

Este exemplar contém o final
da tese defendida pelo candidato (a)
PATRICIA CARNEIRO
LOBO
e aprovada por
Orientadora. <i>[Signature]</i>

27/8/93

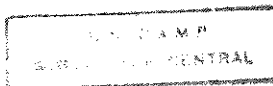
TOLERÂNCIA À INUNDAÇÃO DE  
PLANTAS DE *Talauma ovata* ST. HIL.  
E ASPECTOS DO SEU COMPORTAMENTO  
EM UMA MATA CILIAR DA BACIA DO  
RIO JACARÉ PEPIRA, BROTAS, SP.

PATRICIA CARNEIRO (LOBO 786

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da  
Universidade Estadual de Campinas, para a  
obtenção do título de mestre em biologia  
vegetal.

Orientador: Dr. CARLOS ALFREDO (JOLY)

CAMPINAS  
(1993)



9319003

Ao Murilo, e ao Ed

## AGRADECIMENTOS:

Em todas as fases da realização deste trabalho, pude contar com o apoio de muitas pessoas. Desta forma, agradeço a todos que colaboraram comigo, direta ou indiretamente, ao longo destes dois anos e meio de trabalho, e especialmente:

- Ao Dr. Carlos Alfredo Joly, pela sua orientação, pelo apoio e incentivo, e sobretudo pelo agradável convívio e amizade que conquistamos.

- Aos professores Dr. Ladaslav Sodek, Dr. Ivan Schiavini e Dr. Ivany F. M. Valio, pela leitura crítica e sugestões durante a pré banca.

- A todas as pessoas que conviveram e colaboraram comigo em Brotas, à Márcia, em especial, pela sua ajuda e companhia irrestritas, e pela amizade de sempre; e ao Marcos Aidar pelo seu interesse e contribuições para o estudo na Bacia do rio Jacaré Pepira.

- Ao José Reinaldo Spigolon, pelo levantamento topográfico da área, e pela ajuda na coleta de frutos de Talauma em Brotas.

- Ao Renatão, Alexandre, Luiz, Alan e Renato (Pastel), pela grande ajuda nas diversas coletas de frutos, uma tarefa praticamente impossível para mim.

- Ao Parque Ecológico da UNICAMP, nas pessoas do Dr. Hermógenes e do Adriano, e ao Sr. Artur, do Viveiro Municipal de Brotas, pela produção e cuidado com as mudas das minhas "Talaumas".

- Ao Depto. de Fisiologia Vegetal, na pessoa do Prof. Sodek, por permitir o uso de aparelhos, pelo empréstimo de diversas substâncias, e aos funcionários, que sempre me foram prestativos.

- À Isabel, técnica do laboratório de ecologia, pela sua dedicação e ajuda em todos os momentos, no laboratório e na casa de vegetação.

- À Carmen Zickel, pelo auxílio incansável com o computador, pela ajuda nas minhas medidas no laboratório, e sobretudo pela presença constante, e amizade de todas as horas, fundamentais para mim.
- À Teresa Spósito, pela ajuda com as figuras feitas no Systat; e ao Renato pela ajuda com o Harvard.
- Ao Felício, pelas discussões de algumas dúvidas momentâneas, cruéis, e pela amizade.
- Ao Jamil, pela ajuda nas medidas de respiração, na determinação de proteína, e pela amizade e carinho que sempre me dispensou.
- Ao Alexandre, pela confecção dos slides, e por estar sempre disposto a me ajudar.
- Ao Pimenta, à Sandra, e à Carmen, pela leitura do manuscrito e sugestões.
- Aos professores do Depto. de Botânica, pelo convívio agradável e de amizade.
- Aos funcionários do Depto. de Botânica, pela prontidão em ajudar, sempre que solicitados.
- Aos colegas de pós graduação: Carmen, Renato, Muller, Alan, Ângela, Luiz, Mônica, Ingrid, Alexandre, João Renato, Rozângela, Julie, Cristiana, Valéria, Eneida, Amélia, Andréa, ..., e à Main, pelos momentos de descontração que partilhamos.
- Aos meus pais e irmãos, que sempre me apoiaram e incentivaram.
- Ao Ed, pela sua ajuda em todas as fases deste trabalho, pela sua compreensão quando os sábados e domingos eram dias de trabalho, e pela sua incrível capacidade de me apoiar e incentivar nos momentos mais difíceis, e pelo carinho.

- Ao CNPq, pela concessão da bolsa de mestrado, processo nº 830363/93-9.

- Ao apoio da Prefeitura Municipal de Brotas; do Consórcio Intermunicipal para Preservação da Bacia do Rio Jacaré-Pepira; do IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Renováveis; do CNPq (processos 40.1297/88.8, 820945-87.0, 821117-88.2, 501450/91.2; da FINEP - Financiadora de Estudos e Projetos (processo 43.89.0478.00); da FAPESP (processo 91/1535-4); do FAEP/UNICAMP - Fundo de apoio ao ensino e à pesquisa da UNICAMP (processos 028/88, 588/91, 969/91, 284/92, 667/92); da Conservation International; da UNESCO/MAB; e do Grupo Pão de Açúcar.

## CONTEÚDO:

LISTA DE FIGURAS.....	iii
LISTA DE TABELAS .....	vi
RESUMO .....	vii
SUMMARY .....	viii
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>8</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>9</b>
3.1. CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE .....	9
3.2. DESCRIÇÃO DA ÁREA .....	10
3.2.1. LOCALIZAÇÃO .....	10
3.2.2. CLIMA .....	10
3.2.3. SOLO .....	11
3.3. DEMARCAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	12
3.4. AMPLITUDE DE FLUTUAÇÃO DO LENÇOL FREÁTICO E LEVANTAMENTO TOPOGRÁFICO .....	12
3.5. DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DAS PLANTAS .....	13
3.6. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO .....	13
3.7. ESTUDOS COM SEMENTES .....	14
3.7.1. A GERMINAÇÃO .....	14
3.7.2. GERMINAÇÃO SOB ANOXIA .....	15
3.7.3. VIABILIDADE DAS SEMENTES .....	16
3.7.4. METABOLISMO DA SEMENTE EM ANAEROBIOSE: O CONTEÚDO DE ETANOL .....	16
3.8. ESTUDO COM PLÂNTULAS EM CASA DE VEGETAÇÃO .....	17
3.8.1. AVALIAÇÃO DO CRESCIMENTO E RESPOSTAS MORFOLÓGICAS..	18

3.8.2. POROSIDADE RADICULAR .....	19
3.8.3. DIFUSÃO DE OXIGÊNIO .....	19
3.8.4. ATIVIDADE DA ENZIMA DESIDROGENASE ALCOÓLICA .....	20
3.8.5. CONTEÚDO DE ETANOL NAS RAÍZES .....	21
3.8.6. RESPIRAÇÃO DO SISTEMA RADICULAR .....	22
3.9. DELINEAMENTO ESTATÍSTICO .....	22
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	<b>24</b>
4.1. AMPLITUDE DE FLUTUAÇÃO DO LENÇOL FREÁTICO E TOPOGRAFIA.	24
4.2. DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL .....	26
4.3. ESTRUTURA E CRESCIMENTO DA POPULAÇÃO .....	29
4.4. ESTUDOS COM SEMENTES .....	38
4.4.1. A GERMINAÇÃO .....	38
4.4.2. O EFEITO DA ANOXIA NA GERMINAÇÃO .....	40
4.4.3. A VIABILIDADE DAS SEMENTES .....	42
4.4.4. METABOLISMO DA SEMENTE EM ANAEROBIOSE: O CONTEÚDO DE ETANOL .....	44
4.5. ESTUDOS COM PLÂNTULAS .....	49
4.5.1. RESPOSTAS MORFOLÓGICAS .....	49
4.5.2. CRESCIMENTO .....	53
4.5.3. POROSIDADE DO SISTEMA RADICULAR .....	61
4.5.4. A DIFUSÃO DE OXIGÊNIO .....	64
4.5.5. ATIVIDADE DA ENZIMA DESIDROGENASE ALCOÓLICA NAS RAÍZES.....	67
4.5.6. O CONTEÚDO DE ETANOL NAS RAÍZES .....	74
4.5.7. METABOLISMO RESPIRATÓRIO RADICULAR .....	78
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>85</b>
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>88</b>

## LISTA DE FIGURAS:

- Figura 1** - Amplitude de flutuação do lençol freático e índice pluviométrico para o período de agosto de 1991 a julho de 1992 em uma mata de brejo no município de Brotas, SP. .... 24
- Figura 2** - Mapa da topografia e perfil da área de estudo (0.36 ha), município de Brotas, SP. .... 25
- Figura 3** - Padrão espacial dos indivíduos de *Talauma ovata* em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. .... 27
- Figura 4** - Padrão espacial dos indivíduos de *Talauma ovata* mortos, recrutados e maiores de 10 m de altura em área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. .... 30
- Figura 5** - Distribuição da frequência das classes de altura dos indivíduos de *Talauma ovata* em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. .... 33
- Figura 6** - Distribuição da frequência das classes de diâmetro dos indivíduos de *Talauma ovata* em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. .... 34
- Figura 7** - Distribuição da frequência das classes de crescimento em altura dos indivíduos de *Talauma ovata* menores que 2 m em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. .... 35
- Figura 8** - Distribuição individual do crescimento da parte aérea e a altura inicial dos indivíduos menores que 2 m em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. .. 35
- Figura 9** - Distribuição da frequência das classes de crescimento em diâmetro dos indivíduos de *Talauma ovata* menores que 2 m em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. .... 36



Figura 10 - Distribuição individual do crescimento da base do caule e o diâmetro inicial dos indivíduos menores que 2 m em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP. ....	37
Figura 11 - Correlação entre altura da planta e o diâmetro da base do caule dos indivíduos menores que 2.5 m em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP.. .	38
Figura 12 - Porcentagem de germinação de sementes de <i>Talauma ovata</i> no claro e escuro, escarificadas ou não, mantidas em papel de filtro. ....	39
Figura 13 - Porcentagem de germinação de sementes de <i>Talauma ovata</i> postas para germinar em condições aeróbicas e aneróbicas.....	41
Figura 14 - Porcentagem de germinação de sementes de <i>Talauma ovata</i> , escarificadas e não escarificadas, após armazenamento a seco e em água, por 5, 10 e 30 dias.....	42
Figura 15 - Diferença no conteúdo de etanol nas sementes de <i>Talauma ovata</i> embebidas e alagadas, com relação à quantidade normal encontrada nas sementes secas .....	44
Figura 16 - Alterações morfológicas em plantas de <i>Talauma ovata</i> mantidas alagadas em casa de vegetação. ....	50
Figura 17 - Variação no peso de matéria seca de raiz, caule e folhas de plantas de <i>Talauma ovata</i> mantidas em casa de vegetação em condições de capacidade de campo e solo alagado com e sem aeração .....	55
Figura 18 - Porcentagem de aumento do diâmetro da base do caule de plantas de <i>Talauma ovata</i> mantidas em casa de vegetação em condições de capacidade de campo e solo alagado com e sem aeração da água .....	56

Figura 19 - Porcentagem de aumento no comprimento da parte aérea de plantas de <i>Talauma ovata</i> mantidas em casa de vegetação em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água .....	57
Figura 20 - Porcentagem de aumento no número de folhas de plantas de <i>Talauma ovata</i> mantidas em casa de vegetação em condições de capacidade de campo e solo alagado com e sem aeração da água.....	58
Figura 21 - Variação na concentração relativa de oxigênio no meio de incubação de raízes de plantas de <i>Talauma ovata</i> após trinta dias de tratamento em condições de capacidade de campo e alagamento .....	65
Figura 22 - Efeito do alagamento na atividade da enzima desidrogenase alcoólica (ADH) em raízes de plantas de <i>Talauma ovata</i> .....	68
Figura 23 - Diagrama ilustrando a possível diferenciação metabólica entre plantas tolerantes e intolerantes ao alagamento. ....	72
Figura 24 - Conteúdo relativo de etanol em raízes de plantas alagadas de <i>Talauma ovata</i> com relação a plantas mantidas na capacidade de campo.....	75
Figura 25 - Consumo de oxigênio pelo sistema radicular de plantas de <i>Talauma ovata</i> mantidas em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água. ....	79
Figura 26 - Liberação de CO <sub>2</sub> pelo sistema radicular de plantas de <i>Talauma ovata</i> mantidas em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água. ....	80

## LISTA DE TABELAS:

- Tabela 1** - Análise química de solo coletado junto ao córrego que atravessa a área de estudo, município de Brotas, SP ..... 11
- Tabela 2** - Análise física de solo coletado junto ao córrego que atravessa a área de estudo, município de Brotas, SP ..... 12
- Tabela 3** - Porcentagem de aerênquima, determinada pelo método do picnômetro, verificada em raízes de *Talauma ovata* mantidas em condições de capacidade de campo e alagadas ..... 61
- Tabela 4** - Porcentagem de recuperação da enzima ADH durante sua extração ..... 67
- Tabela 5** - Quociente respiratório de segmentos apicais de raízes de *Talauma ovata* mantidas em condições de capacidade de campo e alagadas. .... 81

## RESUMO:

O estudo de uma população de *Talauma ovata*, em uma mata de brejo no município de Brotas revelou que ela apresenta um padrão de distribuição contagioso, restrito aos locais de solo hidricamente saturado. Trata-se de uma população com predomínio de indivíduos jovens, e uma distribuição de classes de tamanho gradualmente decrescente, indicando ser capaz de regenerar-se a partir de sementes.

A capacidade da espécie ocorrer em locais encharcados deve-se principalmente à tolerância das plântulas à anaerobiose do sistema radicular, uma vez que as sementes são incapazes de germinarem em solo alagado. As sementes são dispersas na época mais seca e germinam dando origem a plântulas que toleram o estresse por excesso de água, típico da estação chuvosa.

Várias respostas estão envolvidas no mecanismo de tolerar tanto a falta de oxigênio no solo, quanto às consequências desta para o metabolismo do sistema radicular. Alterações morfológicas, como hipertrofia de lenticelas e da base do caule, formação de raízes adventícias e de novas raízes durante o alagamento, ocorrem. Estas raízes novas são anatomicamente diferentes das originais, pois apresentam maior porosidade. As alterações morfo-anatômicas possibilitam a difusão do  $O_2$  da parte aérea para o sistema radicular. O oxigênio difundido até as raízes pode proporcionar uma maior produção energética pela respiração aeróbica, fornecendo energia para outros processos que mantêm a viabilidade da planta.

Alterações metabólicas também contribuem para a sobrevivência ao estresse. A atividade da ADH é acelerada, proporcionando maior produção de ATP, e o seu produto, o etanol, parece ser eliminado antes de atingir níveis tóxicos. O aparato respiratório não é comprometido, o que possibilita a retomada das atividades quando a condição aeróbica é restaurada.

Assim, a espécie *Talauma ovata* apresenta adaptações que evitam um estresse pronunciado, assim como adaptações que permitem à planta sobreviver à saturação hídrica do solo.

## SUMMARY

The population of *Talauma ovata* (Magnoliaceae) studied in a swampy gallery forest area in the municipality of Brotas, State of São Paulo (48° 08' W; 22° 08' S), presented a contagious distribution pattern, with individuals densely concentrated in shallower and waterlogged areas. The demographic study carried out showed that the age structure of the population follows the inverted J pattern, showing the importance of seed germination and seedling establishment for the maintenance of the population.

Seedlings and adults aggregation in low lying areas, where the water table is at, or above, soil surface a large part of the year, is due to the flooding tolerance of seedlings, because the seeds do not germinate in waterlogged soils. Seed dispersion and germination take place in the drier periods of the year, when the water table is just below soil surface.

Waterlogging induces morpho-anatomic responses, such as the hipertrophy of lenticels and of the base of the trunk, associated with the development of new tap roots as well as adventitious roots with a higher percentage of aerenchyma. These responses resulted in a measured increase in oxygen diffusion from the aerial part to the root system. Aeration of the root system may keep its metabolism partially aerobic, with a higher energetic production than a fully anaerobic metabolism.

Metabolic responses include an enhance of the fermentative pathway, with an increase in ADH activity and of the level of ethanol in the root system. Nevertheless, ethanol diffusion to the surrounding environment keeps the internal level below toxic concentrations. The respiratory apparatus is well preserved and therefore able to resume aerobic respiration as soon as the stress is over.

The compromise between metabolic and morpho-anatomic changes is vital to keep the viability of the seedlings in waterlogged sites, and the success of *Talauma ovata* in swampy areas of gallery forest. *T. ovata* is always among the ten most important trees in the phytosociological surveys carried out in these kind of environment in SE Brazil.

## 1. INTRODUÇÃO:

A vegetação natural do Estado de São Paulo, está hoje, extremamente reduzida (CONSEMA, 1985), restando somente áreas que estão sob proteção em formas de parques e reservas, ou então em encostas íngremes, que são locais de pouco acesso. Apesar de protegidas pela legislação federal, as matas ciliares sofreram uma grande devastação, e ainda vêm sendo substituídas principalmente por culturas de cana de açúcar (Rodrigues, 1989). Em decorrência dessa devastação, muitos projetos de recomposição das áreas degradadas têm sido propostos e executados (Kageyama et alii, 1992).

O papel ecológico desempenhado pelas matas ciliares, é fundamental. O seu desmatamento acarreta, além dos danos para com a própria vegetação, o assoreamento dos rios, ou de reservatórios (pela deposição de sedimentos), ou mesmo a perda cada vez maior de terra usada para agricultura. A presença da vegetação proporciona a estabilização de áreas de solo marginais, devido ao emaranhado radicular, funcionando, também, como filtro tanto de nutrientes de solo carreado pelo escoamento de água das chuvas, como de fertilizantes e ou pesticidas das culturas próximas. Desta forma, há a manutenção da qualidade da água do rio. Proporciona também, habitat e sustento para a fauna silvestre ribeirinha e aos organismos aquáticos (Salvador, 1987; Lima, 1989).

A mata ciliar é um ecossistema cujas condições microclimáticas são peculiares, devido à presença dos grandes corpos de água. A inundação periódica ocasionada pelas chuvas, a deposição de sedimentos, a flutuação do lençol freático, variações microtopográficas entre outras, são características que proporcionam um processo de seletividade, que determina as espécies vegetais capazes de ocuparem as áreas sob influência direta dos rios (Kozlowski, 1984a; Joly, 1986; Rodrigues, 1989).

Das muitas influências que o rio pode exercer sobre a vegetação, uma das mais importantes é a saturação hídrica do solo. Esta pode ocorrer por extravazão do rio ou elevação do

lençol freático. Uma visão clara desta importância, pode ser constatada na menor diversidade florística encontrada nas matas de brejo com relação às matas ciliares, e destas com as matas de planalto (Leitão Filho, 1982).

A diferenciação entre matas ciliares e matas de brejo, é baseada na presença e constância da água no solo. Em mata ciliar esta é periódica e nas matas de brejo permanente, a não ser na estação seca (Leitão Filho, 1982). Vale ressaltar que o termo mata ciliar está sendo usado no seu sentido amplo, relacionado com a vegetação sujeita à influência do rio. No entanto, poderia-se usar mata ripária ou mata de galeria, caso a vegetação contígua tenha, ou não, respectivamente, fisionomia florestal. Na situação de mata ripária, esta pode ser floristicamente distinta da mata adjacente, dependendo da influência do curso d'água, pelas cheias ou flutuação do lençol freático (Mantovani, 1989a; Rodrigues, 1989 e 1991).

Outro fator que corrobora com a seletividade imposta pela condição de solo hidricamente saturado é a grande semelhança florística observada nas poucas manchas de mata de brejo remanescentes e estudadas no estado de São Paulo. Destacam-se as espécies *Calophyllum brasiliensis*, *Tapirira guianensis*, *Talauma ovata*, *Protium heptaphyllum*, *Geonoma brevispata* (Leitão Filho, 1982; Mathes et alli, 1990; S. M. Silva; M. C. M. Marques & A. Salino, com. pess.; J. Y. Tamashiro, com. pess.).

Já, em matas ciliares, como não há água superficial em caráter permanente, outros fatores podem vir a determinar a composição florística. Rodrigues (1991) analisou comparativamente a composição florística entre sua área de estudo e quatro outras áreas de formação florestal sobre solo aluvional. Observou a existência de uma grande heterogeneidade tanto florística quanto estrutural, principalmente com relação às espécies características da faixa próxima ao curso d'água. O autor conclui que a heterogeneidade observada é decorrente das características topográficas de cada área, assim como das características próprias dos rios, como calha, volume e velocidade de água. Estas colocações são concordantes com as de Roberts (1987, apud Schiavini, 1992), de que o ambiente pode determinar as espécies

que podem ocorrer, mas não as que irão ocorrer em um determinado habitat.

Desta forma, o principal enfoque direcionado neste trabalho, será com relação ao importante papel exercido pela condição de solo hidricamente saturado nas formações florestais ciliares.

O alagamento do solo elimina os espaços de ar entre as partículas, limitando as trocas gasosas entre o solo e a atmosfera. Em poucas horas, os microrganismos do solo e as raízes consomem todo o  $O_2$  presente na água e deixam o solo submerso praticamente destituído deste gás (Ponnamperuma, 1984). Assim, o alagamento provoca uma série de alterações físicas, químicas e biológicas no solo (Ponnamperuma, 1984) e, conseqüentemente, afeta as raízes que sofrem com estas alterações e, também, com a falta de oxigênio. Um detalhamento de todas estas alterações pode ser encontrado em boas e amplas revisões sobre o assunto (Hook & Crawford, 1978; Kozlowski, 1984b; Crawford, 1987).

A falta de  $O_2$  para as raízes altera seu metabolismo normal, e conseqüentemente pode influenciar o desenvolvimento da parte aérea. Uma das primeiras alterações é a inibição da respiração aeróbica do sistema radicular, proporcionando uma diminuição na produção de energia na forma de ATP. Assim, outras atividades exercidas pelas raízes que dependem de energia vão ser afetadas, como, por exemplo, a absorção de água e nutrientes. A presença da água limita a difusão de produtos do atual metabolismo anaeróbico que podem ser tóxicos se acumulados, como etanol, acetaldeído e etileno. Deve-se considerar, também, que as condições reduzidas do solo podem prejudicar as raízes devido à presença de elementos que passam a estar disponíveis e assim tornarem-se prejudiciais, como  $Fe^{++}$ ,  $Mn^{++}$  (Jackson & Drew, 1984; Ponnamperuma, 1984), ou mesmo pela proliferação de microrganismos. A redução de matéria orgânica pode produzir ácidos orgânicos de cadeia curta que têm efeitos fitotóxicos em sua forma não dissociada, abaixo de pH 4 (Lynch, 1977 e Lee, 1977 ambos apud Crawford, 1982).

Assim, as espécies que ocorrem nestes locais encharcados devem apresentar mecanismos que possibilitem a



adaptação a estas condições adversas. A capacidade de uma espécie ficar sem um recurso e não sofrer diminuição do seu potencial competitivo, durante esta carência temporária, confere à espécie uma considerável vantagem sobre espécies que não dispõem desta adaptação (Crawford, 1992).

Dois enfoques principais são observados na literatura com relação à tolerância ao alagamento. Uma parte dos trabalhos é voltada às alterações morfo-anatômicas decorrentes deste estresse, e outra avalia principalmente os aspectos fisiológicos e bioquímicos modificados pela anaerobiose imposta ao sistema radicular (Joly, 1986). No entanto, uma série de trabalhos correlacionam positivamente estas diversas alterações, que podem conferir maior ou menor grau de tolerância às plantas alagadas.

Levitt (1980) sistematizou a resistência das plantas a estresses ambientais sob três enfoques: as que evitam, as que toleram e as que escapam do estresse. Este último tipo, é uma estratégia apresentada por espécies que são sazonalmente expostas a condições adversas, e que completam seu ciclo de vida antes de serem submetidas ao estresse, mantendo-se presentes sob a forma de sementes ou esporos dormentes. Já, a estratégia de tolerar o estresse e retomar o crescimento somente após a sua remoção, parece ser uma adaptação mais primitiva do que a de evitar o estresse, pois esta, proporciona modificações na planta, que permitem a manutenção do seu crescimento.

Assim, se uma das consequências que as plantas alagadas sofrem é a falta de  $O_2$  para as raízes, espécies que conseguem transportá-lo da parte aérea para o sistema radicular, são capazes de evitar o estresse. Outras que respondem metabolicamente, produzindo energia por outras vias, ou diminuindo a sua demanda, são tolerantes à falta de oxigênio. As alterações não são únicas e exclusivas. Muitas vezes é a combinação de uma série de respostas que as plantas apresentam, morfológicas e metabólicas que permitem a sobrevivência e o crescimento de espécies tropicais em ambientes anaeróbicos (Joly, 1991).

Elucidar o tipo de estratégia que as espécies tolerantes apresentam para ocuparem locais propensos à inundação

é uma abordagem interessante do ponto de vista ecofisiológico, e pode fornecer subsídios essenciais aos projetos de recomposição de vegetação. Para este propósito, revegetar áreas degradadas, não basta plantar espécies já observadas em locais próximos, sem saber se nas condições iniciais da implantação, estas vão conseguir se estabelecer e se desenvolver. É importante o conhecimento ecofisiológico das espécies.

Não só as raízes ou rizomas são submetidos às condições de solo hidricamente saturado. Sementes também podem ser dispersas pela água, ou caírem em solo encharcado. Como a semente é o meio pelo qual o novo indivíduo é dispersado, ela ocupa uma posição crítica na história da vida das plantas superiores (Crawford, 1992).

A estrutura populacional de uma espécie, ou seja, o conjunto de suas características genéticas e demográficas, é resultante das ações e interações de mecanismos evolutivos e ecológicos (Martins, 1987). Desta forma, é imprescindível o conhecimento do comportamento populacional e suas relações com a comunidade e o ambiente.

O recrutamento de plântulas na mata, depende da probabilidade da chegada da semente e da sua sobrevivência no ambiente de mosaico da vegetação (Mantovani, 1990). Estudar padrões de distribuição e os fatores que os influenciam, revelam informações importantes sobre a dinâmica florestal. Aidar (1992) observou que *Centrolobium tomentosum*, uma espécie heliófita, dependente de clareiras, apresenta um padrão de distribuição agregado que, para o caso de plântulas, é devido ao padrão de dispersão dos frutos. Já, a dispersão contagiosa dos adultos, decorre, também, da existência de reprodução vegetativa e agrupamentos em clareiras que a espécie apresenta.

Estudos sobre a fenologia também proporcionam o conhecimento de aspectos muito importantes (Bawa & Ng, 1990). A época da frutificação e dispersão de sementes, a intensidade e periodicidade da queda de folhas, assim como as exigências microambientais são características intrínsecas de cada espécie, importantes no desenvolvimento das formações florestais.

Rodrigues (1991) demonstrou através de resultados obtidos por vários autores, a importância que os fatores cobertura e serapilheira podem exercer sobre a composição florística em formações ripárias. Aspectos positivos como o incremento de nutrientes no solo, devido à rápida decomposição do folheto na beira do rio, ou mesmo a restrição que a serapilheira pode proporcionar para a germinação de espécies pioneiras, devido ao sombreamento das sementes, devem ser considerados (dados foram observados para regiões de clima temperado mas que podem ocorrer nas formações semidecíduas).

Estudos populacionais, que enfocam padrões espaciais, crescimento e suas correlações, também são de grande valia fornecendo informações autoecológicas para cada espécie. Merecem destaque os trabalhos de Moreira (1987) e Santos (1991) para espécies de cerrado, entre outros, os de Lieberg (1990), Fisher (1990), Schiavini (1992) e Aidar (1992) com espécies de mata ciliar.

Muito do conhecimento das respostas ecofisiológicas apresentadas por plantas quando alagadas, vem de estudos com espécies herbáceas, de interesse econômico-agrícola, ou de arbóreas de clima temperado. Apesar das grandes extensões de áreas inundáveis no Brasil, como o complexo do Pantanal e as matas de várzea e igapó na Amazônia, poucos estudos tem sido feitos. Entretanto, como o alagamento na região temperada ocorre durante o inverno, quando as plantas estão com seu metabolismo diminuído, os padrões de respostas devem ser diferentes das espécies tropicais, que passam por períodos de anaerobiose do sistema radicular durante o verão úmido, a estação mais propícia para o crescimento (Joly, 1991).

A avaliação da tolerância à inundação de algumas espécies brasileiras (Joly, 1982, 1993a) evidenciou esta diferença comportamental entre espécies de clima temperado e tropical, em termos de padrões de respostas. Desta forma, torna-se importante aumentar o conhecimento da ecofisiologia de espécies tropicais. Assim, a partir de um conhecimento prévio da importância da espécie *Talauma ovata* em ambientes de solo hidricamente saturado, e especialmente na área de estudo no

município de Brotas, esta espécie foi estudada quanto aos diversos aspectos do seu metabolismo.

Este estudo fez parte do Projeto "Estudos, preservação e recuperação das matas ciliares da Bacia do rio Jacaré-Pepira, Estado de São Paulo, Brasil, Brotas, SP."

