

Heliocarpus popayanensis Kunth (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato?

Cristina Moreira Pisicchio^{1*}, Edmilson Bianchini², José Antonio Pimenta², Maria Aparecida Sert³, Viviane Maria Davanzo-Fabro² e Moacyr Eurípedes Medri²

¹Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Rod. Celso Garcia Cid, Pr 445, Km 380, 86055-900, Londrina, Paraná, Brasil. ²Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Paraná, Brasil. ³Departamento de Biologia Celular e Genética, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brasil. *Autor para correspondência. E-mail: crispisicchio@gmail.com

RESUMO. (*Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato?) A espécie *Heliocarpus popayanensis* é muito utilizada em recomposição florística de áreas degradadas, cujo solo pode apresentar hipoxia. Considerando esses aspectos, este trabalho visou avaliar resposta desta espécie ao alagamento. Indivíduos com 70 dias foram submetidos a substrato drenado (D) e alagado (A) por 30 e 60 dias e a alagado, 30 dias, e a drenado mais 30 dias (A/D). Foram determinados os comprimentos da raiz principal e do caule, a área foliar e o número de folhas, a biomassa e a taxa de crescimento relativo (TCR) de raízes, caules e folhas e o conteúdo nutricional das folhas. Até 60 dias de alagamento houve redução percentual média na biomassa (38%), na TCR (77%) e área foliar (24%), além de redução no diâmetro do caule e da raiz (70%) e na lignificação de células floemáticas. Nenhuma alteração anatômica ocorreu nas folhas, mas houve redução na concentração dos nutrientes N, P, K, Fe, Cu e B. Portanto, em condições experimentais, *Heliocarpus popayanensis* sobrevive a períodos de alagamento, provavelmente pelas alterações morfoanatômicas. A raridade desta espécie em área alagável deve estar relacionada com outras etapas do ciclo de vida, como germinação das sementes ou estabelecimento de plântulas e juvenis em competição com outras espécies.

Palavras-chave: anatomia, espécie arbórea tropical, conteúdo de nutrientes, morfologia.

ABSTRACT. Does *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae) tolerate substract's hypox? The species *Heliocarpus popayanensis* is used on floristic recomposition of degraded areas, wich's soil might present hypox. Considering these aspects, this studies evaluates this species answers to flooding. Young plants were submitted to drained and flooded substract for 30 and 60 days, then flooded for 30 days and then drained for more 30 days. Main root and stem length, area and number of leaves, biomass and relative growth rate of roots, stems and leaves and the nutritional content of leaves were determined. Until 60 days of flooding there was a percentual reduction in biomass (38%), in RGR (77%) and in the area of leaves, including reduction in root and stem's diameter (70%), and in the lignification of floematic cells. There was no anatomic alteration in leaves, but there was reduction of nutrients concentration (N, P, K, Fe, Cu, B). Therefore, young plants of the species *Heliocarpus popayanensis* survive to the flooding period considered above, probably due to anatomical and morphologic alterations. The rarity of this species in flooded area is probably related to other stages of the life cycle, such as seeds germination or competition with other species in the environment.

Key words: anatomy, tropical tree species, content of nutrients, morphology.

Introdução

Alterações na disponibilidade de oxigênio no solo, principal substrato para o crescimento e desenvolvimento das plantas, podem selecionar indivíduos capazes de responder com eficiência a estas alterações (MEDRI et al., 2002). Durante um evento de alagamento, os espaços no solo, antes preenchidos por gases atmosféricos, tornam-se

preenchidos por água, o que dificulta a difusão do oxigênio para as raízes (ERNST, 1990). Armstrong et al. (1994) argumentam que, instalado o estresse, as espécies respondem diferentemente, dependendo da sua tolerância ou não à falta de oxigênio. A redução da disponibilidade de oxigênio para as plantas pode comprometer a respiração aeróbia, resultando em menor produção de ATP (CRAWFORD, 1992).

Portanto, o impacto da hipoxia no sistema de raízes pode acarretar a sua morte, comprometendo a sobrevivência da planta (ARMSTRONG et al., 1994). Quando submetidas à hipoxia ou à anoxia, as plantas apresentam alterações morfoanatômicas, destacando-se a hipertrofia de lenticelas, a produção de raízes adventícias, a formação de aerênquima (MEDRI et al., 2002), bem como alterações ultraestruturais (PERATA; ALPI, 1993; VARTAPETIAN et al., 2003; HOWELL et al., 2007) e fisiológicas como os decréscimos do consumo de oxigênio pelas raízes (PIMENTA et al., 1998; ROGGE et al., 1998), da taxa fotossintética e da condutância estomática (DAVANSO-FABRO et al., 2002), do nível nutricional (ALAOUI-SOSSÉ et al., 2005) e do crescimento e desenvolvimento das plantas (MEDRI et al., 2002). A capacidade adaptativa de uma espécie de sobreviver com baixa disponibilidade de oxigênio e não apresentar diminuição pronunciada de seu potencial competitivo confere a ela considerável vantagem sobre aquelas que não dispõem de adaptações (CRAWFORD, 1992). Muitas espécies têm a capacidade de tolerar baixos níveis de oxigênio no sistema radicular, como *Polygonum acuminatum* (MORAES et al., 2001) e *Sesbania virgata* (DAVANSO-FABRO et al., 1998). No entanto, outras espécies são susceptíveis à redução de O₂ no solo, tais como *Digitaria swazilandensis* (SACHS et al., 1996) e *Cedrela fissilis* (MARQUES et al., 1996). A ocorrência de uma espécie em área naturalmente inundável é um forte indício de sua tolerância. *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae), popularmente conhecida como jangadeiro, é uma espécie arbórea característica de bordas de matas e florestas secundárias (LORENZI, 2008). Embora seja recomendada para recomposição de áreas degradadas, a espécie não ocorre naturalmente ou é rara em matas ciliares, o que sugere tratar-se de uma espécie intolerante. Este trabalho objetivou documentar o efeito do alagamento sobre indivíduos jovens de *H. popayanensis* e responder a algumas questões. Plantas jovens da espécie morrem quando submetidas ao alagamento? Plantas de *H. popayanensis*, quando alagadas, apresentam modificações morfoanatômicas e alteração do crescimento e desenvolvimento? Ocorre deficiência de nutrientes nas plantas dessa espécie quando alagadas?

