de recuperação de áreas degradadas. Diante disso, objetivamos avaliar o metabolismo fotossintético e qualidade de mudas de *Dipteryx alata* Vogel cultivadas sob três níveis de sombreamento (0% – pleno sol, 30% e 70%) com dois regimes hídricos (alagamento e controle) por 60 dias de alagamento e 100 dias após o término dessa condição, fases respectivamente denominadas de alagamento e recuperação. Verificamos que o alagamento foi prejudicial às trocas gasosas, parâmetros da fluorescência da clorofila *a*, altura de plantas e qualidade de mudas, entretanto a espécie recuperou ou apresentou tendência de recuperação para a maioria das características avaliadas aos 100 dias após o fim do estresse, no qual obtivemos os melhores resultados sob 30% de sombreamento. Os parâmetros da fluorescência indicaram que alguns sombreamentos foram capazes de mitigar ou não o efeito do alagamento, por exemplo, em F_0 na fase de alagamento verificamos que a inundação associada ao sombreamento de 30% ameniza o estresse, em contrapartida à 70% há o aumento do estresse. Já em F_v/F_M na fase de recuperação, verificamos o incremento dos valores nas plantas alagadas para todos os sombreamentos indicando, portanto que 0%, 30% e 70% foram capazes de amenizar o estresse. A qualidade das mudas e altura de plantas não apresentaram recuperação ou tendência de recuperação ao alagamento, além disso a área foliar também foi comprometida pelo estresse.

Palavras-chave: estresse hídrico, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, luminosidade, baru.

CHAPTER I: DOES SHADING EFFECT REDUCE FLOODING STRESS IN *Dipteryx alata* Vogel SEEDLINGS?

ABSTRACT

The current environmental climatic changes cause physiological, biochemical and morphological modification in plants, which may induce adaptation and acclimatization to abiotic stresses. A better detailing of plant ecophysiology, such as effects of light and water regime, may support the production and implantation of seedlings with regional native species in projects for recovery of degraded areas. Therefore, we aimed to evaluate the photosynthetic metabolism and seedling quality of *Dipteryx alata* Vogel under three levels of shading (0% – full sunlight, 30% and 70%) and two water regimes (flooding and control) for 60 days of flooding and 100 days after the end of this condition, phases called flooding and recovery, respectively. We verified that the flooding was harmful to gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence parameters, plant height and seedling quality, however the species recovered or showed a recovery trend for the most of characteristics evaluated in post-

flooding, in which the best results were under 30% of shading. The fluorescence parameters suggested that some shadings were able or not to reduce the flooding effect, for example, in F_0 during flooding phase, we verified that the flood associated with the shading of 30% decreased the stress, on the other hand, there was the increase of this condition under 70%. In F_v/F_M during the recovery phase, we verified higher values in flooded plants for all the shadings, thus indicating that 0%, 30% and 70% were able to reduce stress. The seedling quality and plant height did not show recovery or tendency to recover from flooding, in addition the leaf area was also compromised by stress.

Keywords: water stress, gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence, luminosity, baru.

1. INTRODUÇÃO

Em um cenário caracterizado por mudanças climáticas globais, projetos que visem a recuperação de áreas degradadas necessitam de estudos relacionados à plasticidade fenotípica diante dos estresses abióticos, de modo que as projeções possam auxiliar no sucesso do estabelecimento de mudas à campo (LIMA et al., 2010). As interações entre os fatores ambientais e a fisiologia vegetal contribuem para a identificação de alterações metabólicas nas plantas, facilitando, por exemplo, o entendimento das respostas morfofisiológica por deficiência ou excesso de luz, altas e baixas temperaturas ou estresse hídrico (RESTREPO-DÍAZ et al., 2010; GRATANI, 2014).

Para que haja a produção de mudas de elevada qualidade e que assegurem o seu posterior estabelecimento é importante conhecer a ecofisiologia da germinação e crescimento inicial, uma vez que as espécies nativas apresentam heterogeneidade em resposta à luminosidade e condição hídrica (MOTA et al., 2012).

O baru (*Dipteryx alata* Vogel - Fabaceae) é uma árvore que tem despertado interesse em projetos de recuperação de áreas degradadas por apresentar copa larga e crescimento rápido. Essa espécie é classificada em secundária tardia, ou seja, necessita de menor irradiância luminosa para seu desenvolvimento e além disso, tem seu estabelecimento preferencialmente em solos bem drenados, no entanto sua distribuição e ocorrência encontram-se no Cerrado brasileiro, região propensa à inundações sazonais (CARVALHO, 1994; SANO et al., 2016).

De acordo com a classificação dessa espécie em secundária, as plantas sombreadas apresentam como principais respostas morfofisiológicas, incrementos na área foliar, altura de planta e concentração de clorofilas por unidade de massa, por outro lado exibem reduções

no crescimento relativo, acúmulo de matéria seca, taxa de fotossíntese, intensidade de respiração e transpiração (CÉSAR et al., 2014; LOPES et al., 2019; SOUSA et al., 2019).

Com relação ao regime hídrico, embora não haja na literatura trabalhos com *D. alata* sob alagamento, a limitação de oxigênio nas células vegetais é imediata em ambientes com excesso de água, ocasionando desordens morfofisiológicas e bioquímicas nas plantas, tais como, a redução da respiração, produção inadequada de ATP, aumento das espécies reativas de oxigênio, incrementos nos níveis do fitormonônio etileno, redução do crescimento da planta e produção de lenticelas hipertrofiadas, aerênquimas e raízes adventícias (VOESENEK e BAILEY-SERRES, 2015; BRANCO et al., 2017; JUNGLOS et al., 2018; MARCÍLIO et al., 2019; INFANTE-MATA et al., 2019).

Devido ao estabelecimento preferencialmente em solos bem drenados, hipotetizamos que *D. alata* não tolera inundações, ocasionando reduções no metabolismo fotossintético e na qualidade das mudas, entretanto o sombreamento pode mitigar o efeito causado pelo estresse por tratar-se de um espécie secundária. Portanto, objetivamos com esta pesquisa avaliar as respostas ao alagamento e níveis de sombreamentos, bem como o potencial de recuperação das mudas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado em viveiros na Universidade Federal da Grande Dourados durante os meses de abril de 2018 à março de 2019. Inicialmente, coletamos sementes de *D. alata* a partir de matrizes provenientes da região do Cerrado, entre os municípios de Dourados e Nova Alvorada do Sul - MS. A espécie possui identificação e número do *voucher*, sendo *Dipteryx alata*: 5993, o qual está depositado no herbário de Dourados - MS. Não foi realizado nenhum método de superação de dormência nas sementes e as mudas foram produzidas em bandejas de poliestireno expandido de 72 células (Anexo Figura 1A), contendo Latossolo Vermelho Distroférrico de textura argilosa e areia (2:1 v/v) sob 30% de sombreamento.

Aos 54 dias após a semeadura, quando as plântulas apresentaram altura média de 15 cm, realizamos o transplante, compondo a unidade experimental com duas plantas por vaso, no qual este possuía a capacidade de 8 litros e também armazenava a mistura de solo, areia e

substrato comercial Carolina[®] (2/1/1 v:v:v). Após o período de 15 dias de aclimatização, as mudas foram alocadas em viveiros de 0% (pleno sol), 30% e 70% de sombreamentos, sendo que os níveis de sombras foram obtidos com uso de telas pretas de nylon do tipo sombrite[®].

Em cada condição de sombreamento, as mudas foram divididas em dois grupos, sendo eles as plantas alagadas, acomodadas em piscinas de plástico com lâmina de água de aproximadamente 5 cm acima da superfície do substrato, e as plantas não alagadas utilizadas como controle (Anexo Figura 2A), as quais foram irrigadas mantendo 75% da capacidade de retenção de água no substrato (CRA) (SOUZA et al., 2000).

A condução do experimento foi realizada em duas fases, sendo que na primeira o objetivo foi avaliar o efeito do estresse aos 60 dias, considerando os regimes hídricos e os níveis de sombreamento. A segunda fase foi caracterizada pela recuperação das plantas submetidas aos dois regimes hídricos. Para isso, as mesmas mudas da fase I foram retiradas da condição de alagamento e os vasos expostos à drenagem natural com posterior manutenção de 75% da capacidade de retenção de água no substrato de acordo com Souza et al. (2000) por 100 dias pós-alagamento, sendo que os níveis de sombreamento também foram considerados.

Os dados climáticos para cada nível de sombreamento durante as avaliações nas fases de estresse e recuperação foram obtidos por meio de aparelho termo-higrômetro:

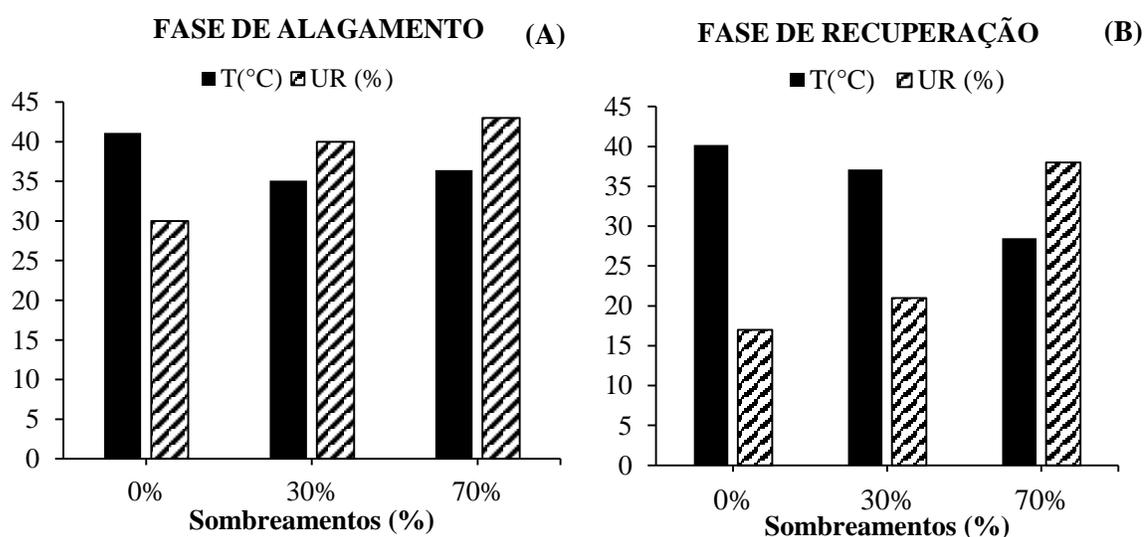


FIGURA 1. Umidades relativas e temperaturas relativas em cada nível de sombreamento durante a fase de alagamento aos 60 dias (A) e a fase de recuperação aos 100 pós alagamento com a drenagem natural dos vasos (B). UR = umidade relativa média (%) e T= temperatura média (°C).

As seguintes avaliações foram realizadas em ambas fases do experimento:

- **Trocas gasosas:** por meio do equipamento analisador de gases por infravermelho (IRGA), marca ADC, modelo LCi PRO (Analytical Development Co. Ltda, Hoddesdon, UK) foram medidas a taxa fotossintética líquida – A ($\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$), condutância estomática – g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência de carboxilação da Rubisco – A/C_i ($\mu\text{mol } \mu\text{mol mol}^{-1}$) e a eficiência do uso da água (EUA) – A/E ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) (Anexo Figura 2B). As avaliações ocorreram em uma muda por repetição, entre às 8 e 11 horas da manhã, em folhas completamente expandidas e previamente marcadas, de modo que todas as medições fossem sempre realizadas nessas mesmas plantas, sendo considerados apenas os dados medidos sob fluxo fotossintético de fótons igual a $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- **Fluorescência da clorofila *a*:** por meio do fluorômetro portátil modelo OS-30p (Opti-Sciences Chlorophyll Fluorometer, Hudson, USA) registramos medidas de fluorescência inicial da clorofila *a* (F_0) e a eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) (Anexo Figura 2C) entre às 8 e 11h da manhã, nas mesmas folhas utilizadas para as avaliações das trocas gasosas, as quais foram submetidas à um período de 30 minutos de adaptação ao escuro com o auxílio de cliques adaptadores para a condição de oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons.
- **Potencial hídrico da folha (MPa):** por meio de uma câmara de pressão (Portable Plant water status console - modelo 3115) foram realizadas as leituras selecionando folhas individuais pertencentes ao terceiro par de folhas totalmente expandidas do ápice para a base, no período da manhã, entre às 10 e 11h.
- **Crescimento das mudas:** com o auxílio do equipamento LI-COR modelo LI-3100C obtivemos a área foliar das plantas (cm^2) (Anexo Figura 2D) e com uma régua graduada em milímetros verificamos a altura das mudas (cm). O índice de clorofila foi obtido utilizando o medidor portátil de clorofila modelo SPAD-502 (Konica-Minolta, Tokyo, Japan);
- **Índice de qualidade de Dickson:** segundo a expressão matemática: $\text{IQD} = [\text{massa seca total} / (\text{razão altura/diâmetro} + \text{razão massa seca da parte aérea/massa seca da raiz})]$ (DICKSON et al., 1960).

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC) com quatro repetições e os tratamentos foram arrançados em parcelas subdivididas 2x3, no qual os níveis de sombreamentos foram alocados nas parcelas e os regimes hídricos nas

subparcelas, tanto para a fase de estresse quanto para a de recuperação. Os dados foram submetidos à análise de variância e quando significativos, as médias dos regimes hídricos foram comparadas pelo teste T de Bonferroni e as dos sombreamentos pelo teste de Tukey, ambos à 5% de significância (Anexo Quadros 1, 2, 3, 4, 5, 6). Quando as interações apresentaram-se significativas, os dados foram novamente analisados em DIC com seis tratamentos e as médias comparadas pelo teste de Tukey à 5% de significância (Anexo Quadros 1, 2, 3, 4, 5, 6). Para as análises estatísticas utilizamos o programa estatístico SISVAR 5.3 (FERREIRA, 2010).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O alagamento diminuiu significativamente a taxa fotossintética líquida (A) (Figura 2A) e a eficiência instantânea da carboxilação da Rubisco (A/C_i) (Figura 2B) nas mudas, enquanto que os sombreamentos não apresentaram efeito.

As plantas previamente alagadas foram capazes de recuperar essas características de trocas gasosas, uma vez que não diferiram das controle, apresentando valores médios de $3,35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $0,012 \mu\text{mol } \mu\text{mol mol}^{-1}$ para A e A/C_i , respectivamente.

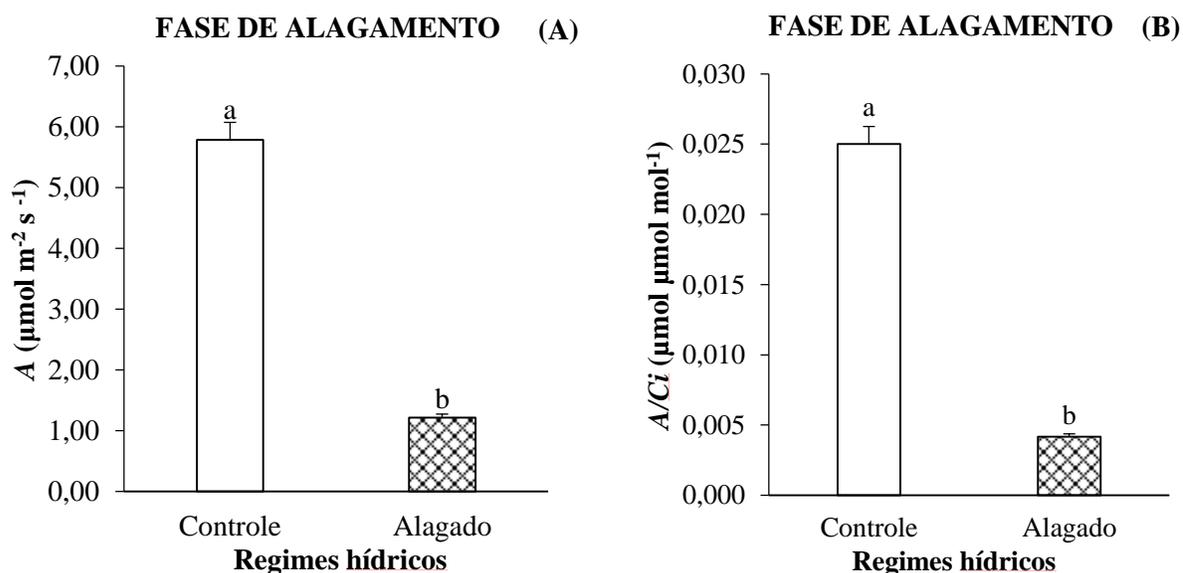


FIGURA 2. Taxa fotossintética líquida – A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (A) e a Eficiência instantânea da carboxilação da Rubisco – A/C_i ($\mu\text{mol } \mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$) (B) em mudas de *D. alata* em função dos regimes hídrico durante a fase de alagamento por 60 dias. Letras minúsculas comparam as médias pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$).

A condutância estomática (g_s) manteve-se menor nas mudas alagadas e não variou das mudas controle sob sombreamento (30% e 70%) neste período (Figura 3). Acreditamos que esse comportamento é indicativo de plasticidade como forma de ajuste às condições ambientais, o que foi comprovado na fase de recuperação em que as mudas previamente alagadas não diferiram das controle, recuperando a g_s com valor médio de $0,062 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

As plantas sob condições de inundações apresentam como primeira resposta a redução na g_s ocasionada principalmente pelo estímulo do fitormônio ácido abscísico (ABA) que promove sinalização para o fechamento dos estômatos, os quais são responsáveis pela regulação do balanço hídrico, evitando a transpiração excessiva, entretanto a fotossíntese pode ser reduzida como consequência da menor absorção de CO_2 nessa condição, comprometendo a capacidade de carboxilação e assimilação (ASHRAF et al., 2011; HERRERA, 2013), tal como observado em nosso estudo. Segundo Shabala et al. (2014), o fato da planta em alagamento perder água pode parecer algo estranhamente paradoxal, entretanto a redução da g_s é a principal causa desse efeito, assim outros fatores como, diminuição de condutância hidráulica radicular e alterações à níveis de expressão em proteínas intrínsecas da membrana plasmática também estão relacionados a redução hídrica quando inundada.

