

CLAUDINÉIA REGINA PELACANI

ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA DE ESPÉCIES HER-
BÁCEAS EM ÁREAS INUNDÁVEIS E COMPORTAMENTO
FISIOLÓGICO DE ESPÉCIES ARBÓREAS E ARBUSTIVAS
SUBMETIDAS ÀS CONDIÇÕES DE INUNDAÇÃO DO SISTE-
MA RADICULAR

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agri-
cultura de Lavras como parte das exigências do curso
de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentra-
ção Fisiologia Vegetal, para obtenção do grau de
MESTRE.

ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA DE LAVRAS
LAVRAS - MINAS GERAIS

1993

UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS

DEPARTAMENTO DE AGRICULTURA

LABORATÓRIO DE FISILOGIA VEGETAL

1988

CLAUDINEIA REGINA PERAGANI

ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA DE ESPÉCIES HER-
BÁCEAS EM ÁREAS INUNDÁVEIS E COMPORTAMENTO
FISIOLÓGICO DE ESPÉCIES ARBÓREAS E ARBUSTIVAS
SUBMETIDAS A CONDIÇÕES DE INUNDAÇÃO DO SISTE-

MA RADICULAR

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agra-
cultura de Lavras como parte das exigências do curso
de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentra-
ção em Fisiologia Vegetal, para obtenção do grau de
MESTRE.

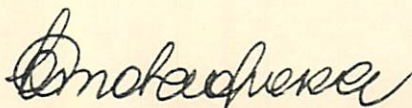


ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA DE LAVRAS
LAVRAS, MINAS GERAIS
1988

ESTRATÉGIAS DE SOBREVIVÊNCIA DE ESPÉCIES HERBÁCEAS EM ÁREAS
INUNDÁVEIS E COMPORTAMENTO FISIOLÓGICO DE ESPÉCIES
ARBÓREAS E ARBUSTIVAS SUBMETIDAS À CONDIÇÕES DE
INUNDAÇÃO DO SISTEMA RADICULAR

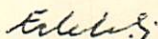
CLAUDINÉIA REGINA PELACANI

APROVADA EM 27 DE NOVEMBRO DE 1992

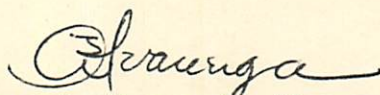


Prof. Dr. Luiz Edson Mota de Oliveira

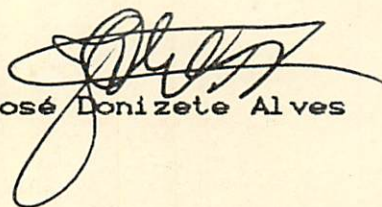
(Orientador)



Prof. Dr. Enivanis de Abreu Vilela



Prof. Dr. Amauri Alves de Alvarenga



Prof. Dr. José Donizete Alves

ESTE TRABALHO FAZ PARTE DO PROJETO "ESTUDO INTEGRADO DA VEGETAÇÃO CILIAR DO ALTO RIO GRANDE E IMPLANTAÇÃO DE PROJETO DE REFLORESTAMENTO, COM ESPÉCIES NATIVAS E EXÓTICAS NA REGIÃO, AS MARGENS DOS RESERVATÓRIOS DA CEMIG EM ITUTINGA E CAMARGOS, MINAS GERAIS", QUE ESTÁ SENDO DESENVOLVIDO ATRAVÉS DO CONTRATO CEMIG/ESAL/FAEPE.

Algumas vezes, o domínio do homem sobre a natureza se mostrou perverso. A tecnologia, aclamada como a solução para todos os problemas da humanidade, da fome à miséria, gerou neste século montanhas de detritos, desigualdade econômica, devastação de florestas etc.

Hoje, ela vive sua crise...

A visão contábil da natureza agoniza, enquanto o homem, ex-senhor do Universo, vai humildemente se reagrupando ao ecossistema.

C.L.V.