## 2. OBJETIVOS:

Foram objetivos do presente trabalho:

Avaliar o comportamento populacional de *Talauma ovata* St Hil. em uma área de mata de brejo, investigando o padrão de distribuição da população e sua relação com a microtopografia e flutuação do lençol freático. Definir a estrutura de tamanho da população, e coletar informações sobre o crescimento de indivíduos na mata. Fornecer subsídios que possam auxiliar projetos de recomposição de vegetação ciliar.

Estudar a fisiologia da germinação das sementes de *Talauma ovata* e correlacioná-la com as possibilidades de germinação e estabelecimento no seu ambiente.

Determinar as estratégias adaptativas que a espécie apresenta para ocupar áreas de solo permanentemente encharcado, avaliando vários aspectos do seu metabolismo, assim como alterações morfo-anatômicas.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS:

#### 3.1. CARACTERIZAÇÃO DA ESPÉCIE:

*Talauma ovata* St. Hil. é uma espécie da família das Magnoliaceae, comumente conhecida como baguaçu, pinha do brejo, magnólia do brejo, fruta de pau e pau-pombo.

Árvore alta e esbelta, com 20 a 30 m de altura. Tronco reto e cilíndrico, casca quase lisa, marrom. Ramificação cimosa, tortuosa, formando copa ampla, densa e arredondada (Reitz et alli, 1978). Folhas simples, alternas, ovadas, glabras, com suas gemas protegidas por catáfilos unidos ao pecíolo em toda sua extensão, que ao caírem deixam uma cicatriz adaxial (Lozano-Contreras, 1990). Flores isoladas, axilares, grandes, acíclicas, de cor branca, estames laminares, acuminados, carnosos, gineceu hemisférico, 68-71 carpelos unidos, formando um só órgão; são cantarófilas (Gibbs et alli, 1977). Fruto capsular, lenhoso, grande e deiscente.

Planta perenifólia, heliófita, seletivamente higrófito, ocorrendo desde o sul de Minas Gerais até o norte do Rio Grande do Sul (Lorenzi, 1992), característica de planícies aluviais ao longo de rios e várzeas úmidas (Reitz et alli, 1978). Ocorre também no Distrito Federal (I. Schiavini, com. pess.).

Produz muitos frutos regularmente, com numerosas sementes (1-2 por carpelo) com sarcotesta avermelhada, que são dispersas por pássaros (Rodrigues, 1992). Possuem germinação epígea.

Esta espécie tem sido comumente recomendada para programas de recomposição florestal (Reitz et alli, 1978; Salvador, 1987).

### 3.2. DESCRIÇÃO DA ÁREA:

#### 3.2.1. LOCALIZAÇÃO:

A área de estudo é um remanescente de mata ciliar, com aproximadamente 7 ha, à beira do ribeirão Gouveia, um afluente do rio Jacaré Pepira, no município de Brotas, SP (48°08'W; 22°08'S a 470 m de altitude). O trecho estudado faz parte de uma propriedade particular, localizada nas cercanias do Viveiro Municipal de Brotas. Várias intervenções antrópicas foram feitas no interior da mata, primeiro na busca de água para o abastecimento da cidade e hoje para abastecer os tanques de piscicultura do viveiro. Certos trechos da mata permanecem constantemente encharcados, devido à presença de pequenos córregos que proporcionam um aspecto brejoso, inclusive com composição florística peculiar a este tipo de formação. Como o estudo foi desenvolvido neste trecho, todas as considerações serão relacionadas à mata de brejo principalmente, no entanto inserida no contexto de mata ciliar.

A mata é constituída por três estratos, onde o arbóreo superior atinge 15 m de altura e é composto principalmente pelas espécies *Calophyllum brasiliensis*, *Protium heptaphyllum*, *Tapirira guianense*, *Talauma ovata*, *Podocarpus sellowii* e *Pera obovata*. O estrato médio, arbustivo-arbóreo, é representado principalmente pelas famílias Moraceae, Rubiaceae, Myrtaceae e Palmae. Representantes das famílias Rubiaceae, Melastomataceae e muitas espécies de pteridófitas compõem o estrato herbáceo, mais desenvolvido em locais de menor umidade do solo (S. M. Silva; M. C. M. Marques & A. Salino com. pess.).

#### 3.2.2. CLIMA:

O clima de região, segundo o sistema de Koeppen, é classificado como Cwa, apresentando inverno seco (Setzer, 1966 apud Aidar, 1992).

O balanço hídrico para a Bacia do rio Jacaré-Pepira, realizado para o período de 1956 a 1982 na região de Jaú ( $\pm$  35 km da área de estudo)(Aidar, 1992), indica que dezembro é o mês mais chuvoso (média de 225 mm) e agosto o mês de menor pluviosidade (média de 24 mm), sendo a precipitação média anual de 1345 mm.

### 3.2.3. SOLO:

O solo da mata, junto à área de estudo e próximo aos córregos, é do tipo arenoso, tem o pH levemente ácido, como pode ser observado na Tabela 1.

**TABELA 1 - Análise química do solo junto ao córrego que atravessa a área de estudo, município de Brotas, SP.**

(Analisado pelo Laboratório Agronômico S/C LTDA - Campinas)

AMOSTRA profundidade (m)	pH		%	P (ppm)			mEq/100ml TFSA				
	CaCl <sub>2</sub>	água		M.D	*	**	K*	Ca	Mg	Al	H
0.0 - 0.25	4.5	5.1	1.3	4.5	3.5	0.02	0.4	0.2	0.5	5.9	7
0.25 - 0.50	4.5	5.1	1.3	6.6	5.9	0.01	0.4	0.2	0.4	6.0	7
0.50 - 0.80	4.1	5.0	5.4	6.3	4.7	0.02	0.3	0.2	1.5	7.3	9.3
solo*	4.1	5.0	15.6	3.6	2.3	0.09	0.9	0.4	1.8	7.0	10.2

solo\*: solo de barranco coletado acima do córrego

Extratores: \* Melich

\*\* Resina aniônica



**TABELA 2 - Análise física do solo junto ao córrego que atravessa a área de estudo, município de Brotas, SP.**

(Analisado pelo laboratório Agrônômico S/C LTDA - Campinas)

AMOSTRA	Composição granulométrica (%)					Densidades		Classe	Sub-classe
	AREIAS		limo	argila	cascalho	aparente	real		
PROFUNDIDADE (m)	grossa	fina							
0.0 - 0.25	71.4	19.3	1.1	8.2	0.0	1.2	2.56	limo arenoso	arenoso
0.25 - 0.50	73.2	23.4	1.1	2.3	0.0	1.2	2.56	limo arenoso	arenoso
0.50 - 0.80	66.3	23.5	6.8	3.4	0.0	1.2	2.53	limo arenoso	arenoso
solo*	49.1	23.1	14.8	13.0	0.0	1.2	2.47	limo arenoso	arenoso barrento

solo\*: solo de barranco coletado acima do córrego

### 3.3. DEMARCAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO:

Foram instaladas 24 parcelas contíguas, de 10 X 15 m, dispostas em três fileiras, totalizando uma área de 0.36 ha no trecho brejoso da mata ciliar. Em cada vértice das parcelas foi colocada uma estaca de madeira, sendo que a estaca inferior esquerda recebeu uma plaqueta numerada. A delimitação de cada parcela foi feita através de barbante plástico, sendo cada uma subdividida em 6 subparcelas de 5 X 5 m, para facilitar a localização precisa de todos os indivíduos de *Talauma ovata*.

### 3.4. AMPLITUDE DE FLUTUAÇÃO DO LENÇOL FREÁTICO E LEVANTAMENTO TOPOGRÁFICO:

Com o intuito de avaliar a distribuição espacial dos indivíduos em relação ao nível do lençol freático, foram instalados 5 pontos de perfuração no solo, para o acompanhamento

de sua flutuação . As perfurações foram feitas com um trado, até atingir o lençol freático ou a profundidade de 1.5 m. Para evitar o desmoronamento e soterramento da perfuração, foi introduzido no local, um cano de PVC, com 10 cm de diâmetro, e com orifícios laterais para permitir o fluxo de água. O cano foi vedado na sua extremidade superior para evitar a entrada de água e "entulhos".

A fim de acompanhar a variação topográfica na área amostrada, as perfurações foram feitas em intervalos de 15 m, ao longo da fileira central de parcelas. As medidas da profundidade do lençol freático foram feitas quinzenalmente, utilizando-se uma vara graduada. A amplitude de sua flutuação foi comparada com os valores mensais de precipitação, obtidos para o mesmo período de medidas, junto ao Instituto Agrônômico de Campinas - Estação Meteorológica de Jaú.

O levantamento topográfico foi, em cotas de 0.2 m, foi feito por José Reinaldo Espigolon, utilizando um teodolito PZO-I.

### **3.5. DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DAS PLANTAS:**

Para o estudo do padrão de distribuição espacial da população de *T. ovata*, todos os indivíduos localizados nas parcelas foram identificados com plaquetas numeradas e tiveram suas coordenadas anotadas. Para isto, com o uso de uma trena, foi medida a distância de cada indivíduo com relação aos eixos paralelo e perpendicular formados pela delimitação das parcelas.

### **3.6. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO:**

Durante o período de abril a agosto de 1991, todos os indivíduos de *T. ovata* marcados, tiveram a altura e diâmetro da base do caule anotados. As plantas com mais de 2 m tiveram a altura estimada, enquanto que a das menores foi medida com um metro duplo. Considerou-se, no caso de vários ramos em desenvolvimento, a posição da gema apical mais elevada. O

diâmetro foi medido através de um paquímetro, ou calculado a partir do valor da circunferência.

Em junho de 1992, os indivíduos menores que 2.0 m tiveram novamente a altura e o diâmetro da base do caule registrados para avaliação do crescimento. Foram anotadas, também, estas medidas e as coordenadas dos indivíduos que germinaram durante o período de agosto de 1991 a junho de 1992, para determinação da taxa de recrutamento.

### 3.7. ESTUDOS COM SEMENTES:

Para a realização dos testes descritos a seguir, foram coletados vários frutos de diferentes indivíduos, na área de estudo em Brotas, na Reserva Municipal de Santa Genebra e em uma mata de brejo, estas duas situadas no município de Campinas. Os frutos foram deixados em local aberto até que abrissem naturalmente ( $\pm 3$  dias) e as sementes, com o arilo (sarcotesta) avermelhado, foram retiradas.

Antes de iniciar os tratamentos, as sementes foram lavadas em solução 8% de hipoclorito de sódio, e posteriormente em água destilada. Todos os testes foram acompanhados em Germinador FANEN, com luz branca contínua e temperatura de  $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$ .

#### 3.7.1. A GERMINAÇÃO:

O potencial germinativo das sementes de *T. ovata* foi avaliado nos seguintes tratamentos:

- sementes com arilo no claro
- sementes sem arilo no claro
- sementes sem arilo escarificadas no claro
- sementes com arilo no escuro
- sementes sem arilo no escuro
- sementes sem arilo escarificadas no escuro

Cada tratamento constou de 5 repetições com 10 sementes, colocadas para germinar em placas Gerbox (10 X 10 cm), sobre papel de filtro umedecido. A escarificação foi feita com um bisturi, removendo-se parcialmente a casca da semente.

A condição de escuro foi proporcionada pelo envolvimento das placas Gerbox em 3 sacos de polietileno pretos, sendo o experimento montado e acompanhado em câmara escura, com luz verde de segurança.

O aparecimento da radícula foi utilizado como critério de germinação.

### 3.7.2 GERMINAÇÃO SOB ANOXIA:

A tolerância da semente à anoxia, refletida na capacidade de germinar sob esta condição, foi investigada. Os tratamentos abaixo foram montados em placas Gerbox contendo areia (camada de 2 cm), em 5 repetições com 20 sementes cada:

- úmido com arilo
- úmido sem arilo
- úmido sem arilo escarificada
- alagado com arilo
- alagado sem arilo
- alagado sem arilo escarificada

A condição úmida significava molhar a areia sem deixar água acumulada. Já, a condição alagada significava manter uma camada de  $\pm 0.5$  cm de água acima da areia, na qual as sementes ficaram imersas, sendo que a água foi trocada semanalmente.

### 3.7.3. VIABILIDADE DAS SEMENTES:

A viabilidade natural das sementes, e após um período sob anoxia, foi averiguada nos seguintes tratamentos, com duração de 5, 10 e 30 dias:

- sementes sem arilo armazenadas a seco
- sementes sem arilo armazenadas em água
- sementes sem arilo escarificadas e armazenadas em água

Para isto, 9 grupos de 100 sementes foram colocados dentro de 9 béqueres mantidos no germinador (a seco e com água) a  $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$ . Após o período de tratamento, as 100 sementes de cada béquer foram distribuídas em 5 placas Gerbox com papel de filtro e postas para germinar em condições aeróbicas em condições anaeróbicas.

### 3.7.4. METABOLISMO DAS SEMENTES EM ANAEROBIOSE: O CONTEÚDO DE ETANOL:

A formação de etanol em sementes submetidas à anaerobiose foi avaliada de acordo com a metodologia descrita por Bernt & Gutmann (1974) nos seguintes tratamentos, com duração de 6 h, 12 h, 1, 5, 10 e 15 dias:

- sementes não embebidas
- sementes embebidas
- sementes alagadas

Entre 4 a 6 sementes foram utilizadas, em 3 repetições, para que se obtivesse 0.5 a 1.0 g de material vegetal para análise da produção de etanol. O excesso de água foi absorvido, as sementes foram pesadas, e rapidamente colocadas em um almofariz gelado. A desproteínização foi proporcionada pela maceração das sementes em 10 ml de  $\text{HClO}_4$  6%, com um pouco de areia grossa para proporcionar maior atrito.

A seguir, o homogeneizado foi centrifugado a 4400 g por 15 minutos a  $0^{\circ}\text{C}$ . O sobrenadante foi guardado em geladeira e o precipitado ressuspenso em 10 ml de água destilada, e novamente

centrifugado. A neutralização do  $\text{HClO}_4$  foi feita pelo acréscimo de 7 gotas de corante alaranjado de metila (methyl orange) ao volume final do sobrenadante, seguido pela adição de  $\text{K}_2\text{CO}_3$  5M até mudança de cor (rosa para amarela). Desta maneira, ocorre a precipitação de perclorato de potássio, um sal, que após uma hora em geladeira é decantado. O sobrenadante foi cuidadosamente removido, o volume aferido e a amostra congelada.

Antes de proceder a análise enzimática, as amostras foram descongeladas e centrifugadas a 2000 g por 10 minutos a  $0^\circ\text{C}$  para eliminar partículas em suspensão.

A quantificação de etanol no extrato foi determinada enzimaticamente, pelo registro da redução de NAD a NADH a 340 nm, em espectrofotômetro BECKMAN DU - 65.

O ensaio final continha 1.9 ml de tampão pirofosfato pH 8.8, 1.0 ml de extrato, e 0.1 ml de solução de NAD (24 mM). A reação foi iniciada com a adição de 0.01 ml de ADH comercial (10 mg/ml).

Os cálculos da quantidade de etanol no extrato foram feitos com base na estequiometria proporcional da reação:



Sabe-se que a 340 nm, em uma cubeta com 3.0 ml a redução de 1.0 micromol de NAD a NADH proporciona uma variação de 2.07 na absorbância. Então, a partir da variação na absorbância obtida com a amostra, divide-se o valor por 2.07 e obtem-se a quantidade de NAD reduzido com a formação de acetaldeído, a partir do etanol presente. Desta forma determina-se a quantidade deste metabólito, para 1 ml de extrato utilizado..

### 3.8. ESTUDO COM PLÂNTULAS EM CASA DE VEGETAÇÃO:

Em julho de 1991, vários frutos de *T. ovata* foram coletados no município de Brotas, e as sementes foram postas para germinar para a obtenção de plântulas. Estas foram transplantadas

para sacos de polietileno preto (3 l) com areia grossa e receberam mensalmente solução nutritiva de Hoagland (Hoagland & Arnon, 1938) diluída a 10%.

Em setembro de 1992, foi montado o experimento em casa de vegetação, para avaliar a tolerância à inundação das plântulas, e os possíveis mecanismos de respostas envolvidos.

O experimento constou de 3 tratamentos:

- plantas controle, não alagadas
- plantas alagadas, sem aeração da água
- plantas alagadas, com aeração da água

As plantas foram mantidas em caixas de eternit (1000 l), sendo que na condição alagada o nível da água permaneceu entre 2 a 5 cm acima do solo. As plantas controle foram regadas duas vezes ao dia. A aeração de uma das caixas foi proporcionada pelo borbulhamento de ar através de uma bomba compressora (Kolhback - 141) com duas saídas de mangueiras distribuídas pela caixa. O acompanhamento da concentração de  $O_2$  nas duas caixas alagadas foi realizado em intervalos de 5 dias, como uso de um sensor de oxigênio (ICM modelo 31100) colocado próximo à superfície da água nas caixas. Durante o experimento foi mantida uma concentração média de 80% de saturação na caixa com aeração, e 50% na sem aeração da água.

Vários parâmetros foram utilizados para avaliar os mecanismos envolvidos na tolerância de plântulas à hipoxia do sistema radicular:

### 3.8.1. AVALIAÇÃO DO CRESCIMENTO E RESPOSTAS MORFOLÓGICAS:

Antes de iniciar o experimento, foi separado um lote de 60 plantas homogêneas. Estas foram divididas em 10 grupos de 6 plantas, onde um destes foi utilizado para obter a média do peso de matéria seca inicial das plântulas (testemunhas do peso inicial). Os nove grupos restantes foram divididos em 3 grupos para cada tratamento, que foram distribuídos nas 3 caixas de eternit, e utilizados para avaliar o crescimento após 30, 60 e

120 dias (60 alagado e 60 na capacidade de campo, ou 120 dias para a condição controle). A incorporação de matéria seca foi utilizada como critério para o crescimento. Para isto, após o tratamento as plantas foram secadas em estufa a 80°C por 48 horas.

Durante o experimento foi feito um acompanhamento do número de folhas, comprimento da parte aérea, diâmetro da base do caule, hipertrofia de lenticelas e formação de raízes adventícias.

### 3.8.2. POROSIDADE RADICULAR:

A formação de tecido aerenquimatoso nas raízes foi avaliada em 3 plantas submetidas a 15, 30 e 60 dias de tratamento, utilizando o método do picnômetro (Jensen et alii, 1969). Este método é baseado no volume de água deslocado pelo espaço de ar na raiz intacta e depois homogeneizada. Para isto, basta conhecer os seguintes pesos e aplicar a fórmula:

- PR = Peso da raiz
- PA = Peso do picnômetro cheio de água
- PR+A = Peso do picnômetro com água e raízes intactas
- PH = Peso do picnômetro com água e raízes homogeneizadas

$$\% \text{ DE ESPAÇOS DE AR} = 100 \times \frac{\text{PH} - \text{PR} + \text{A}}{\text{PA} + \text{PR} - \text{PR} + \text{A}}$$

### 3.8.3. DIFUSÃO DE OXIGÊNIO:

Para avaliar se ocorre difusão de oxigênio da parte aérea para o sistema radicular, foi montado o seguinte sistema: um recipiente com água destilada foi saturado com oxigênio através de borbulhamento de ar por uma bomba de aquário. Uma planta intacta, após ter sido mantida por 30 dias em tratamento



(capacidade de campo, alagada aerada ou não), foi suspensa no recipiente, ficando o sistema radicular imerso na água. Um sensor de oxigênio (ICM modelo 31100) foi mergulhado e uma camada de 1.5 cm de óleo nujol foi depositada na superfície para vedar a entrada/saída de ar. Uma região do caule foi envolvida por um pedaço de parafilm, para evitar o contato do óleo nujol com os tecidos da planta. Um fluxo leve e constante de água no sensor de oxigênio foi mantido através de um agitador de barra magnética. As leituras da concentração de  $O_2$  na água foram feitas em intervalos regulares de tempo até a estabilização (Joly, 1993a).

Durante a avaliação da difusão de  $O_2$  em plantas que foram mantidas alagadas (aeradas ou não), após o período de leituras até a estabilização da concentração de  $O_2$  no recipiente, a porção do caule com lenticelas hipertróficas foi recoberta por lanolina. Com este procedimento, pode-se verificar se estas estruturas interferem na difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes.

Foram feitas duas repetições em plantas controle e 4 nas alagadas aeradas ou não.

#### 3.8.4. ATIVIDADE DA ENZIMA DESIDROGENASE ALCOÓLICA (ADH):

A atividade da enzima desidrogenase alcoólica, que catalisa a formação reversível de etanol a partir de acetaldeído, juntamente com a oxidação de NADH, foi estimada nas raízes de *T. ovata*, de acordo com a metodologia descrita por Baskin & Baskin (1976).

Foram feitas três repetições para cada tratamento, após 6 h, 12 h, 1, 4, 6, 10, 30 e 60 dias. As raízes foram lavadas, cortadas, pesadas e extraídas em 10 ml de tampão Tris - HCl 0,1 M pH 8,0, com 2 - Mercaptoetanol (3.5 ml/L) e  $MgCl_2$  (5 mM), e 0.35 g de polivinilpolipirrolidona (PVPP). O homogeneizado foi filtrado em gaze e centrifugado a 3000 g por 20 minutos a  $0^{\circ}C$ . O sobrenadante teve seu volume medido e foi mantido sob gelo.

A atividade do extrato foi analisada em espectrofotômetro BECKMAN DU 65 pelo registro da oxidação do NADH a 340 nm, seguindo o mesmo princípio de cálculo utilizado para avaliar a quantidade de etanol. O ensaio final continha 1.5 ml de tampão Tris - HCl 0,1 M pH 8.8, MgCl<sub>2</sub> (5 mM), 0.5 ml de NADH (2.4 mM) e 0.5 ml de extrato. A reação foi iniciada com o acréscimo de 0.5 ml de acetaldeído (0.3 M).

A possibilidade de inibição da enzima e a percentagem de recuperação desta durante a extração foram testadas. Para isto, foram utilizadas amostras simples de raiz, amostras simples de enzima comercial (20 µl de solução 10 mg/ml) e amostras de raiz + enzima comercial, que passaram por todo procedimento de extração e análise. A recuperação foi calculada com relação à variação de absorvância obtida pela amostra de raiz + enzima comparada com a somatória da absorvância das amostras só de raiz e só de enzima.

A atividade da enzima foi expressa em µmol por mg de proteína por min, sendo a quantidade de proteína determinada pelo método de Bradford (1976).

### 3.8.5. CONTEÚDO DE ETANOL NAS RAÍZES:

A formação de etanol foi investigada em 3 plantas submetidas a 6 h, 12 h, 2, 4, 6, 10, 30 e 60 dias de cada tratamento.

As plantas foram rápida e cuidadosamente removidas dos vasos, as raízes lavadas no mesmo local, postas em sacos plásticos e mantidas sob gelo para manter uma baixa atividade metabólica, e evitar a evaporação do etanol, se presente. No laboratório as raízes foram enxugadas, cortadas e pesadas, e o procedimento para extração e análise foi o mesmo já descrito para sementes (item 3.7.4.).

### 3.8.6. RESPIRAÇÃO DO SISTEMA RADICULAR:

A respiração das raízes foi medida em respirômetros de Warburg (Crawford, 1977), em 3 plantas submetidas a 2, 10, 30 e 60 dias de cada tratamento. Para isto, as plantas foram cuidadosamente removidas dos vasos. As raízes foram esterilizadas em solução de HgCl 0.02%, e lavadas em água destilada. De cada planta foi retirado 1.0 g de segmentos apicais das raízes, que foi dividido em duas partes de 0.5 g para avaliação do consumo de O<sub>2</sub> e liberação de CO<sub>2</sub>. As raízes foram cortadas em segmentos de 2 a 3 cm, colocadas no respirômetro, juntamente com 2 ml de tampão fosfato pH 5.4 para determinação da liberação de CO<sub>2</sub>. Um pedaço de papel de filtro umedecido com 300 µl de NaOH 20% foi colocado no compartimento central do frasco, para avaliação do consumo de O<sub>2</sub> dos segmentos radiculares.

O aparelho ficava estabilizando por 30 minutos e as leituras no manômetro de Warburg foram feitas durante 3 horas em intervalos de 15 minutos. Dois ou três respirômetros foram montados como controle, contendo somente tampão, para registrar as variações ocorridas por oscilações de temperatura e pressão. A média destes frascos foi descontada na variação dos outros respirômetros. A quantidade de oxigênio consumido e CO<sub>2</sub> liberado é expressa em µl por grama de peso fresco de raiz por hora.

### 3.9. DELINEAMENTO ESTATÍSTICO:

A análise estatística de alguns resultados não foi realizada devido ao número reduzido de repetições. Isto ocorreu para os resultados de porosidade radicular, onde são apresentados a média ± desvio padrão; atividade da enzima ADH, conteúdo de etanol nas sementes e raízes, e difusão de oxigênio.

A análise de variância (F a 5%) e o teste de Tukey (5%) (Sokal & Rohlf, 1979) foram realizados para os experimentos de germinação das sementes, sendo a diferença mínima significativa (DMS) representada por uma barra vertical nos gráficos. A análise

da variância foi realizada após a conversão dos dados de porcentagem de germinação para arcoseno da raiz quadrada da porcentagem.

Os resultados da avaliação do crescimento das plântulas por acréscimo de matéria seca foram avaliados pela comparação das médias  $\pm$  o intervalo de confiança, teste t, a 95 % (Vieira, 1981).

#### 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO:

##### 4.1. AMPLITUDE DE FLUTUAÇÃO DO LENÇOL FREÁTICO E TOPOGRAFIA:

O acompanhamento da flutuação do lençol freático (Fig. 1) foi feito quinzenalmente em 5 pontos na área de estudo, ao longo do gradiente topográfico (Fig. 2). Os resultados são apresentados para a média mensal observada para a profundidade, valor este muito semelhante ao das medidas quinzenais.

PROFUNDIDADE (cm) FLUMOSIDADE (mm)

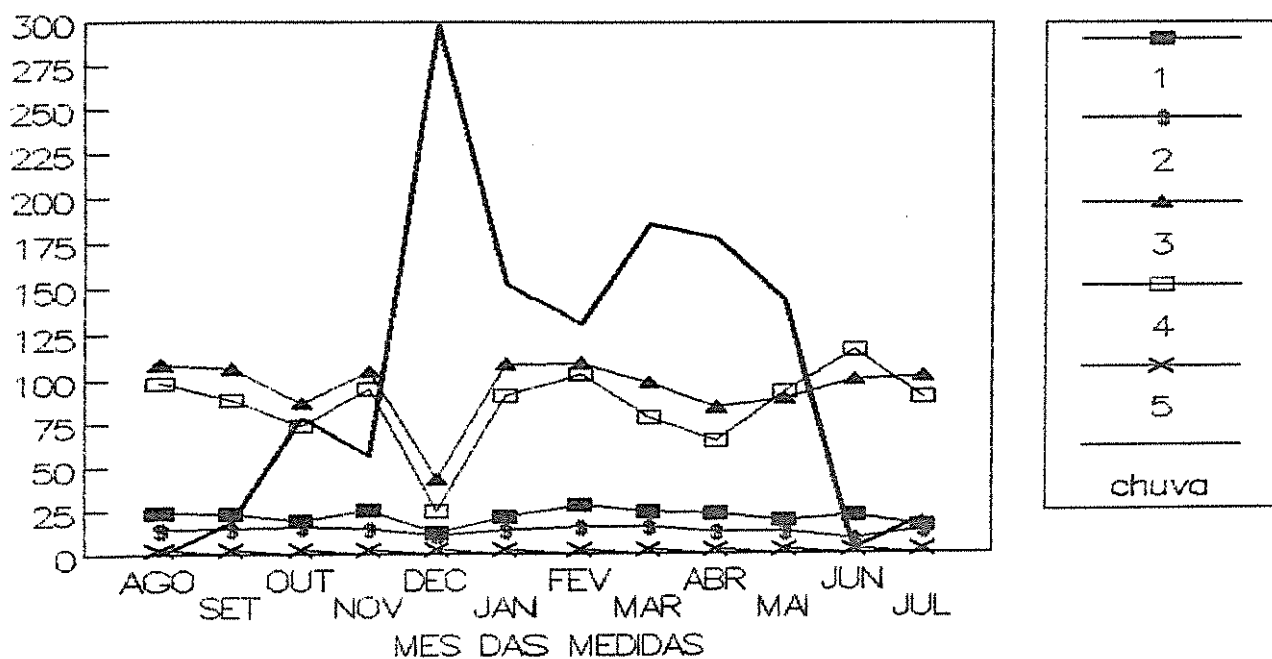


Figura 1 - Amplitude de Flutuação do lençol freático e índice pluviométrico para o período de agosto de 1991 a julho de 1992, em uma mata de brejo no município de Brotas, SP.