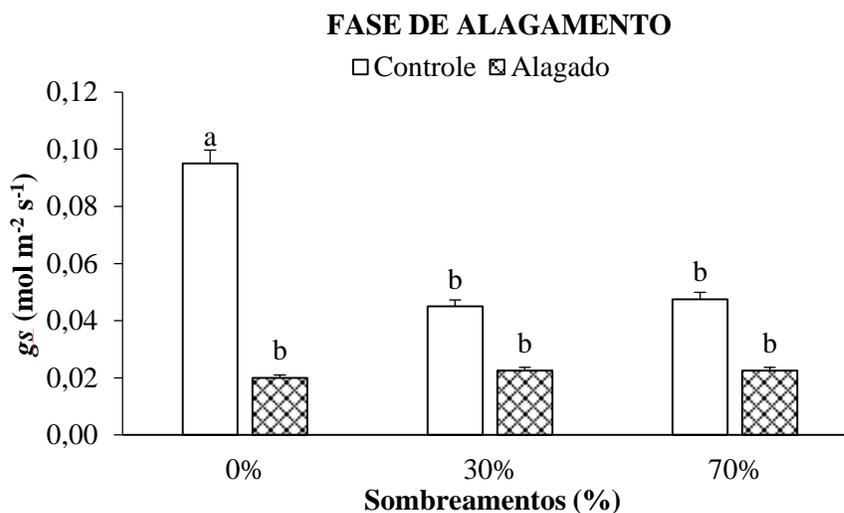


FIGURA 3. Condutância estomática – g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de mudas de *D. alata* em função dos sombreamentos e regimes hídricos durante a fase de alagamento por 60 dias. Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$).

Além da diminuição significativa na capacidade de trocas gasosas foliar devido ao fechamento estomático por conta da dificuldade em captar CO_2 , os fatores prejudiciais à etapa

fotoquímica da fotossíntese, como por exemplo a diminuição da atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) também são comumente atribuídos à resposta ao estresse (DALMOLIN et al., 2013; LIU et al., 2014; VIDAL et al., 2019). Os baixos valores de A e g_s em plantas alagadas indicam que possivelmente causas estomáticas ocorreram, entretanto acreditamos que a diminuição em A/C_i nessas mudas pode também estar relacionada à fatores ligados à etapa fotoquímica. Slabbert e Krüger (2011) relatam que o FSII é muito sensível ao estresse hídrico, provavelmente em decorrência de danos ao complexo de evolução de oxigênio ou aos centros de reação do sistema.

O alagamento associado ao sombreamento não apresentou efeito significativo para a eficiência intrínseca do uso da água (EUA), apresentando valor médio de $2,17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$. Na fase de recuperação, as mudas controle sob 30% de sombreamento apresentaram a maior EUA, indicando essa condição como a mais favorável no controle da perda de água (Figura 4).

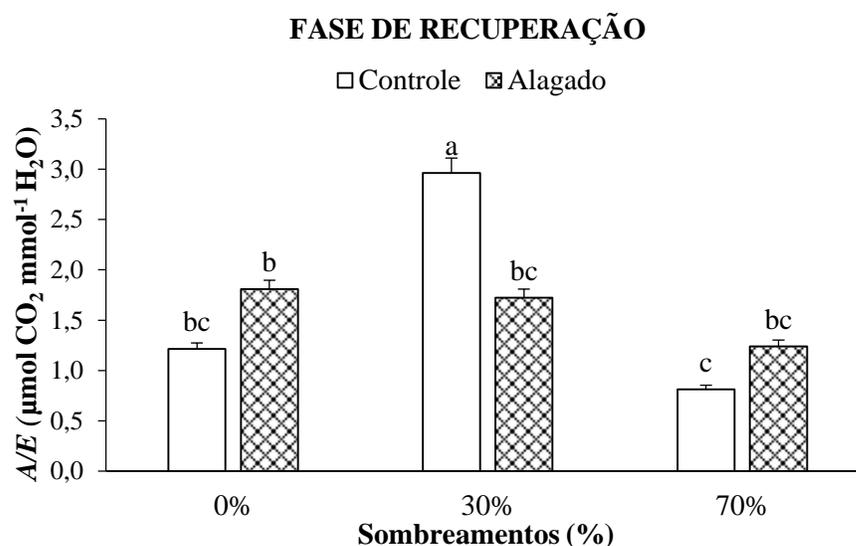


FIGURA 4. Eficiência do uso da água (EUA) – A/E ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) em mudas de *D. alata* em função dos regimes hídricos e sombreamentos durante a fase de recuperação, caracterizada por 100 dias após o fim do alagamento de 60 dias. Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$).

O potencial hídrico (Ψ_w) não sofreu efeito do alagamento durante este período, entretanto os níveis de sombreamento foram significativos, sendo que o de 70% proporcionou maiores resultados que não variaram significativamente do 30% (Figura 5A). Na época de recuperação, observamos a interação entre os regimes hídricos e

sombreamentos, de modo que as mudas sombreadas mantiveram elevado o Ψ_w independentemente da condição hídrica do solo (Figura 5B). Em contrapartida, 0% de sombreamento (pleno sol) pode indicar que a elevada disponibilidade luminosa causou a perda de água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte por elevar a temperatura foliar, diminuindo portanto o potencial hídrico da folha (TRENTIN et al., 2011; GUYOT et al., 2012; COSTA et al., 2015), o que foi observado também durante a fase de alagamento.

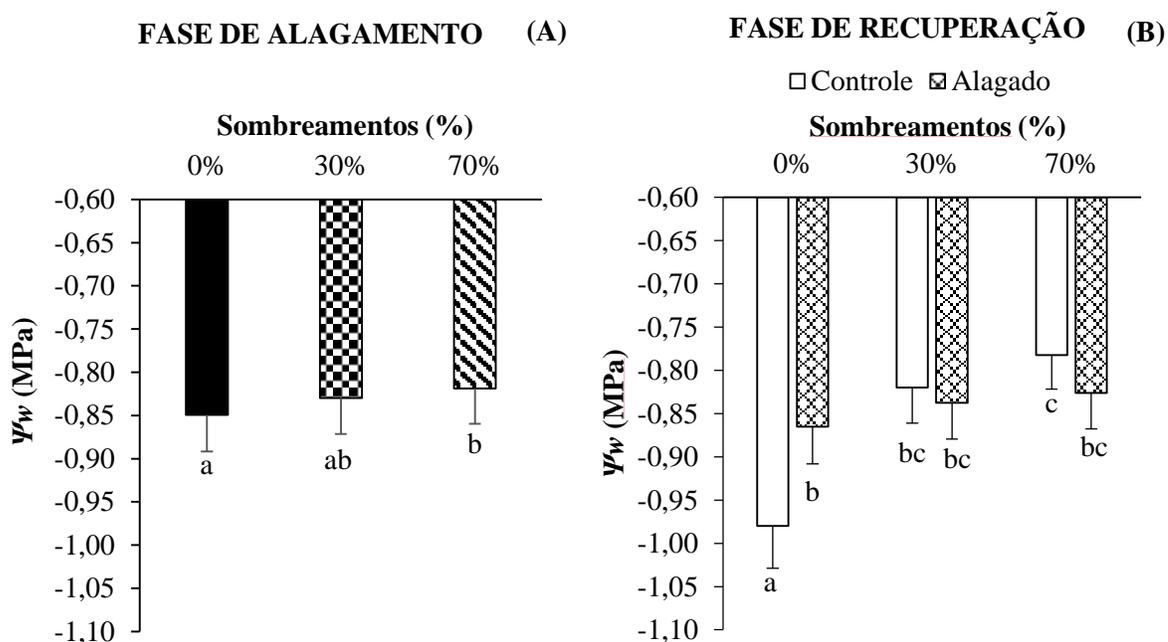


FIGURA 5. Potencial hídrico – Ψ_w (MPa) em mudas de *D. alata* em função dos sombreamentos durante a fase de alagamento por 60 dias (A) e em função da interação dos sombreamentos e regimes hídricos durante a fase de recuperação, caracterizado por 100 dias após o fim do alagamento de 60 dias (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$).

Considerando os parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, verificamos que o alagamento associado ao sombreamento de 70% aumentou a fluorescência inicial (F_0), indicando o estresse nessas plantas. Em contrapartida, sob 30% de sombreamento houve o declínio de F_0 , sugerindo que o estresse foi amenizado (Figura 6A). Os regimes hídricos não apresentaram efeito na fase de recuperação, sugerindo portanto a recuperação das mudas alagadas. Além disso, os mesmos resultados para os sombreamentos obtidos durante o alagamento permaneceram na recuperação (Figura 6B).

A F_0 é caracterizada pela emissão de luz das moléculas de clorofilas a excitadas, antes da energia ser dissipada para o centro de reação do FSII. Portanto os incrementos em F_0 é um indicativo de danos ao complexo receptor de luz do FSII com o possível comprometimento da proteína D1, ou devido à uma redução na transferência de energia de excitação do sistema coletor de luz para o centro de reação, o que pode causar fotoinibição. Esse dano possivelmente decorre da inativação do fotossistema II (FSII) por foto-oxidação seguida de um ciclo de reparo, em que o FSII é parcialmente desajustado e a proteína D1, principal constituinte de formação desse sistema, é danificada mas tem rápido potencial de reparo (CAMPOSTRINI, 2001; STRASSER et al., 2004; PAPAGEORGIOU e GOVINDJEE, 2004; GORBE e CALATAYUD, 2012; MURCHIE e LAWSON, 2013).

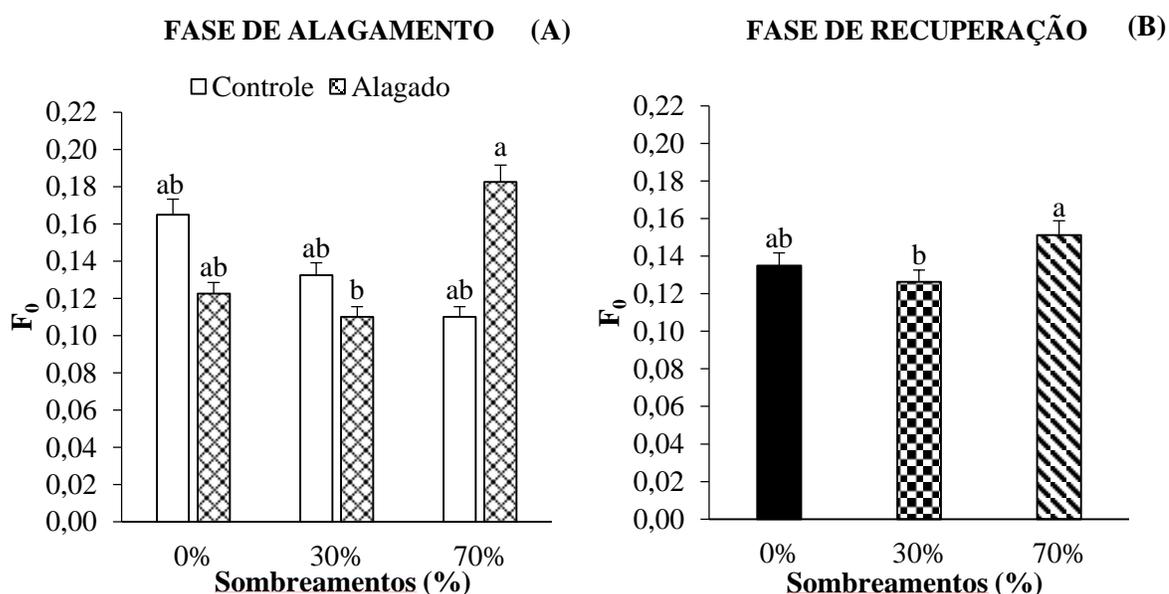


FIGURA 6. Fluorescência mínima inicial – F_0 em mudas de *D. alata* em função dos regimes hídricos e sombreamentos durante a fase de alagamento por 60 dias (A) e em função dos sombreamentos durante a fase de recuperação, caracterizado por 100 dias após o fim do alagamento de 60 dias (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$).

As mudas controle e sombreadas apresentaram maior eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_V/F_M), isoladamente, durante o alagamento (Figura 7A). Na recuperação, as mudas controle à 0% de sombreamento apresentaram redução da relação F_V/F_M e aquelas previamente alagadas apresentaram maiores valores, indicando, portanto a recuperação destas últimas (Figura 7B). Acreditamos que esse comportamento é um efeito persistente do alagamento devido à alta retenção de umidade do solo argiloso durante esta fase.

A eficiência fotoquímica desempenha a função de regular a produção de energia voltada à assimilação de CO₂, assim baixos valores dessa característica são indicativos de estresses e podem resultar em menores taxas fotossintéticas como resultado da fotoinibição, entretanto algumas plantas são capazes de ajustarem-se aos ambientes contrastantes de luz. Um importante fator que pode contribuir para essa adaptação a diferentes níveis de luz é a dissipação de energia através do ciclo das xantofilas, resultando em menor geração de espécies reativas de oxigênio (ANJOS et al., 2015; WU et al., 2018; LOPES et al., 2019). Como observado em nosso estudo, as plantas alagadas apresentaram danos nos centros de reações, comprometendo a fase fotoquímica e bioquímica da fotossíntese, no entanto, os colapsos ocasionados mostraram-se temporários e após a condição de inundação, as atividades metabólicas retornaram ao funcionamento normal, de modo a reverter os danos no aparato fotossintético.

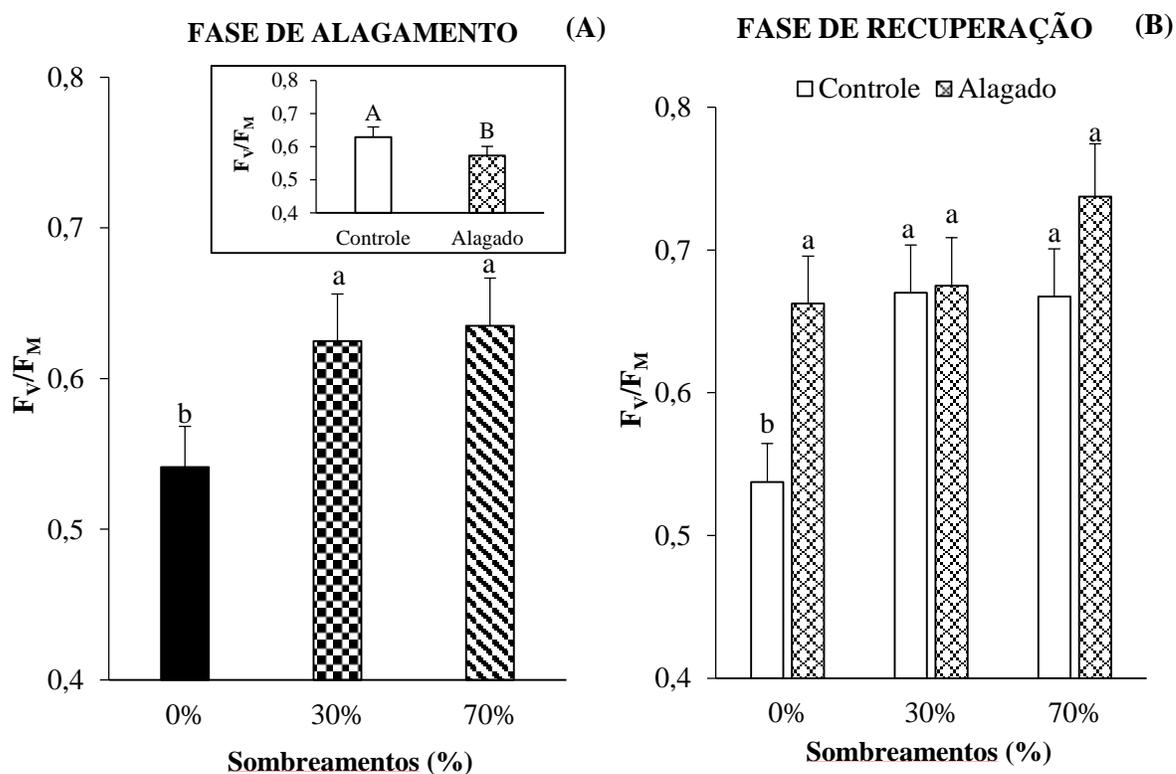


FIGURA 7. Eficiência quântica potencial do fotossistema II – F_v/F_M em mudas de *D. alata* em função dos regimes hídricos e sombreamentos, isoladamente, durante a fase de alagamento por 60 dias (A) e em função dos regimes hídricos e sombreamentos durante a fase de recuperação, caracterizada por 100 dias após o fim do alagamento (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$) e letras maiúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$).

As plantas sob 70% de sombreamento apresentaram maior altura na fase de alagamento (Figura 8A). A restrição de luz provoca o estiolamento da planta, mecanismo regulado pela interação de hormônios vegetais, especialmente a auxina que promove a alongação do caule e a dominância apical, interferindo na arquitetura da planta em termos de altura e redução de ramificações (VEGLIO, 2010; GALLAVOTTI, 2013; ROIG-VILLANOVA e MARTÍNEZ-GARCÍA, 2016). Nessa fase também verificamos maior altura nas plantas controle, indicando que o alagamento comprometeu o crescimento da planta.

No período de recuperação as plantas apresentaram a mesma tendência de quando submetidas ao alagamento, demonstrando maior altura nas plantas sob 70% de sombreamento e controle, isoladamente (Figura 8B), o que possibilitou constatar que mesmo com 100 dias da suspensão do alagamento, o crescimento da parte aérea manteve-se prejudicado em decorrência do estresse sofrido.

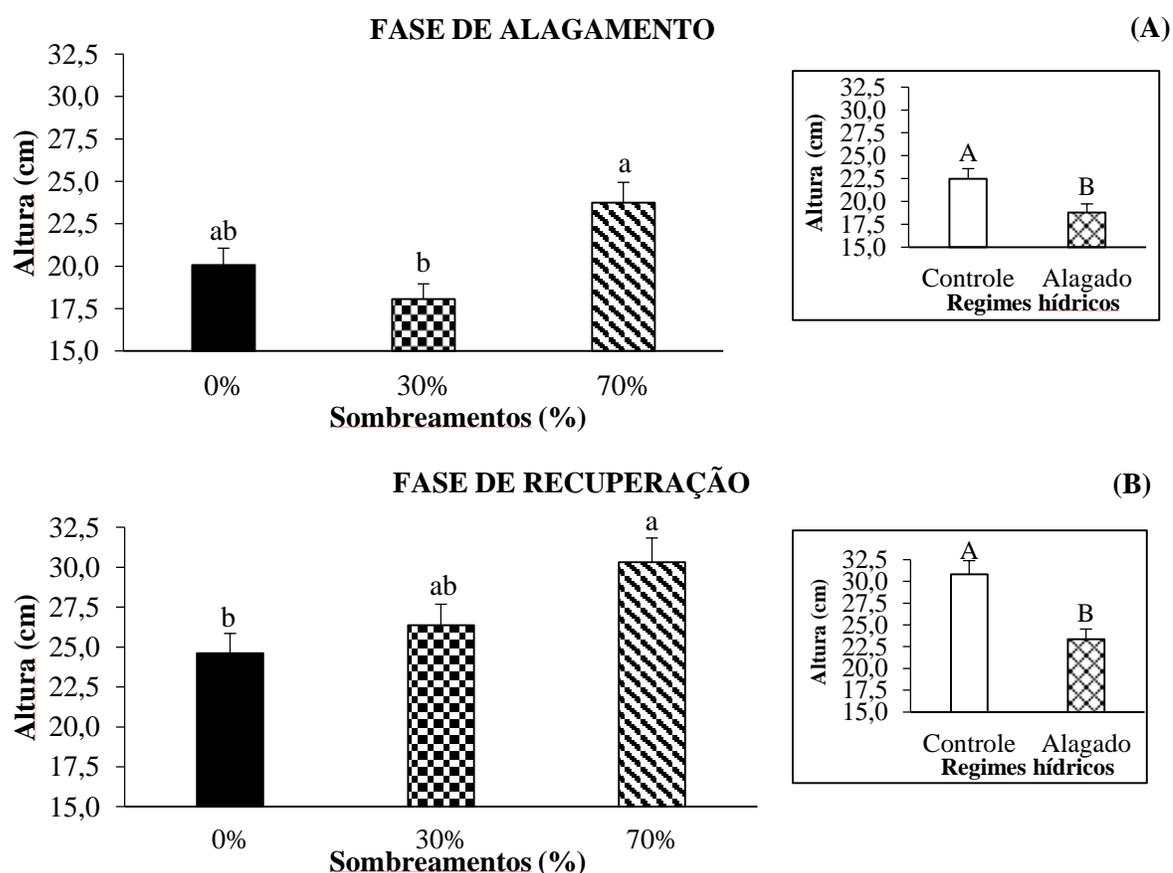


FIGURA 8. Altura (cm) de mudas de *D. alata* em função dos regimes hídricos e sombreamentos, isoladamente, durante a fase de alagamento por 60 dias (A) e de recuperação, caracterizada por 100 dias após o fim do alagamento (B). Letras maiúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey e letras maiúsculas comparam as médias pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$).