Material e métodos

Sementes de *Heliocarpus popayanensis*, coletadas no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°27'S e

51°15'W), foram semeadas em tubetes contendo substrato úmido constituído de 80% de terra e 20% de uma mistura de palha de grama, cama de frango, calcário e borra de café, em viveiro de mudas. Aos 40 dias, as plântulas foram transplantadas com o substrato, para vasos plásticos contendo 3 L de terra e areia na proporção de 3:1, sendo mantidas em casa de vegetação por 30 dias para aclimação. O experimento teve início com plantas com 70 dias de idade e duração de 60 dias, sendo dez vasos por tratamento. Os indivíduos foram selecionados pela uniformidade de desenvolvimento e foram submetidos aos seguintes tratamentos: drenado (D) - plantas cultivadas com substrato drenado por 30 (D30) ou 60 dias (D60), irrigadas quando necessário e que serviram como grupo-controle; alagado (A) - plantas submetidas ao alagamento, mantidas sob uma lâmina de água de 2 cm acima do nível do substrato por 30 (A30) e 60 (A60) dias; reaerado (AD) - plantas cultivadas por 30 dias em substrato alagado, seguidos de 30 dias em substrato drenado, similar ao grupo (D30). Os vasos foram distribuídos aleatoriamente em casa de vegetação. No início do experimento, amarrou-se uma linha próxima ao ápice caulinar, com a finalidade de se identificar as folhas que se desenvolveram durante o período experimental. As observações foram diárias com anotações das alterações. Aos 30 e 60 dias do início do experimento, em dez plantas de cada tratamento, foram medidos os comprimentos da raiz e do caule (fita métrica), contado o número de folhas e determinada a área foliar total de cada planta. Após essas medidas, as plantas foram divididas em raiz, caule e folhas, secas em estufa a 60°C, por 72h, para obtenção da biomassa seca em balança semianalítica. Medidas referenciais foram tomadas de dez plantas no início do experimento. A taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculada, utilizando-se a fórmula:

$$TCR = \ln(MSF - MSI)/t$$

em que: MSF (Massa Seca Final), MSI (Massa Seca Inicial) e *t* é o tempo. A determinação da área foliar foi efetuada pela multiplicação da largura e do comprimento máximos das folhas, aplicando-se um fator de correção (0,61) previamente calculado pela relação de área foliar de 60 folhas obtida pelas medidas de comprimento e largura pelo método gravimétrico (MEDRI, 1980). Para se avaliar alterações anatômicas, foram coletados segmentos de raízes, caules e folhas de seis plantas de cada um dos

tratamentos D30 e A30. Segmentos de 0,5 cm foram obtidos de raízes principais, à cerca de 2 centímetros de seus ápices, e da base de caules. Para a análise anatômica das folhas que se expandiram durante o período experimental, utilizaram-se segmentos de 1 cm² da região mediana de cinco plantas dos tratamentos (D30 e A30), lateralmente à nervura principal. Os segmentos foram fixados em F.A.A. 70, desidratados, diafanizados e incluídos em parafina, (JOHANSEN, 1940). Os blocos foram seccionados transversalmente com espessura de 12 µm, as seções foram coradas com azul de astra e fucsina básica e montadas em bálsamo do Canadá (ROESER, 1972). As lâminas foram analisadas e fotografadas ao microscópio óptico acoplado com máquina fotográfica. Com auxílio de ocular micrometrada, foram mensuradas as seguintes variáveis para as raízes: espessura da casca, espessura do cilindro central e diâmetro da raiz; para o caule: diâmetro, espessura do cilindro central, número de feixes de fibras floemáticas no campo de observação (aumento de 50 vezes) e número de fibras por feixe. Não foi possível se determinar a espessura da casca, pela fragilidade dos tecidos corticais em razão de rachaduras corticais formadas nas plantas alagadas. Para a folha, foram medidas as espessuras totais do parênquima paliádico e lacunoso e das epidermes adaxial e abaxial. Para estudos de alterações ultraestruturais, adotou-se a microscopia eletrônica de varredura com segmentos de 1 cm² das mesmas folhas utilizadas nos estudos anatômicos e que foram fixados em Karnovsky modificado, lavados em tampão fosfato 0,1 M e pós-fixados em tetróxido de ósmio 1%. Em seguida, foram novamente lavados em tampão fosfato 0,1 M, desidratados em série alcoólica crescente, submetidos à secagem ao ponto crítico, recobertos com uma película de ouro e montados em stubs. O material foi processado e fotografado no Laboratório de Microscopia Eletrônica da Faculdade de Medicina - Unesp – Botucatu, Estado de São Paulo. Para a dosagem dos nutrientes das folhas, foram retiradas todas as folhas de cinco plantas (n = 5) dos tratamentos D30 e A30. Estas foram colocadas para secar em estufa a 60°C por 72h. Para cada amostra (n = 5), foi analisado o conteúdo dos macro e micronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S, Zn, Mn, Fe, Cu e B) de acordo com as normas e técnicas utilizadas no Laboratório de Análise de Solo e Tecido Vegetal da Embrapa, Londrina, Estado do Paraná. Os dados obtidos para comprimento, biomassa, TCR e área foliar foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey, considerando-se o nível de significância de 5%.