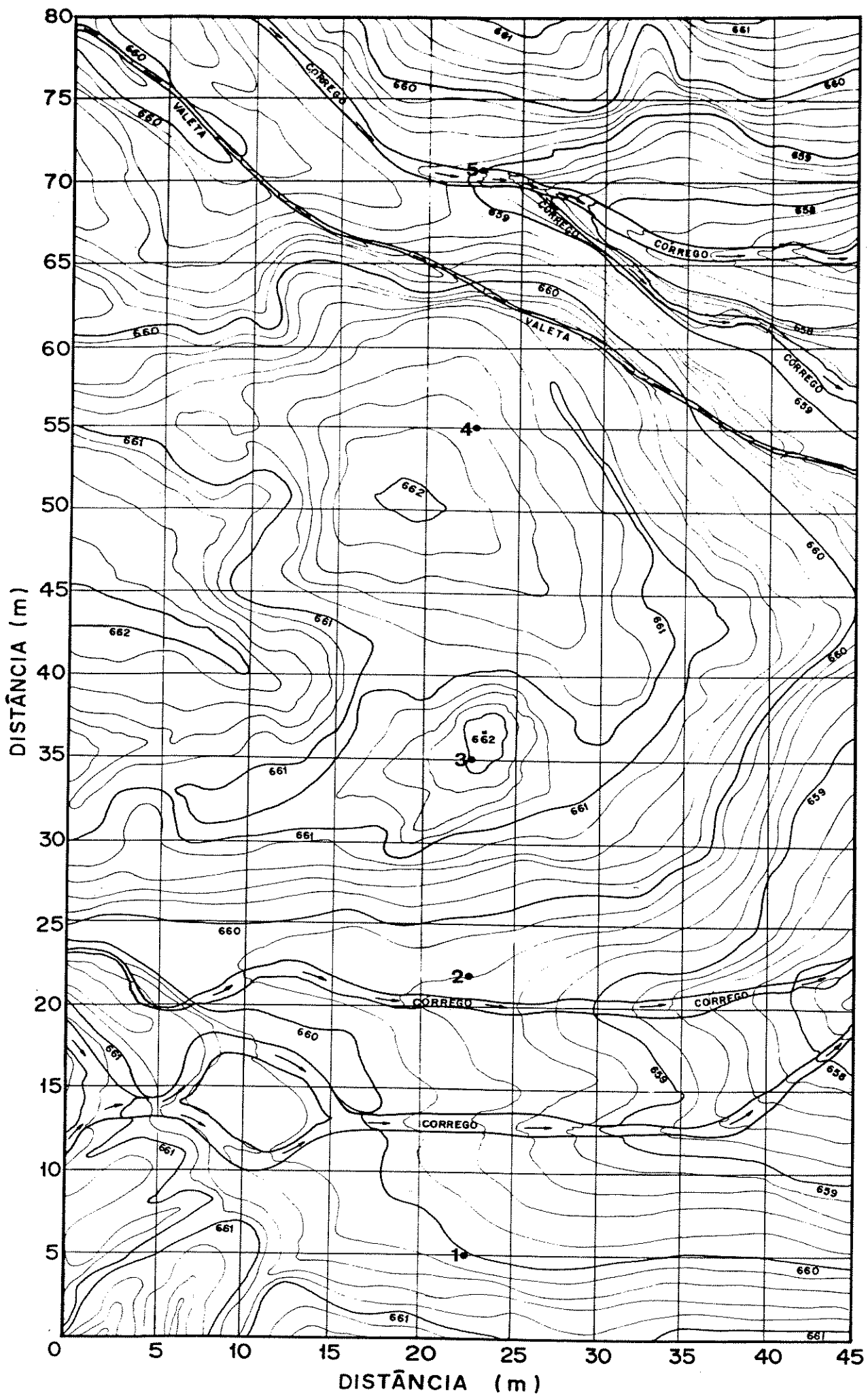
A localização dos 5 pontos de perfuração é indicada na Figura 2.

4.1.1. ANÁLISE DE TERRACENAS E DESEMPENHO DE CORTES EM TALUDES

As análises de estabilidade de taludes foram realizadas considerando o método de Bishop (1957) e o método de Janbu (1973). Os resultados das análises são apresentados na Tabela 2. Os valores de segurança obtidos foram superiores a 1,0, indicando que os taludes são estáveis. A análise de Janbu apresentou valores de segurança mais elevados em comparação com a análise de Bishop.

**Figura 2** - Mapa da topografia e perfil da área de estudo (0,36 ha), município de Brotas, SP. (cotas de 0,2 m)

As análises de estabilidade de taludes foram realizadas considerando o método de Bishop (1957) e o método de Janbu (1973). Os resultados das análises são apresentados na Tabela 2. Os valores de segurança obtidos foram superiores a 1,0, indicando que os taludes são estáveis. A análise de Janbu apresentou valores de segurança mais elevados em comparação com a análise de Bishop.



É importante ressaltar que o lençol freático se tornou mais superficial quando o volume de chuvas aumentava (Fig. 1).

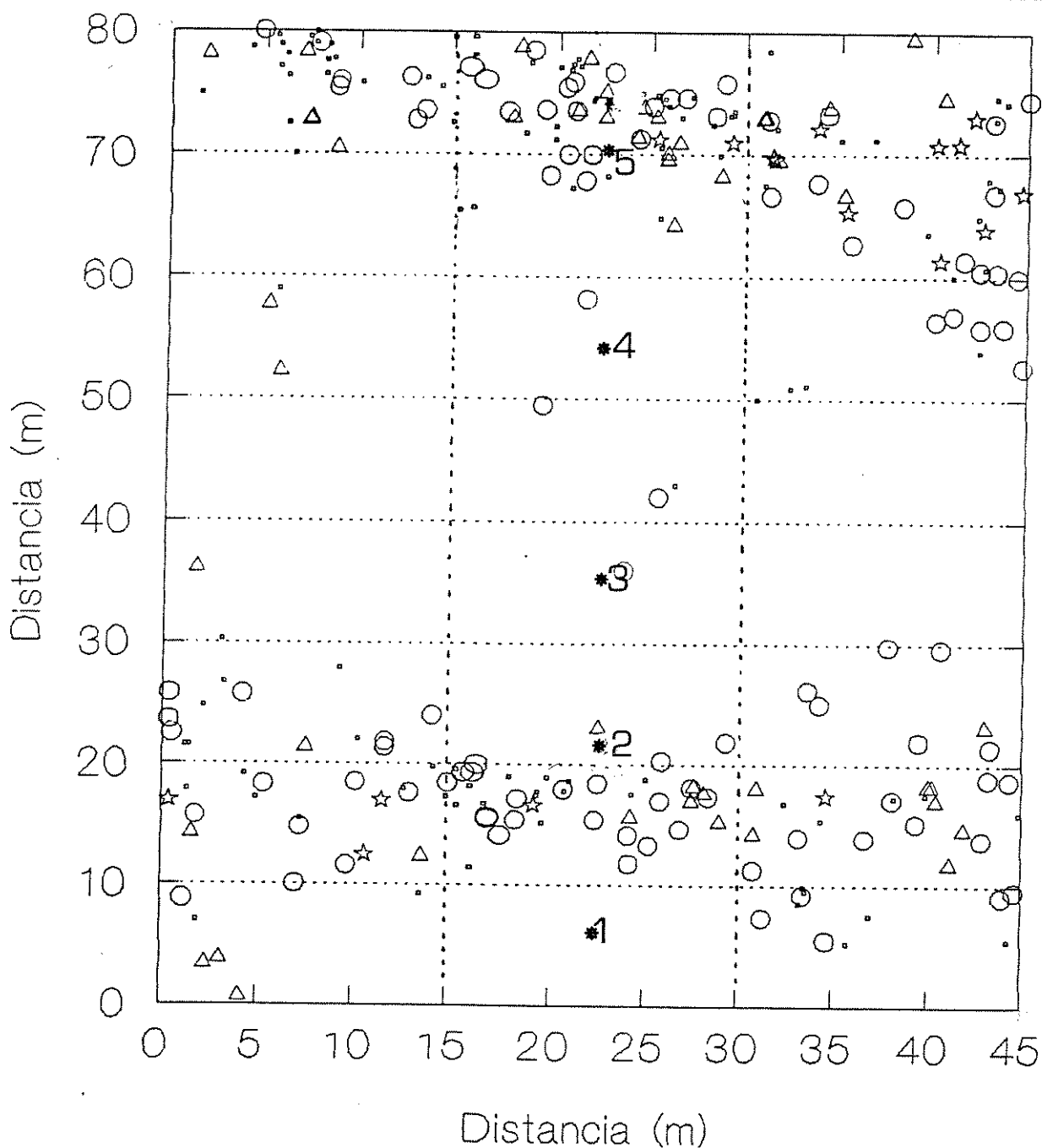
A perfuração dos pontos 1 e 2 atingiu 55 e 48.5 cm de profundidade, respectivamente, e como foi feita durante o mês de julho, um dos mais secos, alcançou o lençol no seu limite de profundidade. A flutuação do lençol freático nestes pontos acompanhou os picos de chuva, chegando a ficar a 10 cm da superfície, e nos meses mais secos a 30 cm (Fig. 1). Para os pontos 3 e 4, situados em cotas terreno mais elevado da mata (Fig. 2), as perfurações foram mais profundas, atingindo 131.5 e 135.5 cm, e o nível médio da profundidade do lençol foi de 98 e 89 cm, respectivamente. Com a elevada precipitação no mês de dezembro, o lençol freático nestes pontos 3 e 4 tornou-se mais superficial, reduzindo sua profundidade em 65 e 80 %, respectivamente. Já, o ponto 5 que foi instalado em local constantemente encharcado, por estar localizado nas cotas mais baixas (Fig. 2) teve o lençol aflorando à superfície ao longo do ano inteiro. Assim, os pontos 1, 2 e 5 situados nas extremidades da área de estudo, são os que apresentaram o lençol freático mais superficial, pouco ultrapassando a profundidade de 30 cm.

Outro fator que influencia a superficialidade do lençol nestes pontos, é a presença de pequenos córregos que atravessam a área de estudo nas suas extremidades (Fig. 2). Esta condição expõe o sistema radicular das plantas a condições de anaerobiose, pois a água ocupa os espaços de ar do solo (Ponnamperuma, 1984). Os resultados observados demonstram que em alguns locais o lençol permanece próximo à superfície, e em outros, ao menos nos meses mais chuvosos pode se elevar. Assim, torna-se um fator importante que pode influenciar o estabelecimento das plantas.

#### 4.2. DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL:

Durante o período de abril a agosto de 1991 foram identificados e mapeados 273 indivíduos de *Talauma ovata* na área de estudo (Fig. 3), refletindo uma densidade de 758 indivíduos





**Figura 3** - Distribuição espacial dos indivíduos de *Talauma ovata* em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP.

Os pontos 1 a 5 indicam os locais de perfuração para avaliação da flutuação do lençol freático. ( $\Delta$ : indivíduos de 0 a 0.20 m;  $\square$ : indivíduos de 0.201 a 2.0 m;  $\circ$ : indivíduos de 2.01 a 10 m;  $\star$ : maiores de 10 m de altura)

por hectare. Do total, 154 tinham menos que 2 m de altura e 119 eram maiores que 2 m.

O padrão de distribuição espacial dos indivíduos, calculado segundo o índice de Morisita (Brower & Zar, 1977), é agregado (3.14), para qualquer estágio do desenvolvimento da planta. Este agrupamento dos indivíduos é claramente observado no campo, uma vez que estes ocorrem predominantemente em locais úmidos, que na área de estudo estão concentrados nas parcelas das extremidades, nas cotas de 658 a 660 m (Fig. 2).

A comparação dos valores obtidos para profundidade do lençol freático (Fig. 1), topografia (Fig. 2) e a distribuição da população estudada (Fig. 3) demonstra que a umidade do solo é o principal fator condicionante da agregação dos indivíduos, uma vez que estes estão distribuídos nas faixas próximas aos pontos 1, 2 e 5, cuja profundidade do lençol é mais superficial.

A predominância de *T. ovata* em ambientes cujo solo é hidricamente saturado é bem conhecida (Leitão Filho, 1982). Este fato é reforçado, também, por observações feitas por Schiavini (1992) em seu estudo em dois trechos de uma mata de galeria da Estação Ecológica do Panga, em Uberlândia, MG. O autor constatou a presença de indivíduos de *T. ovata* somente no trecho em que o lençol freático era mais superficial, sendo que sua profundidade máxima não chegava a 1 m. Este padrão agregado, restrito às parcelas que são encharcadas, pode refletir o resultado de um processo de seletividade ambiental gerado pela flutuação do lençol freático, pela frequência de alagamentos, ou pela estrutura e fertilidade do solo (Kozlowski, 1984a e Joly, 1986)

A presença do lençol freático nas proximidades da superfície ( $\pm 30$  cm) expõe o sistema radicular das espécies vegetais a condições de hipoxia e ou anoxia. Segundo Vartapetian (1978) o encharcamento do solo é restritivo para a ocorrência de espécies vegetais quando leva à anoxia, mesmo que periodicamente. Sendo assim, a capacidade que algumas espécies possuem para ocorrerem em locais sujeitos à anaerobiose, permite-lhes usá-los como um refúgio, livre da competição de espécies não adaptadas (Crawford & Baines, 1977).

Matas ciliares e matas de brejo, ambientes que são periódica e permanentemente encharcados, respectivamente, apresentam menor diversidade florística do que os demais ecossistemas florestais do estado de São Paulo (Leitão Filho, 1982), refletindo a seletividade específica imposta pela saturação hídrica do solo.

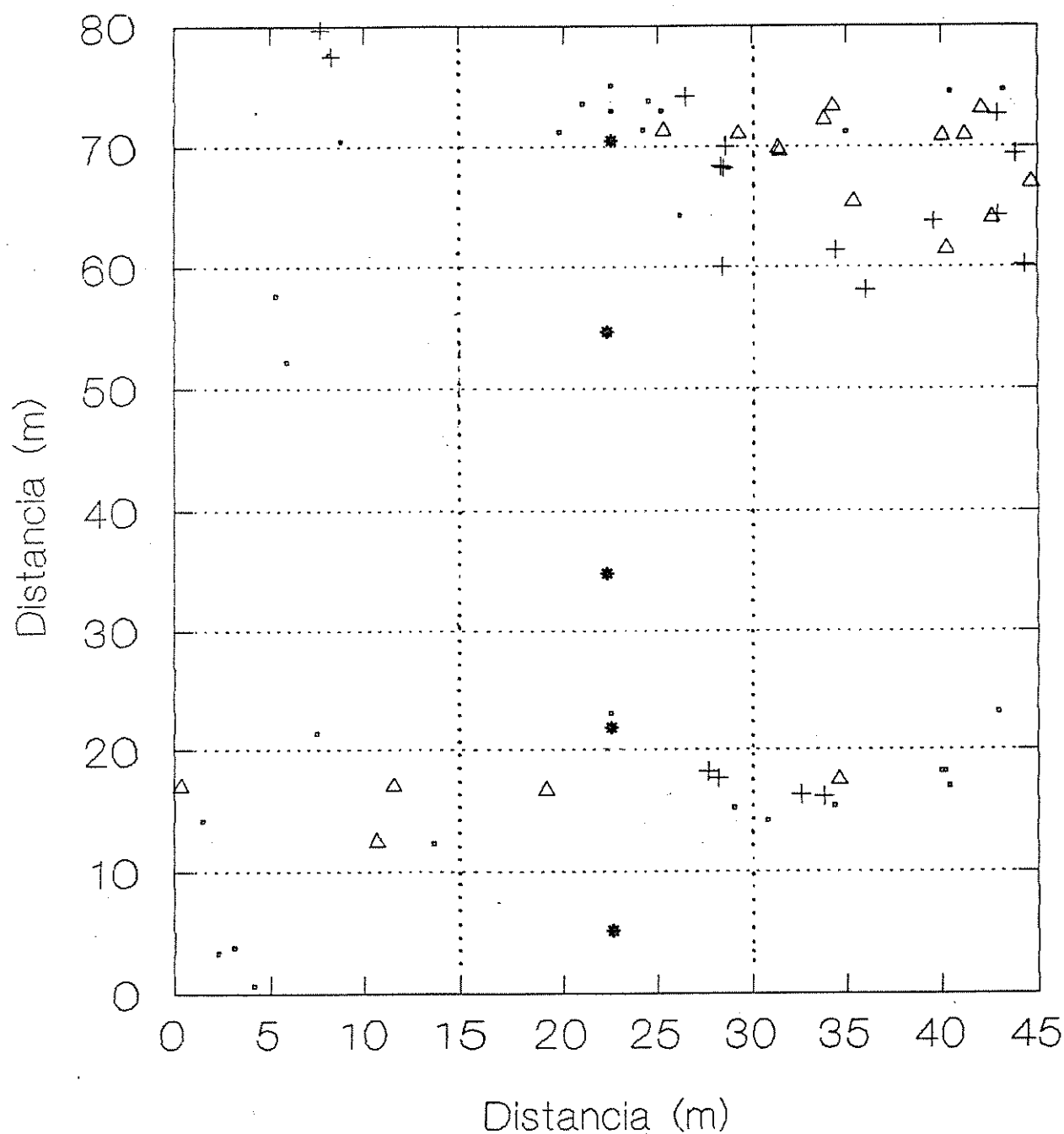
Além da amplitude de flutuação do lençol freático, que é alterada principalmente pela precipitação de chuvas, o curso d'água também exerce influências seletivas. Rodrigues (1991) concluiu que a ação do curso d'água, às margens do rio Passa Cinco em Ipeúna - SP, altera as características edáficas e a dinâmica das espécies, exercendo uma pressão de seleção, que determina as espécies capazes de ocuparem estes locais.

Sendo assim, estudos populacionais, aliados à investigação do comportamento ecofisiológico de espécies adaptadas a estes ambientes são fundamentais para a compreensão da dinâmica de um ambiente pouco preservado no Estado.

#### 4.3. ESTRUTURA E CRESCIMENTO DA POPULAÇÃO:

Em junho de 1992, quando o segundo estudo da população de *Talauma ovata* foi efetuado, constatou-se a morte de 21 indivíduos e a presença de 30 plântulas novas. Isto representa, taxas de 10.98% de natalidade e 7.69% de mortalidade. Esta última concentrou-se principalmente na classe dos indivíduos menores que 20 cm, sendo que não ocorreu morte de nenhum indivíduo de porte arbóreo.

A Figura 4 demonstra a localização espacial dos indivíduos que morreram e dos que foram recrutados de um ano para outro. Plotou-se, também, a posição dos indivíduos maiores que 10 m (altura acima da qual foram observados indivíduos em reprodução), como possíveis árvores parentais, apesar das sementes serem dispersas por pássaros. Pode-se observar, que o maior número de mortes ocorreu nas parcelas localizadas onde o lençol freático manteve-se superficial constantemente (Figs. 1, 2



**Figura 4** - Distribuição espacial dos indivíduos de *Talauma ovata* mortos, recrutados e maiores de 10 m de altura, em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP.

(+: mortos, □: recrutados, Δ: maiores de 10 m)

e 4). Este local estava com uma quantidade de água tão elevada, às vezes, que dificultava até os trabalhos de campo. Como os indivíduos que morreram nestes locais eram plântulas (menores que 15 cm), pode-se sugerir que a sua morte foi causada pela submersão.

Verifica-se também, na Figura 4, que o recrutamento de plântulas, a partir de sementes, ocorreu de uma maneira bem distribuída ao longo dos locais úmidos. Havia indivíduos em idade reprodutiva próximos aos recrutas, e embora ocorra dispersão das sementes por pássaros, há sempre um percentual de sementes que caem próximas às árvores mães. No entanto, estas sementes próximas aos indivíduos adultos reprodutivos não são necessariamente seus descendentes. O estabelecimento de plântulas próximo aos adultos da mesma espécie pode estar condicionado, simplesmente, às condições ambientais favoráveis do local.

A presença de poucos indivíduos nas parcelas mais secas (Fig. 3) e a ausência de plântulas recrutadas nestes locais, podem indicar a necessidade de condições especiais para a germinação de sementes ou estabelecimento das plântulas.

A predominância da mortalidade no estágio de plântulas é esperada, e pode ser justificada por diversos fatores. Um destes, decorre do fato de que o período de maior susceptibilidade das plântulas situa-se logo após o recrutamento, quando deixam de depender das próprias reservas e passam a depender de recursos externos (Cook, 1979 *apud* Moreira, 1987). Estresses por água e herbivoria, também são importantes (Solbrig, 1980 *apud* Mantovani, 1989b). Um outro fator é que as plântulas são mais susceptíveis a danos catastróficos que levam à morte, como a força das águas em movimento (no local), queda de galhos e árvores, pisoteio, etc.. Além disto, como foi visto, os indivíduos de *T. ovata* estão distribuídos nas parcelas mais úmidas, e é possível que o alagamento do solo, seja por elevação do nível do lençol freático, intensa pluviosidade ou alterações antrópicas ou não nos córregos, alterando seu curso, venha a proporcionar a completa submersão de plântulas e acarretar a sua morte.

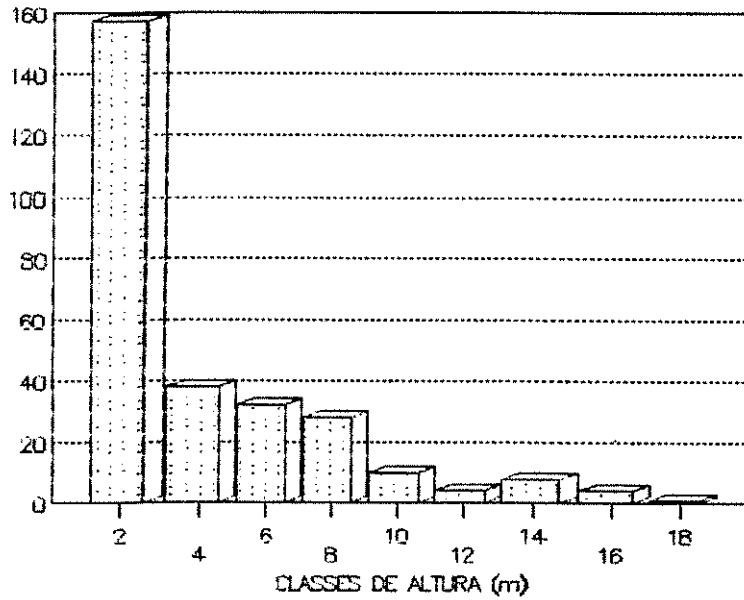
A análise da estrutura da população demonstra um padrão de J invertido para a distribuição dos indivíduos, tanto por classes de altura quanto de diâmetro (Figuras 5a e 6a). Estas mantiveram o mesmo padrão, tanto para o ano de 1991 quanto de 1992. Este modelo revela que há um predomínio de indivíduos jovens com relação ao número de adultos. As figuras 5b e 6b reforçam esta afirmação, mostrando que dentro do menor intervalo de classes é maior o número de indivíduos pequenos. Este padrão de estrutura sugere que a população é estável e capaz de regenerar-se a partir de sementes (Swaine et alli, 1987).

A estrutura etária de uma população é dependente de muitos fatores, como longevidade da espécie, taxa de natalidade, de mortalidade e influências ambientais (Brower & Zar, 1977). O seu conhecimento é importante, pois influencia no crescimento e na dinâmica da população.

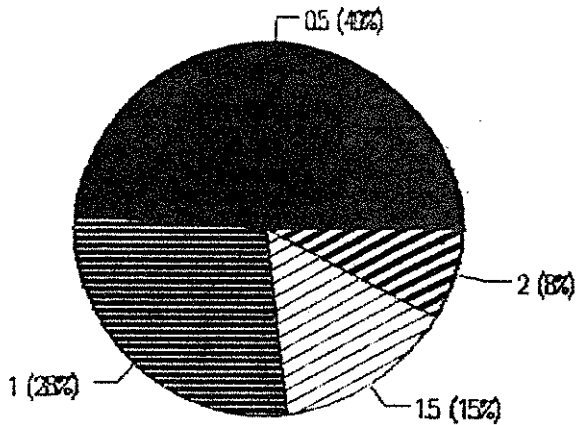
A avaliação do crescimento da população, tanto em altura quanto em espessura da base do caule foi realizada para os indivíduos menores que 2.0 m. Constatou-se uma grande variação nas taxas de crescimento, sendo que algumas plantas apresentaram redução em um ou outro parâmetro avaliado. Isto pode ser justificado por erros de medida, assim como quebra da ramificação mais alta, ou soterramento da base do caule, elevando o local da medida, que assim tende a ser mais fino.

A Figura 7 ilustra a variação observada para o crescimento, demonstrado em classes de aumento em altura, mostrando que a maioria dos indivíduos apresentou uma incorporação de 1 a 10 cm no comprimento do caule, sendo a média de  $4.86 \pm 10$  cm. Já na Figura 8, estão plotados os valores individuais de aumento no comprimento e sua altura inicial, para os indivíduos maiores que 2 m. Desta forma fica mais clara a constatação da grande diversidade no crescimento, ao se observar que tanto indivíduos pequenos quanto grandes, apresentam pouca ou nenhuma incorporação de massa, em altura, ao longo de um ano. E mesmo indivíduos pequenos e grandes podem apresentar uma incorporação mais significativa. Isto evidencia que o crescimento depende muito das condições ambientais a que as plantas estão

a

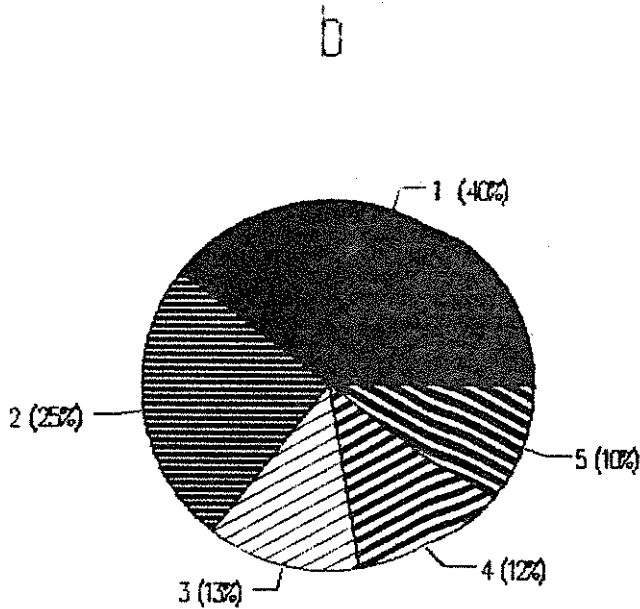
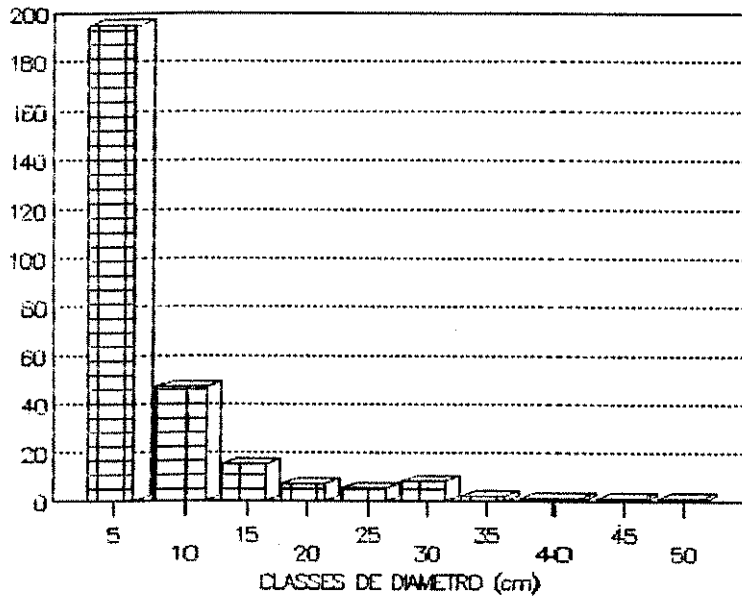


b



**Figura 5** - Distribuição da frequência das classes de altura dos indivíduos de *Talauma ovata* em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas São Paulo.