A redução no incremento da altura de planta em condição de alagamento pode estar relacionada com a redução na síntese de ATP através da fosforilação oxidativa, no qual essas moléculas deveriam ser utilizadas na respiração de crescimento, promovendo a divisão celular dos tecidos meristemáticos apicais (COLMER e VOESENECK, 2009). O comprometimento da altura em plantas destinadas à recuperação de áreas degradadas pode resultar na dificuldade de formação de dossel afetando os abrigos de animais e formações de microclima e sub-bosques (LIRA et al., 2013).

Quanto à área foliar (AF), ela foi maior nas plantas controle sob 70% de sombreamento (Figura 9A), entretanto nas plantas alagadas em mesma condição de sombreamento a AF foi inferior e não diferiu dos demais tratamentos.

Em condições limitadas de irradiância, as plantas utilizam estratégias que favoreçam a captura de luz, como por exemplo, o aumento da área foliar por redução de massa foliar específica, além disso o sombreamento pode garantir uma menor temperatura foliar e menor taxa transpiratória, possibilitando a alocação de carbono destinada a expansão da superfície foliar (GONÇALVES et al. 2012; GABURRO et al., 2015).

Com relação ao pós-alagamento, evidenciamos que a área foliar manteve-se independente do sombreamento adotado, pois se compararmos à fase anterior verificamos que a expansão foliar não evoluiu nas alagadas expressivamente (Figura 9B). Este comportamento possivelmente está relacionada à regulação osmótica, afetando o crescimento celular, mas também à baixa iniciação foliar e abscisão decorrentes do estresse (SHAO et al., 2008; KISSMANN et al., 2014).

A redução no crescimento da planta como verificada em nosso trabalho, tanto em altura quanto em área foliar, é uma resposta esperada em geral sob alagamento, pois sob essa condição estressante é recorrente o mecanismo de fuga ao estresse, no qual um custo energético mínimo é mantido para a taxa de crescimento vegetal ou, em alguns casos, a total paralização desse processo pode ocorrer como medida de proteção ao estresse, logo, tais gastos energéticos são redirecionados a processos que auxiliem a sobrevivência da planta nessas condições, como por exemplo, formação de raízes adventícias e lenticelas (CHAVES et al., 2002; DOLFERUS, 2014; KISSMANN et al., 2014).

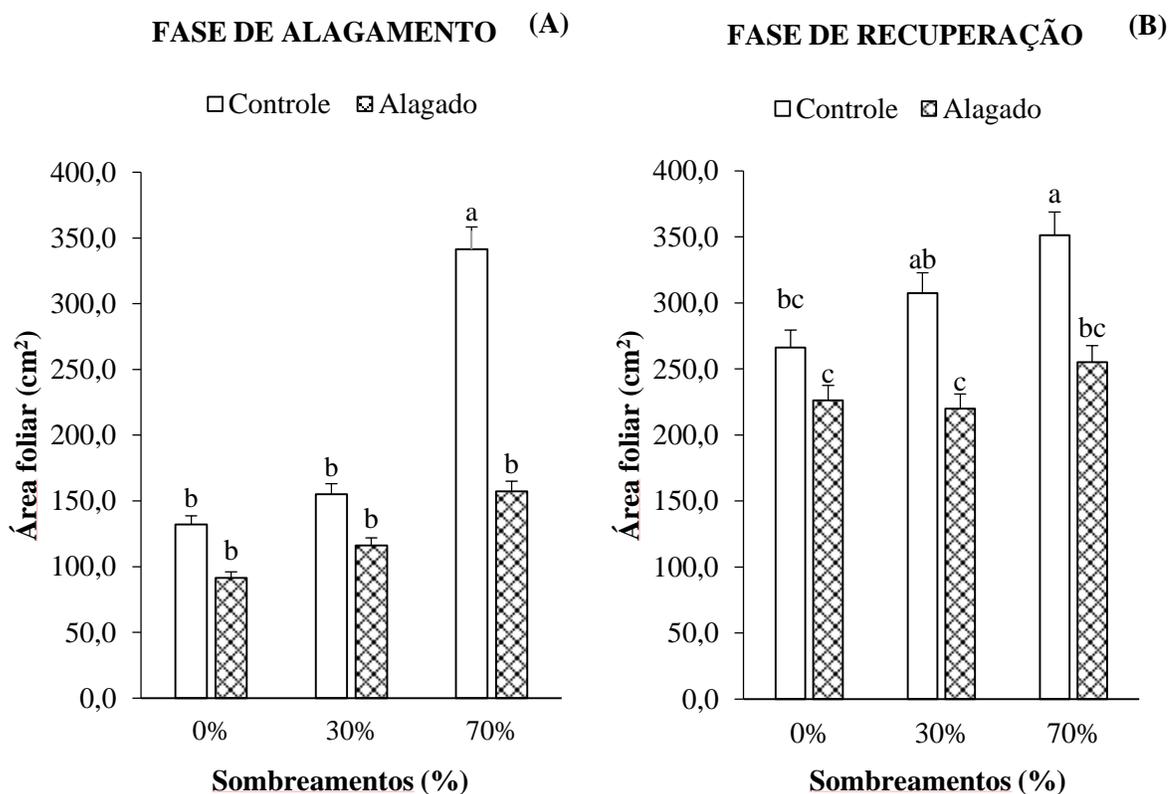


FIGURA 9. Área foliar (cm²) de mudas de *D. alata* em função dos regimes hídricos e sombreamentos, durante a fase de alagamento de 60 dias (A) e de recuperação, caracterizada por 100 dias após o fim do alagamento (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$).

O alagamento prejudicou o índice de clorofila (SPAD), porém os níveis de sombreamentos não apresentaram efeito significativo nessa fase (Figura 10A). Por outro lado, na recuperação verificamos maior índice de clorofila em mudas sob 70% de sombreamento, além das plantas previamente alagadas terem recuperado esses teores, uma vez que atingiram valores semelhantes ao controle (Figura 10B).

As plantas não apresentaram o efeito do sombreamento na primeira fase, possivelmente em decorrência de 60 dias ser considerado ainda pouco tempo para que haja diferença significativa do teor de clorofila na folha entre os sombreamentos, uma vez que no período de recuperação que totaliza em 160 dias foi possível distinguir os índices em cada nível de sombra.

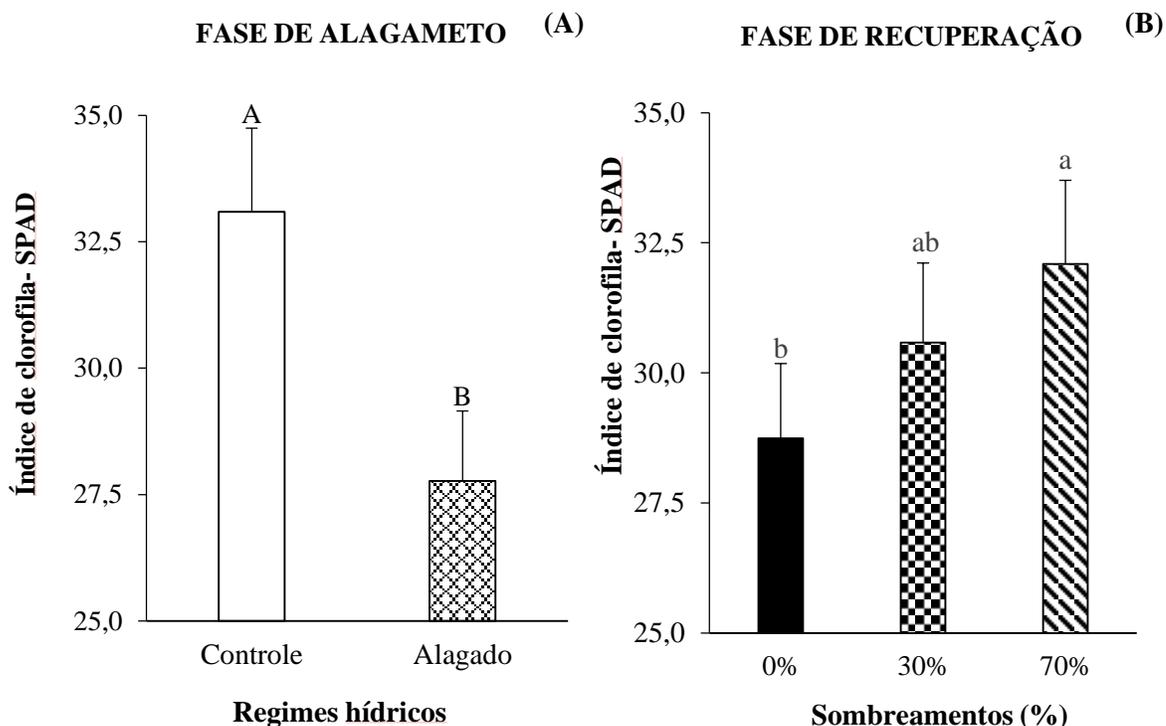


FIGURA 10. Índice de clorofila (SPAD) em mudas de *D. alata* em função dos regimes hídricos durante a fase de alagamento de 60 dias (A) e em função dos regimes hídricos e sombreamentos durante a fase de recuperação, caracterizado por 100 dias após o fim do alagamento de 60 dias (B). Letras maiúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) e letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$).

A redução no índice de clorofila sob alagamento deve estar relacionada a menor assimilação de nitrogênio, importante na síntese de clorofila. A deficiência de O_2 nas células vegetais em decorrência do excesso de água gera restrições no metabolismo da planta, como a diminuição das atividades da enzima redutase do nitrato, prejudicando a absorção e o transporte de íons de elétrons, no qual o oxigênio é um importanteceptor final. Essa condição prejudica os teores de nitrogênio na parte aérea da planta, os quais, por sua vez, estão intimamente associados aos índices de clorofilas (BONFIM-SILVA et al., 2011; GONÇALVES et al., 2012; WANG et al., 2014).

As folhas de plantas cultivadas em ambientes de sombra tendem a uma maior concentração de clorofilas devido ao melhor desenvolvimento de grana sob essa condição (QIU et al., 2018), culminando em maior eficiência no FSII possivelmente em função do transporte de elétrons sincronizado.

O Índice de Qualidade de Dickson (IQD) foi maior em mudas controle sob 30% de sombreamento durante o período de alagamento (Figura 11A). As plantas previamente alagadas não conseguiram recuperar os valores após 100 dias da suspensão do alagamento, mantendo-se menor que o IQD das mudas controle (Figura 11B).

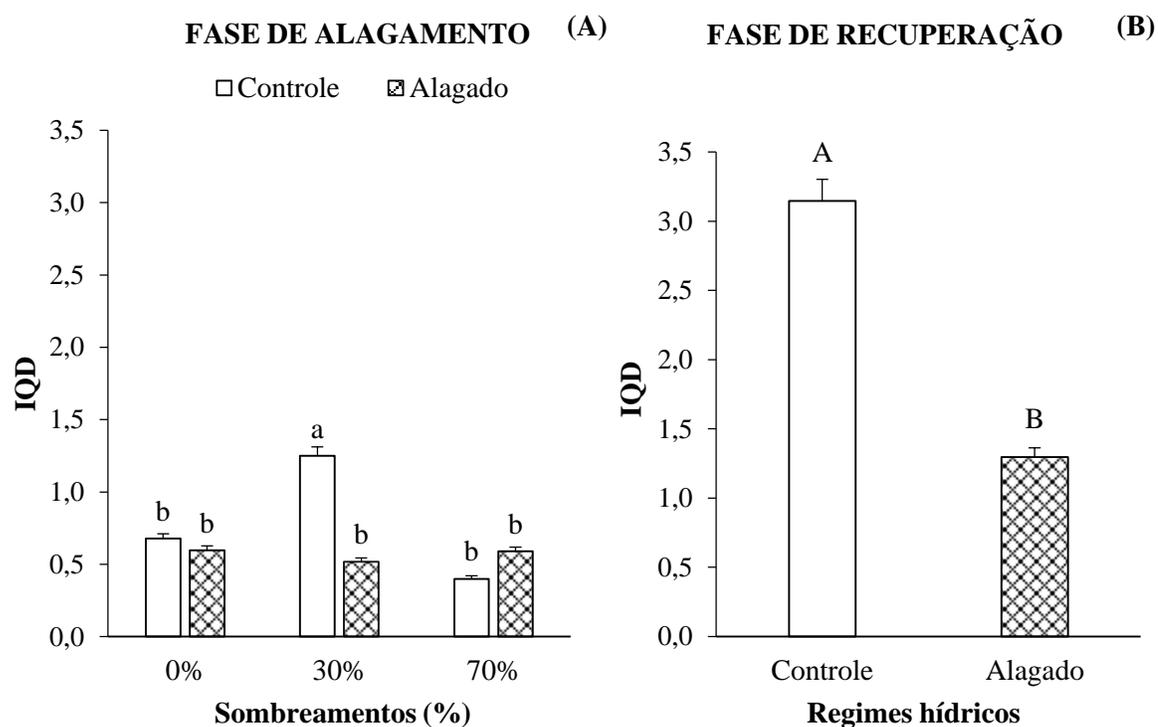


FIGURA 11. Índice de qualidade de Dickson (IQD) em mudas de *D. alata* em função dos regimes hídricos e sombreamentos durante a fase de alagamento de 60 dias (A) e em função dos regimes hídricos durante a fase de recuperação, caracterizado por 100 dias após o fim do alagamento (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p \geq 0,05$) e letras maiúsculas comparam as médias pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$).

Queiroz e Firmino (2014), avaliando o efeito de níveis de sombreamento na mesma espécie, apresentaram resultados semelhantes ao desta pesquisa e sugeriram que o sombreamento de 30% promove a qualidade das mudas pelo potencial de sobrevivência dessas plantas, o que nos leva a crer o possível favorecimento em estande da espécie em recomposição de áreas degradadas.

Apesar da sensibilidade ao estresse pelo excesso de água, verificamos que uma combinação de ajustes metabólicos indicaram a resiliência e plasticidade dessa espécie, contribuindo para a sua sobrevivência nessas condições. Assim, os resultados contrariam

nossa hipótese e sugerem a sensibilidade ao alagamento com potencial de recuperação pós-alagamento.

Os resultados obtidos nessa pesquisa sugerem o possível uso de *D. alata* em projetos de recuperação de áreas degradadas sujeitas a alagamento temporário, sendo que para o estabelecimento das mudas é necessário uma condição mínima de sombreamento, que pode ser obtido, por exemplo, por meio de espécies pioneiras já implantadas na região.

4. CONCLUSÃO

O alagamento prejudica os processos fotoquímicos e bioquímicos da fotossíntese, o crescimento e a qualidade de mudas por 60 dias de alagamento, porém 100 dias após o alagamento, a espécie recupera a maioria das características avaliadas.

O sombreamento de 30% é o mais indicado para mitigar os efeitos deletérios causados pelo alagamento, além de ser considerado o ideal para a produção de mudas. A alta luminosidade não deve ser recomendada para a produção de mudas de baru.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFIAS

ANJOS, L.; OLIVA, M. A.; KUKI, K. N.; MIELKE, M. S.; VENTRELLA, M. C.; GALVÃO, M. F.; PINTO, L. R. M. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. **Trees**, v. 29, n. 1, p. 247-258, 2015.

ASHRAF, M. A.; AHMAD, M. S. A.; ASHRAF, M.; AL-QURAINY, F.; ASHRAF, M. Y. Alleviation of waterlogging stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) by exogenous application of potassium in soil and as a foliar spray. **Crop Pasture Science**, v. 62, n. 1, p. 25-38, 2011.

BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, T. J. A.; CABRAL, C. E. A.; KROTH, B. E.; REZENDE, D. Desenvolvimento inicial de gramíneas submetidas ao estresse hídrico. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 2, p. 180-186, 2011.

BRANCO, M. C. S.; ALMEIDA, A. A. F.; DALMOLIN, Â. C.; AHNERT, D.; BALIGAR, V. C. Influence of low light intensity and soil flooding on cacao physiology. **Scientia Horticulturae**, v. 217, p. 243-257, 2017.

CAMPOSTRINI, E. **Fluorescência da clorofila a: considerações teóricas e aplicações práticas**. Rio de Janeiro: UFNF, 2001. 34p.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA - CNPF/SPI, 1994. 640p.

CÉSAR, F. R. C. F.; MATSUMOTO, S. N.; VIANA, A. E. S.; BONFIM, J. A. Crescimento inicial e qualidade de mudas de *Pterogyne nitens* Tull. conduzidas sob diferentes níveis de restrição luminosa artificial. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 2, p. 357-366, 2014.

CHAVES, M. M.; PEREIRA, J. S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M. L.; RICARDO, C. P. P.; OSÓRIO, M. L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. **Annals of Botany**, v. 89, n. 7, p. 907-916, 2002.

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

COSTA, A. C.; REZENDE-SILVA, S. L.; MEGGUER, C. A.; MOURA, L. M. F.; ROSA, M.; SILVA, A. A. The effect of irradiance and water restriction on photosynthesis in young jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*) plants. **Photosynthetica**, v. 53, n. 1, p. 118-127, 2015.

DALMOLIN, A. C.; DALMAGRO, H. J.; LOBO, F.; ANTUNES, M. Z.; ORTÍZ, C. E. R.; VOURLITIS G. L. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. **Photosynthetica**, v. 51, n. 3, p. 379-386, 2013.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality Appraisal of White Spruce and White Pine Seedling Stock in Nurseries. **Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10-13, 1960.

DOLFERUS, R. To grow or not to grow: a stressful decision for plants. **Plant Science**, v. 229, p. 247-261, 2014.