Resultados

Ao final do período experimental, nenhuma planta de *H. popayanensis* morreu e não foram observados sinais de deficiência hídrica nas folhas em nenhum dos tratamentos. Raízes adventícias esbranquiçadas e pouco ramificadas (Figura 1A) e raízes laterais diageotrópicas ramificadas (Figura 1B) foram observadas nas plantas alagadas.

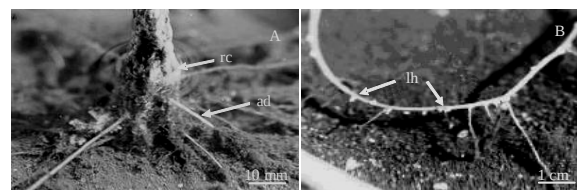


Figura 1. Plantas jovens de *Heliocarpus popayanensis* cultivadas em substrato alagado por 30 dias, mostrando raízes adventícias (ad) e rachaduras corticais (rc) na base do caule (A) e raiz lateral diageotrópica com lenticelas hipertrofiadas (lh) (B).

Ao final da primeira semana de tratamento, 90% das plantas alagadas de *H. popayanensis* apresentavam lenticelas hipertrofiadas na base do caule. Estas estruturas também foram observadas em raízes laterais diageotrópicas (Figura 1B) e nos caules de plantas alagadas por 30 dias. Rachaduras corticais na base do caule se tornaram pronunciadas aos 30 dias de alagamento (Figura 1A). As plantas alagadas apresentaram menor comprimento quando comparadas às plantas controle, e, para o caule, já se observou diferença significativa aos 30 dias de tratamento, não havendo recuperação nas plantas do tratamento AD (Tabela 1).

Tabela 1. Comprimentos de raiz, caule e da planta e massa seca da raiz, caule e folha de *Heliocarpus popayanensis*, cultivadas em substrato drenado por 30 (D30) e 60 dias (D60), substrato alagado por 30 (A30) e 60 dias (A60) e substrato alagado por 30 dias seguidos de mais 30 dias em substrato drenado (AD). Médias, nas linhas, seguidas de letras iguais, não diferem pelo teste de Tukey ($p > 0,05$; $n = 10$).

Parâmetros	Tratamentos				
	D30	A30	D60	A60	AD
Comprimento (cm)					
Raiz	29,7b	28,8b	48,9a	30,6b	32,4b
Caule	22,5a	11,8b	25,1a	14,2b	14,5b
Planta	52,2b	40,7b	74,0a	44,7b	46,8b
Massa Seca (g)					
Raiz	0,66b	0,28c	1,5a	0,7b	0,8b
Caule	0,43b	0,18c	1,2a	0,4b	0,4b
Folha	1,03b	0,35c	1,3a	0,4c	0,4c
Planta	2,11b	0,82d	4,0a	1,5c	1,5c

O alagamento promoveu menor incremento em massa seca já a partir dos 30 dias em todos os órgãos analisados, não havendo recuperação de biomassa nas plantas do tratamento AD (Tabela 1). Deve-se salientar que a massa seca das raízes quase triplicou e que a massa seca dos caules duplicou nos

tratamentos A60 e AD em relação ao tratamento A30, indicando que, mesmo sob alagamento, as plantas continuaram a se desenvolver. As TCRs foram positivas, indicando que as plantas se desenvolveram durante os tratamentos, porém estas taxas foram significativamente menores para as plantas alagadas em relação aos seus controles. Não se observaram diferenças entre as TCRs das plantas dos tratamentos A60 e AD (Tabela 2), indicando que não houve retomada do crescimento, comparado às plantas-controle, mesmo após 30 dias de cultivo em substrato drenado.

Tabela 2. Taxa de crescimento relativo (TCR) de *Heliocarpus popayanensis* cultivadas em substrato drenado por 30 (D30) e 60 dias (D60), substrato alagado por 30 (A30) e 60 dias (A60) e substrato alagado por 30 dias seguidos de mais 30 dias em substrato drenado (AD). Médias seguidas de letras iguais nas colunas não diferem pelo teste de Tukey ($p > 0,05$; $n=10$).

Tratamento	TCR ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$)			
	Raiz	Caule	Folha	Planta
D30	98,32b	108,08b	82,79a	91,01b
A30	71,48c	80,37c	47,57b	60,02c
D60	129,24a	146,20a	92,55a	114,88a
A60	104,45b	105,29bc	50,75b	80,82bc
AD	104,47b	105,23bc	54,68b	82,01bc

As plantas apresentaram, no início do tratamento de alagamento, perda de folhas, não tendo apresentado recuperação aos 60 dias e nem mesmo no período de reaeração, sendo mantida uma média de oito folhas nas plantas controle (D30 e D60) e de cinco nos demais tratamentos. O alagamento provocou redução da área foliar, não havendo recuperação dos valores nas plantas do tratamento AD quando comparados aos de 30 e 60 dias (Figura 2).