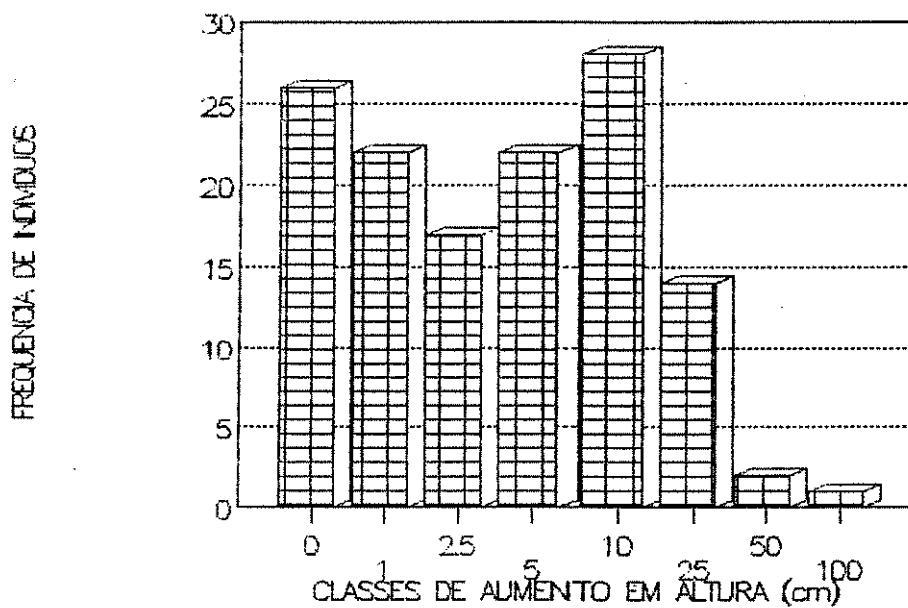
a: População de 1991; b: detalhe da menor classe de a.



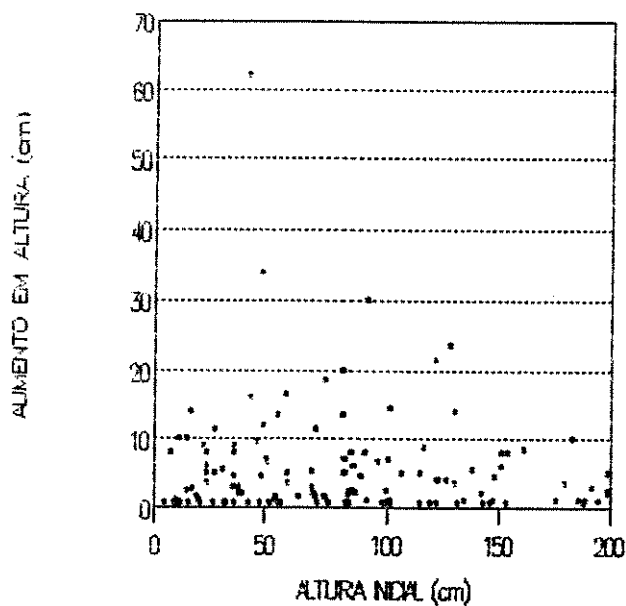
**Figura 6** - Distribuição da frequência das classes de diâmetro dos indivíduos de *Talauma ovata* em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas São Paulo.

a: População de 1991; b: detalhe da menor classe de a.





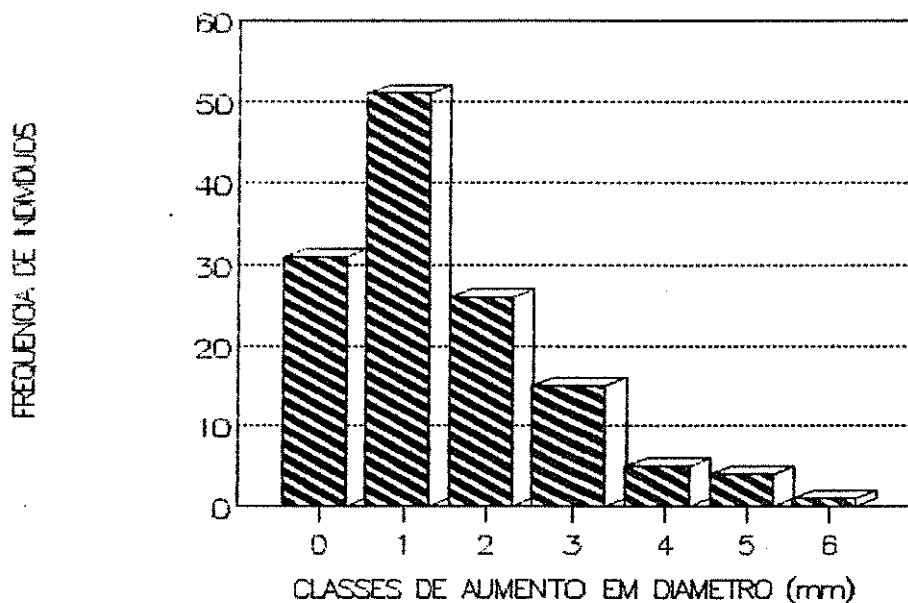
**Figura 7** - Distribuição das classes de crescimento em altura dos indivíduos de *Talauma ovata* menores que 2 m, em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP.



**Figura 8** - Distribuição individual do crescimento da parte aérea e a altura inicial dos indivíduos menores que 2.5 m em uma área de 0.36 ha de mata de brejo, no município de Brotas, SP.

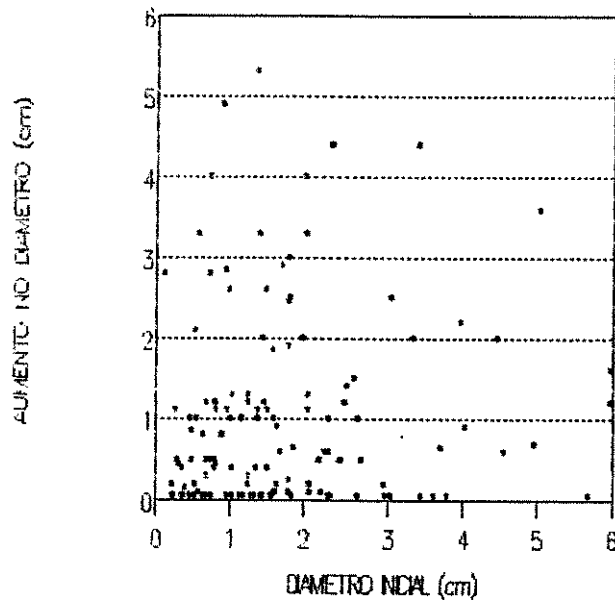
submetidas, como entrada de luz, competição, e mesmo das variações genéticas, entre outras.

O aumento em espessura da base do caule, também apresentado sob classes de aumento, é observado na Figura 9. Pode-se verificar que a maioria dos indivíduos teve o seu diâmetro aumentado em 1 a 2 mm, com poucas plantas crescendo mais, sendo que o aumento médio observado foi de  $0.9 \pm 1.3$  mm.



**Figura 9** - Distribuição das classes de crescimento em diâmetro dos indivíduos de *Talauma ovata* menores que 2 m, em uma área de 0.36 ha de mata de brejo no município de Brotas, SP.

A Figura 10 demonstra este aumento em espessura, individualmente.



**Figura 10** - Distribuição individual do crescimento da base do caule e o diâmetro inicial dos indivíduos menores que 2.5 m em uma área de 0.36 ha de mata de brejo, no município de Brotas, SP.

A correlação entre a altura e o diâmetro da base do caule para as plantas menores que 2.5 (Fig. 11) mostra a tendência de indivíduos maiores apresentarem diâmetros mais espessos.

Taxas de crescimento altamente variáveis entre árvores de mesmo tamanho e espécie foram observados por Swaine et alii (1987). Estas variações segundo os autores, reflete diferenças de iluminação da copa, além de outras condições, como as diferenças genéticas entre os indivíduos. Primack et alii (1985) também relataram uma grande variação nas taxas de incremento em diâmetro do caule em árvores de floresta primária e de floresta de corte.

Árvores de sub-bosque crescem mais lentamente, enquanto maiores taxas de incremento são observadas em espécies de dossel (Lang & Knight, 1983).

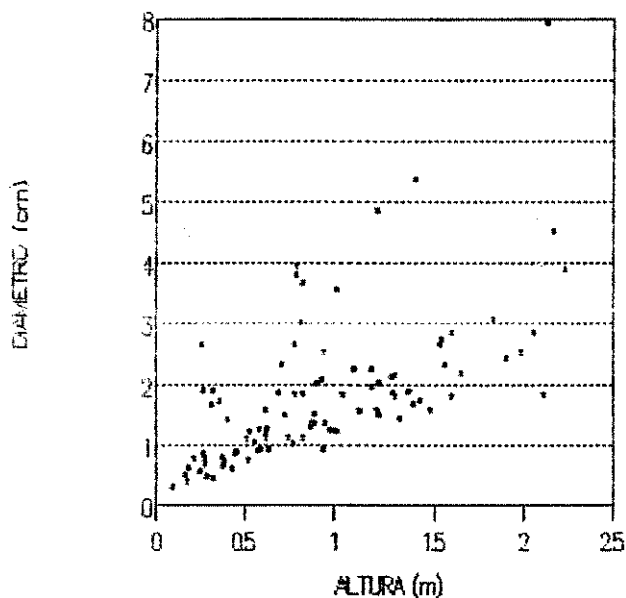


Figura 11 - Correlação entre altura da planta e o diâmetro da base do caule dos indivíduos menores que 2.5 m, em uma área do município de Brotas, SP.

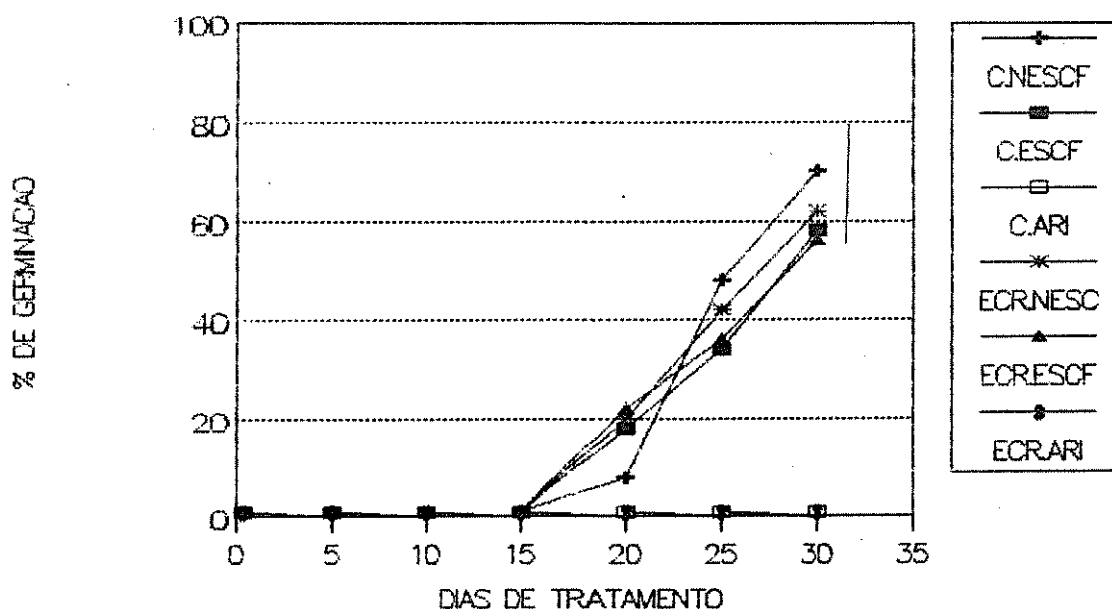
#### 4.4. ESTUDOS COM SEMENTES:

##### 4.4.1. A GERMINAÇÃO:

O acompanhamento do teste 1, de germinação de sementes de *Talauma ovata*, em papel de filtro, realizado no claro e escuro, demonstrou que estas não são fotoblásticas. Não houve diferenças significativas na taxa de germinação entre estes tratamentos, o que é demonstrado na Figura 12, exceto com relação à presença do arilo. Este foi totalmente inibitório para a germinação, possibilitando a sugestão da presença de substâncias

químicas inibidoras na sua composição. Isto por que, após a embebição (rápida) da semente, o arilo não apresenta um impedimento mecânico para a protusão da radícula, entretanto nenhum trabalho no sentido de analisar a sua composição foi realizado.

## teste 1



**Figura 12** - Porcentagem de germinação de sementes de *Talauma ovata* no claro e escuro, escarificadas ou não, mantidas em papel de filtro.

(DMS ao nível de 5 % pelo teste de Tukey. ari: arilo; c: claro; ecr: escuro; escf: escarificadas; nescf: não escarificadas)

Outra possibilidade para o efeito inibitório do arilo, pode ser a possível presença de compostos fenólicos no arilo. Côme et alli (1991) colocam que a baixa germinação de sementes com arilo ocorre pela presença de compostos fenólicos, cuja oxidação enzimática reduz a disponibilidade de  $O_2$  para o embrião.

Não houve, também, diferença estatística na germinação de sementes escarificadas e não escarificadas, tanto ao nível de porcentagem quanto do início de germinação (Fig. 12). Como se trata de uma espécie cujas sementes são dispersas por pássaros, a ausência da necessidade de escarificação para germinação destas, permite inferir que um dos papéis ecológicos dos agentes dispersores destas sementes é o da remoção do arilo, isolando a semente do inibidor.

#### 4.4.2. O EFEITO DA ANOXIA NA GERMINAÇÃO:

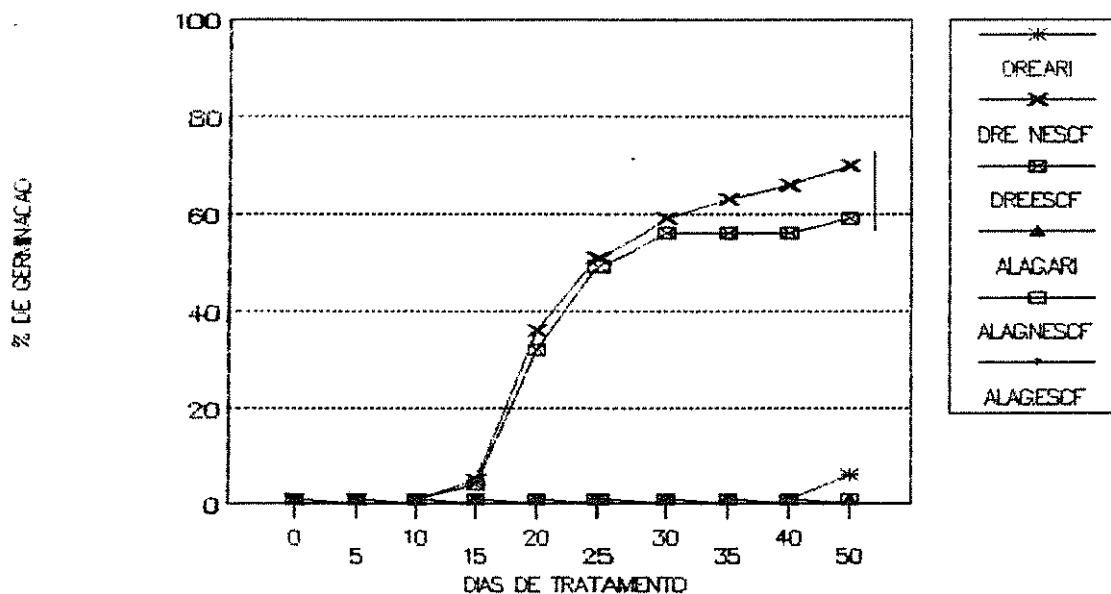
Constatou-se, durante os experimentos de germinação, teste 2, que as sementes de *T. ovata* não germinam sob condições anóxicas, proporcionadas pela imersão em água. A Figura 13 ilustra a completa ausência de germinação nos três tratamentos (sementes com arilo, não escarificadas e escarificadas) mantidos sob alagamento do substrato (areia).

Novamente não houve diferenças na germinação de sementes escarificadas ou não, quando mantidas sob condições úmidas (não alagadas) (Fig. 13). Uma comparação entre as porcentagens de germinação neste teste e no anterior (Figs. 12 e 13) revela uma grande semelhança, e assim, um bom potencial germinativo da espécie (65 a 70 %).

Como observou-se no teste 1, não ocorreu germinação de sementes com arilo mantidas em papel de filtro. Entretanto, quando testadas sobre areia, verificou-se uma taxa média de 6.5 % de germinação (Fig. 13) ao final do tratamento, que é significativamente diferente das que não germinaram. Trata-se de um percentual muito pequeno, mas que permite a inferência de uma possível difusão de substâncias inibidoras presentes no arilo para o meio. Sendo assim, com as regas os inibidores poderiam ser lixiviados para o fundo da placa Gerbox, diminuindo a concentração e o contato com as sementes na superfície, o que não é possível quando em papel de filtro. Desta maneira, a germinação de algumas sementes pode ser favorecida, embora somente após 40

dias de embebição.

## teste 2



**Figura 13** - Porcentagem de germinação de sementes de *Talauma ovata* postas para germinar em condições aeróbicas e anaeróbicas.

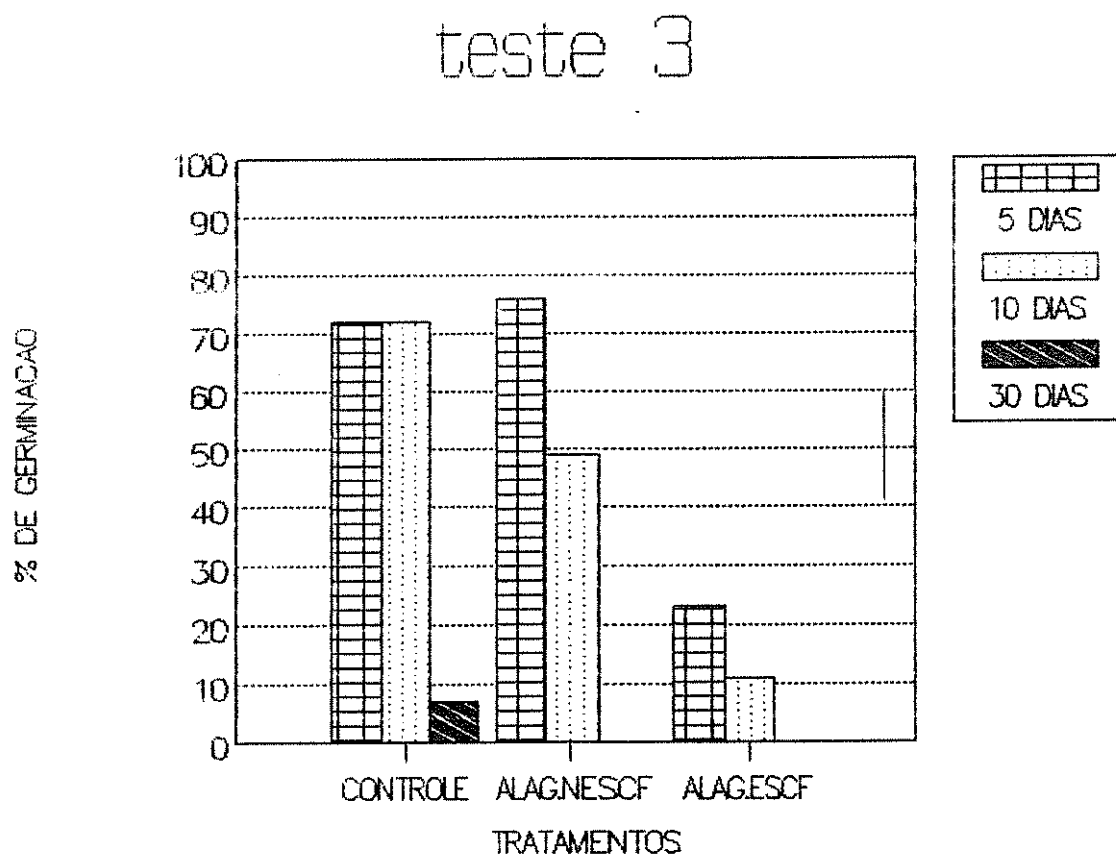
(DMS ao nível de 5 % pelo teste de Tukey. ari: arilo; c: claro; ecr: escuro; escf: escarificadas; nescf: não escarificadas)

Uma situação como esta, no ambiente da mata, possibilitaria a germinação de algumas sementes não dispersas por pássaros, uma vez que as substâncias inibidoras podem ser diluídas na solução do solo, que sendo arenoso, facilita a lixiviação. Entretanto, o atraso no tempo da germinação pode propiciar o ataque de fungos, ou mesmo, expor as sementes às

variáveis ambientais.

#### 4.4.3. A VIABILIDADE DAS SEMENTES:

O armazenamento de sementes a seco ou em água (teste 3) levou a alterações na viabilidade destas, dependendo do tempo de estocagem (Fig. 14). A significância dos resultados é constatada pela comparação da DMS apresentadas no histograma dos resultados.



**Figura 14** - Porcentagem de germinação de sementes de *Talauma ovata*, escarificadas e não escarificadas, após armazenamento a seco e em água, por 5, 10 e 30 dias. (DMS ao nível de 5 % pelo teste de Tukey).



Sementes não escarificadas, armazenadas por 5 dias a seco ou em água não sofreram alterações no seu poder germinativo. Entretanto, a escarificação seguida por 5 dias sob condições anóxicas levou a uma redução de aproximadamente 65 % da germinação

Já, 10 dias de estocagem, só não reduziram a germinação das sementes quando a seco. Sementes não escarificadas armazenadas em água, tiveram a germinação reduzida em cerca de 10 a 20%, enquanto as escarificadas, 40% em relação à estocagem por 5 dias. Com isto, constata-se que a estocagem de sementes escarificadas em condições anóxicas favorece os efeitos negativos da anaerobiose.

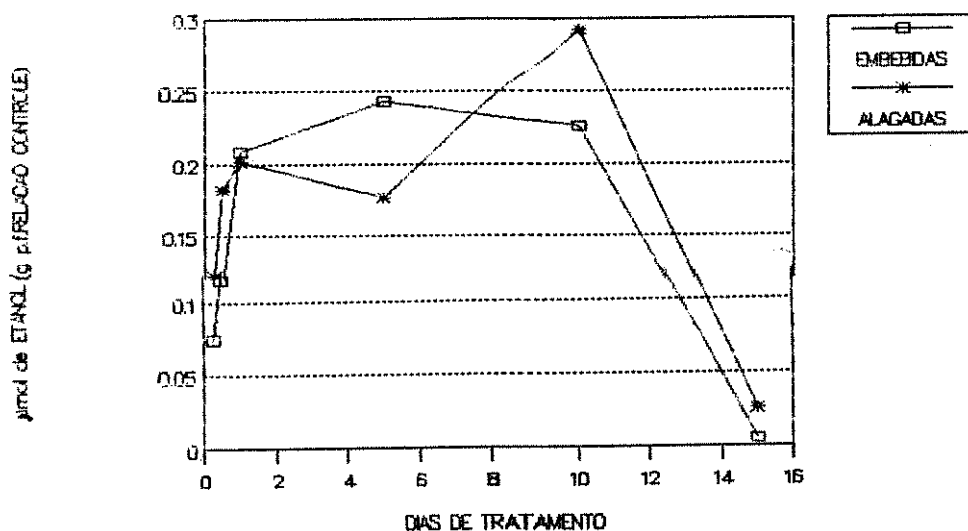
Trinta dias de armazenamento a seco reduziram significativamente a germinação, e em condições anóxicas foi totalmente prejudicial, inviabilizando as sementes (Fig. 14). A pequena viabilidade após períodos mais longos de estocagem parece indicar que as sementes são recalcitrantes, embora esta característica não tenha sido investigada.

A perda do poder germinativo de sementes após períodos de imersão também foi observada por Marques *et alii* (1992) para *Parapiptadenia rigida* e *Cedrela fissilis*, após 10 e 20 dias, respectivamente. No entanto, algumas espécies possuem sementes não só dispersas pela água, como também, tolerantes à imersão (Hook, 1984). *Parkia pendula* e *P. discolor*, leguminosas presentes em matas de igapó da Amazônia (que são permanentemente inundadas, por 8 a 9 meses), são tolerantes a 7 meses de imersão em condições anaeróbicas. Após este tratamento, são capazes de germinarem quando escarificadas e mantidas sob condições aeradas (Scarano & Crawford, 1992). Já, sementes de *Inga affinis* são capazes de germinar e de manter o desenvolvimento das plântulas mesmo quando submersas (Lieberg & Joly, 1993).

Uma das possíveis causas para a escarificação ter um efeito sinérgico sobre a anaerobiose, é que a retirada parcial da casca da semente, acaba por expô-la mais rápida e efetivamente em contato com a água e às condições anóxicas, dificultando a germinação.

#### 4.4.4. METABOLISMO DAS SEMENTES EM ANAEROBIOSE: O CONTEÚDO DE ETANOL:

A produção de etanol em sementes embebidas e alagadas é demonstrada na Figura 15. Os resultados são apresentados como a diferença da quantidade de etanol presente nas sementes após o tratamento, com relação à presente nas sementes mantidas sem embeber por 6 horas no germinador.



**Figura 15** - Diferença no conteúdo de etanol em sementes de *Talauma ovata* embebidas e alagadas, com relação à quantidade normal encontrada em sementes secas.

Pode se observar um padrão semelhante no conteúdo de etanol nos dois tratamentos. Logo após à embebição da semente, em condições aeróbicas e anaeróbicas (alagadas), ocorreu a formação de etanol. Houve um aumento progressivo na produção deste

metabólito nas primeiras 24 horas, mantendo-se semelhantes até aos 5 dias nos dois tratamentos (sementes embebidas e alagadas). Após este período, observou-se uma tendência ao declínio na quantidade de etanol nas sementes mantidas úmidas, e um aumento nos seus níveis nas sementes alagadas. A partir do décimo dia de tratamento observou-se uma sensível redução nos níveis de etanol, que manteve-se semelhante nas sementes embebidas e nas alagadas.

Esta queda drástica no conteúdo de etanol após 15 de embebição em condições aeróbicas pode ser atribuída ao predomínio do metabolismo aeróbico, uma vez que a semente já está com a casca rompida, facilitando, assim, as trocas gasosas. Quanto à redução do etanol nas sementes alagadas, esta pode ser devido à morte das células e à parada de sua produção, ou à falta de substrato para ser fermentado.

Apesar da semelhança do metabolismo anaeróbico em ambos os tratamentos, a germinação das sementes só ocorre após 15 a 20 dias de embebição em condições aeróbicas. Esta semelhança nos níveis de etanol em sementes embebidas em condições aeróbicas e nas alagadas, pode ser base para uma possível justificativa para alguns dos resultados do teste 3 (Fig. 14). Sementes mantidas alagadas não germinaram (Fig. 13), e após armazenagem em água, tiveram a germinação em condições aeróbicas reduzida somente após 10 dias de submersão. O nível de etanol medido em sementes não escarificadas alagadas por 10 dias (Fig. 15) mostrou-se semelhante às sementes em condições úmidas (controle). No entanto, sementes escarificadas quando mantidas submersas por 5 dias e depois colocadas para germinar apresentaram uma sensível redução no seu potencial germinativo (Fig. 13). Assim, pode-se inferir que, em sementes escarificadas, o rompimento da casca expõe as sementes mais rapidamente às condições de anaerobiose, levando a maior formação de etanol em um período mais curto que nas não escarificadas. Isto inviabilizaria as sementes, seja pela sua toxicidade, ou pela aceleração da glicólise, com gasto excessivo de substrato, não disponível quando restauradas as condições aeróbicas.

Quatro fatores são importantes no controle ambiental da germinação das sementes: hidratação, aeração, temperatura e luz (Bewley & Black, 1972 apud Frankland et alli, 1987).

Como foi visto, sementes de *T. ovata* são fotoblásticas neutras, o efeito da temperatura não foi estudado, mas a hidratação e aeração parecem influenciar drasticamente a germinação desta espécie.

As sementes, após a embebição e antes da ruptura da testa, passam por um período natural de anaerobiose, uma vez que com a embebição, ocorre a aceleração do metabolismo, aumentando a demanda por  $O_2$  (Crawford, 1977 ;1992). A maior razão para este fenômeno também está relacionada à pequena penetração de  $O_2$  através da casca da semente intacta. Após a ruptura da casca, devido à hidratação dos cotilédones ou protusão da radícula, a reposição de  $O_2$  é facilitada (Cossins, 1978; Côme et alli, 1991).

Algumas espécies são capazes de germinar e crescer em ambientes alagados. Excetuando-se as hidrófitas, as mais conhecidas e estudadas são o arroz, *Oryza sativa*, as gramíneas associadas a esta cultura, *Echinochloa* spp (Rumpho & Kennedy, 1981), e ainda *Panicum laxum* (Cole, 1977). Em arroz, o coleoptile se expande em anaerobiose, mas o desenvolvimento da radícula requer oxigênio (Rumpho & Kennedy, 1981).

A estratégia apresentada por sementes de arroz e algumas espécies de *Echinochloa* germinarem quando alagadas, é a capacidade de acelerarem a glicólise via fermentação alcoólica, aliada à capacidade de eliminarem o etanol produzido. Rumpho & Kennedy (1981) observaram que 85 % do etanol produzido por *E. crus-galli* var. *oryzicola* estava na solução ao redor das sementes. Já, o arroz, é capaz de eliminar 98% do etanol produzido (Bertani et alli, 1980).

Sementes de *Chorisia speciosa* também apresentam a protusão da radícula em anaerobiose, mas o seu crescimento também requer condições aeróbicas (Joly & Crawford, 1983). Entretanto, estes autores colocaram que esta capacidade das sementes de *C. speciosa* emitirem a radícula não está associada com a tolerância das plântulas à inundação (Joly & Crawford, 1983), e sim, à

anaerobiose natural imposta pela formação de um gel mucilaginoso formado ao redor da semente após a embebição.