FERREIRA, D. F. **Programa de análises estatísticas** (Statistical Analysis Software) e planejamento de Experimentos – SISVAR 5.3. Lavras: UFLA, 2010.

GABURRO, T. A.; ZANETTI, L. V.; GAMA, V. N.; MILANEZ, C. R. D.; CUZZUOL, G. R. F. Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. **Brazilian Journal of Botany**, v. 38, n. 1, p. 39-49, 2015.

GALLAVOTTI, A. The role of auxin in shaping shoot architecture. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 9, p. 2593-2608, 2013.

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

GORBE, E.; CALATAYUD, A. Applications of chlorophyll fluorescence imaging technique in horticultural research: a review. **Scientia Horticulturae**, v. 138, p. 24-35, 2012.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**, v. 2014, p. 1-17, 2014.

GUYOT, G.; SCOFFONI, C.; SACK, L. Combined impacts of irradiance and dehydration on leaf hydraulic conductance: insights into vulnerability and stomatal control. **Plant, Cell & Environment**, v. 35, n. 5, p. 857-871, 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.

INFANTE-MATA, D.; MORENO-CASASOLA, P.; VALVERDE, T.; MAZAVILLALOBOS, S. Effects of soil flooding, sunlight and herbivory on seedlings of *Annona glabra* and *Pachira aquatica* in a tropical swamp. **Wetlands Ecology and Management**, v. 27, n. 4, p. 539-551, 2019.

JUNGLOS, F. S.; JUNGLOS, M. S.; DRESCH, D. M.; BENTO, L. F.; SANTIAGO, E. F.; MUSSURY, R. M.; SCALON, S. D. P. Q. Morphophysiological responses of *Ormosia arborea* (Fabaceae) seedlings under flooding and post-flooding conditions. **Australian Journal of Botany**, v. 66, n. 7, p. 489-499, 2018.

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.

LIMA, M. A. O.; MIELKE, M. S.; LAVINSKY, A. O.; FRANÇA, S.; ALMEIDA, A. A. F.; GOMES, F. P. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. **Scientia Forestalis**, v. 38, p. 527-534, 2010.

LIRA, J. M. S.; FERREIRA, R. A.; SILVA JÚNIOR, C. D. D.; SANTOS NETO, E. M. D.; SANTANA, W. D. S. Análise de crescimento e trocas gasosas de plantas de *Lonchocarpus*

sericeus (Poir.) DC sob alagamento para uso na recuperação de matas de ciliares. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 4, p. 655-665, 2013.

LIU, Z.; CHENG, R.; XIAO, W.; GUO, Q.; 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.

LOPES, J. S.; COSTA, K. C. P.; FERNANDES, V. S.; GONÇALVES, J. F. C. Functional traits associated to photosynthetic plasticity of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants. **Flora**, v. 258, p. 151446, 2019.

MARCÍLIO, T.; BARBEIRO, C.; FIRMINO, T. P.; ROMAGNOLO, M. B.; SOUZA, L. A.; PASTORINI, L. H. Flooding and submersion-induced morphological and physiological adaptive strategies in *Lonchocarpus cultratus*. **Aquatic Botany**, v. 159, p. 103146, 2019.

MOTA, L. H. S.; SCALON, S. P. Q.; HEINZ, R. Sombreamento na emergência de plântulas e no crescimento inicial de *Dipteryx alata* Vog. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 3, p. 423-431, 2012.

MURCHIE, E. H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 3983-3998, 2013.

PAPAGEORGIOU, G. C.; GOVINDJEE, J. **Chlorophyll a fluorescence: A Signature of Photosynthesis**. Dordrecht: Springer. 2004. 795p.

QIU, T.; WU, Y.; SHEN, Z.; WU, Y.; LU, D.; HE, J. Effects of shading on leaf physiology and morphology in the ‘Yinhong’ grape plants. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 40, n. 5, p. 1-10, 2018.

QUEIROZ, S. É. E.; FIRMINO, T. O. Efeito do sombreamento na germinação e desenvolvimento de mudas de baru (*Dipteryx alata* Vog.). **Revista Biociências**, v. 20, n. 1, p. 72-77, 2014.

RESTREPO-DÍAZ, H.; MELGAR, J. C.; LOMBARDINI, L. Ecophysiology of horticultural crops: an overview. **Agronomía Colombiana**, v. 28, n. 1, p. 71-79, 2010.

ROIG-VILLANOVA, I.; MARTÍNEZ-GARCÍA, J. F. Plant responses to vegetation proximity: a whole life avoiding shade. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 236, 2016.

SANO, S. M.; BRITO, M. A.; RIBEIRO, J. F. *Dipteryx alata*: Baru. In: VIEIRA, R. F.; CAMILLO, J.; CORADIN, L. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual

ou potencial: plantas para o futuro: Região Centro-Oeste. Brasília, DF: MMA. 2016. (Série Biodiversidade 44).

SHABALA, S.; SHABALA, L.; BARCELO, J.; POSCHENRIEDER, C. Membrane transporters mediating root signalling and adaptive responses to oxygen deprivation and soil flooding. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, n. 10, p. 2216-2233, 2014.

SHAO, H. B.; CHU, L. Y.; JALEEL, C. A.; ZHAO, C. X. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, v. 331, p. 215-225, 2008.

SLABBERT, R. M.; KRÜGER, G. H. J. Assessment of changes in photosystem II structure and function as affected by water deficit in *Amaranthus hypochondriacus* L. and *Amaranthus hybridus* L. **Plant Physiology And Biochemistry**, v. 49, n. 9, p. 978-984, 2011.

SOUSA, H. G. A.; DUARTE, V. B. R.; BORGES, A. V. S.; SOUZA, P. B. Ambientes na emergência e desenvolvimento de mudas de *Tabebuia serratifolia* (Vahl) G. Nichols. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 1, n. 1, p. 276-281, 2019.

SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, I. F.; AMORIM NETO, M. S. Recuperação 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.

STRASSER, R. J.; TSIMILLI-MICHAEL, M.; SRIVASTAVA, A. **Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient**. In: Chlorophyll a fluorescence. Dordrecht: Springer. 2004. p. 321-362.

TRENTIN, R.; ZOLNIER, S.; RIBEIRO, A.; STEIDLE NETO, A. J. Transpiração e temperatura foliar da cana-de-açúcar sob diferentes valores de potencial matricial. **Engenharia Agrícola**, v. 31, n. 6, p.1085-1095, 2011.

VEGLIO, A. The shade avoidance syndrome: a non-Markovian stochastic growth model. **Journal Of Theoretical Biology**, v. 264, n. 3, p. 722-728, 2010.

VIDAL, D. B.; ANDRADE, I. L. M. M.; DALMOLIN, Â.; MIELKE, M. Photosynthesis and growth of copaiba seedlings subjected to soil flooding. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 1, p. 1-8, 2019.

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

WANG, G.; BRONSON, K. F.; THORP, K. R.; MON, J.; BADARUDDIN, M. Multiple leaf measurements improve effectiveness of chlorophyll meter for durum wheat nitrogen management. **Crop Science**, v. 54, n. 2, p. 817-826, 2014.

WU, J. W.; SU, Y.; WANG, J. H.; HE, Q.; QIU, Q.; MA, J. W.; LI, J. Y. Morphological and physiological acclimation of *Catalpa bungei* plantlets to different light conditions. **Photosynthetica**, v. 56, n. 2, p. 537-548, 2018.

CAPÍTULO II: MUDAS DE *Dipteryx alata* Vogel NO PÓS-ALAGAMENTO SÃO FAVORERICADAS PELA RECUPERAÇÃO DE RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS E ANTIOXIDANTES?

RESUMO

Dipteryx alata Vogel é uma arbórea de ampla ocorrência no Cerrado brasileiro que é propenso à inundações sazonais. Entretanto, essa espécie se estabelece preferencialmente em solos bem drenados. Estudos referentes ao comportamento de *D. alata* em relação aos estresses ambientais são necessários, uma vez que podem contribuir para a tomada de decisão sobre o uso de mudas dessa espécie em programas de recuperação de áreas degradadas sujeitas a alagamento temporário. Objetivamos com essa pesquisa avaliar os efeitos do alagamento no metabolismo fotossintético e antioxidante e a qualidade de mudas dessa espécie cultivadas durante quatro períodos de avaliação (0, 20, 40 e 60 dias), mas também os períodos de recuperação, determinados por 100 dias após o término de cada período de avaliação (0+100, 20+100, 40+100, 60+100 dias), possibilitando verificar os efeitos do pós-alagamento. Observamos que as plantas alagadas apresentaram sensibilidade ao estresse por até 60 dias de avaliação, causando danos ao aparato fotossintético que foram reversíveis aos 100 dias pós-alagamento. Os danos em F_v/F_M também foram evidentes, no qual as plantas alagadas apresentaram-se mais estressadas em decorrência do prolongamento do períodos de avaliação, entretanto também houve a recuperação dessa variável. A qualidade das mudas sob alagamento foi mantida até aos 40 dias de avaliação, entretanto aos 60 dias houve o seu comprometimento, no qual não foi possível a sua recuperação, no período posterior. Mudanças morfológicas, como o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas, associadas a alterações fisiológicas e um eficiente sistema enzimático antioxidante devem ter contribuído para a recuperação dessas mudas. Diante disso, sugerimos que a espécie apresentou tolerância ao estresse por alagamento.

Palavras-chave: baru, estresse hídrico, trocas gasosas, espécies reativas de oxigênio, plasticidade, tolerância.

CHAPTER II: ARE POST-FLOODED SEEDLINGS OF *Dipteryx alata* Vogel FAVORED BY THE RECOVERY OF PHOTOSYNTHETIC AND ANTIOXIDANT RESPONSES?

ABSTRACT

Dipteryx alata Vogel is a tree widely found in the Brazilian Cerrado, region where seasonal flooding is common. However, this species is preferably established in well-drained soils. Studies related to the behavior of *D. alata* in relation to environmental stresses are necessary, since they can contribute to decision making in the use of this species in recovery programs of degraded areas subject to short-term flooding. The aim of this study was to assess the effects of flooding on photosynthetic and antioxidant metabolisms, besides seedling quality of this species during four periods of evaluation (0, 20, 40 and 60 days), but also during the periods of recovery, in which consisted of 100 days after ending each period of evaluation (0 + 100, 20 + 100, 40 + 100, 60 + 100 days), allowing us to study the effects of post-flooding. Our results suggested that flooded seedlings were sensible to stress up to 60 days of evaluation showing the most visible damages in photosynthetic apparatus, which were

reversible at 100 days after flooding. Damages to F_V / F_M were also in evidence, in which flooded plants were more stressed due to the prolongation of periods of evaluation, however there was also the recovery for this variable. The seedling quality under flooding was maintained up to 40 days of evaluation, however, at 60 days there was a compromise, and there was not the recovery from this evaluation for next period. Morphological changes, such as hypertrophied lenticels, associated with physiological changes and an efficient antioxidant enzyme system must have contributed to the recovery of these seedlings. Thus, we believe this species has tolerance to flooding stress.

Keywords: baru, water stress, gas exchanges, reactive oxygen species, plasticity, tolerance.

1. INTRODUÇÃO

As constantes mudanças climáticas causam efeitos diretos nas plantas que podem afetar a caracterização dos biomas. As alterações fisiológicas, morfológicas e bioquímicas surgem como respostas de adaptação e aclimatização aos estresses abióticos, os quais podem ser definidos como qualquer alteração de crescimento dentro do habitat natural da planta que perturba sua homeostase metabólica, tais como estresse hídrico, salino e térmico (REDMAN et al., 2011; HARFOUCHE et al., 2014).

Para o restabelecimento da vegetação de áreas degradadas é necessário a produção de mudas de qualidade de espécies nativas, onde na teoria, são mais adaptadas às condições edafoclimáticas devido ao desenvolvimento de estratégias de adaptação, por conta disso, atualmente tem crescido a demanda por pesquisas referentes aos processos fisiológicos durante o crescimento de plantas jovens sob condições de viveiros (SOUZA et al., 2009; MALAVASI et al., 2016). Portanto, o conhecimento da biologia de vegetações nativas, bem como o seu correto manejo são importantes para conservação e recuperação de ecossistemas.

Dentro desse cenário, o baru (*Dipteryx alata* Vogel – Fabaceae), também conhecido popularmente por castanha-de-bugre, cumarurana e cumbaru, tem conquistado destaque em seu cultivo devido a seus múltiplos usos, entre eles, o de recuperação de áreas degradadas. Essa planta possui ampla ocorrência e distribuição no Cerrado brasileiro que é propenso à inundações sazonais. Entretanto, essa espécie tem preferencialmente o seu estabelecimento em solos bem drenados, sugerindo que o excesso de água pode ser fator limitante ao seu desenvolvimento (SANO et al., 2016).

O estresse por alagamento reduz o suprimento de oxigênio para os tecidos vegetais submersos, de modo que as plantas apresentam estratégias para compensar as condições

anaeróbias do solo (WITTMANN et al., 2013). Para lidar com períodos prolongados de inundação, as espécies de árvores demonstram uma variedade de adaptações, como o desenvolvimento de raízes adventícias, aerênquimas e lenticelas hipertrofiadas, além da redução das trocas gasosas e aumento das reservas de carboidratos nas raízes (PIMENTEL et al., 2014; ARGUS et al., 2015; MARCÍLIO et al., 2019).

Nessas condições também é comum a elevada produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), como o peróxido de hidrogênio e os radicais superóxido e hidroxila, os quais promovem danos oxidativo às células vegetais de lipídios, proteínas de membrana e ácidos nucléicos (IRFAN et al., 2010; DELMASTRO e PIGANELLI, 2011) Entretanto, por meio de um sistema enzimático antioxidante é possível a eliminação do excesso de EROS bem como a prevenção de sua formação (PRADEDOVA et al., 2011; VOESENEK e BAILEY-SERRES, 2015).

Várias enzimas estão envolvidas na desintoxicação das EROs, como por exemplo, a superóxido dismutase, peroxidase, catalase e ascorbato peroxidase, sendo que as plantas que apresentam maiores atividades desse sistema antioxidante, possivelmente estão mais resistentes aos danos oxidativos (HERNANDEZ et al., 2010; ALVES et al. 2013; SOUZA et al., 2013; LARRÉ et al., 2016), favorecendo o seu potencial de recuperação ao estresse.

Por conta de *D. alata* ter preferencialmente o seu estabelecimento em solos bem drenados, somado à escassez de estudos sobre a sua tolerância ao alagamento, hipotetizamos nesta pesquisa que esta espécie não tolera inundações, mas que os ajustes no metabolismo fotossintético e antioxidante podem contribuir para a recuperação das mudas após o alagamento. Diante disso, objetivamos avaliar o efeito de diferentes períodos de alagamento e o potencial de recuperação das mudas de *D. alata*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

As sementes de *D. alata* foram coletadas a partir de matrizes distribuídas em áreas remanescentes do Cerrado, entre os municípios de Dourados e Nova Alvorada do Sul, em Mato Grosso do Sul e posteriormente levadas à Universidade Federal da Grande Dourados, onde foram selecionadas de acordo com sua uniformidade. A identificação e o número do

voucher da espécie é *Dipteryx alata*: 5993, o qual está depositado no herbário de Dourados - MS.

As mudas foram produzidas em viveiros com telado de 30% de sombreamento, onde permaneceram até o final do experimento. A semeadura foi realizada em bandejas de poliestireno expandido (Anexo Figura 1A) contendo Latossolo Vermelho Distroférrico de textura argilosa e areia na proporção de 2:1. As mudas com 54 dias após a semeadura foram transplantadas em vasos com capacidade de 8 litros mantendo solo, areia e adicionando substrato comercial Carolina[®] (2:1:1 v:v:v). A unidade experimental foi constituída por um vaso com duas mudas.

Dois grupos de mudas foram formados, um sendo composto pelas plantas não alagadas e utilizadas como controle, as quais foram irrigadas com quantidade suficiente de água para atingirem 75% da capacidade de retenção de água (CRA) (SOUZA et al., 2000). O outro grupo foi composto pelas mudas alagadas, as quais foram alocadas em uma piscina, mantendo lâmina de água de aproximadamente 5 cm acima da superfície do substrato (Anexo Figura 2A). Semanalmente, com o uso de uma mangueira, foi realizada a limpeza da piscina para evitar a proliferação de larvas de insetos.

A primeira fase do experimento consistiu em quatro períodos de avaliação (0, 20, 40 e 60 dias), contendo os dois regimes hídricos. O tempo de 0 dias foi caracterizado pelas avaliações das mudas sob as mesmas condições, ou seja, ainda não havia o fator estressante, entretanto logo após às análises, um grupo de mudas foi submetido ao alagamento, dando início a essa etapa. Após cada período, mudas alagadas eram retiradas, sendo uma parte destinada às avaliações do efeito do alagamento e a outra, drenada naturalmente e mantida à 75% de CRA, para ser avaliada na fase seguinte, denominada de períodos de recuperação.

Os períodos de recuperação, definido como a segunda parte do trabalho, consistiram em 100 dias após a suspensão de cada período de avaliação, avaliando as mudas previamente alagadas (0+100 dias, 20+100 dias, 40+ 100 dias e 60 + 100 dias), bem como as mudas controle da fase anterior.

Dados de temperatura e umidade relativa durante o período experimental foram obtidos da Estação Meteorológica da Embrapa Agropecuária Oeste, em Dourados – MS (Figura 1).

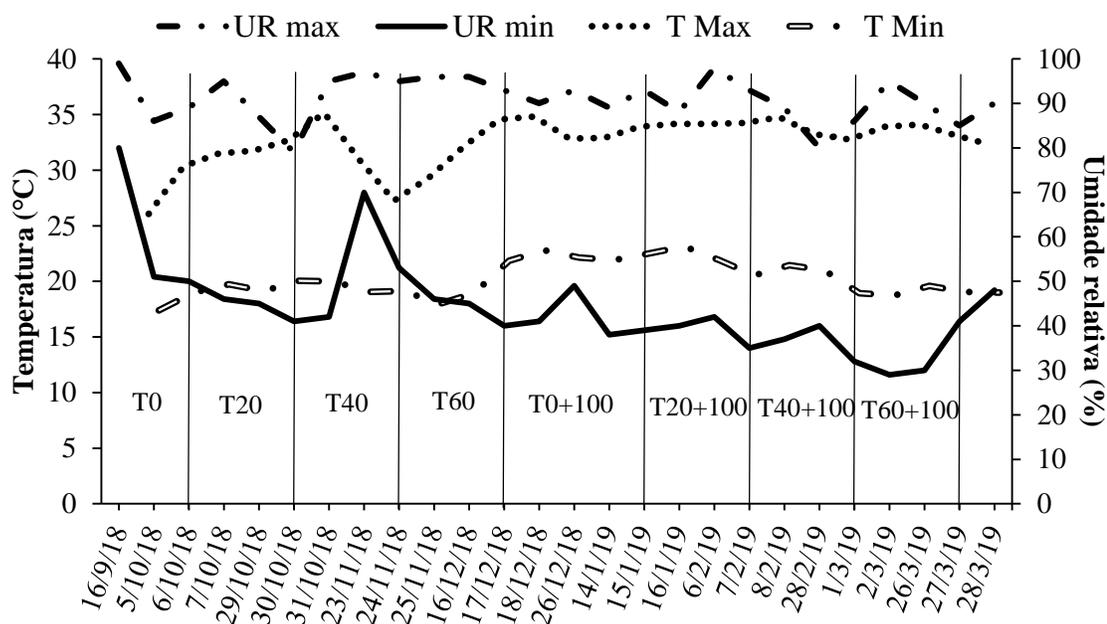


FIGURA 1. Umidades relativas e temperaturas relativas durante os períodos de alagamento (T0, T20, T40 e T60) e recuperação (T0+100, T20+100, T40+100 e T60+100). UR max= umidade relativa máxima (%), UR min= umidade relativa mínima (%), T max= temperatura máxima (°C), T min= temperatura mínima (°C).