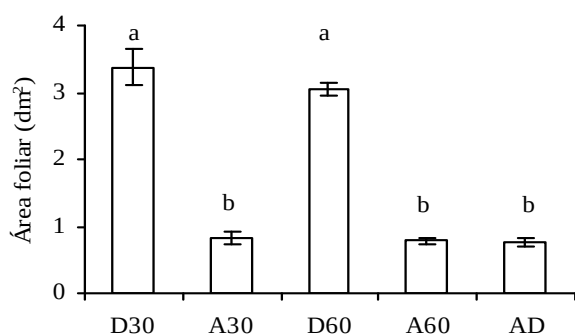


Figura 2. Área foliar de plantas de *Heliocarpus popayanensis*. D30 e D60 – substrato drenado por 30 e 60 dias; A30 e A60 – substrato alagado por 30 e 60 dias; AD – substrato alagado por 30 dias e mais 30 dias em substrato drenado. As linhas verticais sobre as barras indicam o erro padrão. Barras seguidas de letras iguais não diferem estatisticamente ($p > 0,05$; $n = 10$).

Esta redução deveu-se ao menor número e tamanho das folhas, mostrando que o alagamento afetou tanto a produção quanto a expansão das novas folhas. As raízes principais de plantas do tratamento

A30 apresentaram redução na espessura do córtex, resultando em menor diâmetro do órgão (Tabela 3).

Tabela 3. Anatomia comparada de raiz principal, de base de caule e de região mediana de folha de plantas de *Heliocarpus popayanensis*, cultivadas em substrato drenado (D) e alagado (A) por 30 dias. Médias, nas linhas, seguidas de letras iguais, não diferem pelo teste de Tukey ($p > 0,05$; $n=10$).

Parâmetros	D30	A30
Raiz		
Espessura córtex (mm)	0,2a	0,1b
Diâmetro do cilindro central (mm)	0,2a	0,2a
Diâmetro da raiz (mm)	0,4a	0,3b
Caule		
Espessura do córtex (Cx) (mm)	0,9a	1,0a
Diâmetro do cilindro central (CC) (mm)	3,5a	1,8b
Diâmetro do caule	4,4a	2,8b
Razão Cx e CC	0,3b	0,6a
Número de feixes de fibras floemáticas por campo de observação (aumento de 50 vezes)	9,3a	6,3b
Número de fibras/feixe	109,5a	62,6b
Folha		
Espessura epiderme adaxial (μm)	16,5a	16,3a
Espessura epiderme abaxial (μm)	12,6a	12,8a
Espessura parênquima paliádico (μm)	40,6a	38,4a
Espessura parênquima lacunoso (μm)	50,7a	50,0a
Espessura total folha (μm)	120,4a	117,5a

No caule das plantas alagadas, foram observadas reduções nos diâmetros do cilindro central e do caule, no número de feixes esclerenquimáticos e no número de fibras por feixe (Tabela 3). Entretanto, embora tenha ocorrido aumento da espessura do córtex, a redução do diâmetro do cilindro central em quase 50% resultou em maior razão córtex/cilindro central para as plantas alagadas (Tabela 3).

Os caules das plantas controle apresentaram xilema e floema secundários desenvolvidos. As células do raio do floema apresentaram-se dilatadas tangencialmente e os feixes de fibras foram maiores e mais numerosos (Tabela 3). A periderme apresentava-se com poucas camadas celulares organizadas e lenticelas em formação (Figura 3^a e B). Nos caules das plantas alagadas observou-se que os tecidos vasculares secundários eram menos desenvolvidos, em especial, o floema. Neste tecido, o sistema radial foi menos notável, os feixes de fibras menores e em menor número e o córtex remanescente apresentou-se com aspecto desorganizado (Figura 3C e D) e com tendência a ser mais espesso do que nas plantas não alagadas. A periderme apresentou-se mais aparente, possivelmente em razão do maior número de camadas celulares, da presença de lenticelas hipertrofiadas e de restos de tecidos mortos na superfície da mesma (Figura 3C e D).

O alagamento não afetou as espessuras da epiderme e dos parênquimas clorofilianos (Tabela 3). Em vista frontal, as células epidérmicas da face superior apresentavam-se poligonais e recobertas por ceras epicuticulares (Figura 4A). Estas características

não foram afetadas pelo alagamento (Figura 4B). As células epidérmicas da face inferior apresentaram a mesma forma das superiores, porém as ceras epicuticulares não estavam presentes, tanto nas plantas controle quanto nas alagadas (Figura 4C, D). Nesta face, os estômatos e os tricomas foram mais numerosos que na face superior (Figura 4C, E).