Crawford (1992) afirma que os primeiros estádios de expansão do tecido no processo de germinação são produzidos inteiramente por embebição e expansão celular, um processo físico, de absorção de água por células pré-formadas.

Sementes de mutante de cevada, deficientes do gene que codifica a ADH, são extremamente sensíveis à imersão (Harberds & Edwards, 1982 apud Fagerstedt & Crawford, 1986). Isto demonstra que as sementes de cevada requerem a atividade da ADH para sobreviverem a períodos de anaerobiose. Este resultado é conflitante com a constatação de Crawford (1977), de existir uma correlação negativa da atividade da ADH na semente, e sua tolerância à imersão.

Algumas espécies como *Enterolobium contortisiliquum* e *Peltophorum dubium* não só são incapazes de germinarem quando alagadas, como se deterioram nestas condições (Joly, 1982). O etanol foi o principal produto do metabolismo de sementes das duas espécies citadas, quando embebidas em condições aeróbicas e principalmente quando em anaeróbicas. Sementes de *Talauma ovata* também produzem etanol em ambas situações. Entretanto, nenhuma destas espécies germinam em anaerobiose.

Joly, (1982) comentou que não se pode atribuir a falta de germinação somente à possível toxicidade do etanol, pois uma das causas da perda da viabilidade da semente poderia ser a falta de substrato respiratório, consumido mais rapidamente com a aceleração da glicólise.

A semelhança da quantidade de etanol detectada em sementes de *Talauma ovata* embebida em condições aeróbicas e anaeróbicas também possibilita outra interpretação que não a toxicidade do etanol. Como mesmo em condições aeróbicas há limitação de  $O_2$ , a partir de um certo tempo, com a ruptura da testa, este se torna mais disponível, e a semente pode dispor de mais energia para germinar. Sendo assim, pode-se inferir que a energia gerada anaerobicamente é insuficiente para proporcionar a germinação das sementes de *Talauma ovata*.

A efetividade líquida do metabolismo global de um organismo, ou sua resposta a estresses, pode ser melhor compreendida pela avaliação da sua carga energética ou capacidade de sintetizar adenilatos (Kennedy et alli, 1987). Estes autores observaram que espécies incapazes de germinar sob anaerobiose tinham pouca capacidade de sintetizar adenilatos nestas condições, enquanto espécies tolerantes demonstraram aumentos na quantidade de adenilatos com o tempo, sob anoxia.

Sementes de alface (*Lactuca sativa*) quando transferidas de condições aeróbicas para anaeróbicas, sofrem uma rápida diminuição no seu valor de carga energética. No entanto, após 24 horas de anaerobiose seguida por condições aeróbicas, Raymond & Pradet (1980) verificaram que a carga energética é recuperada após 1 minuto. Estes pesquisadores afirmam que, o baixo valor da carga energética de sementes mantidas sob anoxia, pode estar correlacionado com a surpreendente capacidade das sementes de alface sobreviverem em anaerobiose, e preservarem a estrutura celular.

Outro aspecto envolvido na capacidade das sementes germinarem sob anaerobiose é a indução de isoenzimas da ADH. Kennedy et alli (1987) demonstraram que o aumento na atividade da ADH em sementes de *Echinochloa crus-galli* var *oryzicola* foi correlacionado com o aparecimento de uma isoenzima adicional, ausente em sementes não alagadas.

Como se pode observar, há uma série de eventos bioquímicos, metabólicos e morfológicos que podem interferir na germinação de sementes em anaerobiose. Assim, faz-se necessário um aprofundamento no conhecimento de cada espécie, e no número de espécies, para que se possa fazer generalizações sobre as estratégias que as sementes apresentam para promover a regeneração da espécie em locais inundáveis.

## 4.5. ESTUDOS COM PLÂNTULAS:

### 4.5.1. RESPOSTAS MORFOLÓGICAS:

A primeira alteração no padrão morfológico observado em plantas submetidas ao alagamento foi a hipertrofia de lenticelas. Seu início ocorreu após 6 dias de tratamento (Fig. 16a) e com 10 dias já era pronunciado, sendo que a região do caule mais afetada foi a submersa, embora estas estruturas também foram encontradas no caule sob o solo. Ao longo dos 60 dias de tratamento, as lenticelas permaneceram semelhantes ao início, brancas, entretanto aumentaram em número (Fig. 16b), formando fendas. A partir de 35 dias começaram a se formar raízes adventícias (Fig. 16c), de cor branca, curtas, espessas, também se formaram somente na região submersa do caule, emergindo de algumas lenticelas. Consequentemente, ao final do tratamento, a base do caule de algumas plantas estava altamente modificada. Além destas raízes, outras se formaram após 35 dias de alagamento. Também brancas, mais espessas que as originais, desenvolveram-se principalmente junto à superfície do solo (diageotrópicas) (Fig. 16d).

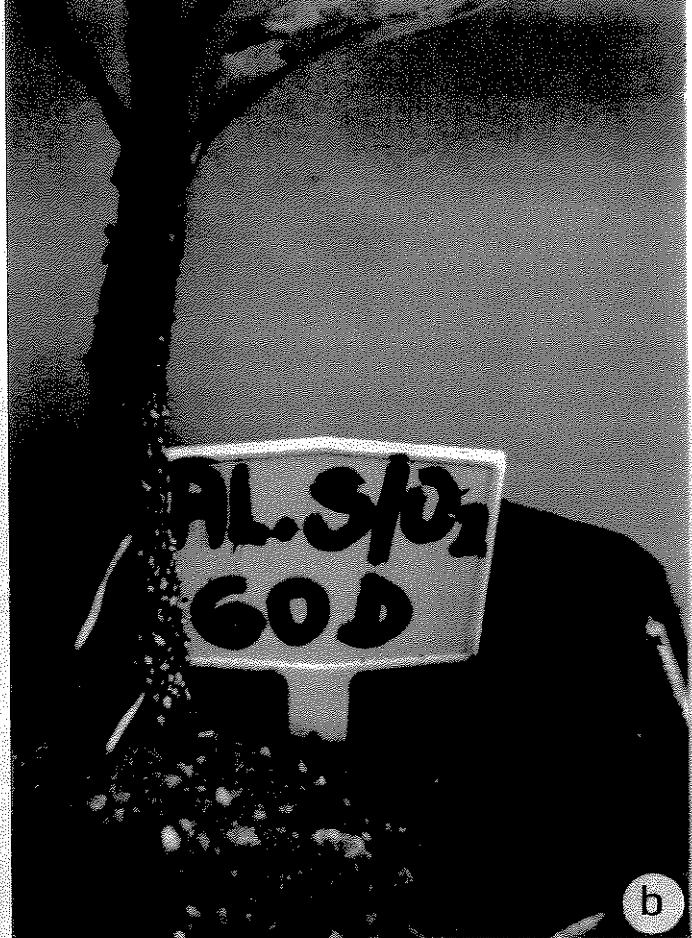
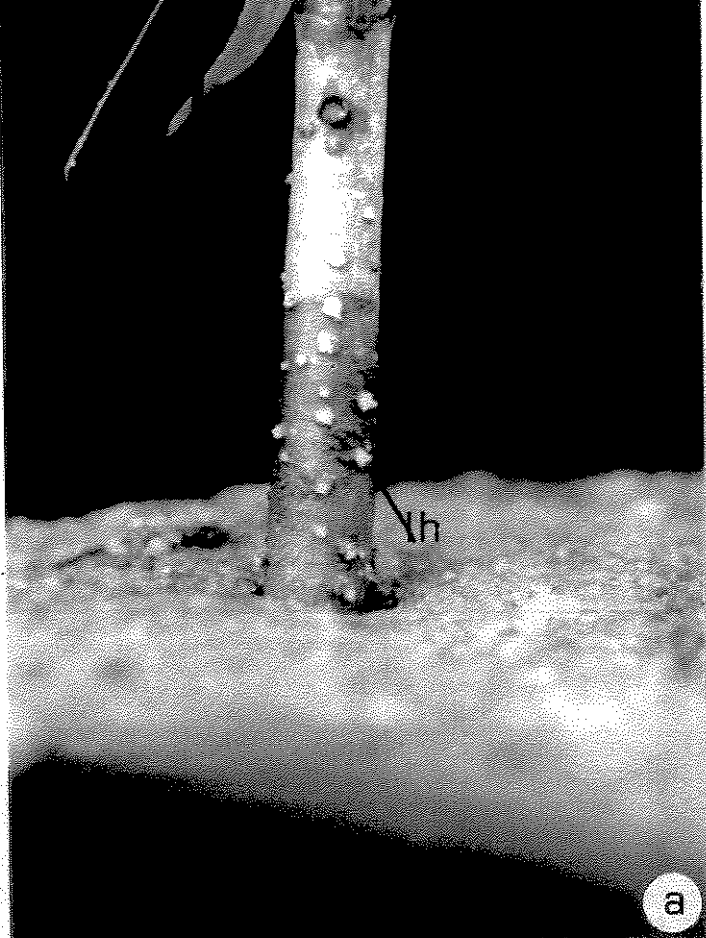
Outra modificação morfológica foi observada junto às raízes. Estruturas semelhantes a lenticelas se formaram principalmente próximo às ramificações das raízes. Esta semelhança estrutural é tida pelo aspecto esponjoso, branco, de proliferação de tecido, observado nas lenticelas da porção submersa do caule. Estas estruturas poderiam ter a função de facilitar a liberação de produtos do metabolismo anaeróbico das raízes, e têm sua origem desconhecida (C. A. Joly, com. pessoal).

Praticamente não se constatou diferenças entre os tratamentos alagado com e sem aeração da água. E, exceto a hipertrofia de lenticelas, nem todas as plantas mantidas por 60 dias em tratamento apresentaram as modificações descritas.

Algumas respostas frequentemente observadas em outras espécies quando alagadas, como epinastia foliar, necrose e murchamento (Reid & Bradford, 1984), não foram observadas em

**Figura 16 - Alterações morfológicas em plantas de *Talauma ovata* mantidas alagadas em casa de vegetação.**  
**a:** planta alagada por 6 dias; **b, c e d:** plantas alagadas por 60 dias. **lh:** lenticelas hipertróficas; **ra:** raízes adventícias; **rd:** raízes diageotrópicas.





**Talauma ovata.** Já, hipertrofia de lenticelas e formação de raízes adventícias são amplamente citadas na literatura, assim como têm seu valor adaptativo discutido (Joly, 1993a).

Muitas espécies intolerantes ao alagamento perdem parte do sistema radicular original, por decomposição, e não regeneram novas raízes. Entretanto, esta regeneração é frequentemente observada em espécies tolerantes, que formam novas raízes a partir do sistema radicular original ou na parte submersa do caule, emergindo a partir de lenticelas hipertróficas, ou até mesmo em ambos os casos (Kozlowski, 1984a).

Joly (1982) em seu estudo dos mecanismos de tolerância ao alagamento de espécies brasileiras, observou vários padrões de respostas morfológicas entre várias espécies. Dentre as 5 espécies tolerantes estudadas, **Sebastiania klotschiana**, **Genipa americana**, **Hymenaea courbaril**, **Copaifera langsdorffii** e **Chorisia speciosa**, as três primeiras são comuns em matas de galeria, e as outras duas em matas mesófilas. Nenhuma variação morfológica foi detectada no sistema radicular, não afetado, das três primeiras espécies citadas, após um mês de alagamento. Entretanto, **G. americana**, **H. courbaril**, e **C. langsdorffii**, apresentaram maior porosidade radicular após o tratamento, indicando uma variação anatômica. Já em **C. speciosa**, após 10 dias de tratamento, o autor observou a hipertrofia de lenticelas na porção submersa do caule, assim como a formação de raízes adventícias, pouco ramificadas, concentradas na região de 1 a 2 cm abaixo da superfície do solo, e com 4 vezes mais aerênquima do que as plantas controle. Outras espécies, intolerantes ao alagamento, também apresentaram hipertrofia de lenticelas e formação de raízes adventícias. Com isto, constata-se que alterações morfológicas podem ocorrer tanto em espécies tolerantes quanto em intolerantes.

Estudando duas espécies, Norby & Kozlowski (1983) verificaram que em **Betula papyrifera**, o alagamento inibe a formação e o crescimento de novas folhas e induz a abscisão das velhas, levando à morte de algumas plantas. Já, o alagamento de **Betula nigra**, uma espécie comum em locais mais úmidos, leva à hipertrofia de lenticelas e à formação de raízes adventícias,

sendo o crescimento desta espécie menos afetado que o da primeira, que não desenvolve estas adaptações. Os autores sugerem que a hipertrofia de lenticelas pode ajudar nas trocas gasosas e liberação de compostos tóxicos, enquanto as raízes adventícias podem aumentar a absorção de água, proporcionando a sobrevivência das plantas em hipoxia.

Sena Gomes & Kozlowski (1980) relataram o importante papel das raízes adventícias formadas em plantas de *Fraxinus pennsylvanica* alagadas. Estas estruturas mostraram-se muito eficientes na absorção de água, e sua formação foi correlacionada com a abertura estomática nas plantas alagadas. Outras características adaptativas ainda lhes são atribuídas, como absorção de nutrientes minerais, além de água, e síntese de hormônios (Gill, 1975). Outras evidências de seu valor adaptativo, foram observadas em plantas de tomate, onde a formação das raízes adventícias coincide com a retomada do crescimento foliar (Aloni & Rosenshtein, 1982), e com o fluxo ascendente de giberelinas (Reid & Crozier, 1971 apud Jackson e Drew, 1984). Por último, o fato destas raízes crescerem horizontalmente (diageotropismo) mantendo-se na interface ar-água, onde há mais oxigênio dissolvido, lhe proporciona suporte para crescer e funcionar na absorção de nutrientes e produção hormonal (Jackson & Drew, 1984).

As causas do enraizamento adventício também são discutidas. Normalmente este ocorre justamente abaixo do nível da água, sendo que esta região do caule está sujeita aos efeitos diretos da cobertura de água, e das consequências da anoxia do sistema radicular (Jackson & Drew, 1984). Uma hipótese, postulada por Wample & Reid (1979), e reforçada por outros autores, é de que o etileno, que tem seu nível aumentado com o alagamento, causa um acúmulo de auxina, por inibir seu transporte (Beyer & Beyer, 1969 e Burg, 1975, ambos apud Wample & Reid, 1979) leva ao desenvolvimento de raízes adventícias em girassol. Outros trabalhos demonstram que o etileno estimula o enraizamento adventício, mas os autores não excluem a possibilidade do etileno interagir com outros hormônios para promover a resposta (Drew et

alli, 1979).

Apesar de não ter sido avaliado o papel das raízes adventícias neste trabalho, estas considerações podem ser relevantes em termos comparativos às outras respostas apresentadas pelas plantas alagadas de *T. ovata*.

Quanto ao papel adaptativo das lenticelas hipertróficas, este tem sido evidenciado pela facilitação das trocas gasosas e eliminação de compostos tóxicos formados nas raízes, como etanol, acetaldeído e etileno (Armstrong, 1968; Hook & Sholtens, 1978). A base fisiológica para a hipertrofia de lenticelas em plantas alagadas parece ser a indução pelo etileno (Kozlowski, 1982 *apud* Kozlowski, 1984a), que se forma em plantas alagadas. Sua formação parece envolver a dissolução de paredes celulares, tanto quanto a hipertrofia e proliferação de células situadas entre o felogênio e o câmbio (Kozlowski, 1984a).

A hipertrofia de lenticelas e raízes adventícias não foram observadas em plântulas de *T. ovata* no campo, uma vez que elas não se encontraram em locais com o caule coberto por água, mas lenticelas hipertróficas são observadas em árvores adultas. Entretanto, nenhuma planta foi desenterrada para verificar se estas se formam sob o solo, como observado em casa de vegetação. No entanto, estes resultados experimentais revelam a plasticidade que a espécie apresenta em responder com alterações morfológicas a um estresse, sendo que estas podem proporcionar melhores condições de aeramento, mantendo ativas as principais vias metabólicas e processos vitais para o crescimento e ou a sobrevivência da planta.

#### 4.5.2. CRESCIMENTO:

O alagamento do solo, de uma maneira geral, não afetou o crescimento das plantas de *Talauma ovata*, mesmo após 60 dias. A análise de incorporação de matéria seca, por plantas controle e alagadas, indica poucas diferenças entre os tratamentos, ao se comparar o crescimento da raiz, caule e folhas separadamente

(Fig. 17). Com 95 % de confiança (teste t), pode-se afirmar que o peso das raízes de plantas em tratamento não diferiu do peso das raízes de plantas testemunhas (Fig. 17-I), mesmo após 120 dias de capacidade de campo. Se este fato parece indicar que houve limitação espacial para o crescimento da raiz, ocorreu de maneira semelhante em todos os tratamentos, e é contrabalanceado pelo fato de não ter havido danificações comprometedoras para a redução do peso do sistema radicular das plantas alagadas.

Deve-se considerar, também, que a heterogeneidade do tamanho do sistema radicular não pode ser avaliada no lote das plantas testemunhas, e tampouco nas demais (com isso, observou-se uma grande amplitude de variação no seu peso), portanto, a ausência de diferenças no peso, em decorrência dos tratamentos pode advir deste fato.

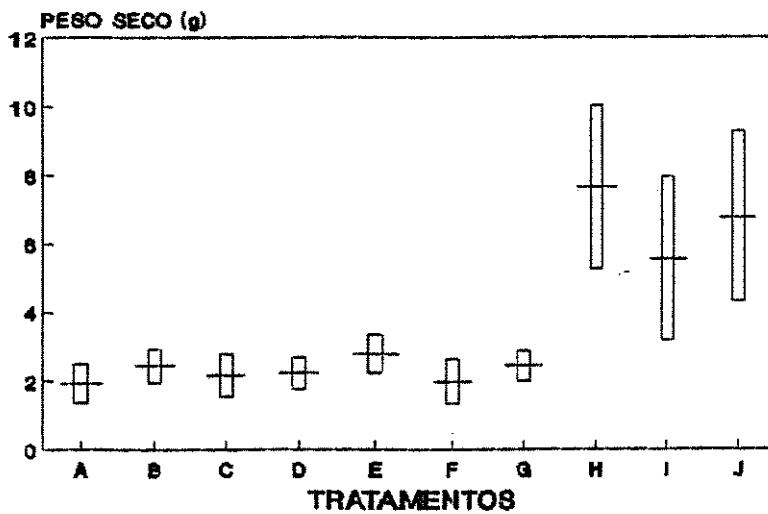
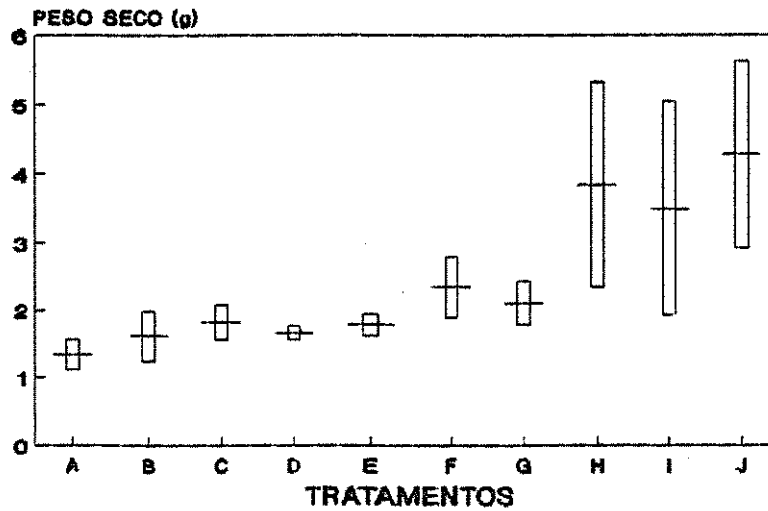
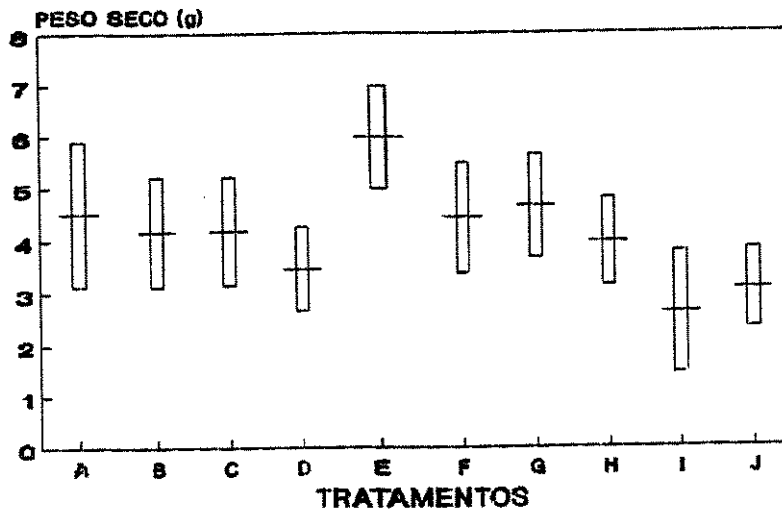
Quanto ao peso do caule, somente as plantas crescidas por 30 dias na capacidade de campo mantiveram-se semelhantes às iniciais (Fig. 17-II). Apesar disto, não se detectou diferenças entre os tratamentos, mas é clara a tendência ao aumento na incorporação de matéria seca, verificada sobre a média nas plantas alagadas. Após 60 dias, observou-se novamente a semelhança entre os 3 tratamentos, com pequena diferença com relação aos 30 dias, apesar das médias serem mais elevadas. A avaliação do peso de matéria seca do caule de plantas alagadas por 60 dias e depois transferidas para condições de capacidade de campo por 60 dias, também se mostrou semelhante ao das plantas crescidas em condições de capacidade de campo (120 dias). Como se pode observar, não se constatou diferenças entre os tratamentos alagado, aerado ou não, por isso estão sendo mencionados juntamente.

Para o peso seco das folhas as únicas diferenças em relação às testemunhas foram observadas após 120 dias (60 + 60), sem que houvesse diferença entre os tratamentos (Fig. 17-III). Isto indica que o alagamento também não afetou o desenvolvimento destas estruturas.

Com a transferência de plantas mantidas alagadas por 60 dias para condições de capacidade de campo por mais 60 dias,

**Figura 17** -- Variação no peso de matéria seca de raiz (I), caule (II) e folhas (III) de plantas de *Talauma ovata* mantidas em casa de vegetação em condições de capacidade de campo e solo alagado com e sem oxigenação da água.

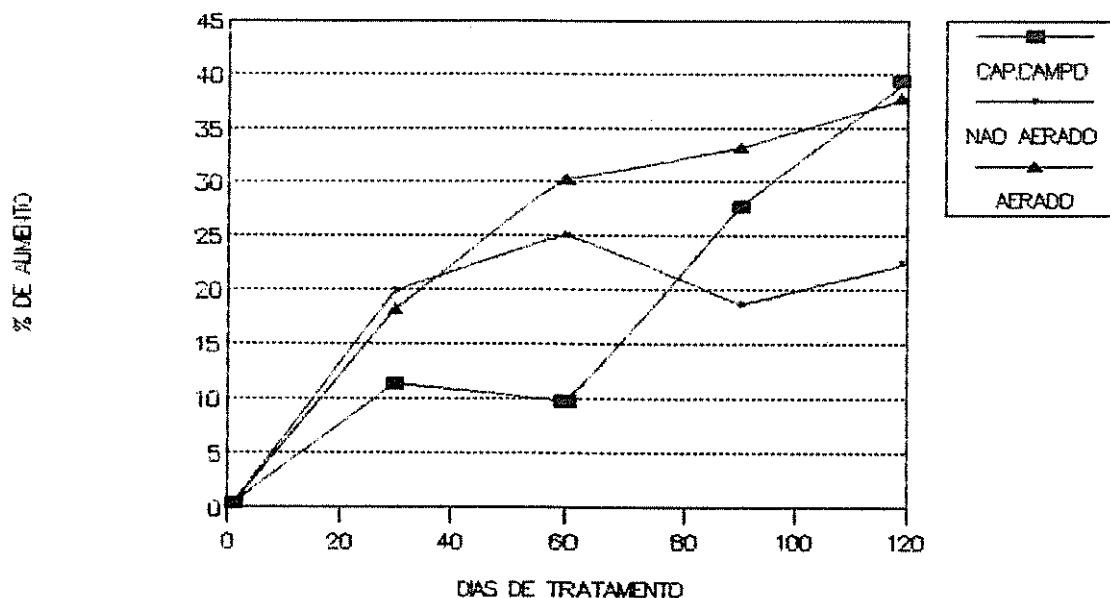
A: plantas testemunhas, início  
 B: plantas mantidas na capacidade de campo por 30 dias  
 C: plantas mantidas alagadas sem aeração por 30 dias  
 D: plantas mantidas alagadas com aeração por 30 dias  
 E: plantas mantidas na capacidade de campo por 60 dias  
 F: plantas mantidas alagadas sem aeração por 60 dias  
 G: plantas mantidas alagadas com aeração por 60 dias  
 H: plantas mantidas na capacidade de campo por 120 dias  
 I: 60 dias alagadas sem aeração + 60 capacidade de campo  
 J: 60 dias alagadas com aeração + 60 capacidade de campo



observa-se que as atividades metabólicas são mantidas funcionais, uma vez que não se verificou diferenças entre os tratamentos, para nenhum dos parâmetros avaliados.

Uma melhor visualização do crescimento das plantas de *Talauma ovata* pode ser feita pelas variações no diâmetro da base do caule, na altura do caule e no número de folhas apresentados ao longo dos tratamentos.

Com 30 e 60 dias, a porcentagem de aumento no diâmetro do caule (Fig. 18) de plantas alagadas foi bem maior do que a de plantas crescidas na capacidade de campo, com poucas diferenças entre os tratamentos aerado e não aerado.

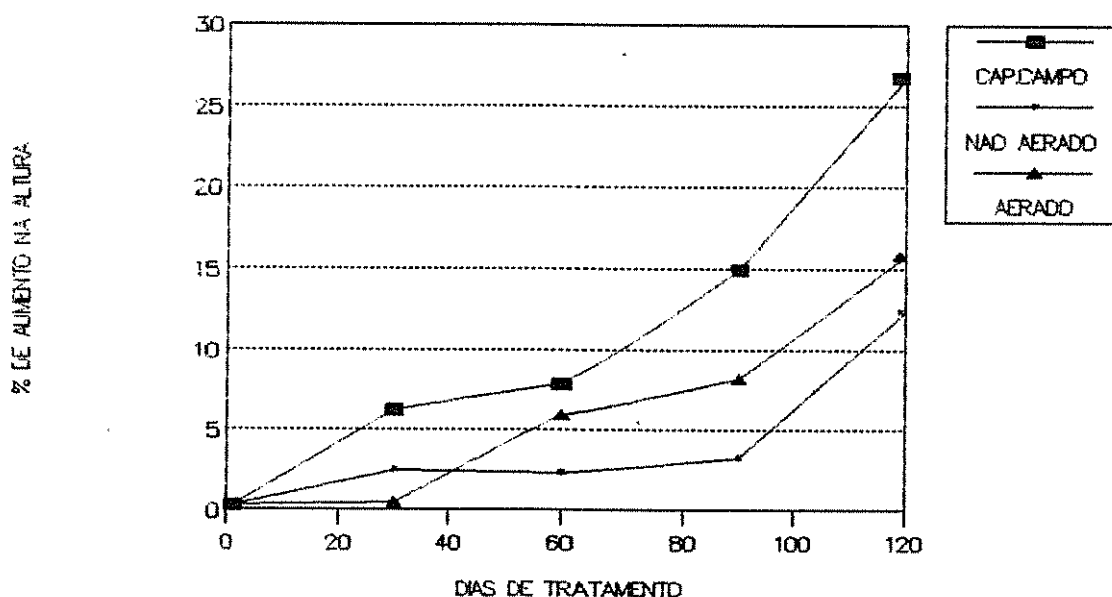


**Figura 18** - Porcentagem de aumento no diâmetro da base do caule de plantas de *Talauma ovata* mantidas em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água.