As seguintes características foram analisadas nos períodos de avaliação e recuperação:

- **Trocas gasosas:** Com o auxílio do equipamento analisador de gases por infravermelho (IRGA), marca ADC, modelo LCI PRO (Analytical Development Co. Ltda, Hoddesdon, UK) foram medidas a taxa fotossintética líquida – A ($\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$), condutância estomática – g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e a eficiência de carboxilação da Rubisco – A/C_i ($\mu\text{mol } \mu\text{mol mol}^{-1}$) (Anexo Figura 2B). As avaliações foram realizadas em uma muda por repetição, no período da manhã, entre 8 e 11 horas, em folhas completamente expandidas e previamente marcadas, de modo que todas as medições fossem sempre realizadas nessas mesmas plantas, sendo considerados os dados medidos sob fluxo fotossintético de fótons igual à $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.
- **Eficiência quântica potencial do fotossistema II – F_v/F_m :** obtida utilizando um fluorômetro portátil modelo OS-30p (Opti-SciencesChlorophyllFluorometer, Hudson, USA) (Anexo Figura 2C) entre às 8 e 11h da manhã, nas mesmas folhas utilizadas para as avaliações das trocas gasosas, as quais 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 alcançassem a condição de “aberto”, ou seja, oxidação completa do sistema fotossintético de transporte de elétrons.

– **Potencial hídrico da folha (MPa):** obtido a partir de leituras realizadas em folhas individuais pertencentes ao terceiro par de folhas totalmente expandidas do ápice para a base, entre 10 e 11h da manhã, usando uma câmara de pressão (Portable Plant water status console - modelo 3115).

–**Comprimento de raiz (cm):** utilizando uma régua graduada em milímetros para a medida da maior raiz.

– **Índice de qualidade de Dickson:** segundo a expressão matemática de Dickson et al. (1960), IQD= [massa seca total/ (razão altura/diâmetro + razão massa seca da parte aérea/massa seca da raiz)].

– **Proteínas totais em folhas (mg):** realizada por meio da determinação quantitativa pelo método de Bradford (1976), sendo que no preparo do extrato foram utilizadas folhas frescas (Anexo Figura 2E). As leituras de absorvância foram realizadas em triplicatas no comprimento de onda de 595 nm por meio de espectrofotômetro (Metash Visible Spectrophotometer- modelo V5000).

– **Atividade de peroxidase (POD) em folhas (mg proteína⁻¹):** por meio do preparo do extrato com folhas frescas (Anexo Figura 2E), a atividade foi determinada pelo método espectrofotométrico direto, através da conversão do guaicol em tetraguaiacol à 470 nm, como descrito por Hammerschmidt et al. (1982) com uso da máquina leitora de microplaca ELISA (modelo Expert Plus).

– **Atividade de superóxido dismutase (SOD) em folhas (mg proteína⁻¹):** foi determinada conforme a metodologia descrita por Gianngiopolitis e Reis (1977) (Anexo Figura 2F), sendo que no preparo do extrato foram utilizadas folhas frescas (Anexo Figura 2E). As leituras de absorvância foram realizadas em triplicatas no comprimento de onda de 560 nm por meio de aparelho espectrofotômetro (Metash Visible Spectrophotometer- modelo V5000).

–**Lenticelas e raízes adventícias:** as mudanças morfológicas foram observadas visualmente, sendo elas, o desenvolvimento de lenticelas e raízes adventícias, além da coloração das raízes.

O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado (DIC), com quatro repetições, em esquema fatorial 2x4 (dois regimes hídricos e quatro épocas), tanto

para os períodos de alagamento quanto para o de recuperação. Os dados foram submetidos à análise de variância e quando significativos, as médias dos regimes hídricos foram comparadas pelo teste T de Bonferroni (5%) (Anexo Quadros 7, 8, 9 e 10) e as épocas foram ajustadas por equações de regressão, utilizando-se o programa estatístico SISVAR 5.3 (FERREIRA, 2010).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A taxa fotossintética (A) (Figura 2A) e a eficiência instantânea da carboxilação da Rubisco (A/C_i) (Figura 3A) das plantas alagadas permaneceram reduzidas quando comparadas às mudas controle nos períodos de avaliação, porém mantiveram valores estáveis durante os 60 dias. Por outro lado na fase seguinte, verificamos a recuperação dessas características aos 100 dias pós-alagamentos (Figuras 2B e 3B), uma vez que não houve diferença significativa entre as mudas controle e as alagadas nos períodos de recuperação, indicando que essas mudanças não foram irreversíveis ao aparato fotossintético.

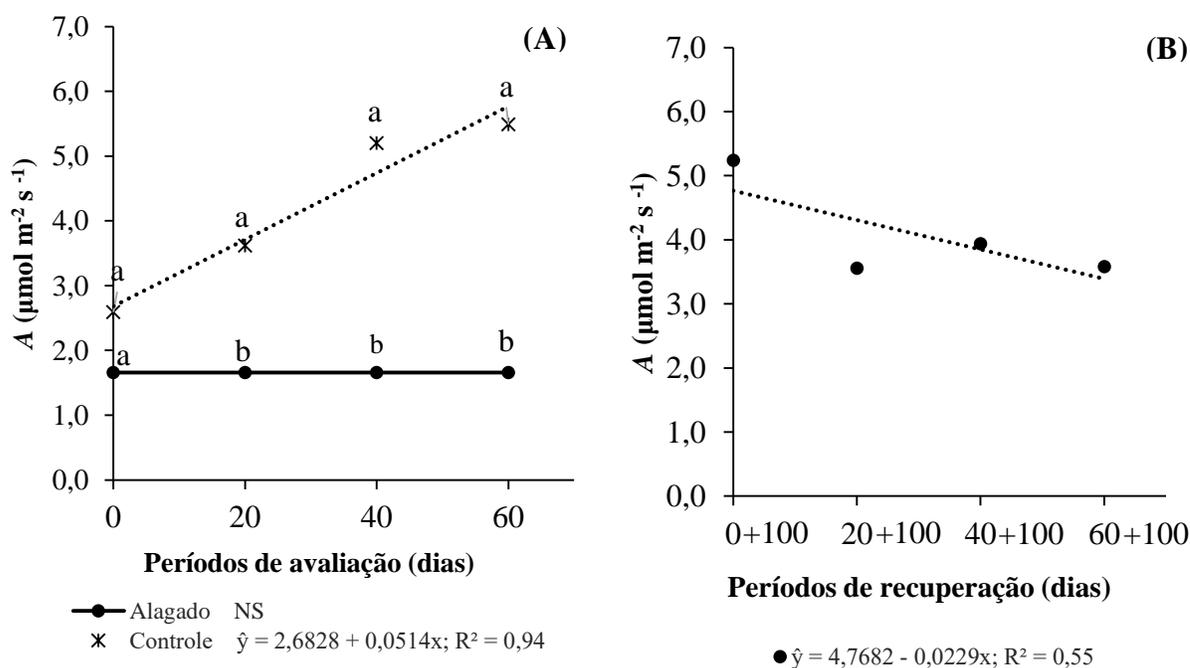


FIGURA 2. Taxa fotossintética – A ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de mudas de *D. alata* cultivadas sob alagamento e controle por até 60 dias de avaliação (A) e os períodos de recuperação para esse variável, 100 dias após cada avaliação (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos. NS= não significativo.

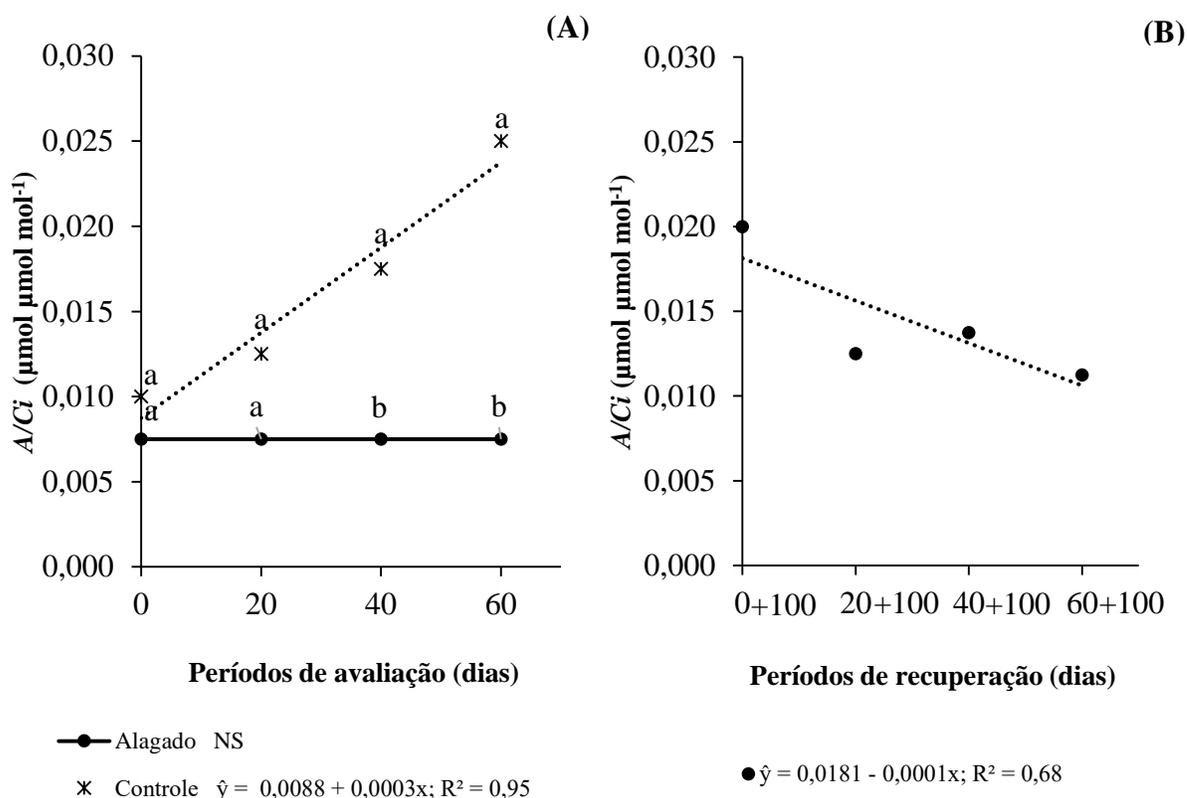


FIGURA 3. Eficiência instantânea da carboxilação da Rubisco $-A/C_i$ de mudas de *D. alata* cultivadas sob alagamento e controle por até 60 dias de avaliação (A) e os períodos de recuperação para esse variável, 100 dias após cada avaliação (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos. NS= não significativo.

As mudas alagadas também mantiveram valores baixos de g_s , os quais não variaram entre períodos de avaliação, entretanto, as mudas controle apresentaram máximo valor de $0,069 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ aos 35 dias com posterior declínio, porém ainda superior às alagadas (Figura 4A). Esta queda deve estar relacionada à baixa umidade durante este período, caracterizado pelos dias de avaliações de 23/11/2018 à 17/12/2018 (Figura 1).

Nos períodos de recuperação, as plantas previamente alagadas por até 60 dias foram capazes de recuperar a g_s , não variando das plantas controle e com mínima g_s de $0,055 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 4B).

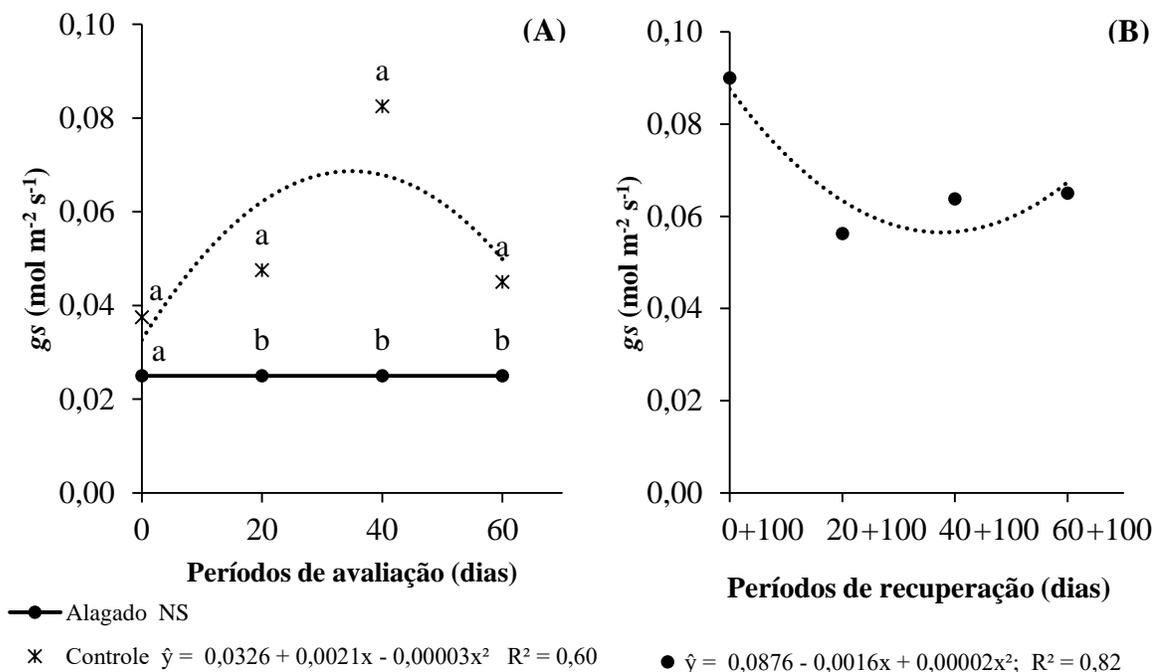


FIGURA 4. Condutância estomática – g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de mudas de *D. alata* cultivadas sob alagamento e controle por até 60 dias de avaliação (A) e os períodos de recuperação para esse variável, 100 dias após cada avaliação (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos. NS= não significativo.

A redução na condutância estomática é um indicativo importante de sobrevivência em plantas alagadas uma vez que controla o excesso de transpiração quando a captação de água está sendo prejudicada (KISSMANN et al., 2014) e isso pode ocorrer por meio da rápida diminuição da condutância estomática.

A redução na fotossíntese em condição de alagamento pode ser associada principalmente à limitações estomáticas e não estomáticas que prejudicam esse processo. Como causas estomáticas associamos o fechamento dos estômatos, pois ocorre a dificuldade em captar CO_2 , provocando reduções no substrato da enzima carboxilativa da fotossíntese. Por outro lado, diversos fatores estão relacionados às causas não estomáticas, como por exemplo, a diminuição da atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), aumento de etileno e espécies reativas de oxigênio (EROs), fotoinibição gerada pelo excesso de produção de $\text{NADPH}^+ \text{H}^+$ na fase fotoquímica com a deficiência em eliminar a energia excedente, entre outros (DALMOLIN et al., 2013; LIU et al., 2014; VIDAL et al., 2019).

Os baixos valores de A e g_s em plantas alagadas nos períodos de avaliação possivelmente indicam que causas estomáticas ocorreram, onde a captação de CO_2 deve ter sido limitada pela redução da g_s , prejudicando a taxa fotossintética. Por outro lado as causas não-estomáticas foram mais evidentes, pois A/C_i foi reduzida nesse período de estresse, demonstrando o comprometimento da atividade da Rubisco, além disso também comprovamos o aumento de enzimas antioxidantes possivelmente geradas pela alta produção de EROs.

O desenvolvimento de lenticelas foi evidente na base dos colmos submersos em mudas alagadas de *D. alata* durante todos períodos de avaliação (Figura 5). Essas estruturas possuem importância nas trocas gasosas em condições de hipóxia e anóxia por serem capazes de aumentar a captação de O_2 , bem como serem pontos de excreção de metabólitos tóxicos produzido pela respiração anaeróbica em raízes submersas (QUEIROZ-ALVEZ et al., 2019).

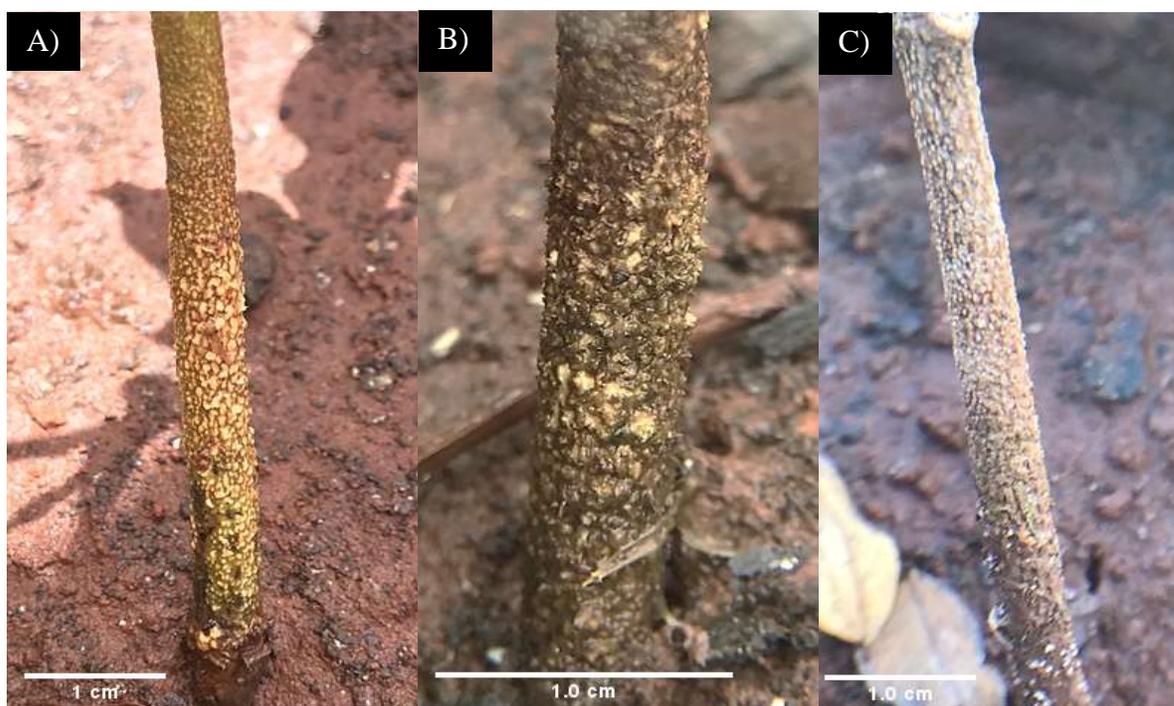


FIGURA 5. Presença de lenticelas hipertrofiadas nas bases dos colmos de mudas alagadas de *D. alata* durante os períodos de avaliação de 20 dias (A), 40 dias (B) e 60 dias (C) em plantas alagadas. Fotos: LINNÉ, J. A. (2020).