Aos meus pais Oreste e Maria,
meus irmãos Waldercy, Zoraide, Valdir,
Eliberaci, Valmir, Maria Gorete,
Vera e Vilson,

pelo carinho, amizade e
incentivo

DEDICO

AGRADECIMENTOS

- Aos amigos e colegas Jailson Lopes Cruz, Ricardo Elesbão Alves, Vicente Luiz Naves, Paulo Araquém R. Cairo e Eduardo Nagao, com os quais as alegrias, dificuldades e as conquistas durante todo este período serão sempre lembradas.
- Em especial a Jailson pela amizade, afeição e apoio durante a realização deste trabalho.
- Ao professor e orientador Luiz Edson Mota de Oliveira pela amizade, ensinamentos e orientação durante o curso.
- Aos colegas Maria Neudes S. de Oliveira e Mário Kiichiro Tanaka cuja ajuda foi de fundamental importância para a realização de grande parte deste trabalho.
- Aos professores Enivanis de Abreu Vilela, Amauri Alves de Alvarenga e José Donizete Alves, pela colaboração e sugestões.
- Aos professores Silas Costa Pereira, Douglas Antônio de Carvalho e Manuel Losada Gavilanes, juntamente ao Herbário ESAL (DBI) pela colaboração na classificação do material utilizado neste trabalho.

- À Ana Isa T. Grandi pela amizade e ajuda na execução de algumas atividades deste trabalho.
- Aos professores e amigos Maria Bernadete Sperandio, Irenice Silva, Celso J. Rubin Filho e Abigail Kubota Takahashi pela confiança e amizade.
- Aos amigos Sandra M. Pereira da Silva, Nelson Delú Filho e Marcos Eduardo Paron pela amizade e carinho.
- Aos colegas do curso de Mestrado em Fisiologia Vegetal pela colaboração e convivência durante este período.
- À Escola Superior de Agricultura de Lavras (ESAL) pela oportunidade concedida para a realização deste curso.
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnologia (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos e financiamento de parte deste projeto.
- À Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG), pelo financiamento de parte deste projeto, por intermédio do convênio CEMIG/ESAL/FAEPE.

BIOGRAFIA DO AUTOR

CLAUDINEIA REGINA PELACANI, filha de Oreste Evangelista Pelacani e Maria Paschuetto Pelacani, nasceu em Maringá, Estado do Paraná, a 23 de outubro de 1967.

Em março de 1985 iniciou o curso de Ciências Biológicas na Universidade Estadual de Maringá, Estado do Paraná, concluindo-o em dezembro de 1988.

Iniciou o curso de Pós-Graduação a nível de Mestrado em Agronomia, área de concentração Fisiologia Vegetal, na Escola Superior de Agricultura de Lavras, Minas Gerais, em março de 1990, concluindo-o em novembro de 1992.

SUMÁRIO

	Página
1- INTRODUÇÃO	01
2- REVISÃO DE LITERATURA	04
2.1- Caracterização do meio e o desenvolvimento de vegetais em ambientes inundados	04
2.2- Relações hídricas, nutrição mineral e produção de carboidratos em ambientes inundados.....	07
* 2.3- Adaptações morfo-anatômicas de vegetais em ambientes inundados	11
2.4- Adaptações metabólicas de vegetais em ambientes inundados	14
2.5- Características do metabolismo do nitrato em ambientes inundados	16
3- MATERIAL E MÉTODOS	19
3.1- Levantamento florístico e estratégias de sobrevivência de espécies em área de depleção.	20
3.2- Simulação de estresse gasoso em diferentes meios de cultivo	21

3.3- Comportamento de espécies arbóreas e arbustivas em função da disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo	25
4- RESULTADOS E DISCUSSÃO	30
4.1- Levantamento florístico e estratégias de sobrevivência de espécies herbáceas numa área de depleção	30
4.2- Simulação de estresse gasoso em diferentes meios de cultivo	40
4.3- Comportamento de espécies arbóreas e arbustivas em função da disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo	52
4.3.1- Altura da parte aérea	52
4.3.2- Diâmetro do caule	55
4.3.3- Comprimento de raiz	57
4.3.4- Lançamento e comprimento foliar	59
4.3.5- Produção e distribuição de matéria seca ..	62
4.3.6- Adaptações morfo-anatômicas desenvolvidas em ambientes inundados	71
4.3.7- Condutância estomática e transpiração ...	74
4.3.8- Potencial hídrico foliar	78
4.3.9- Atividade da Redutase do nitrato	81
5- CONCLUSÕES	84
6- RESUMO	86