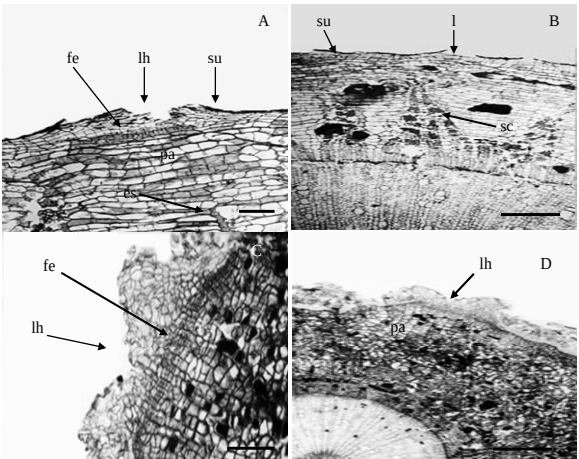


Figura 3. Seção transversal da base do caule de *Heliocarpus popayanensis* após 30 dias de tratamento. A, B – planta cultivada em substrato drenado; C, D – planta cultivada em substrato alagado. es – esclerênquima; fe – felogênio; l – lenticela; lh – lenticela hipertrofiada; pa – parênquima; su – súber. Barra = 100 µm (A-C), barra = 200 µm (B-D).

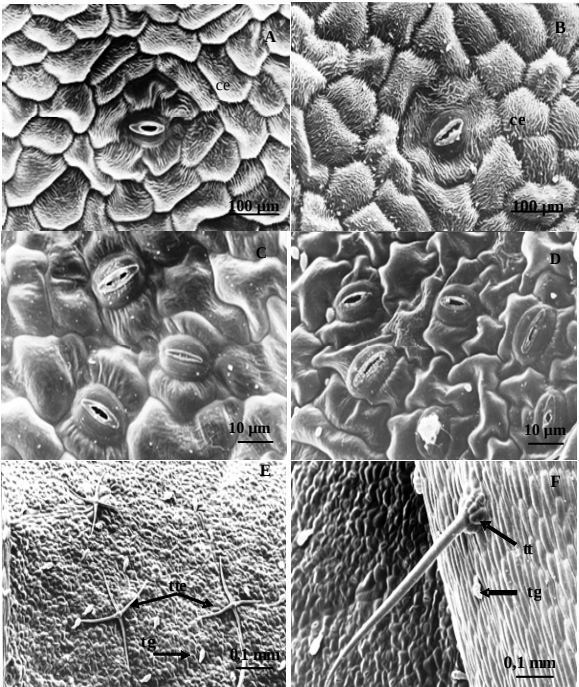


Figura 4. Eletromicrografias de varredura em folhas de plantas de *Heliocarpus popayanensis* mantidas em substrato drenado (A, C e E) e submetidas a 30 dias de alagamento (B, D e F). Superfície adaxial (A e B). Superfície abaxial (C, D, E e F). Ceras epicuticulares (ce), tricomas glandulares (tg), tricomas tectores (tt), tricomas tectores pluricelulares estrelados (tte).

Observaram-se tricomas tectores pluricelulares estrelados iguais em ambas as faces (Figura 4E) e tricomas tectores que possuíam uma base multicelular e uma célula terminal longa (Figura 4F), sendo os últimos comuns nas nervuras. Também foram observados tricomas glandulares que possuíam pedúnculo unicelular e cabeça multicelular (Figura 4E e F). Estes tricomas também foram observados nas plantas do tratamento A30.

Após 30 dias de alagamento, as folhas de plantas de *H. popayanensis* apresentaram redução nas concentrações de nitrogênio, fósforo, potássio, ferro, cobre e boro (Tabela 4).

Tabela 4. Conteúdo de nutrientes de folhas de *Heliocarpus popayanensis*, cultivadas em substrato drenado (D) e alagado (A) por 30 dias. Médias, nas linhas, seguidas de letras iguais não diferem pelo teste de Tukey ($p > 0,05$; $n=5$).

Nutrientes	D30	A30
	g 100 g ⁻¹	
N	1,71a	1,56b
P	0,16a	0,07b
K	4,86a	2,16b
Ca	1,81a	1,86a
Mg	0,49a	0,45a
S	0,12a	0,19a
	mg kg ⁻¹	
Fe	272,40a	170,80b
Cu	9,19a	6,68b
B	36,74a	29,12b
Mn	117,80a	131,20a
Zn	28,03a	28,14a

Discussão

O alagamento afetou negativamente o desenvolvimento das plantas de *H. popayanensis*, semelhante ao observado para outras espécies arbóreas neotropicais tais como *Jacaranda puberula* (PIMENTA et al., 1996), *Peltophorum dubium* (MEDRI et al., 1998), *Piptadenia gonoacantha* (FERREIRA et al., 2001), *Chorisia speciosa* (BIANCHINI et al., 2000; POVH et al., 2005), *Lithraea molleoides* (MEDRI et al., 2007) e *Cecropia pachystachya* (BATISTA et al., 2008). A redução no desenvolvimento não indica, necessariamente, intolerância ao estresse, pois pode ter sido uma estratégia de sobrevivência durante este período, com os indivíduos retomando o desenvolvimento após este tempo como foi constatado em *Campomanesia xanthocarpa* (PIMENTA, 1998). Redução de crescimento também foi observada em *Sebastiania commersoniana* (KOLB et al., 1998), espécie abundante em áreas inundáveis do Sul e Sudeste brasileiro. Entretanto, em outras espécies abundantes em áreas alagáveis, o desenvolvimento não foi afetado, como *Talauma ovata* (LOBO; JOLY, 1995) ou houve incremento no desenvolvimento, como *Sesbania virgata* (DAVANSO-FABRO et al., 1998) e *Genipa americana* (SANTIAGO; PAOLI,