As lenticelas certamente contribuíram para mitigar o efeito causado pelo estresse, favorecendo a recuperação das trocas gasosas, de modo que permaneceram evidentes 100

dias pós-alagamentos, apresentando aspecto desidratado, semelhante ao observado por Junglos et al. (2018) em *O. arborea*.

As plantas consideradas tolerantes ou adaptadas ao estresse conseguem aclimatar-se mesmo quando as raízes estão em condições de disponibilidade limitada de oxigênio, de maneira a manter a condutância estomática e a fotossíntese líquida em níveis estáveis que permitam sua sobrevivência, logo pode ocorrer a paralização do crescimento e desenvolvimento vegetal, como fuga ao estresse, uma vez que nessas condições as reservas energéticas são destinadas para metabolismos em resposta a sobrevivência e proteção da planta, como a formação de algumas estruturas morfológicas e anatômicas, sendo elas, lenticelas e raízes adventícias (DOLFERUS, 2014; LI et al., 2015; QUEIROZ-ALVEZ et al., 2019). Estas últimas estruturas não foram encontradas visualmente nas mudas de *D. alata*. Entretanto, para que uma planta seja considerada tolerante ou com alta plasticidade fenotípica não é necessariamente obrigatória que todas essas alterações ocorram ao mesmo tempo (SAUTER, 2013).

Mesmo com a redução em g_s , o alagamento não causou efeito no potencial hídrico durante os períodos de avaliação (Figura 6A) e recuperação (Figura 6B), logo podemos considerar que a g_s conseguiu manter o status hídrico sob a condição estressante contribuindo para que o Ψ_w não apresentasse um comportamento negativo.

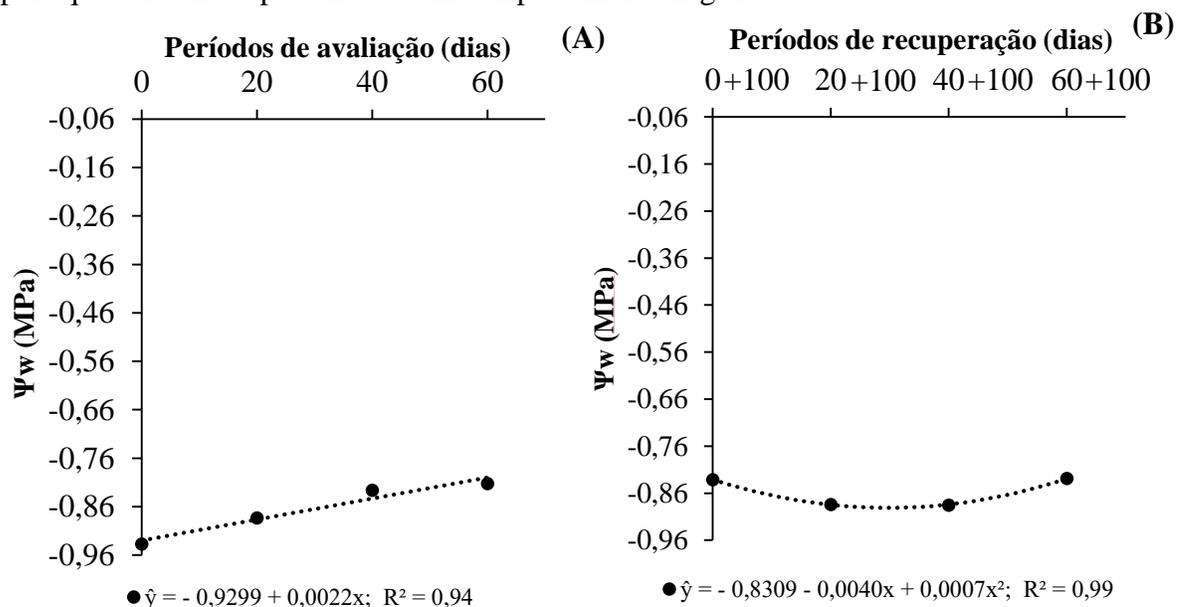


FIGURA 6. Potencial hídrico– Ψ_w (MPa) de mudas de *D. alata* cultivadas sob alagamento e controle por até 60 dias de avaliação (A) e os períodos de recuperação para esse variável, 100 dias após cada avaliação (B).

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) em associação com g_s pode demonstrar que mesmo sob alagamento, a planta tem seu metabolismo comprometido na absorção de água, provocando perdas em seu status hídrico. Entretanto nem sempre os baixos valores de g_s em plantas alagadas são indicativos de desidratação das folhas, pois em muitas espécies sob essa mesma condição, baixos valores de g_s ocorrem sem diminuições no potencial hídrico (KOZLOWSKI, 1997; KISSMANN et al., 2014; OLIVEIRA e GUALTIERI, 2017).

Nos períodos de avaliação, as plantas alagadas obtiveram menores valores de F_v/F_M , evidenciando o efeito de estresse, o qual acentuou-se em decorrência do prolongamento dos dias de avaliação (Figura 7). No entanto, a pequena redução nos valores ao decorrer do tempo de alagamento sugeriu que durante o estresse, as plantas foram sensíveis ao fotodano, mas capazes de suportá-lo. Essa adaptação pode ocorrer devido à mudanças no ciclo de xantofila que correspondem à reduções na fotossíntese (QIU et al., 2003; YU et al., 2015).

As plantas previamente alagadas recuperaram F_v/F_M aos 100 dias pós-alagamentos, com média geral de 0,679, o que possivelmente comprova a tolerância ao fotodano.

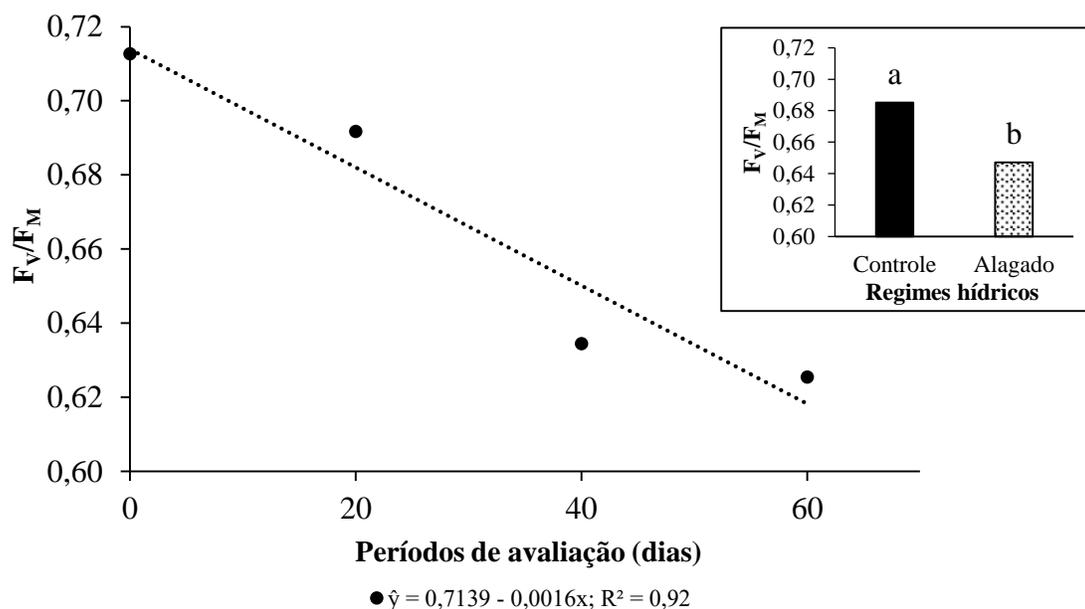


FIGURA 7. Eficiência quântica potencial do fotossistema II- F_v/F_M em mudas de *D. alata* em função dos regimes hídrico e períodos de avaliação, isoladamente. Letras minúsculas comparam as médias pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$).

A eficiência potencial do fotossistema II (F_v/F_M) é uma técnica de análise da fluorescência da clorofila para medir a atividade fotoquímica potencial do FSII, sendo que

sua diminuição reflete no comprometimento fotoinibitório causado pelo alagamento (LIU et al., 2014).

Com relação ao comprimento da raiz nos períodos de avaliação, observamos o máximo crescimento aos 43 dias (42,89 cm), com posterior declínio. Além disso o crescimento manteve-se superior nas plantas controle (Figura 8A). Na recuperação, o crescimento mínimo da raiz foi de 51,83 cm e observamos tendência de recuperação a partir das mudas previamente alagadas por 40 dias (Figura 8B).

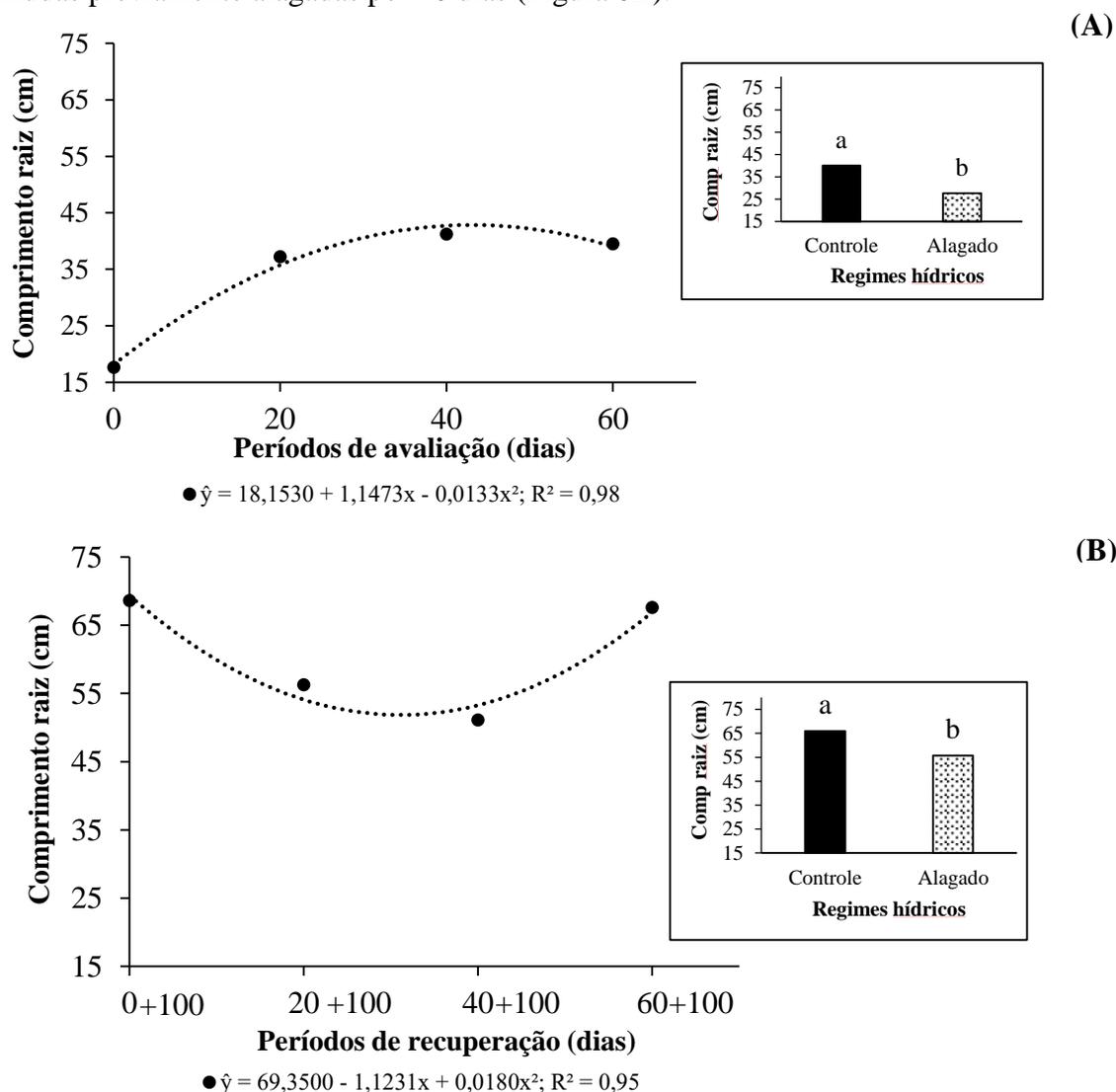


FIGURA 8. Comprimento da raiz (cm) de mudas de *D. alata* em função dos regimes hídrico e períodos de avaliação, isoladamente, **(A)** e 100 dias após, em função dos períodos de recuperação e regimes hídricos, isoladamente **(B)**. Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos.

Em decorrência da deficiência de oxigênio, a respiração nas raízes sofre uma queda imediata com reduções na produção de ATP, limitando o suprimento de energia para o crescimento das raízes e da parte aérea (ZANANDREA et al., 2010). Por outro lado, essa paralização em crescimento está relacionada às modificações metabólicas durante o período de alagamento, no qual com o aumento da produção do hormônio vegetal etileno, um importante sinalizador do estresse, as reservas energéticas são destinadas para formação de órgãos, tecidos ou estruturas que auxiliem a sobrevivência durante estresse, tais as lenticelas hipertrofiadas que garantem a captação de oxigênio externo a partir da base do caule (VOESENEK E SASIDHARAN, 2013; DOLFERUS, 2014), o que pode ter levado ao menor crescimento das raízes de *D. alata* sob o período de avaliação prolongado sob alagamento.

Apesar da tendência de recuperação nas mudas previamente alagadas a partir de 40 dias, o período de 100 dias pós-alagamento não foi suficiente para garantir a recuperação do desenvolvimento radicular dessas mudas. Logo, acreditamos que mais dias nos períodos de recuperação, ou seja, superiores à 100 dias, poderiam permitir a recuperação dessa característica.

Além do crescimento reduzido também é comum que a coloração das raízes sob alagamento torne-se mais escura em virtude do excesso de etanol proveniente da respiração anaeróbica com aumento de atividade enzimática, no qual este produto é eliminado por meio das lenticelas ou estômatos, mas quando sua produção é excedente pode tornar-se tóxico às células vegetais e conseqüentemente, promover a ruptura da membrana plasmática causando escurecimento das raízes ou morte (QUEIROZ-ALVEZ et al., 2019). Essa característica também foi visualmente detectada na presente pesquisa durante os períodos de avaliação (Figura 9) e corrobora com os resultados de Queiroz-Alvez et al. (2019), uma vez que as plantas alagadas apresentaram raízes com coloração mais escuras e desenvolvimento reduzido. Por outro lado, nos períodos de recuperação as raízes retomaram a sua coloração normal, caracterizada por castanho claro.



FIGURA 9. Raízes de *D. alata* com coloração mais escuras e menos desenvolvidas em mudas alagadas (à direita) comparadas com as mudas controle (à esquerda) durante os períodos de avaliação de 20 dias (A), 40 dias (B) e 60 dias (C). Fotos: LINNÉ, J. A. (2020).

Nos períodos de avaliação por até 40 dias, as mudas controle e alagadas não apresentaram diferença significativa quanto ao IQD (Figura 10A). Entretanto, as mudas controle aos 60 dias apresentaram maior qualidade, sugerindo que apesar de todas as mudanças fisiológicas, bioquímicas e morfológicas, as mudas de *D. alata* não mantiveram a qualidade no período final do estresse.

Nos períodos de recuperação, o IQD das mudas previamente alagadas por períodos de até 40 dias e das controle não variou significativamente. Os altos valores podem estar associados ao tempo de recuperação (100 dias) desde que as mudas saíram do alagamento, no qual as plantas desenvolveram-se e tornaram-se mais lignificadas, garantindo maiores IQD (Figura 10B).

As plantas previamente alagadas por 60 dias apresentaram danos irreversíveis à qualidade das mudas, os quais não possibilitaram a sua recuperação (Figura 10B), sugerindo que sob essas condições há a inviabilidade para o plantio da muda em campo.

O índice de qualidade de Dickson (IQD) é considerado um indicador de vigor de mudas por levar em consideração a robustez e o equilíbrio da distribuição da biomassa, por isso essa característica tem sido comumente avaliada em várias espécies antes de serem

transplantadas a campo, uma vez que baixos IQD podem ser indicativos de probabilidade de mortalidade da muda a campo (FONSECA et al., 2002).

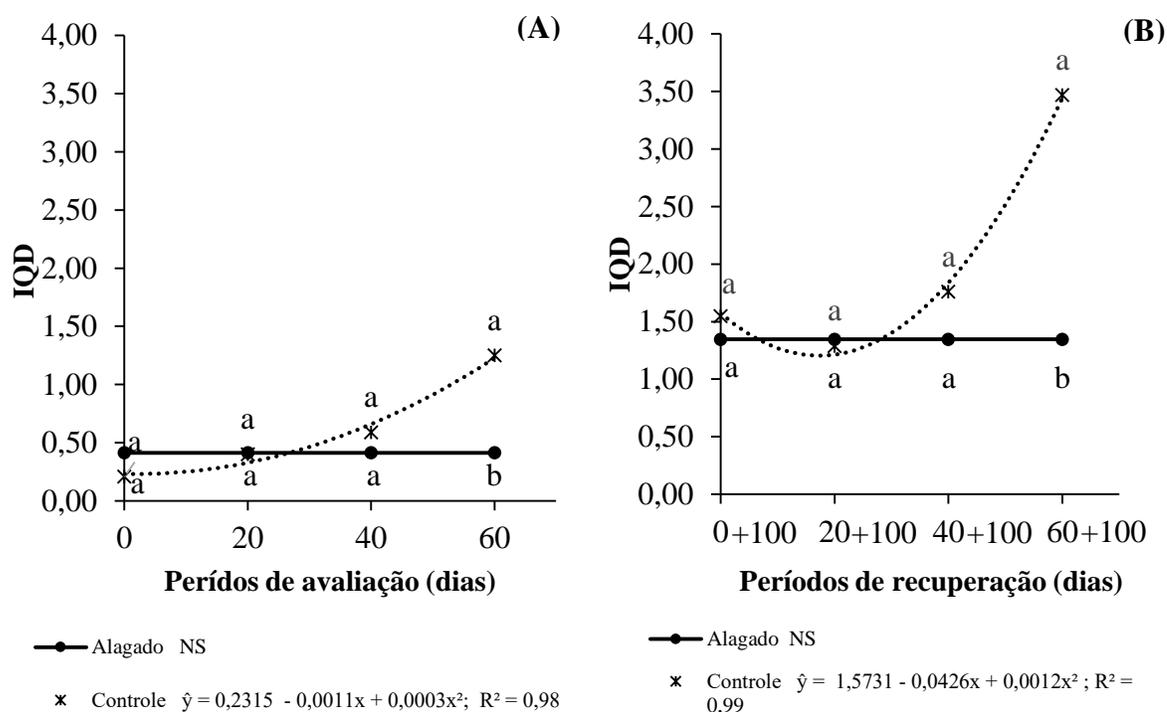


FIGURA 10. Índice de qualidade de Dickson (IQD) de mudas *D. alata* cultivadas sob alagamento e controle por até 60 dias de avaliação (A) e os períodos de recuperação para esse variável, 100 dias após cada avaliação (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos. NS= Não significativo.