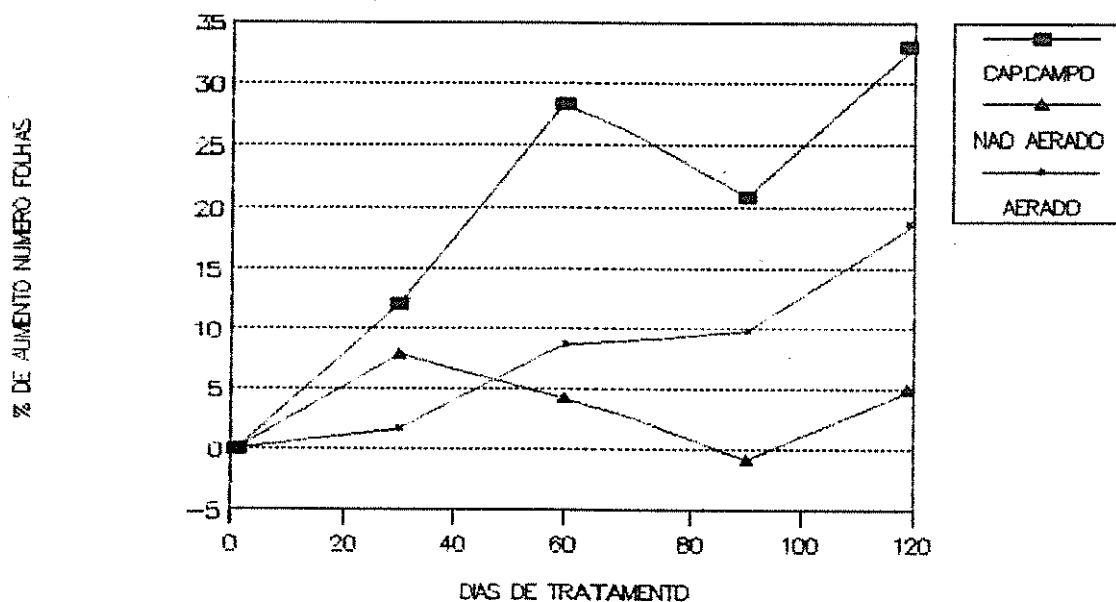
No entanto, após a transferência para condições drenadas, as diferenças diminuíram, e após 60 dias a porcentagem de aumento foi igual em plantas controle e as alagadas com aeração da água. Após a transferência para condições drenadas, plantas do tratamento sem oxigenação apresentaram as menores taxas de aumento em espessura do caule.

Quanto ao crescimento em altura das plantas (Fig. 19) a porcentagem de aumento foi maior nas plantas controle. Nas plantas alagadas, observou-se a tendência do crescimento ser maior no tratamento com oxigenação da água.



**Figura 19** - Porcentagem de aumento no comprimento da parte aérea de plantas de *Talauma ovata*, mantidas em casa de vegetação, em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água.

A porcentagem de aumento no número de folhas também foi maior nas plantas controle e depois nas alagadas com aeração da água (Fig. 20).



**Figura 20** - Porcentagem de aumento no número de folhas de plantas de *Talauma ovata*, mantidas em casa de vegetação, em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água.

Segundo Kozłowski (1984) o alagamento influencia desfavoravelmente o crescimento da parte aérea, por inibir o alongamento de internós, a iniciação e expansão foliar, e por induzir a senescência, injúria e abscisão.

A hipertrofia da base do caule é observada em algumas herbáceas (tomate, girassol) tanto quanto em arbóreas (*Taxodium disticum*, *Nyssa silvatica*, *Eucalyptus globulus*, *E. camaldulensis*, *Acer rubrum* e *Fraxinus pennsylvanica*), mas não tem sido comprovada como uma adaptação. Entretanto, parece que esta característica em conjunto com as raízes expostas, é importante em facilitar a aeração interna de raízes de espécies arbóreas de ambientes brejosos (Hook, 1984).

Em muitas espécies herbáceas, a hipertrofia do caule está associada com o aumento das camadas corticais (Kawase, 1981). O engrossamento da parte inferior do caule parece aumentar a área parece aumentar a área de superfície de tecidos permeáveis

próximo à linha da água, e portanto, aumenta a área de superfície sobre a qual o oxigênio pode se difundir para o caule.

A hipertrofia da base do caule em plantas alagadas parece ser controlada por uma interação entre o etileno e auxina (Wample & Reid, 1979). Como a anaerobiose impede a formação de etileno (Bradford & Yang, 1981) este é pouco produzido nas raízes alagadas. Entretanto, Bradford & Yang (1981) observaram que a produção de seu precursor, ACC, ácido 1 - aminociclopropano 1 - carboxílico, é estimulada sob anaerobiose e este é prontamente transportado na seiva do xilema. O ACC, na presença de O<sub>2</sub>, é convertido a etileno em quantidades suficientes para causar epinastia e outros efeitos fisiológicos. Assim, quando o ACC atinge a porção aerada do caule, o etileno é formado, e causa um acúmulo de AIA (ácido indol acético). Estes dois hormônios, atuando em conjunto, também contribuem para o desenvolvimento da hipertrofia do caule (Wample & Reid, 1979). Apesar da hipertrofia do caule ocorrer em resposta a alterações nos níveis endógenos hormonais, e não ter valor adaptativo comprovado (Hook, 1984), ela foi observada em várias espécies tolerantes e ausente em intolerantes.

Blake & Reid (1981) verificaram que plantas alagadas de *Eucalyptus camaldulensis*, uma espécie tolerante, apresentou hipertrofia do caule, enquanto *E. globulus*, menos tolerante, não. Plantas de *Acer negundo*, tolerantes, também desenvolveram hipertrofia da base do caule quando alagadas (Yamamoto & Kozlowski, 1987) enquanto esta resposta não ocorreu em plantas de *Betula papyrifera*, intolerantes (Tang & Kozlowski, 1982).

Desta forma pode-se concluir que a hipertrofia do caule pode causar um aumento nos espaços intercelulares e facilitar a aeração interna por permitir uma maior difusão de O<sub>2</sub> até as raízes. Assim, o maior incremento no diâmetro da base do caule de plantas alagadas de *Talauma ovata* deve estar relacionado ao aumento de camadas de células corticais e hipertrofia de lenticelas, que acabam por facilitar a difusão de O<sub>2</sub> para as raízes.

O alagamento do solo reduz a área foliar por inibir a iniciação e expansão foliar, tanto quanto por induzir a abscisão foliar, resposta muito conhecida em plantas alagadas (Kozlowski, 1984a).

Como as plantas de *T. ovata* mantidas alagadas também apresentaram aumento no número de folhas, sem redução no seu peso seco, pode-se concluir que a possível interferência do etileno no desenvolvimento destas plantas foi pequena ou evitada. Como já foi mencionado anteriormente, o etileno pode ser eliminado através de lenticelas, antes de causar modificações nas folhas. Outro fator que pode favorecer o bom desenvolvimento destas estruturas, é a manutenção das atividades normais das raízes, como absorção de água, e síntese de citocinina, seja pela aeração das raízes subterrâneas ou pela atividade das raízes adventícias. Isto é fortemente sugerido, uma vez que as folhas de plantas alagadas de *T. ovata* mantiveram-se com aspecto saudável, igual às plantas controles.

A capacidade das plantas crescerem enquanto alagadas foi utilizada por Joly (1982) para classificar as espécies em tolerantes ou intolerantes ao alagamento. O autor verificou, que, as respostas de crescimento de 5 espécies tolerantes utilizadas, foram diretamente relacionadas com sua distribuição natural (Joly, 1986).

Sendo assim, a resposta de crescimento de plantas submetidas ao alagamento de suas raízes, deve ser avaliada sob dois aspectos. Primeiro, em não limitar suas condições de crescimento afora o tratamento proposto. Segundo, correlacionar o seu desenvolvimento com as mudanças morfológicas, fisiológicas e metabólicas que as plantas apresentam, no sentido de avaliar se a espécie evita, tolera ou não o estresse por anaerobiose.

Partindo deste princípio foram analisados alguns aspectos do comportamento de plantas de *T. ovata* que permitem o seu crescimento quando alagadas.

## 4.5.3. POROSIDADE DO SISTEMA RADICULAR:

A formação de aerênquima nas raízes de plantas alagadas foi determinada pelo método do picnômetro (Jensen et alli, 1969) em 3 plantas submetidas a 15, 30 e 60 dias de tratamento (Tab. 3). O pequeno número de repetições, e, às vezes, a perda de alguma das amostras pelo fato das raízes estarem prejudicadas, dificultou a aplicação de um teste estatístico. Entretanto, algumas constatações podem ser feitas, considerando-se a média e o desvio padrão.

**Tabela 3** - Porcentagem de aerênquima, determinada pelo método do picnômetro, verificada em raízes de *Talauma ovata* mantidas em condições de capacidade de campo e alagadas.

(Os valores representam a média  $\pm$  o desvio padrão. c.c.: capacidade de campo, controle; r. orig.: raízes já presentes antes do alagamento, r. induz.: raízes induzidas pelo alagamento)

% DE AERÊNQUIMA NAS RAÍZES			
TRATAMENTO E TIPO DE RAIZ	DURAÇÃO (DIAS)		
	15	30	60
-----			
C.C.			
r. orig.	3,3 $\pm$ 2,4	3,4 $\pm$ 0,3	4,7 $\pm$ 0,7
ALAGADO NÃO AERADO			
r. orig.	2,3	3,3	2,3 $\pm$ 0,5
r. induz.	---	6,5	6,3
ALAGADO AERADO			
r. orig.	2,9 $\pm$ 1,3	3,9	3,4
r. induz.	---	6,5 $\pm$ 0,1	7,4 $\pm$ 1,9
-----			

Vale ressaltar que em plantas que apresentavam raízes novas, desenvolvidas após o alagamento (induzidas), sendo morfológicamente diferentes das originais, foram feitas duas amostragens, para avaliação da porosidade em ambos os tipos.

Não foram detectadas diferenças entre os tratamentos, ao se considerar a porcentagem de espaços de ar somente nas raízes originais das plantas controle e alagadas (TAB. 3). No entanto, nota-se uma clara tendência de raízes induzidas pelo alagamento apresentarem mais aerênquima que as originais.

Resultados semelhantes a estes foram observados por Joly (1982) com relação a *Chorisia speciosa*, onde a porosidade observada em raízes de plantas controle foi semelhante a das alagadas, enquanto que a das raízes adventícias foi cerca de 4 vezes maior.

Geralmente o aerênquima se forma no córtex, mas espaços intercelulares também ocorrem no xilema de algumas plantas lenhosas (Hook, 1984a; Studer & Brundle, 1984 apud Brundle, 1991).

A origem lisogênica do aerênquima tem sido relatada para muitas plantas (McPherson, 1939 apud Kawase, 1981; Kawase & Whitmoyer, 1980). A primeira explicação para sua formação foi formulada por McPherson (1939 apud Kawase & Whitmoyer, 1980), sugerindo que o aerênquima desenvolve-se pela perda da turgescência e eventual colapso das paredes de células corticais. A causa da morte destas células seria a falta de reservas, ou energia, pelo fato da respiração anaeróbica ser insuficiente para manter a integridade celular. Kawase (1979) sugeriu que a formação de aerênquima ocorra devido a uma cadeia de eventos ativada pelo alagamento, proporcionando um aumento na concentração de etileno, que por sua vez induz a atividade de celulases, que conseqüentemente levam ao desenvolvimento de espaços intercelulares. Entretanto, esta degeneração celular não ocorre ao acaso, em resposta à falta de  $O_2$ , uma vez que nem todas as células corticais são afetadas, sendo a base biomolecular para a resistência de algumas destas células desconhecida (Drew, 1987).

Konings (1982) sugeriu que a disfunção do tonoplasto, é, provavelmente, o primeiro ponto na cadeia de eventos que levam ao colapso celular e à formação de aerênquima em milho. Este fato foi comprovado após a constatação de que, em raízes de milho, as células sofrem colapso sem aparente quebra de parede celular e que condições que promovem a decomposição de fosfolípidos de membrana também promovem formação de aerênquima (Konings & Lambers, 1991). Estes autores colocam ainda, que a influência de fitormônios também pode ser entendida por sua interferência em membranas celulares.

Em raízes adventícias de arroz, ao contrário do observado nas de milho, o desenvolvimento de aerênquima não é controlado por variações na concentração de etileno, sendo parte do crescimento normal da raiz (Jackson et alii, 1985; Jackson & Pearce, 1991). Apesar das diferentes formas de controle de sua formação, que também pode ser esquisogênica, como em *Senecio congestus* (Bakker, 1960 apud Konings & Lambers, 1991) o seu papel na tolerância de plantas ao estresse anaeróbico é evidente.

O aerênquima reduz a resistência ao transporte longitudinal de  $O_2$ , tanto quanto reduz a quantidade de células com atividade respiratória (Ap Rees & Wilson, 1984; Jackson & Pearce, 1991), facilitando assim, o fluxo de oxigênio até o ápice radicular (Drew et alii, 1985), podendo proporcionar concentrações de  $O_2$  suficientes para algum crescimento. Dependendo, portanto, da demanda respiratória, da resistência dos espaços intercelulares e da perda radial para o meio, o oxigênio que se difunde das raízes tem, também, um importante papel na oxidação da rizosfera (Hook, 1984; Gaynard & Armstrong, 1987). Grandes áreas de aerênquima também podem proporcionar um meio eficiente para a diluição de compostos tóxicos voláteis, produzidos sob condições de baixa aeração (Crawford, 1992).

#### 4.5.4. A DIFUSÃO DE OXIGÊNIO:

Algumas dificuldades ocorreram na tentativa de se detectar a ocorrência ou não de difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes. Em algumas plantas houve o contato do óleo com as lenticelas, e estes resultados foram desprezados.

A avaliação feita em plantas mantidas na capacidade de campo (Fig. 21a) revelou que praticamente todo o oxigênio dissolvido no meio foi consumido em menos de 24 horas. Como a resposta foi semelhante nas duas plantas utilizadas, não foram realizadas outras repetições.

A difusão de  $O_2$  do sistema aéreo ao radicular foi detectada em duas plantas que foram mantidas alagadas sem aeração da água por 30 dias. Isto pode ser evidenciado na Figura 21b. Observa-se que após um período de leituras (17,5 horas) ocorreu estabilização da concentração de  $O_2$  no meio, indicando um equilíbrio entre a tomada de  $O_2$  da solução e da difusão via parte aérea. Com a vedação das lenticelas com lanolina, houve um declínio na disponibilidade de  $O_2$  na solução, pois este passou a ser a única fonte de  $O_2$  disponível para as raízes. Em uma única repetição, o nível de  $O_2$  ao final do teste chegou a zero, indicando o consumo total de oxigênio da solução. Também foi possível detectar a difusão de  $O_2$  em 2 plantas alagadas por 30 dias com aeração (Fig. 21c).

O fato de não ter sido constatada a difusão de  $O_2$  para a solução em todas as repetições realizadas, não significa que ela não tenha ocorrido. O experimento parte do princípio de medir o  $O_2$  diluído na solução. Portanto, se a difusão somente satisfaz parte do metabolismo respiratório das raízes, estas podem continuar consumindo o  $O_2$  da solução sem atingir o equilíbrio. A possibilidade de ocorrer uma parada no consumo de  $O_2$  pelas raízes, em vez da difusão deste, é descartada quando se verifica que há uma queda na concentração de  $O_2$  após a vedação das lenticelas, os pontos de entrada para o gás.

Segundo Armstrong et alli (1982), a efetividade da aeração interna depende da resistência física à difusão, e da



**Figura 21** - Variação na concentração relativa de oxigênio no meio de incubação de raízes de plantas de *Talauma ovata* após trinta dias de tratamento em condições de capacidade de campo e alagamento.

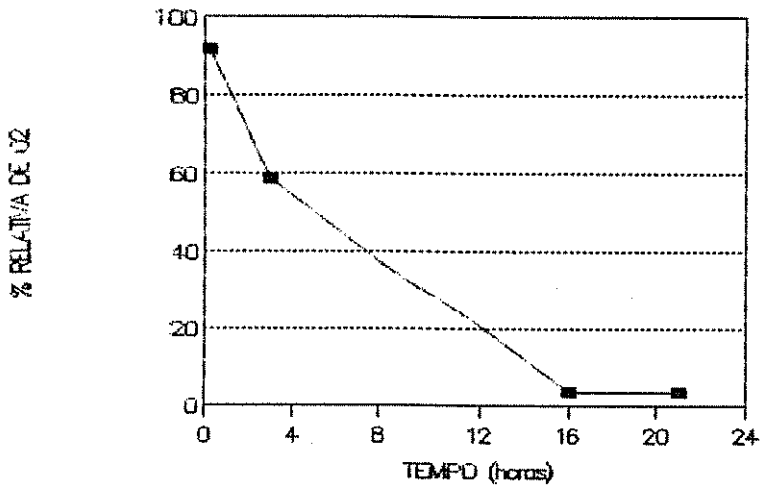
a: plantas mantidas na capacidade de campo

b: plantas alagadas sem aeração

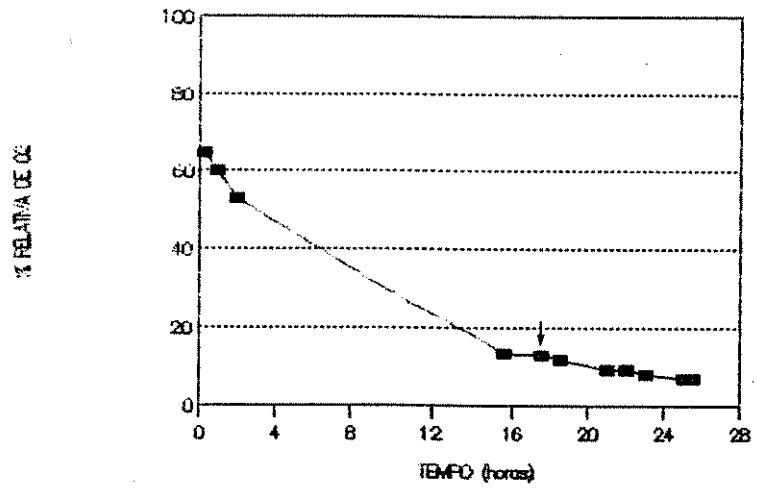
c: plantas alagadas com aeração

( → : indica o momento que as lenticelas foram vedadas com lanolina )

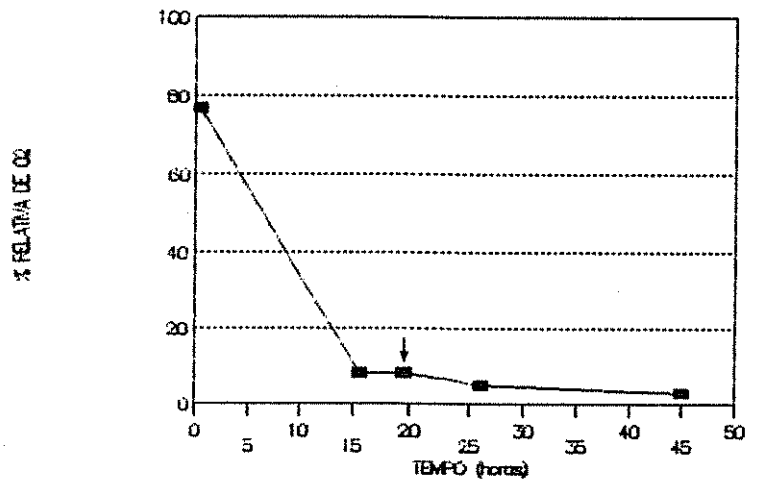
a



b



c



demanda respiratória ao longo da via de difusão. A resistência física é considerada ser uma função do comprimento, da porosidade e da tortuosidade da via. Já, a demanda pode se originar de duas maneiras: da taxa de respiração dos tecidos radiculares e do escape de  $O_2$  da raiz para o solo anóxico.

Joly (1993a) utilizando-se do mesmo método para avaliar a difusão de  $O_2$ , não constatou a ocorrência desta em *Sebastiania klotschiana*, espécie tolerante que não apresentou hipertrofia de lenticelas, e nem em *Schyzolobium parahyba* e *Peltophorum dubium*, intolerantes ao alagamento mas que desenvolveram lenticelas hipertróficas. Entretanto, para esta última espécie, o autor ressalta que após a hipertrofia de lenticelas em plantas submetidas ao alagamento, houve uma estabilização nos níveis de etanol nas raízes. Isto pode significar que parte do sistema radicular deve estar funcionando aerobicamente com o  $O_2$  difundido da parte aérea, diminuindo a atividade anaeróbica. Esta difusão pode não ter sido detectada, pelo fato de ser insuficiente, não satisfazendo o metabolismo radicular, que consome o  $O_2$  da solução, não entrando em equilíbrio com a difusão.

Já, em *Chorisia speciosa*, também tolerante ao alagamento, Joly (1993a) demonstrou que ocorre difusão de  $O_2$ , e que as lenticelas são uma via de entrada para o ar, pois após vedar estas estruturas com lanolina, os níveis de oxigênio na solução contendo as raízes diminuíram até chegar a zero.

Não somente as lenticelas hipertróficas devem ser consideradas como vias de entrada de  $O_2$  na planta, para ser difundido às raízes. Joly (1993a) observou que após o impedimento da entrada de  $O_2$  pelas lenticelas, em plantas de *Enterolobium contortisiliquum* alagadas, o nível deste estabilizou-se novamente em 13 %. O autor sugere que as folhas ou o caule, através de lenticelas não hipertróficas, também podem auxiliar na entrada de oxigênio em algumas plantas, evitando, portanto, leituras mais baixas pelo sensor de oxigênio. A constatação da difusão de  $O_2$  em *Hymenaea courbaril*, espécie tolerante e que não apresenta hipertrofia de lenticelas quando alagadas (Joly, 1993a), reforça esta idéia.

#### 4.5.5. A ATIVIDADE DA ENZIMA DESIDROGENASE ALCOÓLICA NAS RAÍZES:

A atividade da enzima desidrogenase alcoólica (ADH) que catalisa a conversão reversível de acetaldeído a etanol, foi avaliada nas raízes após 6 h, 12 h, 1, 4, 6, 10, 30 e 60 dias de tratamento, em 3 repetições.

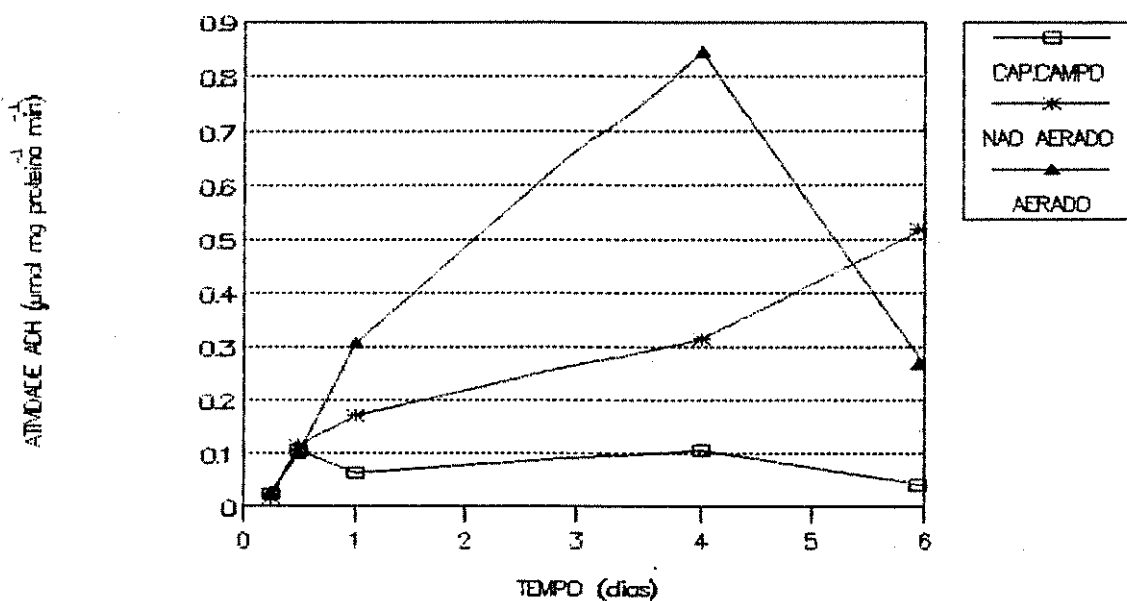
O teste para verificar a porcentagem de recuperação da enzima durante o processo de extração foi realizado e os resultados são observados na Tabela 4, onde se verifica uma recuperação média de 80%.

**Tabela 4** - Porcentagem de recuperação da enzima ADH, durante sua extração.

EXTRATOS	VARIACÃO NA ABSORBÂNCIA (340 nm)	
	REPET.1	REPET. 2
Só raiz	0.384	0.388
Só enzima	1.782	1.724
Enz + raiz (obtido)	1.695	1.754
Enz + raiz (esperado)	2.166	2.112
% de recuperação	78.25	83.04
<b>Média</b>	<b>80.6</b>	

Apesar do pequeno número de amostras, pode-se constatar que o alagamento do sistema radicular induz claramente o aumento da atividade desta enzima (Fig. 22). Plantas controle, apresentaram uma atividade média de 0.142  $\mu\text{mol}$  por mg de proteína por min ( $s = 0.070$ ), mantendo-se praticamente semelhante ao longo do tratamento.

a



b

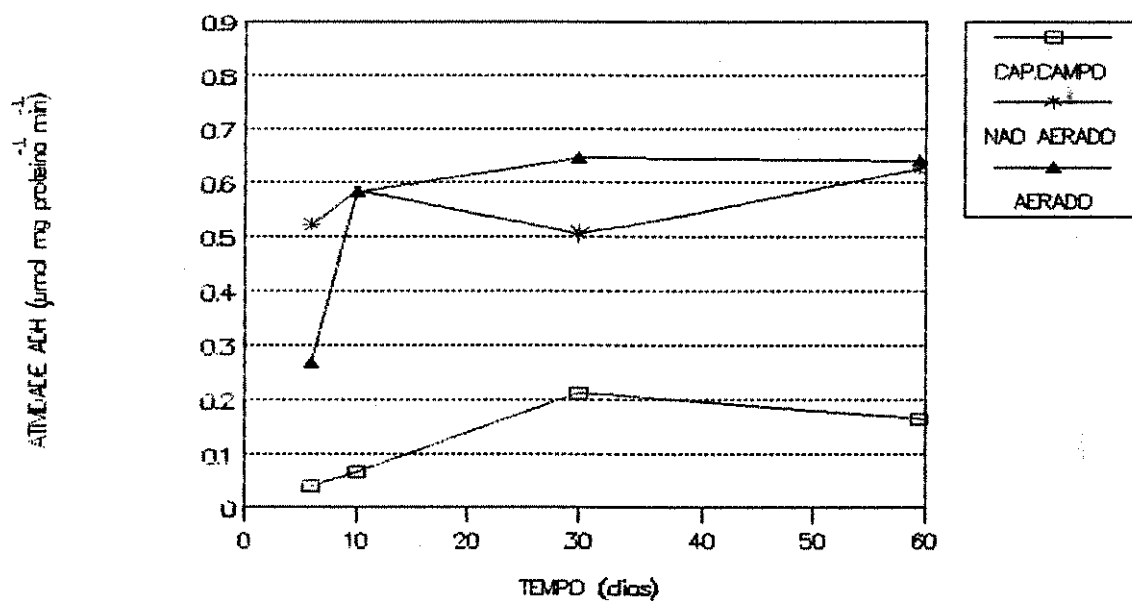


Figura 22 - Efeito do alagamento na atividade da enzima desidrogenase alcoólica (ADH) em raízes de plantas de *Talauma ovata*

(a: início, de 0 a 6 dias; b: 6 a 60 dias)

Com até 12 horas de tratamento, não houve alteração na atividade da ADH de plantas alagadas. Após 24 horas pode-se verificar que houve um aumento de 2.69 vezes na atividade da enzima em raízes de plantas alagadas não aeradas e de 4.85 vezes nas aeradas. Com 4 dias a proporção do aumento foi de 2.9 no tratamento não aerado, enquanto no outro, chegou a 7.9 vezes o das plantas controle. Seis dias de tratamento proporcionaram um aumento de 12.9 vezes na atividade da ADH nas raízes de plantas alagadas sem aeração e 6.6 vezes com aeração da água. Dez dias de tratamento aceleraram a atividade da ADH em aproximadamente 8 vezes nos tratamentos alagados. Após 30 e 60 dias o efeito do tratamento foi semelhante nas duas condições de alagamento, mantendo-se praticamente estáveis, aproximadamente 3 vezes maior que nas plantas controle.

Estes resultados mostram a importância de se verificar a atividade da enzima em diversos intervalos de tempo de tratamento. Com até 12 horas, não houve aumento na atividade da enzima, entretanto após 24 horas ocorreu. Isto significa que neste intervalo de tempo, o estresse foi percebido, e como resposta pode ter havido uma ativação de ADH pré-existente, para que ocorresse o aumento na sua atividade.

O que se observa a partir de 1 dia até 10 dias de tratamento, é um aumento progressivo na atividade da ADH, chegando a 8 e 10 vezes o valor de plantas controle. Pode-se sugerir, desta maneira, que além da ativação da enzima pré-existente deva ocorrer síntese da enzima.