2007). As alterações anatômicas observadas em plantas alagadas de *H. popayanensis* foram similares àquelas registradas para outras espécies arbóreas tropicais (PIMENTA et al., 1998; BIANCHINI et al., 2000; MEDRI et al., 2002; POVH et al., 2005; BATISTA et al., 2008). A importância de lenticelas hipertrofiadas foi confirmada em *Cedrela fissilis* (MARQUES et al., 1996), *Sebastiania commersoniana* (ROGGE et al., 1998), *Peltophorum dubium* (PIMENTA et al., 1998) e *Chorisia speciosa* (POVH et al., 2005). A formação de tecido frouxo nas lenticelas hipertrofiadas advém dos processos de alongamento celular, da perda de conteúdo das células e da adesão das paredes anticlinais, acarretando a morte celular e proporcionando a formação de espaços intercelulares (SANTIAGO; PAOLI, 2003). As lenticelas hipertrofiadas e a maior porosidade do caule podem facilitar a difusão do oxigênio até a rizosfera e possibilitar a saída de produtos tóxicos, tais como o etanol, produzidos em decorrência da hipoxia, como sugerido por Tsukahara e Kozlowski (1985). Embora as alterações anatômicas na base do caule contribuam para incrementar a aeração das plantas alagadas, em *H. popayanensis* este efeito foi localizado, pois não houve aumento da porosidade do córtex da raiz principal. Assim, não há formação de um contínuo de espaços intercelulares desde o caule até as raízes, o que para Armstrong et al. (1994) é essencial para a sobrevivência da planta em meio hipóxico. A morte de raízes mais profundas e a formação de raízes laterais superficiais e de raízes adventícias provavelmente estão relacionadas a este gradiente de oxigenação. Megonigal e Frank (1992) observaram que as raízes adventícias e as raízes laterais de plantas alagadas de *Taxodium distichum* apresentaram menor número de ramificações e maior diâmetro que aquelas de plantas cultivadas na ausência de alagamento. Bianchini et al. (2000) relataram a ocorrência de raízes adventícias e laterais superficiais em plantas alagadas de *Chorisia speciosa*. Do ponto de vista anatômico, as raízes adventícias diferem internamente das demais raízes por apresentarem maior proporção do córtex, redução do sistema de condução, além de amplos espaços intercelulares e desenvolvimento de aerênquima (SANTIAGO; PAOLI, 2007). Funcionalmente, estas raízes substituem as raízes ocasionalmente mortas durante o alagamento (VARTAPETIAN; JACKSON, 1997) e, por se localizarem em áreas mais oxigenadas, permitem a manutenção, mesmo que parcial, da respiração aeróbia, impedindo ou reduzindo a formação de compostos tóxicos (LOBO; JOLY, 1995; VARTAPETIAN; JACKSON, 1997). As alterações anatômicas observadas em *H. popayanensis*,

provavelmente estejam relacionadas à economia energética (redução no processo de lignificação de paredes celulares e menor atividade cambial), como salientado por Bianchini et al. (2000). Diferentemente, Davanzo-Fabro et al. (1998) encontraram maior lignificação das células do xilema em plantas alagadas de *Sesbania virgata*, espécie que ocorre, preferencialmente, em solos saturados de água. O alagamento promoveu redução no aparelho assimilador (menor número de folhas com menor área foliar) em *H. popayanensis*, sem promover alterações anatômicas no limbo. Reduções similares foram descritas em *Jacaranda puberula* (PIMENTA et al., 1996), *Sebastiania commersoniana* (KOLB et al., 1998), *Peltophorum dubium* (MEDRI et al., 1998), *Chorisia speciosa* (BIANCHINI et al., 2000), *Lonchocarpus muehlbergianus*, *Chrysophyllum gonocarpum* e *Campomanesia xanthocarpa* (MEDRI et al., 2002). No entanto, em *Talauma ovata* não houve alteração do número de folhas e da área foliar (LOBO; JOLY, 1995) e em *Sesbania virgata* houve incremento (DAVANZO-FABRO et al., 1998). Não foram observadas alterações anatômicas no limbo de *Tabebuia avellanae* (MEDRI et al., 2002), similar ao encontrado nesse estudo. A absorção de íons pelas raízes é dependente da energia produzida pela respiração aeróbia, que diminui sobremaneira durante o período hipóxico. Sendo assim, a concentração dos íons nas plantas apresenta níveis baixos (MUKHERJEE et al., 1986; ARMSTRONG et al., 1994). O menor desenvolvimento do sistema radicular em hipoxia também pode acarretar o comprometimento de absorção iônica (MUKHERJEE et al., 1986). Isso provavelmente explica a redução no conteúdo de nutrientes das folhas de *H. popayanensis*, em especial o nitrogênio, o fósforo e o potássio, sendo semelhantes aos resultados observados em *Triticum aestivum* (SERÔDIO; NOVAIS, 1991) e *Campomanesia xanthocarpa* (MEDRI et al., 2002). As espécies poderiam investir em sistema radicular como forma de compensar a deficiência de nutrientes no solo, o que, segundo Clarkson (1985), seria uma estratégia da planta para retirar o máximo de nutrientes disponíveis, o que, ao contrário do que se observou em *Genipa americana* (SANTIAGO; PAOLI, 2007), não foi verificado nesse estudo. Somando-se a essas informações, o fato de a adição de nutrientes promover a formação de raízes adventícias, em plantas alagadas de *Adelia membranifolia* e *Peltophorum dubium* (SANTIAGO; PAOLI, 2003) e em *Genipa americana* (SANTIAGO; PAOLI, 2007) permite-nos sugerir que poderiam ser várias as causas, relacionando o alagamento com a redução dos íons nas folhas, como, por exemplo, decréscimo da forma