Em relação à síntese proteica, verificamos que ela tende a decrescer em função do alagamento. Nos períodos de avaliação, as plantas alagadas apresentaram menos proteínas totais nas folhas, sendo um indicativo de estresse. As mudas alagadas apresentaram um valor mínimo de proteínas totais de 13,70 mg e as controle de 21,46 mg aos 46 dias e 37 dias, respectivamente. Entretanto, a partir dos 40 dias verificamos um incremento desse valor, sugerindo uma tendência de ajuste (Figura 11A), o que pode ser comprovado pelos valores nos períodos de recuperação, quando as mudas não apresentaram diferença significativa entre os regimes hídricos (Figura 11B).

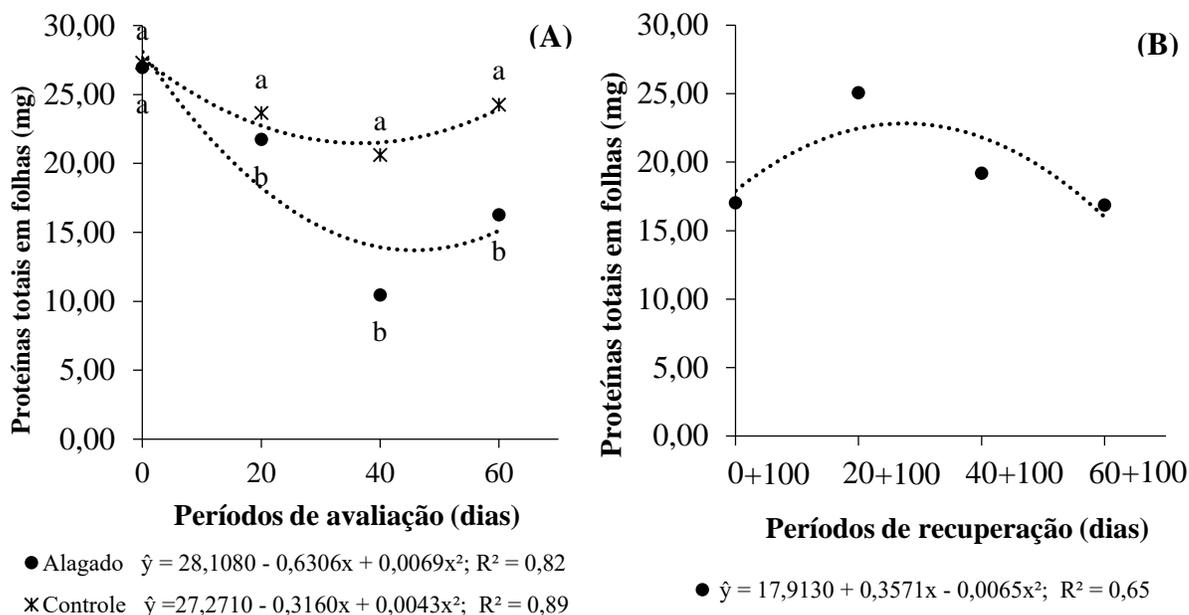


FIGURA 11. Proteínas totais em folhas de mudas de *D. alata* cultivadas sob alagamento e controle por até 60 dias de avaliação (A) e os períodos de recuperação para esse variável, 100 dias após cada avaliação (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos.

A baixa disponibilidade de ATP gerada pela inibição da cadeia de transporte de elétrons mitocondrial é acompanhada de uma inibição de processos que consomem energia associados com divisão celular e crescimento, incluindo síntese de DNA, proteínas, ribossomos e parede celular (VOESENEK e BAILEY-SERRES, 2015).

Bertolde et al. (2014) relatam que a deficiência de O_2 por conta do alagamento também provoca alterações na transcrição do gene, síntese/degradação de proteínas e no metabolismo celular da planta. Esses autores sugerem que nessa condição ocorre a diminuição da produção de ATP pela respiração aeróbica, alterando seu metabolismo energético por meio, preferencialmente, do processo fermentativo, no qual três enzimas-chave estão envolvidas nesse processo (álcool desidrogenase, piruvato descarboxilase e lactato desidrogenase), assim ocorre a regeneração de NAD^+ em condições anaeróbicas e a energia é mantida para a sobrevivência da planta.

Por outro lado, a síntese de proteínas também pode ser comprometida por conta da ativação do metabolismo anaeróbico que, por sua vez, pode provocar a produção elevada de

EROs que afeta a sobrevivência das células, causando a oxidação de lipídios, proteínas de membrana e ácidos nucléicos (VOESENEK e SASIDHARAN, 2013).

Nos períodos de avaliação, as plantas alagadas apresentaram maior atividade da enzima peroxidase (POD) em suas folhas aos 24 dias, atingindo valor máximo de 2,54 mg proteína⁻¹, enquanto que nas mudas controle a atividade máxima foi de 1,50 mg proteína⁻¹ aos 21 dias (Figura 12A). Entretanto, aos 60 dias de avaliação, esse valor foi reduzido, não diferindo-se das mudas controle, indicando uma tendência de ajuste (Figura 12A) que foi comprovada no período de recuperação, em que as plantas previamente alagadas por 60 dias não diferiram-se das controle, entretanto os dados não ajustaram-se aos modelos matemáticos testados (Figura 12B). Acreditamos que essa tendência de ajuste das plantas alagadas nos períodos de avaliação possivelmente estão relacionadas à retomada do metabolismo aeróbico favorecido pelo surgimento das lenticelas hipertrofiadas.

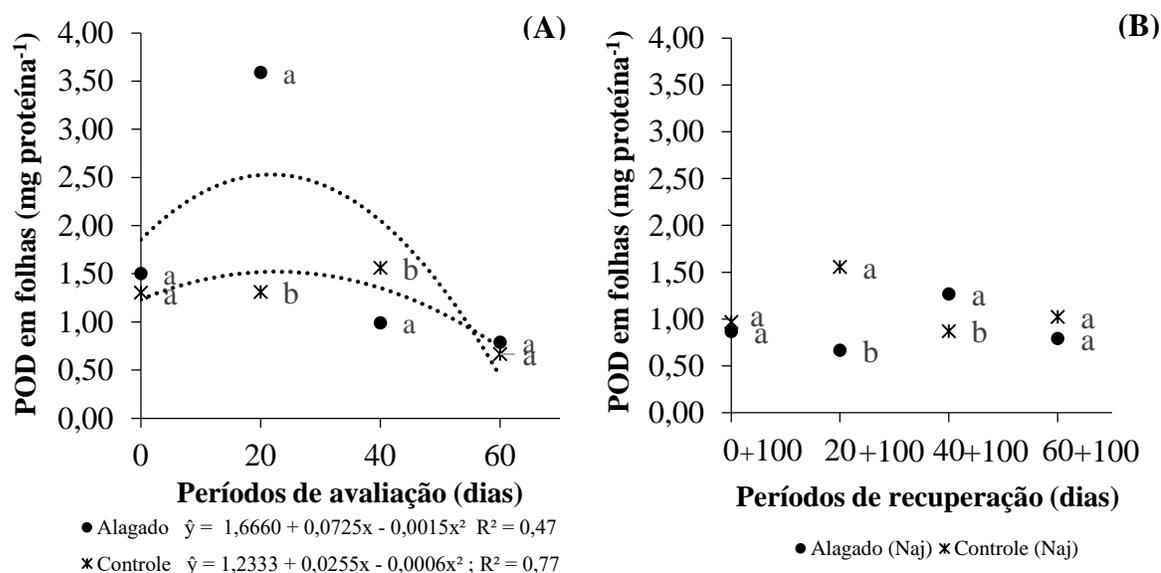


FIGURA 12. Atividade de peroxidase (POD) em folhas de mudas de *D. alata* cultivadas sob alagamento e controle por até 60 dias de avaliação (A) e os períodos de recuperação para esse variável, 100 dias após cada avaliação (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos. Naj= Não ajustado.

A peroxidase, assim como a catalase, possui função importante no controle da concentração intracelular de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) que é considerado uma das EROs que mais causam danos celulares (BANSAL e SRIVASTAVA, 2015), portanto o incremento da sua atividade pode ser considerado uma resposta de proteção diante do estresse.

Nos períodos de avaliação, as plantas alagadas apresentaram maior atividade de superóxido dismutase (SOD) nas folhas quando comparadas às plantas controle, alcançando valor máximo de $150,50 \text{ mg proteína}^{-1}$ aos 56 dias, evidenciando o estresse nessas mudas (Figura 13A). Entretanto, nos períodos de recuperação, observamos que somente as mudas previamente alagadas por 60 dias reduziram a atividade dessa enzima e recuperaram os valores semelhantes ao das plantas controle. (Figura 13B).

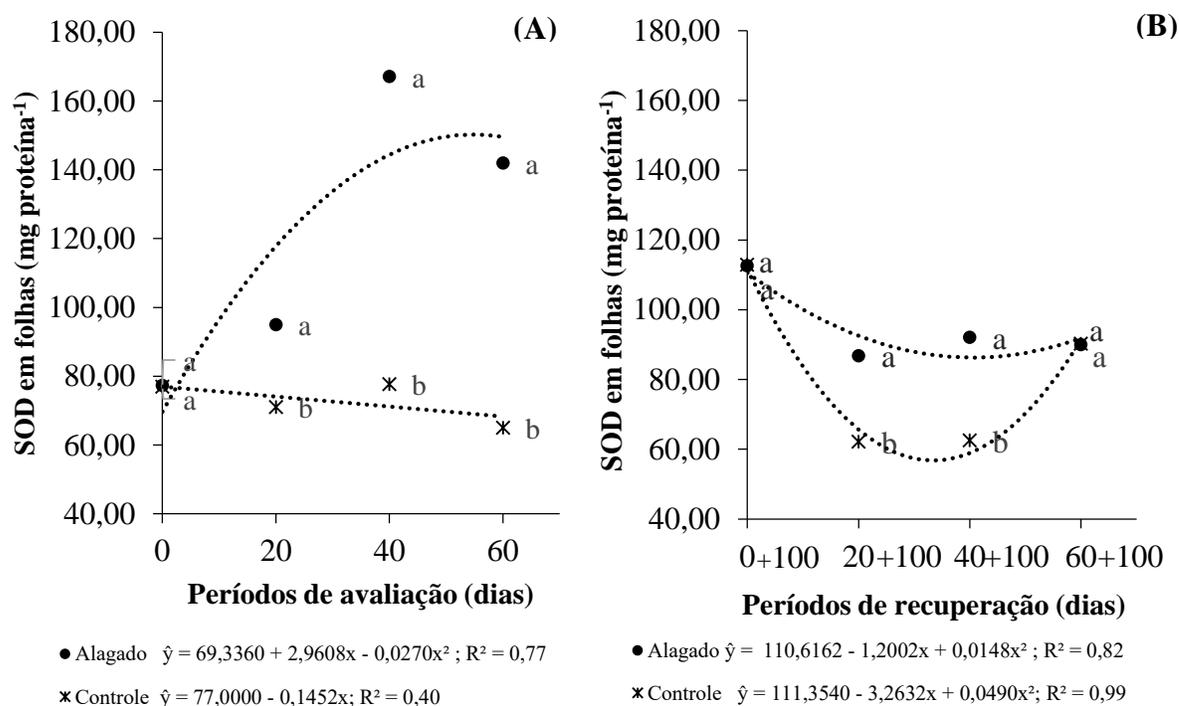


FIGURA 13. Superóxido dismutase (SOD) em folhas de mudas de *D. alata* cultivadas por até 60 dias de alagamento (períodos de avaliação) (A) e a recuperação dessa variável, 100 dias pós-alagamentos (períodos de recuperação) (B). Letras minúsculas iguais não diferem entre si pelo teste t de Bonferroni ($p \geq 0,05$) para os regimes hídricos.

A SOD é uma enzima considerada como a primeira barreira contra o estresse, pois desempenha a função de remover o íon superóxido ($O_2^{\cdot-}$) e catalisar a sua dismutação a oxigênio e peróxido de hidrogênio, no qual este último, posteriormente poderá ser decomposto por várias vias, como a catalase e peroxidase (LIU e JIANG, 2015).

Reduções em F_v/F_M sob alagamento podem estar relacionadas à ocorrência de EROs, como ânions de superóxido e H_2O_2 , os quais danificam as estruturas dos cloroplasto, e consequentemente reduzem A (YU et al., 2015). O incremento da atividade de enzimas antioxidantes verificado durante o alagamento possivelmente indica a produção de EROs, as

quais, acreditamos que afetaram a manutenção de F_v/F_M . Ressaltamos porém, que a pequena redução de F_v/F_M possibilitou a recuperação dos valores após o alagamento, o que pode ser atribuído à eficiência do sistema enzimático antioxidante. É importante ressaltar que neste trabalho não quantificamos os produtos da atividade dessas enzimas antioxidantes, o que poderia ser avaliado em trabalhos futuros.

Por meio do conjunto das características analisadas, verificamos a alta plasticidade fenotípica de *D. alata* sob alagamento, bem como o seu potencial de recuperação. Nossos resultados discordam de nossa hipótese e sugerem que a espécie apresentou sensibilidade ao alagamento, entretanto concordamos que ajustes no metabolismo fotossintético e antioxidante possibilitaram a recuperação das mudas após o alagamento. A formação de estruturas de sobrevivência, como as lenticelas hipertrofiadas representam a plasticidade fenotípica de *D. alata* que favorecem a tolerância ao estresse de alagamento. Considerando o elevado potencial de recuperação das mudas sob alagamento, sugerimos que a espécie pode ser usada em áreas degradadas sujeitas a inundações temporárias.

4. CONCLUSÃO

As mudas de *D. alata* apresentam sensibilidade ao alagamento com o desenvolvimento de lenticelas, eficiência do sistema enzimático antioxidante foliar e ajustes nas trocas gasosas, os quais amenizam o efeito estressante, favorecendo a recuperação das mudas.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFIAS

ALVES, J. D.; ZANANDREA, I.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; SOUZA, K. R.; SANTOS, M. D. O. Antioxidative responses and morpho-anatomical adaptations to waterlogging in *Sesbania virgate*. **Trees**, v. 27, n. 3, p. 717-728, 2013.

ARGUS, R. E.; COLMER, T. D.; GRIERSON, P. F. Early physiological flood tolerance is followed by slow post-flooding root recovery in the dryland riparian tree *Eucalyptus camaldulensis* subsp. *refulgens*. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 6, p. 1189-1199, 2015.

BANSAL, R.; SRIVASTAVA, J. P. Antioxidative responses to short term waterlogging stress in pigeon pea. **Indian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 2, p. 182-185, 2015.

BERTOLDE, F. Z.; ALMEIDA, A. A. F.; PIROVANI, C. P. Analysis of gene expression and proteomic profiles of clonal genotypes from *Theobroma cacao* subjected to soil flooding. **PLoS One**, v. 9, n. 10, 2014.

BRADFORD, M. M. Determinación de proteínas: Método de Bradford. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.

DALMOLIN, A. C.; DALMAGRO, H. J.; LOBO, F.; ANTUNES, M. Z.; ORTÍZ, C. E. R.; VOURLITIS G. L. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. **Photosynthetica**, v. 51, n. 3, p. 379-386, 2013.

DELMASTRO, M. M.; PIGANELLI, J. D. Oxidative stress and redox modulation potential in type 1 diabetes. **Clinical and Developmental Immunology**, v. 2011, p. 1- 15, 2011.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality Appraisal of White Spruce and White Pine Seedling Stock in Nurseries. **Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10-13, 1960.

DOLFERUS, R. To grow or not to grow: a stressful decision for plants. **Plant Science**, v. 229, p. 247-261, 2014.

FERREIRA, D. F. **Programa de análises estatísticas** (Statistical Analysis Software) e planejamento de Experimentos – SISVAR 5.3. Lavras: UFLA, 2010.

FONSECA, E. P.; VALÉRIO, S. V.; MIGLIORANZA, E.; 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.

GIANNGIOPOLITIS, I.; REIS, S. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v. 59, p. 309-314, 1977.

HAMMERSCHMIDT, R.; NUCKLES, E. M.; KUC, J. Association of enhanced peroxidase activity with induced systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum lagenarium*. **Physiological Plant Pathology**, v. 20, p. 73-82, 1982.

HARFOUCHE, A.; MEILAN, R.; ALTMAN, A. Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement. **Tree physiology**, v. 34, n. 11, p. 1181-1198, 2014.

HERNANDEZ, M.; FERNANDEZ-GARCIA, N.; DIAZ-VIVANCOS, P.; OLMOS, E. A different role for hydrogen peroxide and the antioxidative system under short and long salt

stress in *Brassica oleracea* roots. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 2, p. 521-535, 2010.

IRFAN, M.; HAYAT, S.; HAYAT, Q.; AFROZ, S.; AHMAD, A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v. 241, n. 1, p. 3-17, 2010.

JUNGLOS, F. S.; JUNGLOS, M. S.; DRESCH, D. M.; BENTO, L. F.; SANTIAGO, E. F.; MUSSURY, R. M.; SCALON, S. D. P. Q. Morphophysiological responses of *Ormosia arborea* (Fabaceae) seedlings under flooding and post-flooding conditions. **Australian Journal of Botany**, v. 66, n. 7, p. 489-499, 2018.

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**, v. 17, n. 7, p. 490-490, 1997.

LARRÉ, C. F.; MORAES, C. L.; BORELLA, J.; AMARANTE, L.; DEUNE, S.; PETERS, J. A. Antioxidant activity and fermentative metabolism in the plant *Erythrina crista-galli* L. under flood conditions. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 37, n. 2, p. 567-580, 2016.

LI, M.; LÓPEZ, R.; VENTURAS, M.; PITA, P.; GORDALIZA, G. G.; GIL, L.; RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J. Greater resistance to flooding of seedlings of *Ulmus laevis* than *Ulmus minor* is related to the maintenance of a more positive carbon balance. **Trees**, v. 29, n. 3, p. 835-848, 2015.

LIU, M.; JIANG, Y. Genotypic variation in growth and metabolic responses of perennial ryegrass exposed to short-term waterlogging and submergence stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 95, p. 57-64, 2015.