À primeira vista, pode parecer contraditório o maior aumento da atividade da ADH verificado em plantas alagadas com aeração do que nas não aeradas, uma vez que as primeiras têm maior disponibilidade de  $O_2$ . Isto ocorreu ao longo do início do experimento. Entretanto, apesar da aeração da água, o alagamento das plantas acaba por eliminar completamente o oxigênio do solo que contém as raízes em poucas horas (Ponnamperuma, 1984). Desta forma, no tratamento sem aeração, as raízes das plantas estão sob anoxia e este estresse pode induzir a uma inibição do metabolismo respiratório. Já, com aeração da água, a baixa pressão parcial

de  $O_2$  pode induzir a glicólise e acelerar o processo fermentativo (Côme et alii, 1991).

Após 6 dias de tratamento, a atividade da ADH diminuiu no tratamento aerado. Como neste período já ocorreu o início da hipertrofia de lenticelas, a possível difusão de oxigênio pode vir a melhorar a aeração das raízes e diminuir a atividade fermentativa. No tratamento sem aeração, com 6 dias também havia início de hipertrofia de lenticelas, entretanto, menos  $O_2$  na superfície da água para ser difundido, e ainda se observava a fermentação alcoólica.

A partir de 10 dias o nível do metabolismo mantém-se semelhante nos dois tratamentos, de onde se deduz que, apesar da diferença na disponibilidade de  $O_2$  na superfície da água, a taxa a que este se difunde também é semelhante, e suficiente para manter uma taxa metabólica ativa nos tecidos em crescimento.

Outro resultado interessante foi observado após 30 e 60 dias de tratamento, quando se verificou que o aumento da atividade da enzima foi comparativamente menor que nos primeiros dias, mantendo-se aproximadamente 3 vezes o das plantas controle, embora estes tenham se elevado um pouco. Entretanto o nível da atividade foi mantido constante após 10 dias de tratamento. Assim, observa-se que a planta ajusta o seu metabolismo respiratório à quantidade de oxigênio disponível (Joly, 1993a).

Sob hipoxia, o pouco oxigênio disponível pode manter parte do metabolismo aeróbico funcionando e desta forma a via fermentativa pode vir a funcionar como uma via complementar. No entanto, quando a deficiência de oxigênio é maior, e o metabolismo anaeróbico é insuficiente para suprir a necessidade das células, talvez a estratégia apresentadas seja a de diminuir o metabolismo. Desta forma, poderia-se evitar um possível envenenamento pelos produtos da via fermentativa, que estaria funcionando ineficientemente.

Duas estratégias devem estar envolvidas nesta redução da atividade da ADH. Como já foi mencionado anteriormente, com 10 dias de tratamento já se verificava a hipertrofia de lenticelas, que aumentou em número até 60 dias de tratamento. Aos 30 dias,

houve o início de formação de novas raízes na porção superior do solo, e com 35 dias iniciou-se o desenvolvimento de raízes adventícias, sendo que aos 60 dias ambas estavam presentes em maior número e tamanho, juntamente com as raízes superficiais. Portanto, a hipertrofia de lenticelas, favorecendo a entrada de oxigênio, e as novas raízes formadas, apresentando maior quantidade de espaços intercelulares, devem contribuir para um melhoramento da aeração das raízes. Com isto, há um restabelecimento ao menos parcial do metabolismo aeróbico, que pode proporcionar energia necessária para a síntese e crescimento. Assim, ocorre também, uma diminuição do metabolismo anaeróbico, que entretanto permanece estável, fornecendo energia para manutenção de outras necessidades, assim como manutenção do potencial redox da célula.

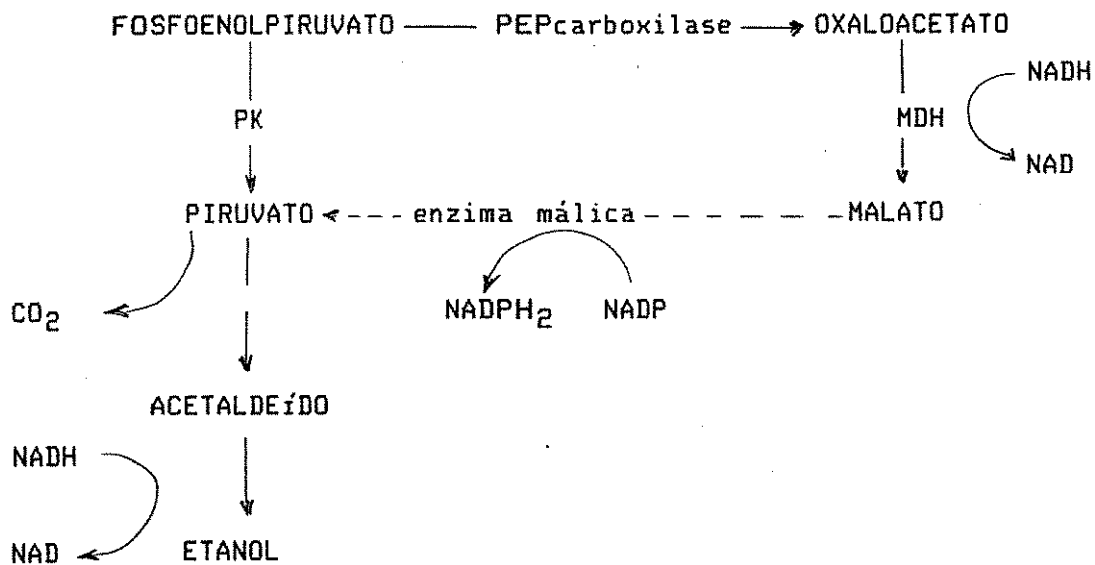
Joly (1982) analisou a atividade da ADH em uma série de espécies tolerantes e intolerantes, após 30 dias de alagamento. Excetuando-se *Hymenaea courbaril* que apresentou redução na atividade e *Sebastiania klotzchiana*, na qual o aumento desta foi de 9 vezes, nas demais espécies estudadas foi observada uma aceleração de 2 a 4 vezes na atividade da ADH. Estes dados são semelhantes aos obtidos para *Talauma ovata*, que ao final de um mês de alagamento apresentou um aumento de aproximadamente 3 vezes na atividade da ADH com relação a das plantas controle.

MacManmon & Crawford (1971) analisaram o comportamento de uma série de enzimas em espécies tolerantes e intolerantes ao alagamento. Verificaram que a atividade da ADH, após um mês de alagamento, foi acelerada em 9 espécies intolerantes, e inalterada ou diminuída em 10 espécies tolerantes estudadas. Estes dados, juntamente com outros mostrando que o malato se acumula em espécies tolerantes ao alagamento, levaram à proposição de um esquema para a teoria metabólica da tolerância ao alagamento (Macmanmon & Crawford, 1971). Esta teoria argumenta que espécies intolerantes apresentam uma aceleração da via fermentativa alcoólica, levando à formação de etanol. Estas espécies apresentam, ainda, uma enzima ativa, a enzima málica, que converte malato a piruvato. Portanto, mesmo que ocorra desvio



na rota para formação de malato, este não se acumula pela presença e atividade da enzima málica. Esta, atuando, leva à formação de piruvato, que na sequência pode ser convertido a etanol.

O suporte desta teoria, é que a enzima málica não foi detectada em algumas espécies tolerantes, ou quando presente, apresenta uma forma de controle metabólico que faz com que sua atividade seja reduzida quando alagada e induzida quando em condições aeróbicas (Fig. 23). Desta forma, o acúmulo de malato verificado nestas espécies estaria colaborando para diminuir a formação de etanol (Crawford, 1978). Além do malato não ser tóxico, pode ser metabolizado ao se restaurar a condição aeróbica.



**Figura 23** - Diagrama ilustrando a possível diferenciação metabólica entre plantas tolerantes e intolerantes ao alagamento (Segundo Crawford, 1978).

Alguns autores rejeitam esta teoria. Keeley (1978) observou que em *Nyssa sylvatica* var. *biflora* o acúmulo de malato após um mês de alagamento foi acompanhado por altos níveis de etanol.

Portanto, o malato não teria se acumulado por desvio da fermentação alcoólica.

Ap Rees & Wilson (1984) também contestam esta teoria por mostrarem que em *Glyceria maxima*, espécie tolerante estudada por Crawford & Tyler (1971) não acumula malato com  $C^{14}$  após fornecimento de sacarose marcada ao sistema radicular de plantas alagadas, e que esta apresenta a enzima málica não detectada por Crawford & Tyler (1971).

O acúmulo de malato também foi verificado por Joly (1993b) em raízes de *Hymenaea courbaril* alagadas. Após 8 dias de tratamento, foi observado um decréscimo na quantidade deste metabólito. Apesar da ausência de lenticelas hipertróficas nesta espécie, Joly (1993b) constatou a difusão de  $O_2$  até a solução que continha as raízes, e sugere que a energia requerida pela planta pode ser suprida, ao menos parcialmente, aerobicamente. Assim, o acúmulo de malato não estaria diretamente relacionado com a produção de ATP, e sim, proporcionando um desvio na produção de etanol, que é potencialmente tóxico para a planta.

Muitas reações enzimáticas apresentam um controle por retroinibição, ou seja, inibição pelo seu produto. Davies (1980) coloca que uma possível explicação para a ausência da inibição da enzima Fosfoenolpiruvato carboxilase pelo malato, seria o acúmulo deste metabólito no vacúolo. Desta forma, também ocorre um impedimento da diminuição do pH da célula. O malato também pode ser facilmente transportado pela corrente transpiratória. Segundo Joly (1993b) o possível acúmulo ou transporte de malato dispensa a relação exigida por Ap Rees et alii (1987) entre a quantidade de malato acumulado e substrato fermentado, para se considerar este metabólito como produto da fermentação.

Um outro fator a se considerar, em se tratando da enzima desidrogenase alcoólica, é a presença de isoenzimas induzidas pelo alagamento.

De acordo com Felder et alii (1973 apud Fagerstedt & Crawford, 1986), as isoenzimas que se formam durante o alagamento de plantas de milho, apesar de apresentarem pequenas alterações na sua estrutura primária, possuem propriedades bioquímicas

diferentes. Segundo Fagerstedt & Crawford (1986), em condições hipóxicas, a ADH catalisando a reação no sentido da produção de etanol, compete com a lactato desidrogenase pela coenzima NADH. Foi verificado por Roberts *et alli* (1985) que em raízes de cevada o Km da isoenzima por NADH é muito menor que o da ADH pré-existente. Isto possibilita uma maior atividade da fermentação alcoólica, em detrimento da láctica, que levaria à acidificação do citoplasma e à morte de células. Estes autores reforçam esta possibilidade ao demonstrarem que em mutante de milho, sem ADH, a acidose citoplasmática leva à morte. Já, o etanol formado pela ADH é um composto volátil, que passa facilmente através da membrana, e não é letal em curtos períodos de hipoxia (Jackson *et alli*, 1982).

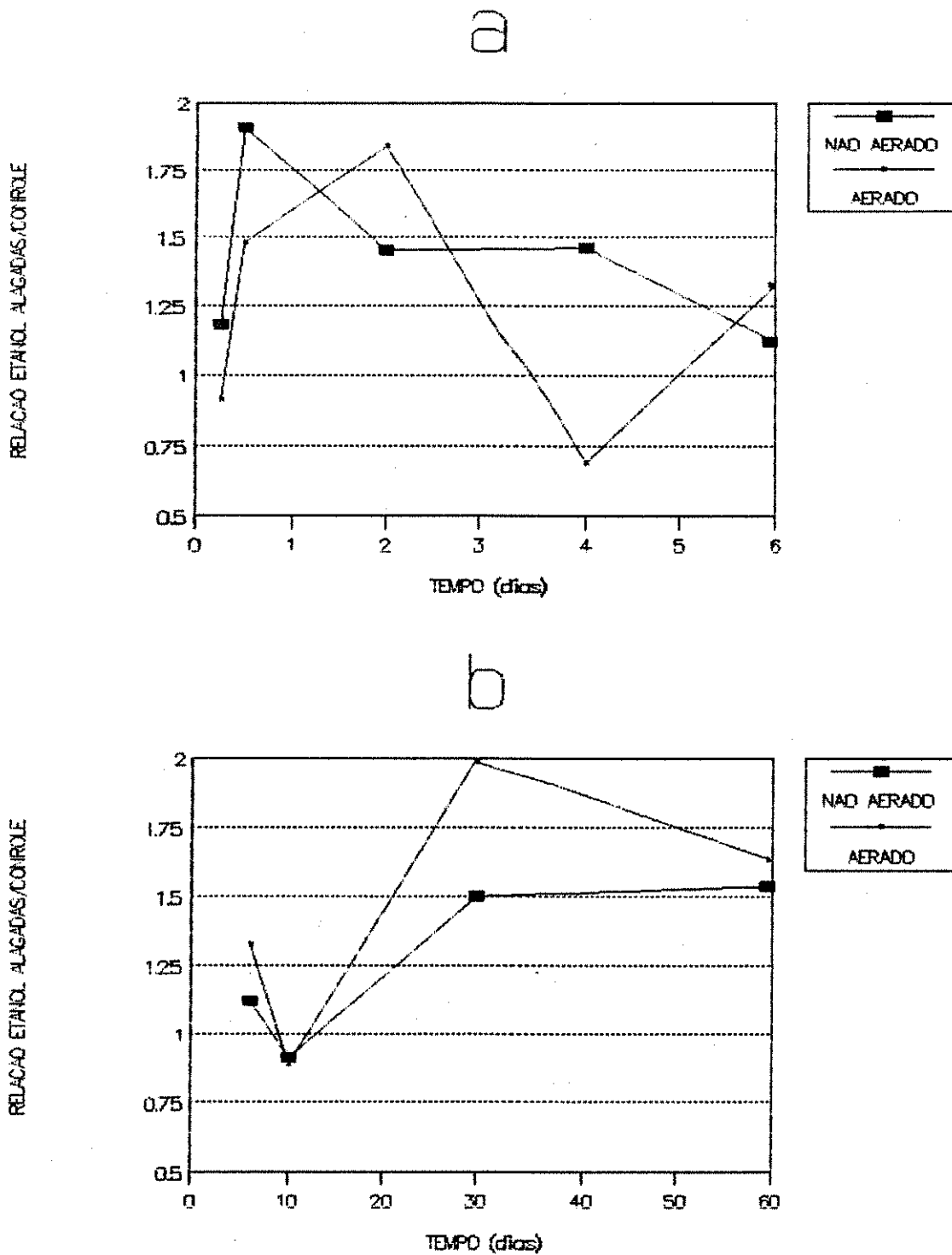
#### 4.5.6. O CONTEÚDO DE ETANOL NAS RAÍZES:

A presença de etanol foi constatada em todos os tratamentos, o que significa que mesmo nas plantas crescidas em condições de capacidade de campo, as raízes podem ter a via fermentativa funcionando. Isto pode ocorrer pela compactação das células na região meristemática, com elevada demanda de oxigênio. Desta forma, a Figura 24 ilustra a diferença da quantidade de etanol presente nas raízes alagadas com relação às mantidas na capacidade de campo.

Plantas controle não apresentaram níveis constantes de etanol, o que dificultou um pouco a interpretação dos resultados, embora estes valores oscilassem entre 0.9 a 2.2  $\mu$ moles por grama de matéria fresca de raiz, enquanto os das plantas alagadas tivessem uma amplitude de variação maior (0.9 a 4.3  $\mu$ moles por grama de peso fresco de raiz).

Apesar das poucas amostras, algumas considerações podem ser feitas. Em quase todas as medidas os níveis de etanol foram menores nas raízes de plantas controle.

Após 6 horas, praticamente não houve diferença entre os tratamentos (Fig. 23). Com 12 horas, a quantidade de etanol



**Figura 24** - Teor de etanol em raízes de plantas alagadas de *Talauma ovata* com relação a plantas mantidas na capacidade de campo.

(a: início, 0 a 6 dias; b: 6 a 10 dias)

presente nas raízes de plantas alagadas, com e sem aeração, respectivamente, foi 48 e 91 % maior do que nas plantas controle. A quantidade de etanol detectada nas raízes de plantas alagadas mantidas até 6 dias de tratamento, foi sempre maior do que nas raízes de plantas crescidas na capacidade de campo, exceto para as mantidas por 4 dias em alagamento com aeração da água. Aos 10 dias de tratamento, a quantidade de etanol encontrada nas raízes de plantas alagadas é semelhante, mas um pouco menor do que nas plantas controle. Após 30 e 60 dias de tratamento houve maior formação de etanol nas raízes de plantas alagadas.

Quando se compara a evolução da formação de etanol nas raízes de plantas alagadas (Fig. 24) com a atividade da enzima ADH (Fig. 22), observa-se que os picos da atividade da enzima, não foram acompanhados por elevações na quantidade do etanol. Entretanto, não se pode esperar uma proporção semelhante, pois as determinações foram feitas em plantas diferentes, que podem responder diferentemente (devido ao pequeno número de repetições), ou o etanol pode ter sido eliminado pela planta. Para as análises foram utilizadas raízes em crescimento, não sendo consideradas a sua posição no sistema radicular, se apical ou basal. Então, diferenças de possibilidade de aeração das raízes, e assim, de atividade metabólica, também são possíveis. Portanto, a redução nos níveis de etanol observada após 4 dias pode refletir diferenças individuais, espaciais ou de metabolismo.

Algumas formas de se evitar o efeito tóxico do etanol nas células são discutidas na literatura. Este metabólito pode ser neutralizado por conjugação com glicosídeos (Liu et alii, 1965 apud Cossins, 1978), ou oxidação a acetaldeído (Cossins, 1978). Crawford (1992) comenta que pequenas quantidades de etanol são liberadas pelas lenticelas, e grande parte deste reoxidado na parte aérea. Desta forma, ocorreria menor perda de carbono, e o acetato formado a partir do acetaldeído participa de uma série de reações metabólicas, reduzindo, assim, a baixa produção de energia por carbono metabolizado anaerobicamente.

Rumpho & Kennedy (1981) sugeriram que em espécies tolerantes, o etanol interage com a membrana celular produzindo mudanças estruturais, mas sem provocar rupturas. Espécies sensíveis ao etanol, não têm esta capacidade e as células sofrem colapso quando expostas a altas concentrações deste metabólito.

Ápices radiculares de muitas espécies contêm produtos finais do metabolismo anaeróbico, mesmo quando crescendo em condições bem aeradas, aparentemente como resultado da estrutura compacta das células na região meristemática (Armstrong, 1978; Crawford, 1978; Smith & Ap Rees, 1979). Considerando-se a compactação dos tecidos radiculares, e a demanda de  $O_2$  por unidade de volume de tecido, tem-se que a demanda do estelo é muito maior que a do córtex (Armstrong et alli, 1991). Sendo assim, quando o solo está alagado, e a disponibilidade de oxigênio é pequena, o estelo pode ser a principal região da raiz a ativar o metabolismo anaeróbico. Armstrong et alli (1991) mostram coeficientes de difusão de  $O_2$  para o córtex e estelo, que corroboram esta colocação, sendo o do primeiro aproximadamente 50 vezes maior que o do segundo.

Um aumento na capacidade de produzir etanol foi observada em raízes de *Nyssa silvatica*, uma espécie tolerante, quando alagada por curtos períodos de tempo (Keeley, 1978), mas após 1 ano de alagamento a sua produção foi altamente reduzida. O autor explica que esta diminuição no conteúdo de etanol em plantas alagadas por 1 ano, ocorre pela presença de um grande suprimento de  $O_2$  interno que chega às raízes, proporcionando baixas taxas de fermentação alcoólica e o retorno à respiração aeróbica.

Joly & Crawford (1982) constataram diversos padrões de acúmulo de etanol em raízes de espécies tropicais, tolerantes ou não, quando alagadas. Maiores níveis de etanol foram detectados na espécie mais tolerante, *Sebastiania klotschiana*, sendo sua estratégia acelerar a glicólise para produzir mais energia. Nesta espécie, o etanol formado pode ser facilmente eliminado, pois a espécie ocorre às margens de rios, onde a movimentação da água facilita a sua difusão. No entanto, *Hymenaea courbaril*, também

tolerante e presente em matas ciliares, não sofreu alterações na produção de etanol. Já, espécies intolerantes mostraram um progressivo aumento na concentração de etanol com a duração do alagamento.

Em *Spartina alterniflora*, uma espécie dominante em mangues na costa Atlântica dos Estados Unidos, apesar de apresentar alta atividade da enzima ADH em raízes crescendo sob hipoxia, não foi detectada a presença de etanol. Mendelsohn & Mckee (1987) sugerem que esta espécie tem alta capacidade para eliminar o etanol das raízes, através de difusão para o meio, e ou de oxidá-lo internamente.

Desta maneira, pode-se constatar que não há uma resposta adaptativa que se possa generalizar para espécies tolerantes e intolerantes, quanto à produção de etanol. É necessário intensificar estudos deste âmbito, com metodologia e condições padronizadas, com espécies de ambientes semelhantes, para ampliar os conhecimentos e permitir a proposição de modelos de respostas adaptativas.

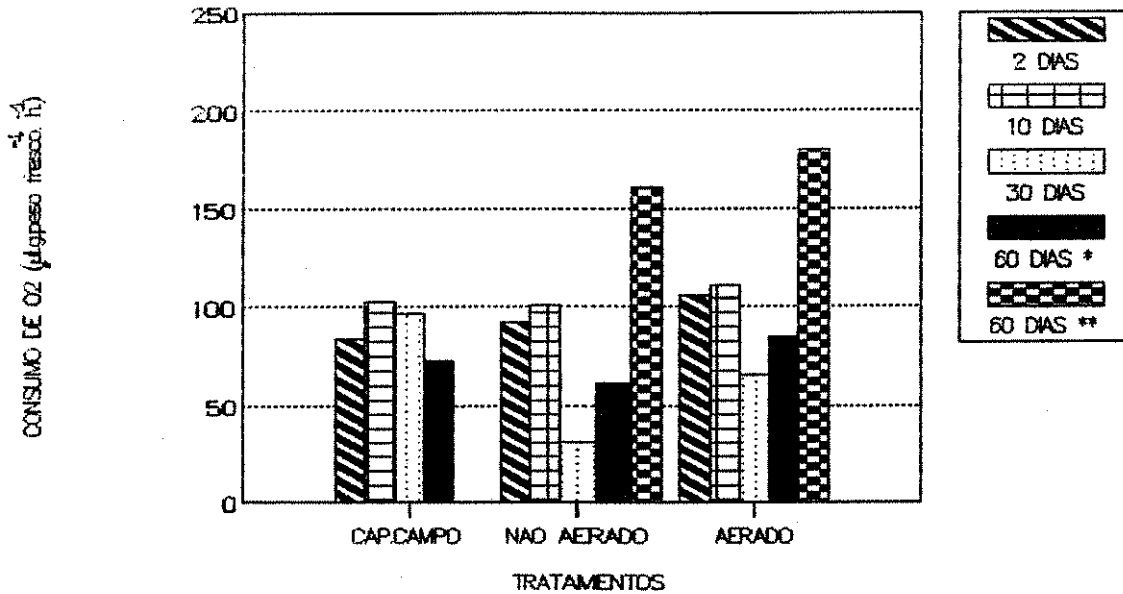
#### 4.5.7. METABOLISMO RESPIRATÓRIO RADICULAR:

O pequeno número de repetições utilizadas na avaliação do consumo de  $O_2$  e liberação de  $CO_2$ , dificultou a análise dos dados, uma vez que os desvios das médias às vezes são muito grandes.

A Figura 25 ilustra os valores obtidos para o consumo de  $O_2$ . Pode-se observar que a média de consumo das raízes mantidas na capacidade de campo foi de 88,9  $\mu l$  de  $O_2$  por hora por grama de peso fresco de raiz ( $s = 13.8$ ), sendo que a variação ocorrida ao longo do tratamento foi de 10 a 15 % da média.

Este mesmo tipo de análise não pode ser feita para as plantas alagadas, pois o tempo de tratamento, de hipoxia, interfere diretamente na disponibilidade de oxigênio e no seu consumo pelas raízes. Sendo assim, pode se observar (Fig. 25) que 2 e 10 dias de alagamento praticamente não interferiram no

consumo de  $O_2$ , tanto **com** quanto **sem** aeração da água.



**Figura 25** - Consumo de oxigênio pelo sistema radicular de plantas de *Talium ovatum* mantidas em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água.

(60\*: raízes alagadas por 60 dias; 60\*\*: raízes induzidas pelo alagamento)

No entanto, 30 dias de alagamento proporcionaram uma redução na taxa de consumo, de aproximadamente 40 e 65 % nos tratamentos **com** e **sem** aeração, respectivamente. Ao final de 60 dias de tratamento, a redução no consumo de  $O_2$  não foi tão acentuada quanto aos 30 dias, ficando próxima a 20 e 35 %.

Resultados mais expressivos foram obtidos por raízes superficiais, induzidas pelo alagamento, cujo consumo de oxigênio foi praticamente o dobro de raízes controle, e 60 % maior que as plantas alagadas por 2 e 10 dias.



A análise estatística dos resultados, feita pela comparação entre as médias e o intervalo de confiança a 95% (teste t), indica poucas diferenças significativas, mas que ressaltam a inibição com 30 dias de alagamento sem aeração da água, e o aumento no consumo pelas raízes superficiais alagadas aeradas.

Os resultados obtidos para a liberação de  $\text{CO}_2$  (Fig. 26) foram semelhantes ao padrão de consumo de  $\text{O}_2$ .

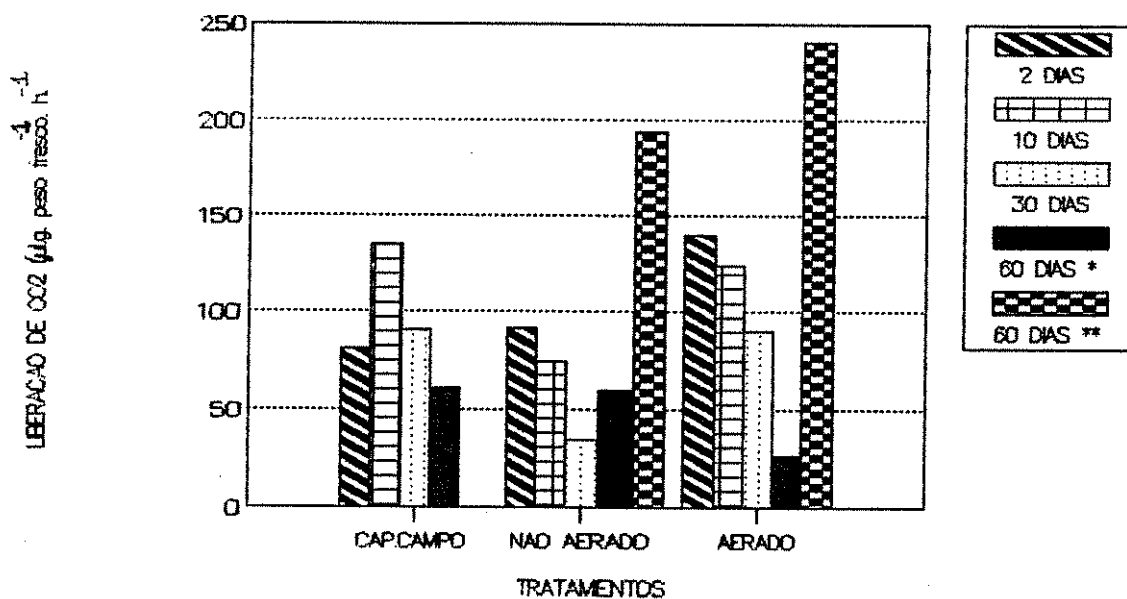


Figura 26 - Liberação de  $\text{CO}_2$  pelo sistema radicular de plantas de *Talauma ovata* mantidas em condições de capacidade de campo e de solo alagado com e sem aeração da água.

(60\*: raízes alagadas por 60 dias; 60\*\*: raízes induzidas pelo alagamento)

A Tabela 5 ilustra os valores obtidos para o quociente respiratório, calculado sobre a média de liberação e consumo dos gases. Para as plantas controle, estes valores foram sempre próximos de 1, enquanto nas alagadas com oxigenação da água, foram maiores que 1. Quanto às plantas mantidas alagadas sem oxigenação da água, os valores foram variáveis ao longo do tempo.

**Tabela 5 -** Quociente respiratório de segmentos apicais de raízes de *Talauma ovata* após alagamento.

(Os valores são a média dos QR calculados para a média de consumo e liberação de gases. 60\*: rizes alagadas por 60 dias; 60\*\*: raízes induzidas pelo alagamento).

QUOCIENTE RESPIRATÓRIO			
TRATAMENTOS			
DURAÇÃO (DIAS)	C .C	ALAGADO	
		NÃO AERADO	AERADO
2	0.96	0.99	1.32
10	1.09	0.73	1.11
30	0.93	1.10	1.37
60 *	0.83	0.96	0.30
60**	-	1.20	1.33

A taxa de consumo de oxigênio em plantas alagadas não foi drasticamente afetada. Isto significa que de alguma maneira, as raízes impedem a desestruturação do aparelho respiratório, mantendo-o viável para quando as condições aeróbicas forem restauradas. Carpenter & Mitchel (1980) obtiveram resultados semelhantes, ao estudarem a respiração de *Acer saccharum* espécie intolerante ao alagamento, *Acer rubrum* e *Taxodium distichum*, tolerantes. Os autores verificaram que o consumo de O<sub>2</sub> foi muito reduzido na espécie intolerante, quando alagada, enquanto nas

tolerantes, esta redução foi menor. Sugerem que estas apresentam mecanismos que evitam ou escapam da falta de  $O_2$ , e assim, protegem a integridade do aparelho respiratório sob estresse por hipoxia.