preferencial de absorção, maior diluição na solução do solo, redução da respiração aeróbia e redução da superfície de raízes. A redução na concentração de macro e micronutrientes pode ter contribuído para a redução no desenvolvimento das plantas de *H. popayanensis*. Burslem (1996) também encontrou limitação no desenvolvimento de plântulas de espécies arbóreas tropicais cultivadas com baixa disponibilidade de fósforo. Em *Lepidium latifolium*, a menor taxa de translocação de fósforo coincidiu com as menores concentrações nas folhas, o que indicaria que não somente a absorção foi reduzida pelo comprometimento da respiração aeróbia, como também o transporte ascendente (CHEN et al., 2005). Esta mesma tendência foi encontrada para as concentrações de nitrogênio e potássio (CHEN et al., 2005). Fatores de estresses que atuam simultaneamente podem, dependendo da intensidade e da duração, limitar o crescimento e retardar o desenvolvimento de estruturas adaptativas, por dificuldade na realocação de recursos, necessária para produção de estruturas compensatórias. Evidentemente, esta resposta de ajustamento imediato, necessária à sobrevivência da espécie, dependerá do potencial genético inerente a cada indivíduo. As espécies podem apresentar respostas que garantam sua sobrevivência quando inundadas e, segundo Vartapetian e Jackson (1997), estas respostas podem ser morfológicas e/ou fisiológicas. As alterações morfológicas e anatômicas observadas nas plantas de *H. popayanensis* provavelmente possibilitaram a manutenção parcial da respiração aeróbia e os ajustes fisiológicos, o que possibilitou a sobrevivência e o desenvolvimento da planta mesmo quando alagada. Mesmo apresentando razoável desempenho frente ao alagamento, o termo tolerância deve ser utilizado com cautela. Nesse caso, este termo pode ser confundido com adaptação, que representa, na realidade, apenas a expressão de caracteres morfoanatômicos e/ou fisiológicos determinados pela ativação ou repressão gênica (SANTIAGO; PAOLI, 2007) e não representa uma tolerância de fato, já que a espécie não se encontra naturalmente em ambientes de solos saturados. Como não foram testados a germinação e o desenvolvimento de plântulas, nesta condição, seriam necessários estudos destas fases para que se pudesse inferir à respeito da susceptibilidade nestes estádios de vida, ou se esta espécie é deslocada por competição com espécies adaptadas a estes habitats. Vale ressaltar que estes resultados não incluem a variedade de condições naturais, como luz, temperatura, tipo e estado nutricional do solo, tempo e intensidade da inundação, bem como, deposição de material sobre o solo e as plantas, que

em geral são associados a estes eventos e podem dificultar ou impedir o estabelecimento e recrutamento de indivíduos nas fases iniciais de vida. Deste modo, concluiu-se com este trabalho que todos os indivíduos de *H. popayanensis* sobreviveram ao alagamento sob condições experimentais. Sugere-se que indivíduos juvenis desta espécie respondem ao alagamento temporário de seu sistema radicial, pela formação de estruturas morfoanatômicas e ajustes fisiológicos que possibilitam a retomada, ainda que parcial, da respiração aeróbia.

Referências

- ALAOUI-SOSSÉ, B.; GERARD, B.; BINET, P.; TOUSSAINT, M. L.; BADOT, P. M. Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). **Annals of Forest Science**, v. 62, n. 6, p. 593-600, 2005.
- ARMSTRONG, W.; BRANDLE, R.; JACKSON, M. B. Mechanism of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 43, n. 4, p. 307-358, 1994.
- BATISTA, C. U. N.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C.; PIMENTA, J. A. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachia* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasileira**, v. 22, n. 1, p. 91-98, 2008.
- BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; GILONI, P. C.; KOLBI, R. M.; CORREA, G. T. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa*. A. St. Hil. Submitted to flooding. **Interciencia**, v. 25, n. 9, p. 436-441, 2000.
- BURSLEM, D. F. R. P. Man and the Biosphere Series. In: SWAINE, M. D. (Ed.). **Differential responses to nutrients, shade and drought among tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore**. Aberdeen: Department of Plant and Soil Science; University of Aberdeen, 1996. v. 17, cap. 9, p. 211-238.
- CHEN, H.; QUALLS, R. G.; BLANK, R. R. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. **Aquatic Botany**, v. 82, n. 4, p. 250-268, 2005.
- CLARKSON, D. T. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 36, p. 77-115, 1985.
- CRAWFORD, R. M. M. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. **Advances in Ecological Research**, v. 23, p. 93-185, 1992.
- DAVANSO-FABRO, V. M.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A. Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (CAV.) Pers. (Fabaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 41, n. 4, p. 475-482, 1998.
- DAVANSO-FABRO, V. M.; SOUZA, L. A.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 45, n. 3, p. 375-384, 2002.