LIU, Z.; CHENG, R.; XIAO, W.; GUO, Q.; WANG, N. Effect of off-season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. **PLoS one**, v. 9, p. 1-9, 2014.

MALAVASI, U. C.; DAVIS, A. S.; MALAVASI, M. M. Lignin in woody plants under water stress: a review. **Floresta e Ambiente**, v. 23, n. 4, p. 589-597, 2016.

MARCÍLIO, T.; BARBEIRO, C.; FIRMINO, T. P.; ROMAGNOLO, M. B.; SOUZA, L. A.; PASTORINI, L. H. Flooding and submersion-induced morphological and physiological adaptive strategies in *Lonchocarpus cultratus*. **Aquatic Botany**, v. 159, p. 103146, 2019.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J. Trocas gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (paratudo) submetidas a alagamento. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 1, p. 181-191, 2017.

PIMENTEL, P.; ALMADA, R. D.; SALVATIERRA, A.; TORO, G.; ARISMENDI, M. J.; PINO, M. T.; SAGREDO, B.; PINTO, M. Physiological and morphological responses of *Prunus* species with different degree of tolerance to long-term root hypoxia. **Scientia horticulturae**, v. 180, p. 14-23, 2014.

PRADEDOVA, E. V.; ISHEEVA, O. D.; SALYAEV, R. K. Classification of the antioxidant defense system as the ground for reasonable organization of experimental studies of the oxidative stress in plants. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 58, n. 2, p. 210-217, 2011.

QIU, N.; LU, Q.; LU, C. Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. **New Phytologist**, v. 159, n. 2, p. 479-486, 2003.

QUEIROZ-ALVES, L.; LEAL, A.; DALMOLIN, Â. C.; SCHAFFER, B.; MIELKE, M. S. Photosynthesis and Survival of Young *Carpotroche brasiliensis* Endl. (Achariaceae) Plants Subjected to Flooding. **Forest Science**, v. 65, n. 6, p. 670-674, 2019.

REDMAN, R. S.; KIM, Y. O.; WOODWARD, C. J. D. A.; GREER, C.; ESPINO, L.; DOTY, S. L.; RODRIGUEZ, R. J. Increased fitness of rice plants to abiotic stress via habitat adapted symbiosis: A strategy for mitigating impacts of climate change. **PLoS One**, v. 6, n. 7, p. 1-10, 2011.

SANO, S. M.; BRITO, M. A.; RIBEIRO, J. F. *Dipteryx alata*: **Baru**. In: VIEIRA, R. F.; CAMILLO, J.; CORADIN, L. Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: Região Centro-Oeste. Brasília, DF: MMA. 2016. (Série Biodiversidade 44).

SAUTER, M. Root responses to flooding. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 16, n. 3, p. 282-286, 2013.

SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F. A.; SILVA, I. F.; AMORIM NETO, M. S. Recuperação 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, R. C.; PEREIRA, M. G.; GIÁCOMO, R. G.; SILVA, E. M. R.; MENEZES, L. F. T. Produção de mudas micorrizadas de *Schinus terebinthifolius* Raddi. em diferentes substratos. **Floresta**, v. 39, n. 1, p. 197-206, 2009.

SOUZA, T. C.; SOUZA, E. S.; DOUSSEAU, S.; CASTRO, E. M.; MAGALHÃES, P. C. Seedlings of *Garcinia brasiliensis* (Clusiaceae) subjected to root flooding: Physiological, morphoanatomical, and antioxidant responses to the stress. **Aquatic Botany**, v. 111, p. 43-49, 2013.

VIDAL, D. B.; ANDRADE, I. L. M. M.; DALMOLIN, Â.; MIELKE, M. Photosynthesis and growth of copaiba seedlings subjected to soil flooding. **Floresta e Ambiente**, v. 26, p. 1-8, n. 1, 2019.

VOESENEK, L. A. C. J.; SASIDHARAN, R. Ethylene – and oxygen signalling – drive plant survival during flooding. **Plant Biology**, v. 15, n. 3, p. 426-435, 2013.

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

WITTMANN, F.; HOUSEHOLDER, E.; PIEDADE, M. T.; ASSIS, R. L.; SCHÖNGART, J.; PAROLIN, P.; JUNK, W. J. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. **Ecography**, v. 36, n. 6, p. 690-707, 2013.

YU, B.; ZHAO, C. Y.; LI, J.; LI, J. Y.; PENG, G. Morphological, physiological, and biochemical responses of *Populus euphratica* to soil flooding. **Photosynthetica**, v. 53, n. 1, p. 110-117, 2015.

ZANANDREA, I.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; HENRIQUE, P. de C.; SILVEIRA, N. M. Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, v. 57, p. 661-669, 2010.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os nossos resultados indicam que a hipótese de *D. alata* em não tolerar o alagamento por conta do seu estabelecimento em solos preferencialmente bem drenados pode ser descartada.

Por meio dos períodos de avaliação, verificamos que essa espécie suporta o alagamento por até 60 dias, apresentando sensibilidade e adaptabilidade ao estresse, sendo que 100 dias após o término dessa condição, é possível a recuperação do seu metabolismo fotossintético e enzimático.

A plasticidade fenotípica por meio de alterações morfológicas pode ser verificada na espécie em condição estressante, onde o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas nas bases dos colmos submersos permitem uma melhor eficiência das trocas gasosas sob tais condições. Além disso, a contribuição de um sistema enzimático antioxidante em folhas auxilia na redução dos efeitos gerados pelo estresse.

O sombreamento de 30% também é capaz de mitigar o alagamento, levando-nos à supor que a alta luminosidade não deve ser recomendada para a produção de mudas de baru.

A espécie apresenta potencial para ser indicada em projetos de recuperação de áreas degradadas próximas aos cursos de água, entretanto o seu estabelecimento deve ocorrer em condição de sombreamento, ou seja, com árvores já implantadas nessas regiões para que as mudas de baru desenvolvam-se em condições mais próximas das ideais.

ANEXO



FIGURA 1. Mudas de *Dipteryx alata* Vog. aos 16 dias após semeadura em bandejas de poliestireno expandido (A); *D. alata* Vog. na área alimentar com o produto de suas amêndoas torradas (B); *D. alata* Vog. no emprego da recomposição de áreas degradadas na região do MS (C). Fotos: LINNÉ, J. A. (2020).

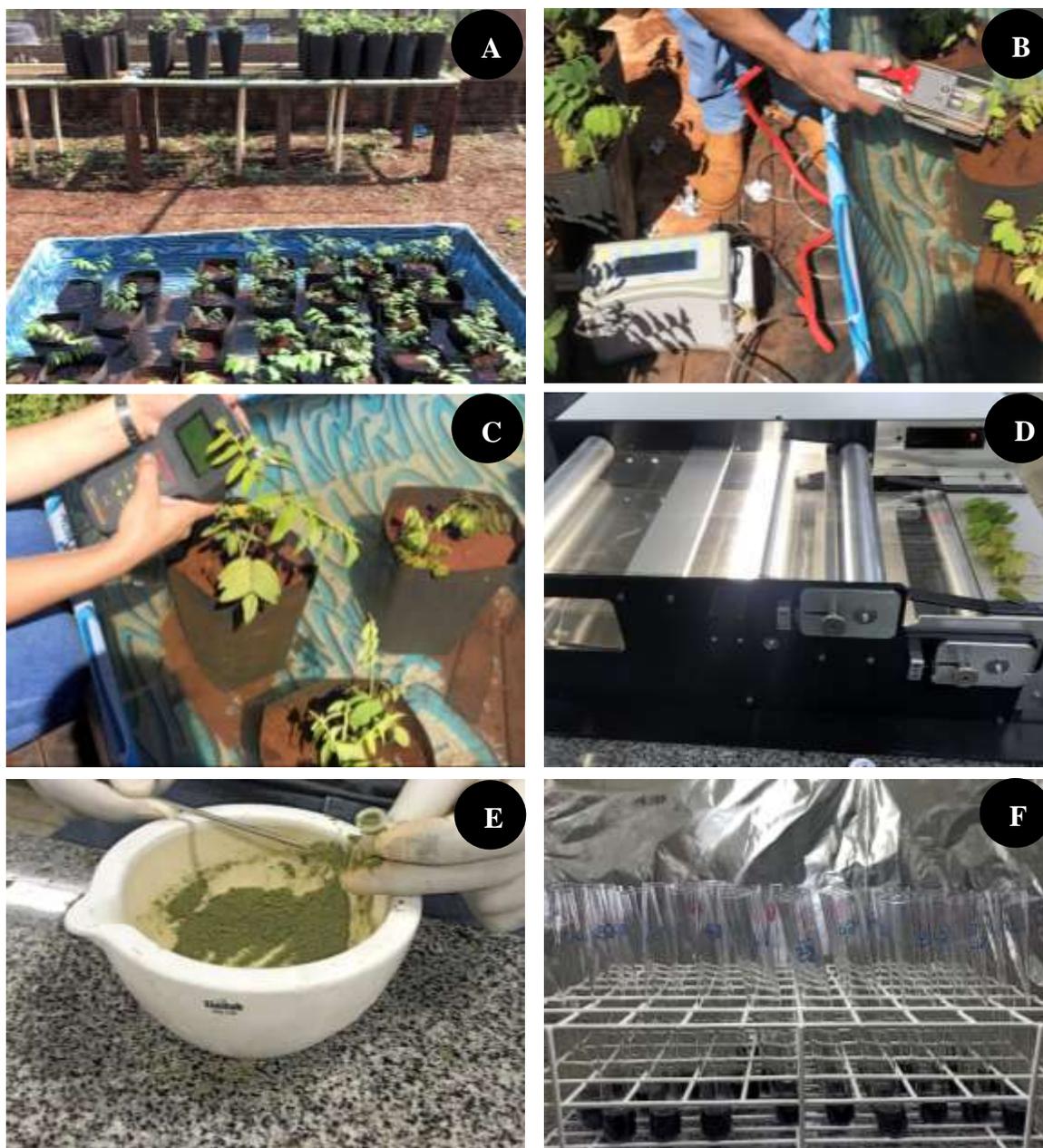


FIGURA 2. Detalhes dos experimentos com mudas de *Dipteryx alata* Vog. Plantas alagadas em piscina plástica e plantas não alagadas (controle) sob bancada (A); uso do equipamento IRGA para proceder leituras de trocas gasosas (B); avaliação da fluorescência da clorofila por meio do aparelho fluorômetro portátil (C); medição da área foliar (AF) das plantas (cm^2) pelo equipamento integrador de AF (D); maceração das folhas frescas para os protocolos proteico e enzimáticos (E); amostras em avaliação de superóxido dismutase (SOD) (F). Fotos: LINNÉ, J. A. (2020).

QUADRO 1. Resumo da análise de variância para taxa fotossintética líquida (A - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s - $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência do uso da água (EUA - $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) e potencial hídrico foliar (Ψ_w - MPa), em mudas de *D. alata* durante a fase de alagamento (60 dias) em função dos sombreamentos (S), regimes hídricos (RH) e sua interação (RH x S) (Capítulo 1).

FV	GL	QM				
		A	A/C _i	g _s	EUA	Ψ_w
S	2	2,25338 ^{ns}	0,00002 ^{ns}	0,00142*	0,13053 ^{ns}	0,10010*
RH	1	125,4008*	0,00260*	0,01000*	2,96103 ^{ns}	0,19197 ^{ns}
S x RH	2	3,42532 ^{ns}	0,00007 ^{ns}	0,00175*	0,79388 ^{ns}	0,00197 ^{ns}
Resíduo	18	1,21803	0,00004	0,00026	1,28604	0,04871
Total	23					

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

QUADRO 2. Resumo da análise de variância para taxa fotossintética líquida (A - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s - $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência do uso da água (EUA - $\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) e potencial hídrico foliar (Ψ_w - MPa) em mudas de *D. alata* durante a fase recuperação (100 dias pós-alagamento) em função dos sombreamentos (S), regimes hídricos (RH) e sua interação (RH x S) (Capítulo 1).

FV	GL	QM				
		A	A/C _i	g _s	EUA	Ψ_w
S	2	3,01786 ^{ns}	0,00003 ^{ns}	0,00035 ^{ns}	3,54611*	3,11156*
RH	1	3,31526 ^{ns}	0,00001 ^{ns}	0,00060 ^{ns}	0,03153 ^{ns}	0,19260 ^{ns}
S x RH	2	3,23682 ^{ns}	0,00002 ^{ns}	0,00045 ^{ns}	2,05861*	1,44822*
Resíduo	18	1,31323	0,00002	0,00046	0,17231	0,07510
Total	23					

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

QUADRO 3. Resumo da análise de variância para fluorescência mínima inicial (F0) e eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_M) em mudas de *D. alata* durante a fase de alagamento (60 dias) em função dos sombreamentos (S), regimes hídricos (RH) e sua interação (RH x S) (Capítulo 1).

FV	GL	QM	
		F0	F_v/F_M
S	2	0,00382*	0,02120*
RH	1	0,00060 ^{ns}	0,01870*
S x RH	2	0,00323*	0,01350 ^{ns}
Resíduo	18	0,00083	0,00389
Total	23		

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

QUADRO 4. Resumo da análise de variância para fluorescência mínima inicial (F0) e eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_M) em mudas de *D. alata* durante a fase de recuperação (100 dias pós-alagamento) em função dos sombreamentos (S), regimes hídricos (RH) e sua interação (RH x S) (Capítulo 1).

FV	GL	QM	
		F0	F_v/F_M
S	2	0,00128*	0,02221*
RH	1	0,00060 ^{ns}	0,02666*
S x RH	2	0,00031 ^{ns}	0,00721*
Resíduo	18	0,00032	0,00204
Total	23		

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

QUADRO 5. Resumo da análise de variância para altura de planta (cm), área foliar (cm²), índice de clorofila (SPAD) e índice de qualidade de Dickson (IQD) em mudas de *D. alata* durante a fase de alagamento (60 dias) em função dos sombreamentos (S), regimes hídricos (RH) e sua interação (RH x S) (Capítulo 1).

FV	GL	QM			
		Altura	Área Foliar	SPAD	IQD
S	2	66,5937*	43226,79*	28,7112 ^{ns}	0,3094*
RH	1	80,6666*	46392,74*	170,4001*	0,2583 ^{ns}
S x RH	2	44,1979 ^{ns}	13884,11*	14,9066 ^{ns}	0,4498*
Resíduo	18	12,8263	3477,53	8,6457	0,0636
Total	23				

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

QUADRO 6. Resumo da análise de variância para análise de variância para altura de planta (cm), área foliar (cm²), índice de clorofila (SPAD) e índice de qualidade de Dickson (IQD) em mudas de *D. alata* durante a fase de recuperação (100 dias pós-alagamento) em função dos sombreamentos (S), regimes hídricos (RH) e sua interação (RH x S) (Capítulo 1).

FV	GL	QM			
		Altura	Área Foliar	SPAD	IQD
S	2	67,8854*	247741,04*	22,5154*	0.8178 ^{ns}
RH	1	333,7604*	26677,33*	23,5026 ^{ns}	20.4980*
S x RH	2	18,3229 ^{ns}	62560,66*	1,7579 ^{ns}	0.3503 ^{ns}
Resíduo	18	11,1840	1621,71	4,0372	0.2722
Total	23				

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

QUADRO 7. Resumo da análise de variância para taxa fotossintética líquida (A - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s - $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), potencial hídrico foliar (Ψ_w - MPa) e eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_M) em mudas de *D. alata* função dos regimes hídricos (RH), períodos de avaliação (PA) e sua interação (RH x PA) (Capítulo 2).

FV	GL	QM				
		A	A/C _i	g_s	Ψ_w	F _v /F _M
RH	1	52.60815*	0.00061*	0.00605*	0.15125 ^{ns}	0.01155*
PA	3	1.22365 ^{ns}	0.00003 ^{ns}	0.00052 ^{ns}	2.63083*	0.01460*
RH x PA	3	8.14305*	0.00017*	0.00134*	0.18041 ^{ns}	0.00231 ^{ns}
Resíduo	24	0.68219	0.00001	0.00019	0.12812	0.00147
Total	31					

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

QUADRO 8. Resumo da análise de variância para taxa fotossintética líquida (A - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), eficiência de carboxilação da Rubisco (A/C_i - $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol mol}^{-1}$), condutância estomática (g_s - $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), potencial hídrico foliar (Ψ_w - MPa) e eficiência quântica potencial do fotossistema II (F_v/F_M) em mudas de *D. alata* função dos regimes hídricos (RH), períodos de recuperação (PR) e sua interação (RH x PR) (Capítulo 2).

FV	GL	QM				
		A	A/C _i	g_s	Ψ_w	F _v /F _M
RH	1	0.99052 ^{ns}	0.000050 ^{ns}	0.00001 ^{ns}	0.01125 ^{ns}	0.00128 ^{ns}
PR	3	5.02525*	0.000121*	0.00172*	0.78947*	0.00218 ^{ns}
RH x PR	3	0.35426 ^{ns}	0.000008 ^{ns}	0.00023 ^{ns}	0.01708 ^{ns}	0.00048 ^{ns}
Resíduo	24	1.03600	0.000023	0.00036	0.06036	0.00134
Total	31					

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

QUADRO 9. Resumo da análise de variância para comprimento de raiz (C raiz - cm), índice de qualidade de Dickson (IQD), proteínas totais em folhas (prot - mg), atividade de peroxidase foliar (POD - mg proteína⁻¹) e atividade de superóxido dismutase foliar (SOD - mg proteína⁻¹) em mudas de *D. alata* função dos regimes hídricos (RH), períodos de avaliação (PA) e sua interação (RH x PA) (Capítulo 2).

FV	GL	QM				
		C raiz	IQD	Prot	POD	SOD
RH	1	1226.36*	0.31205*	201.25*	1.66987*	18134.64*
PA	3	960.47*	0.66647*	182.03*	4.19027*	3432.38*
RH x PA	3	140.52 ^{ns}	0.25480*	46.67*	3.12757*	3623.30*
Resíduo	24	53.77	0.04283	1.21	0.06129	29.17
Total	31					

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

QUADRO 10. Resumo da análise de variância para comprimento de raiz (C raiz - cm), índice de qualidade de Dickson (IQD), proteínas totais em folhas (prot - mg), atividade de peroxidase foliar (POD - mg proteína⁻¹) e atividade de superóxido dismutase foliar (SOD - mg proteína⁻¹) em mudas de *D. alata* função dos regimes hídricos (RH), períodos de recuperação (PR) e sua interação (RH x PR) (Capítulo 2).

FV	GL	QM				
		C raiz	IQD	Prot	POD	SOD
RH	1	836.40*	3.60461*	0.68 ^{ns}	0.25920*	1458.13*
PR	3	591.99*	2.57368*	118.08*	0.11389*	2409.68*
RH x PR	3	217.77 ^{ns}	1.53774*	5.34 ^{ns}	0.57930*	502.11*
Resíduo	24	127.16	0.25610	1.73	0.03016	39.09
Total	31					

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