Muitos trabalhos que envolvem avaliação da respiração de espécies de *Senecio* já foram realizados. Crawford (1966) observou que não há diferenças no consumo de oxigênio pelas raízes de espécies de *Senecio*, tolerantes e intolerantes, após 30 dias de alagamento. No entanto, constatou que espécies intolerantes demonstram maior taxa de respiração anaeróbica do que as espécies tolerantes. Este autor concluiu que tanto espécies tolerantes quanto intolerantes podem respirar anaerobicamente, mas que a incapacidade das primeiras controlarem a glicólise na ausência de  $O_2$  pode levar a um acúmulo de etanol nas raízes, que faz destas espécies, inadequadas para ocuparem locais inundáveis.

Lambers & Smakman (1978 apud Konings & Lambers, 1991) estudaram a respiração de raízes de *S. aquaticus*, espécie que habita locais úmidos, e que segundo Crawford (1966) é tolerante, pois não tem seu crescimento inibido pelo alagamento. Verificaram que a respiração é inibida quando o oxigênio está ausente da solução que contém as raízes, e notaram que 63 % da respiração ocorre via oxidase alternativa, pois pode ser inibida por SHAM (ácido salicil hidroxâmico).

Konings & Lambers (1991) colocaram que a difusão de  $O_2$  detectada nesta espécie deve suprir a respiração via citocromo, que mantém o metabolismo radicular em funcionamento aeróbico, proporcionando energia suficiente para o crescimento. Isto por que, normalmente as raízes desta espécie são supridas, energeticamente, por 37 % do oxigênio consumido, uma vez que, 63 % da respiração é realizada pela via oxidase alternativa, que consome  $O_2$  e produz muito pouca energia. Antes que a difusão comece a ocorrer, ou seja eficiente, a via fermentativa e outros sistemas enzimáticos que oxidam NADH a NAD são fundamentais para o funcionamento da célula .

Segundo Drew *et alii* (1985), a difusão interna de  $O_2$  proporciona uma capacidade de 10 % da respiração máxima na região meristemática de raízes de milho não aerenquimatosas. Em raízes com aerênquima, a capacidade chega a 30 % da respiração máxima.

Joly & Crawford (1982) observaram padrões de consumo de  $O_2$  altamente variáveis por raízes de plantas alagadas por 30 dias. *Sebastiania klotschiana* e *Hymenaea courbaril* apresentaram significativa redução no consumo de  $O_2$ , enquanto *Chorisia speciosa*, também tolerante, mostrou maior absorção de  $O_2$  pelas raízes. Com relação a espécies intolerantes, *Pseudobombax marginatum* consumiu mais oxigênio após 30 dias de alagamento, enquanto em *Kielmeyera coriacea* o consumo não foi alterado.

A inibição parcial da respiração aeróbica tem sido considerada uma resposta adaptativa a baixas concentrações de  $O_2$  (Lambers, 1976). Com isto, pode-se inferir que espécies tolerantes, como *T. ovata* adaptam-se à hipoxia diminuindo seu metabolismo durante o estresse.

O aumento no consumo de oxigênio pelas raízes induzidas pelo alagamento, não necessariamente é utilizado para a respiração. Pode estar sendo consumido para a oxidação de etanol, ou outros processos oxidativos (C. A. Joly, com. pess.).

Quanto à liberação de  $CO_2$ , maior importância é dada quando medido sob condições anaeróbicas no respirômetro. A maioria dos trabalhos avaliaram desta maneira, portanto não são base de comparação com este trabalho.

Valores de quociente respiratório podem refletir a proporção de metabolismo respiratório anaeróbico/aeróbico, e refletir a natureza do substrato respiratório utilizado (Carpenter & Mitchel, 1980).

Como os valores deste quociente (Tab. 5) para as plantas de *T. ovata* alagadas com aeração da água foram sempre maiores que 1, podem indicar que há uma maior proporção de respiração anaeróbica, o que está de acordo com os valores obtidos para a atividade da ADH (Fig. 21), e que carboidrato é o principal substrato respiratório. No entanto, outras situações proporcionam maior liberação de  $CO_2$ , elevando o valor do QR, como

a via pentose fosfato (Ap Rees, 1980).

Com estas avaliações, ou seja, do consumo de  $O_2$  e liberação de  $CO_2$  após um período de alagamento, tem-se idéia de como se encontra a integridade do aparelho respiratório. Entretanto, outros campos de pesquisa, como estudo da carga energética e potencial redox têm-se mostrado mais eficientes em avaliar a disponibilidade de energia nas células (Drew et alii, 1985).

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS:

*Talauma ovata* é considerada uma espécie heliófita, colonizadora de matas ciliares. Sua presença constante em matas de brejo e a preferência por locais de solo hidricamente saturado, refletem exigências microambientais ou condições específicas para que esta espécie possa vencer a competição com outras espécies e se estabelecer.

Na área de brejo da mata estudada, a população de *Talauma ovata* encontra-se em equilíbrio, com um grande número de indivíduos jovens, e, gradualmente, uma proporção menor de indivíduos em desenvolvimento. O crescimento das plantas no interior da mata é lento, e apesar da falta de avaliação de alguns parâmetros, parece ser principalmente decorrente da disponibilidade de luz.

O papel ecológico dos agentes dispersores das sementes, os pássaros, parece ser de fundamental importância. A retirada do arilo possibilita a germinação, além de dificultar a proliferação de fungos, afastando um meio propício para o seu crescimento no ambiente úmido e favorável da mata.

Apesar da sua característica de predomínio em locais de solo encharcado, as suas sementes não germinam sob condições anaeróbicas. As sementes, após a embebição, apresentam um metabolismo anaeróbico, provavelmente pela dificuldade do  $O_2$  se difundir através da casca. Após a ruptura desta estrutura o nível endógeno de etanol diminui, o que demonstra que o metabolismo anaeróbico decresce, e ocorre a protusão da radícula. Mesmo não germinando sob anaerobiose, estas se mantêm viáveis após armazenamento por até 10 dias em condições anóxicas proporcionadas pela submersão. Desta forma as sementes dispõem de boas chances de germinação no ambiente brejoso da mata. Deve-se considerar também, que sua dispersão ocorre após os meses de maior pluviosidade, já próximo aos meses mais secos.

A partir da germinação, tem-se o desenvolvimento e o estabelecimento de uma planta tolerante ao encharcamento do solo.

Considerando-se os conceitos de Levitt (1980) quanto à resistência das plantas aos estresses, *Talauma ovata* é uma espécie resistente, que evita parcialmente o estresse e tolera as consequências que este acarreta para o seu metabolismo. Situações que possibilitam o alívio do estresse estão aliadas a alterações morfo-anatômicas, enquanto as que proporcionam a tolerância decorrem de modificações bioquímicas e fisiológicas.

A hipertrofia de lenticelas e da base do caule, a formação de raízes adventícias e o desenvolvimento de novas raízes, mais porosas que as originais, possibilitam a difusão de oxigênio da parte aérea para o sistema radicular. Isto proporciona um metabolismo aeróbico, mesmo que parcial, capaz de produzir energia suficiente para a manutenção das condições vitais e até para o crescimento. Esta situação foi morfológica e fisiologicamente constatada.

Durante o alagamento experimental, as folhas permanecem com aspecto idêntico ao de plantas mantidas na capacidade de campo. Não há murchamento, epinastia ou clorose, características frequentemente observadas em espécies intolerantes. A ausência destas respostas sugere que há uma contínua absorção de água e nutrientes, uma vez que a carência destes acarretaria em alterações nas folhas. A formação de raízes adventícias pode colaborar para a manutenção destas funções pois estas raízes podem dispor de mais  $O_2$  por estarem na interface solo - água, mais oxigenada.

Todas as características mencionadas acima colaboram para evitar a falta de oxigênio e impedir as consequências de sua carência. Mesmo assim, a condição anaeróbica é imposta ao sistema radicular, que passa a apresentar um metabolismo fermentativo. Por este processo, a produção de ATP por mol de glicose consumido é muito baixa, e provavelmente incapaz de manter o crescimento.

O aumento na atividade da ADH demonstra a ocorrência de fermentação alcoólica nas raízes alagadas. A diminuição no consumo de oxigênio, após um período de anaerobiose, pode refletir uma capacidade de ajuste do metabolismo respiratório.

Portanto, o conjunto de respostas morfo-anatômicas e as alterações bioquímico-fisiológicas desenvolvidas com o alagamento, constituem estratégias que permitem à planta vencer as condições adversas e a competição com espécies não adaptadas. O conhecimento destes mecanismos de respostas a estresses, aliado aos aspectos ecológicos do ambiente das plantas, permite uma análise mais profunda da dinâmica de ecossistemas. Isto é de fundamental importância para o seu manejo e conservação.



## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- AIDAR, M. P. M. 1992. *Ecologia do araribá (Centrolobium tomentosum Guill ex Benth - Fabaceae) e o ecótono mata ciliar da Bacia do rio Jacaré Pepira, São Paulo*. Tese de mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.
- ALONI, B. & ROSENSHTEIN, G. 1982. Effect of flooding on tomato cultivares: the relationship between proline accumulation on other morphological and physiological changes. *Physiol. Plant.* **56**:513-517.
- Ap REES, T. 1980. Assessment of the contributions of metabolic pathways to plant respiration. In: *The biochemistry of plants - a comprehensive treatise*. Eds. P. K. Stumpf & E. E. Conn. vol 2: *Metabolism and respiration*. Academic Press, New York. Pp. 1-29.
- Ap REES, T.; JENKIN, L. E. T.; SMITH, A. M. & WILSON, P. M. 1987. The metabolism of flood-tolerant plants. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Ed. R. M. M. Crawford, Blackwell Sci. Publications, Oxford. Pp. 227-238.
- Ap REES, T. & WILSON, P. M. 1984. Effects of reduced supply of oxygen on the metabolism of roots of *Glyceria maxima* and *Pisum sativum*. *Z. Pflanzenphysiol.* **114**:493-503.
- ARMSTRONG, W. 1968. Oxygen diffusion from the roots of woody species. *Physiol. Plant.* **21**:539-543.
- ARMSTRONG, W. 1978. Root aeration in wetland conditions. In: *Plant life in anerobic environments*. Eds. D. D. Hook & R. M. M. Crawford, Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor. Pp. 269-297.
- ARMSTRONG, W.; BECKETT, P. M.; JUSTIN, S. H. F. & LYTHER, S. 1991. Modelling and other aspects of root aeration by diffusion. In: *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry*. Eds. M. B. Jackson, D. D. Davies & H. Lambers. Academic Publishing, The Hague. Pp. 267-282.
- ARMSTRONG, W.; HEALY, M. T. & WEBB, T. 1982. Oxygen diffusion in pea. I. Pore space resistance in the primary root. *New Phytol.*

91:647-659.

- BAWA, K. S. & NG, F. S. P. 1990. Phenology - commentary. In: **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Eds. K. S. Bawa & M. Hadley, UNESCO, Paris. Pp.17-20.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, C. C. 1976. Evidence for metabolic adaptation to flooding in *Laevenworthia uniflora*. *J. Chem. Ecol.* 2(4):441-447.
- BERNT, E. & GUTMANN, I. 1974. Ethanol determination with alcohol dehydrogenase and NAD. In: **Methods of enzymatic analysis**. Ed. H. U. Bergmeyer, Academic Press, New York, vol.3, pp. 1499-1502.
- BERTANI, A.; BRAMBILLA, I. & MENEGUS, F. 1980. Effect of anaerobiosis on rice seedlings: growth, metabolic rate, and fate of fermentation products. *J. Exp. Bot.* 31:325-331.
- BEWLEY, J. D. & BLACK, M. 1986. **Seeds: physiology of development and germination**. 2<sup>a</sup> ed. Plenum Press, New York.
- BLAKE, T. J. & REID, D.M. 1981. Ethylene water relations and tolerance to waterlogging of three *Eucalyptus* species. *Austr. J. Plant Physiol.* 8:497-505.
- BRADFORD, K. J. & YANG, S.F. 1981. Physiological responses of plants to waterlogging. *HortScience* 16:25-30.
- BRADFORD, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 72:248-254.
- BROWER, J. E. & ZAR, J. H. 1977. **Field and laboratory methods for general ecology**. 2<sup>a</sup> ed. WCB, Dubuque, Iowa.
- BRUNDLE, R. A. 1991. Flooding resistance of rhizomatous amphibious plants. In: **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry**. Eds. M. B. Jackson, D. D. Davies & H. Lambers. Academic Publishing, The Hague. Pp. 35-46.
- CARPENTER, J. R. & MITCHEL, C. A. 1980. Root respiration characteristics of flood-tolerant and intolerant species. *J.*

**Am. Soc. Hortic. Sci. 105(5):684-687.**

COLE, N. H. A. 1977. Effect of light, and flooding on seed germination of the neotropical *Panicum laxum* Sw. *Biotropica* 9(3):191-194.

CÔME, D.; CORBINEAU, F. & SOUDAIN, P. 1991. Beneficial effects of oxygen deprivation on germination and plant development. In: **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry.** Eds. M. B. Jackson, D. D. Davies & H. Lambers. Academic Publishing, The Hague. Pp. 69-83.

CONSEMA, 1985. **Áreas naturais do Estado de São Paulo.**

COSSINS, E. A. 1978. Ethanol metabolism em plants. In: **Plant life in anaerobic environments.** Eds. D. D. Hook & R. M. M. Crawford, Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor. Pp. 169-202.

CRAWFORD, R. M. M. 1966. The control of anaerobic respiration as a determining factor in the distribution of the genus *Senecio*. **J. Ecol.** 54:403-413.

CRAWFORD, R. M. M. 1977. Tolerance of anoxia and ethanol metabolism in germinating seeds. **New Phytol.** 79:511-517.

CRAWFORD, R. M. M. 1978. Metabolic adaptations to anoxia. In: **Plant life in anaerobic environments.** Eds. D. D. Hook & R. M. M. Crawford, Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor. Pp. 119-136.

CRAWFORD, R. M. M. 1982. Physiological responses to flooding. In: **Encyclopedia of plant physiology, N. S., vol 12B: Physiological plant ecology II.** Pp. 453-477, Lange, D. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H., eds. Springer Berlin Heidelberg, New York.

CRAWFORD, R. M. M. 1987. **Plant life in aquatic and amphibious habitats.** Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.

CRAWFORD, R. M. M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. **Advances in ecological research** 23:93-185.

- CRAWFORD, R. M. M. & BAYNES, M. A. 1977. Tolerance of anoxia and the metabolism of ethanol in tree roots. *New Phytol.* 79:519-526.
- CRAWFORD, R. M. M. & TYLER, P. D. 1969. Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *J. Ecol.* 57:235-243.
- DAVIES, D. D. 1980. Anaerobic metabolism and the production of organic acids. In: *The biochemistry of plants - a comprehensive treatise*. Eds. P. K. Stumpf & E. E. Conn. vol 2: *Metabolism and respiration*. Academic Press, New York. Pp. 581-611.
- DREW, M. C. 1987. Mechanisms of acclimation to flooding and oxygen shortage in non-wetland species. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Ed. R. M. M. Crawford, Blackwell Sci. Publications, Oxford. Pp. 321-331.
- DREW, M. C.; JACKSON, M. B. & GIFFARD, S. C. 1979. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta* 147:83-88.
- DREW, M. C.; SAGLIO, P. H. & PRADET, A. 1985. Larger adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of *Zea mays* in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport. *Planta* 165:51-58.
- FARGERSTEDT, K. V. & CRAWFORD, R. M. M. 1986. Changing kinetic properties of barley alcohol dehydrogenase during hypoxic conditions. *J. Exp. Bot.* 37(179):857-864.
- FISHER, E. A. 1990. Distribuição de frequência de classes de tamanho e estratégia reprodutiva de *Calophyllum brasiliense* Camb (Guttiferae) em mata ciliar na Estação Ecológica Estadual Juréia, Itatins, São Paulo. *Anais II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, função e manejo*. ACIESP, vol I, Pp. 337-347.
- FRANKLAND, B.; BARTLEY, M. R. & SPENCE, D. H. N. 1987. Germination under water. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Ed. R. M. M. Crawford, Blackwell Sci.

Publications, Oxford. Pp. 167-177.

GAYNARD, T. J. & ARMSTRONG, W. 1987. Some aspects of internal plant aeration in amphibious habitats. In: **Plant life in aquatic and amphibious habitats**. Ed. R. M. M. Crawford, Blackwell Sci. Publications, Oxford. Pp. 303-320.

GIBBS, P.; SEMIR, J. & CRUZ, N. D. da. 1977. Floral biology of **Talauma ovata** St. Hil. (Magnoliaceae). **Ciência e Cultura** 29(12):1436-1441.

GILL, C. J. 1975. The ecological significance of adventitious rooting as a response to flooding woody species, with special refernce to **Alnus glutinosa** (L.) Gaertn.. **Flora** 164:85-97.

HOAGLAND, D. R. & ARNON, D. I. 1938. The water culture method for growing plants without soil. **Calif. Agric. Exp. Sta. Circ.** 347.

HOOK, D. D. 1984. Adaptations to flooding with fresh water. In: **Flooding and plant growth**. Ed. T. T. Kozlowski, Academic Press Inc., London. Pp. 265-294.

HOOK, D. D. & CRAWFORD, R. M. M. 1978. **Plant life in anaerobic environments**. Ann arbor science, Ann arbor. 564 pp.

HOOK, D. D. & SCHOLTENS, J. R. 1978. Adaptation and flood-tolerance of tree species. **Plant life in anaerobic environments**. Eds. D. D. Hook & R. M. M. Crawford, Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor. Pp. 299-331.

JACKSON, M. B. & DREW, M. C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: **Flooding and plant growth**. Ed. T. T. Kozlowski, Academic Press Inc., London. Pp. 47-128.

JACKSON, M. B.; FENNING, T. M. & JENKINS, W. 1985. Aerenchyma (gas-space) formation in adventitious roots of rice (**Oryza sativa** L.) is not controlled by ethylene or small partial pressures of oxygen. **J. Exp. Bot.** 36(171):1566-1572.

JACKSON, M. B.; HERMAN, B. & GOODENOUGH, A. 1982. An examination of the importance of ethanol in causing injury to flooded plants. **Plant Cell Environ.** 5:163-172.

- JACKSON, M. B. & PEARCE, D. M. E. 1991. Hormones and morphological adaptation to aeration stress in rice. In: **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry**. Eds. M. B. Jackson, D. D. Davies & H. Lambers. Academic Publishing, The Hague. Pp. 47-67.
- JENSEN, C. R.; LUXMOORE, R. J.; VAN GUNDY, S. D. & STOLZY, L. H. 1969. Root air space measurements by a pycnometer method. **Agron. J.** 61:474-475.
- JOLY, C. A. 1982. **Flooding tolerance of some brazilian trees**. PhD thesis, University of St. Andrews, Scotland.
- JOLY, C. A. 1986. Heterogeneidade ambiental e diversidade de estratégias adaptativas de espécies arbóreas de mata de galeria. **Anais do X Simpósio da Academia de Ciências de São Paulo. Perspectivas de Ecologia Teórica**. Pp. 19-38.
- JOLY, C. A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry**. Eds. M. B. Jackson, D. D. Davies & H. Lambers. Academic Publishing, The Hague. Pp. 23-34.
- JOLY, C. A. 1993a. The role of oxygen diffusion to the root system on the flooding tolerance of tropical trees. **Rev. Bras. Biol.** (no prelo)
- JOLY, C. A. 1993b. The role of malate accumulation in the root system of flood-tolerant species - a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. **J. Exp. Bot.** (submetido).
- JOLY, C. A. & CRAWFORD, R. M. M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. **J. Exp. Bot.** 33:799-809.
- JOLY, C. A. & CRAWFORD, R. M. M. 1983. Germination and some aspects of the metabolism of *Chorisia speciosa* St. Hil. seeds under anoxia. **Rev. Bras. Bot.** 6(2):85-90.
- KAGEYAMA, P. Y. & EQUIPE TÉCNICA DA CESP. 1992. Recomposição da vegetação com espécies arbóreas nativas em reservatórios de usinas hidrelétricas da CESP. **Série Técnica IPEF**, 8(25):1-43.

- KAWASE, M. 1979. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. *Am. J. Bot.* 66(2):183-190.
- KAWASE, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *HortScience* 16:30-34.
- KAWASE, M. & WHITMDYER, R. E. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. *Am. J. Bot.* 67(1):18-22.
- KEELEY, J. E. D. 1978. Malic acid accumulation in roots in response to flooding: evidence contrary to its role as an alternative to ethanol. *J. Exp. Bot.* 29:1345-1349.
- KENNEDY, R. A.; RUMPHO, M. E. & FOX, T. C. 1987. Germination physiology of rice and rice weeds: metabolic adaptations to anoxia. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Ed. R. M. M. Crawford, Blackwell Sci. Publications, Oxford. Pp. 193-203.
- KONINGS, H. 1982. Ethylene-promoted formation of aerenchyma in roots of *Zea mays* L. under aerated and non aerated conditions. *Physiol. Plant.* 54:119-124.
- KONINGS, H. & LAMBERS, H. 1991. Respiratory metabolism, oxygen transport and the induction of aerenchyma in roots. In: *Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry*. Eds. M. B. Jackson, D. D. Davies & H. Lambers. Academic Publishing, The Hague. Pp. 247-265.
- KOZLOWSKI, T. T. 1984a. Responses of wood plants to flooding. In: *Flooding and plant growth*. Ed T. T. Kozlowski. Academic Press, London. Pp. 129-163.
- KOZLOWSKI, T. T. 1984b. *Flooding and plant growth*. Academic Press, London.
- LAMBERS, H. 1976. Respiration and NADH oxidation of the roots of flood-tolerant and flood intolerant *Senecio* species as affected by anaerobiosis. *Physiol. Plant.* 37:117-122.
- LANG, G. E. & KNIGHT, D. H. 1983. The growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10-years period in a tropical moist forest. *Ecology* 64(5):1075-1080.

- LEITÃO FILHO, H. de F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. *Silvic. São Paulo* 16(A):197-206.
- LEVITT, J. 1980. Responses of plants to environmental stress. vol II. Water, radiation, salt and other stress. Academic Press, New York.
- LIEBERG, S. A. 1990. Tolerância à inundação e aspectos demográficos de *Inga affinis* DC. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP
- LIEBERG, S. A. & JOLY, C. A. 1993. *Inga affinis* DC (Mimosaceae): germinação e tolerância de plântulas à submersão. *Rev. Bras. Bot.* (no prelo).
- LIMA, W. de P. 1989. Função hidrológica da mata ciliar. *Anais do Simpósio sobre mata ciliar. Fundação Cargill.* Pp. 25-42.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, Nova Odessa, SP.
- LOZANO-CONTRERAS, G. 1990. Magnoliaceae nativas del Brasil, *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 17(66):579-583.
- MANTOVANI, W. 1989a. Conceituação e fatores condicionantes. *Anais do Simpósio sobre mata ciliar. Fundação Cargill.* Pp. 11-19.
- MANTOVANI, W. 1989b. Dinâmica das populações. *Anais do Simpósio sobre mata ciliar. Fundação Cargill.* Pp. 120-129.
- MANTOVANI, W. 1990. A dinâmica das florestas na encosta atlântica. *Anais II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, função e manejo.* ACIESP, vol I, Pp. 304-313.



- MARQUES, M. C. M.; PIMENTA, J. A. & COLLI, S. 1992. Germinação de *cedrela fissilis* Vell. e *Parapiptadenia rigida* (Benth) Bren. após pré-tratamento em condições hipóxicas e posterior estocagem a seco. Anais do 2º Congresso Nacional sobre Essências Nativas. Pp. 620-624.
- MARTINS, P. S. 1987. Estrutura populacional, fluxo gênico e conservação "in situ". IPEF 35:71-78.
- MATHES, L. A. F.; RODRIGUES, R. R. & TORRES, R. B. 1990. Censo de uma área alagada - Fazenda Santa Elisa. Congresso Nacional de Botanica, 41. Resumos:460.
- McMANMON, M. & CRAWFORD, R. M. M. 1971. A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behaviour. *New Phytol.* 70:299-306.
- MENDELSSOHN, I. A. & McKEE, K. L. 1987. Root metabolic response of *Spartina alterniflora* to hypoxia. In: *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Ed. R. M. M. Crawford, Blackwell Sci. Publications, Oxford. Pp. 239-253.
- MOREIRA A. G. 1987. Aspectos demográficos de *Emmotun nitens* (Benth) Miers em um cerradão distrófico de DF. Dissertação de mestrado, Instituto de biologia, UNICAMP
- NORBY, R. J. & KOZLOWSKI, T. T. 1983. Flooding and SO<sub>2</sub> stress interaction in *Betula papyrifera* and *B. nigra* seedlings. *For Sci.* 29(4):739-750.
- PONNAMPERUMA, F. N. 1984. Effects of flooding on soils In: *Flooding and plant growth*. Ed T. T. Kozlowski. Academic Press, London. Pp. 10-46.
- PRIMACK, R. B.; ASHTON, P. S. ; CHAI, P. & LEE, H. S. 1985. Growth rates and population structure of moraceae trees in Sarawak East Malaysia. *Ecology* 66(2):577-588.
- RAYMOND, P. & PRADET, A. 1980. Stabilization of adenine nucleotide ratios at various values by an oxygen limitation of respiration in germinating lettuce (*Lactuca sativa*) seeds. *Biochem. J.* 190:39-44.

- REID, D. M. & BRADFORD, K. J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. In: *Flooding and plant growth*. Ed T. T. Kozlowski. Academic Press, London. Pp. 195-219.
- REITZ, R.; KLEIN, R. M. & REIS, A. 1978. Projeto madeira de Santa Catarina. SUDESUL, IBDF, Itajaí.
- ROBERTS, J. K. M.; ANDRADE, F. H. & ANDERSON, I. C. 1985. Further evidence that cytoplasmic acidosis is a determinant of flooding intolerance in plants. *Plant Physiol.* 77:492-494.
- RODRIGUES, M. G. 1992. Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros de uma floresta semidecídua no Brasil. Tese de mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.
- RODRIGUES, R. R. 1989. Análise estrutural das formações florestais ripárias. *Anais do Simpósio sobre mata ciliar*. Fundação Cargill. Pp. 99-119.
- RODRIGUES, R. R. 1991. Análise de um remanescente de vegetação natural às margens do rio Passa Cinco, Ipeúna, SP. Tese de doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP.
- RUMPHO, M. E. & KENNEDY, R. A. 1981. Anaerobic metabolism in germinating seeds of *Echinochloa crus-galli* (barnyard grass). *Plant Physiol.* 68:165-168.
- SALVADOR, J. L. G. 1987. Considerações sobre as matas ciliares e a implantação de reflorestamentos mistos nas margens de rios e reservatórios. *Série divulgação e informação*, 105. CESP
- SANTOS, F. A. M. dos 1991. Padrão espacial de jovens em relação a adultos de espécies arbóreas de cerrado que ocorrem no estado de São Paulo. Tese de doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.
- SCHIAVINI, I. 1992. Estrutura das comunidades arbóreas de mata de galeria da Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). Tese de doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP.
- SENA GOMES, A. R. & KOZLOWSKI, T. T. 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol.* 66:267-271.

- SMITH, A. M. & AP REES, T. 1979. Pathways of fermentation in the roots of marsh plants. *Planta* 146:327-334.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1979. *Biometria: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume ediciones, Madrid, 832pp.
- SWAINE, M. D.; HALL, J. B. & ALEXANDER, I. J. 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3:331-345.
- TANG, Z. C. & KOZLOWSKI, T. T. 1982. Some physiological and growth responses of *Betula papyrifera* seedlings to flooding. *Physiol. Plant.* 55:415-420.
- VARTAPETIAN, B. B. 1978. Life without oxygen. In: *Plant life in anaerobic environments*. Eds. D. D. Hook & R. M. M. Crawford, Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor. Pp. 1-12.
- VIEIRA, S. 1981. *Introdução à bioestatística*. Ed. Campus, 294pp.
- YAMAMOTO, F. & KOZLOWSKI, T. T. 1987. Regulation by auxin and ethylene of responses of *Acer negundo* seedlings to flooding of soil. *Environ. Expe. Bot.* 27(3):329-340.
- WAMPLE, R. L. & REID, D. M. 1979. The role of endogenous auxins and ethylene in the formation of adventitious roots and hypocotyl hypertrophy in flooded sunflower plants (*Helianthus annuus* L.). *Physiol. Plant.* 45:219-226.