- ERNST, W. H. O. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. **Aquatic Botany**, v. 38, n. 1, p. 73-90, 1990.
- FERREIRA, J. N.; RIBEIRO, J. F.; FONSECA, C. E. Crescimento inicial de *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae, Mimosoideae) sob inundação em diferentes níveis de luminosidade. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 4, p. 561-566, 2001.
- HOWELL, K. A.; CHENG, K.; MURCHA, M. W.; JENKI, L. E.; MILLAR, A. H.; WHELAN, J. Oxygen initiation of respiration and mitochondrial biogenesis in rice. **The Journal of Biological Chemistry**, v. 282, n. 21, p. 15619-15631, 2007.
- JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill, 1940.
- KOLB, R. M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; GILONI, P. C.; CORREA, G. T. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 3, p. 305-312, 1998.
- LOBO, P. C.; JOLY, C. A. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hill (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 18, n. 2, p. 177-183, 1995.
- LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 5. ed. São Paulo: Plantarum, 2008. v. 1.
- MARQUES, M. C. M.; PIMENTA, J. A.; COLLI, S. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. **Brazilian Archives of Biology and Technology** v. 39, n. 2, p. 385-392, 1996.
- MEDRI, M. E. **Anatomia comparada e correlações anatomo-fisio-ecológicas de seis clones de Hevea spp.** 1980. 442f. Tese (Doutorado em Botânica)-Fundação Universidade do Amazonas e Instituto de Pesquisa da Amazônia, Manaus, 1980.
- MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DELGADO, M. F.; CORREA, G. T. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de ethrel. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 3, p. 261-267, 1998.
- MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; COLLI, S.; MÜLLER, C. A Bacia do Rio Tibagi. In: MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; SHIBATTA, O. A.; PIMENTA, J. A. (Ed.). **Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do Rio Tibagi**. Londrina: Edição dos Editores, 2002. cap. 10, p. 133-172.
- MEDRI, M. E.; FERREIRA, A. C.; KOLB, R. M.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DAVANSO-FABRO, V. M.; MEDRI, C. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 29, n. 1, p. 15-22, 2007.
- MEGONICAL, J. P.; FRANK, P. D. Effects of flooding on root and shoot production of bald cypress in large experimental enclosures. **Ecology**, v. 73, n. 4, p. 1182-1193, 1992.
- MORAES, M. G.; ALVES, J. D.; OLIVEIRA, L. E. M.; VITORINO, P. F. P. G.; MAGALHÃES, M. M. Caracterização do crescimento e da atividade das desidrogenases alcoólica e láctica em seis espécies herbáceas sob condições de hipoxia. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, n. 1, p. 86-95, 2001.
- MUKHERJEE, I.; DRAKEFORD, D.; REID, D. M. ATPase activity of sunflower root membranes as affected by flooding. **Physiologia Plantarum**, v. 67, n. 1, p. 55-60, 1986.
- PERATA, P.; ALPI, A. Plant responses to anaerobiosis. **Plant Science**, v. 93, n. 1-2, p. 1-17, 1993.
- PIMENTA, J. A.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MÜLLER, C. Aspectos da morfo-anatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 19, n. 2, p. 215-220, 1996.
- PIMENTA, J. A. **Estudos populacionais de Campomanesia xanthocarpa O. Berg. (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR**. 1998. 158f. Tese (Doutorado em Ecologia)-Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.
- PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E. Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. In: SCARANO, F. R.; FRANCO, A. C. (Ed.). **Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications**. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ, 1998. v. 4, p. 157-176.
- POVH, J. A.; RUBIN FILHO, C. J.; MOURÃO, K. S. M.; PINTO, D. D. Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 27, n. 3, p. 195-202, 2005.
- ROESER, K. R. Die nadel der schwarzkiefer massenprodukt und kunstwerk der natur. **Mikrokosmos**, v. 61, n. 2, p. 33-36, 1972.
- ROGGE, G. D.; PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E.; COLLI, S.; ALVES, L. M. T. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 21, n. 2, p. 153-158, 1998.
- SACHS, M. M.; SUBAIAH, C. C.; SAAB, I. N. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize. **Journal of Experimental Botany**, v. 47, n. 1, p. 1-15, 1996.
- SANTIAGO, E. F.; PAOLI, A. A. S. O aumento em superfície em *Adelia membranifolia* (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm. e *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., em resposta ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 4, p. 503-513, 2003.
- SANTIAGO, E. F.; PAOLI, A. A. S. Respostas morfológicas em *Guibourtia hymenifolia* (Moric.) J. Leonard (Fabaceae) e *Genipa americana* L. (Rubiaceae), submetidas ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 131-140, 2007.
- SERÔDIO, M. I.; NOVAIS, M. C. Nutrientes, fotossíntese e crescimento de trigo em condições de alagamento do solo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 14, p. 97-101, 1991.

TSUKAHARA, H.; KOZLOWSKI, T. T. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. **Plant and Soil**, v. 88, n. 1, p. 123-132, 1985.

VARTAPETIAN, B. B.; JACKSON, M. B. Plant adaptations to anaerobic stress. **Annals of Botany**, v. 79, supl. A, p. 3-20, 1997.

VARTAPETIAN, B. B.; ANDREEVA, I. N.; GENEROZOVA, I. P.; POLYAKOVA, L. I.; MASLOVA, I. P.; DOLGIKH, Y. I.; STEPANOVA, A. Y. Functional electron microscopy in studies of plant response and

adaptation anaerobic stress. **Annals of Botany**, v. 91, n. 2, p. 155-172, 2003.

Received on May 23, 2008.

Accepted on March 24, 2009.

License information: This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.