	Página
7- SUMMARY	90
8- REFERENCIA BIBLIOGRAFICA	93
9- APENDICE	110

LISTA DE FIGURAS

	Página
1- Variação das cotas e altura da coluna dos níveis da água no reservatório de Camargos referente as épocas de avaliações	36
2a- Incremento em altura de plantas de pinha-do-brejo cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	41
2b- Incremento em altura de plantas de óleo copaíba cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	42
2c- Incremento em altura de plantas de uva-do-japão cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	43
3a- Incremento em diâmetro do caule de plantas de pinha-do-brejo cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	45
3b- Incremento em diâmetro do caule de plantas de óleo copaíba cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	46

3c-	Incremento em diâmetro do caule de plantas de uva-do-japão cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	47
4a-	Incremento no número de folhas de plantas de pinha-do-brejo cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	48
4b-	Incremento no número de folhas de plantas de óleo copaíba cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	49
4c-	Incremento no número de folhas de plantas de uva-do-japão cultivadas sem e com simulação de estresse gasoso no sistema radicular	50
5-	Altura das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	53
6-	Diâmetro do caule das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	56
7-	Comprimento de raiz das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	58
8-	Número de lançamento foliar das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	60
9-	Comprimento foliar das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	61
10-	Produção de matéria seca total, da parte aérea e das raízes das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular após 55 dias de estresse	63

11-	Produção e particionamento de matéria seca da parte aérea das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular após 55 dias de estresse	65
12-	Produção e particionamento de matéria seca das raízes das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular após 55 dias de estresse	68
13-	Condutância estomática das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	75
14-	Transpiração das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	76
15-	Atividade da Redutase do Nitrato "in vivo" de folhas de sesbania, ameixa e jacarandá-mineiro e raízes de ingá, seringueira e açaí cultivadas sem e com inundação do sistema radicular	82

LISTA DE QUADROS

	Página
1- Composição florística e Frequência relativa (%) das espécies herbáceas identificadas em 1990 e 1991 na área de depleção do reservatório de Camargos	31
2- Análise química dos solos contido nas covas e nas área adjacentes da faixa de depleção do reservatório de Camargos	38
3- Valores relativos da produção de matéria seca das diferentes partes da planta expressos em função das plantas cultivadas sem a inundação do sistema radicular	66
4- Distribuição percentual da produção de matéria seca entre parte aérea e sistema radicular, dentro da parte aérea e dentro do sistema radicular de plantas cultivadas sem e com inundação do sistema radicular .	69
5- Potencial hídrico foliar das espécies cultivadas sem e com inundação do sistema radicular, após 55 dias de estresse	79

1- INTRODUÇÃO

A vegetação das áreas de depleção marginais aos reservatórios hidrelétricos e as matas ciliares que acompanham o fundo dos vales e os cursos d'água têm um papel fundamental na dinâmica ambiental destes ecossistemas, contribuindo para a conservação do solo, da água e da fauna aquática herbívora e frugívora, além de exercer uma influência significativa no clima, na qualidade do ar e na paisagem.

No Estado de Minas Gerais, a degradação das matas ciliares e das áreas de cerrado provocada pelo desmatamento e pelo represamento dos rios pelas hidrelétricas têm contribuído efetivamente para o assoreamento, turbidez das águas, erosão das margens dos rios, riachos e reservatórios, além do empobrecimento da ictiofauna destes ecossistemas aquáticos.

Estudos sobre a ecologia da comunidade vegetal, em áreas inundadas periódica e/ou permanentemente, visando a seleção de genótipos tolerantes às condições de ausência parcial (hipoxia) ou total de oxigênio no meio (anoxia), são pré-requisitos

fundamentais para qualquer iniciativa no sentido de recuperar ou reconstituir a vegetação ciliar das margens dos rios e de revegetar áreas de depleção dos reservatórios hidrelétricos.

A implantação de programas de revegetação ciliar e de áreas de depleção exige a adoção de tecnologias, não disponíveis, que vão desde a escolha ou a indicação das espécies até à prática agrícola mais apropriada. Indubitavelmente, o sucesso destes programas está alicerçado em estudos integrados das diferentes áreas do conhecimento científico, visando selecionar genótipos de espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas com características de resistência às diferentes condições edafoclimáticas adversas dessas áreas, como inundação periódica, baixa fertilidade, baixas temperaturas, ventos excessivos e períodos de seca na região.

Um aspecto importante que deve ser considerado é a capacidade das espécies herbáceas de tolerar e/ou sobreviver às diversas condições edafoclimáticas como altas e baixas temperaturas, ambientes secos e úmidos, variações no suprimento de oxigênio e a outros fatores, fazendo com que estas plantas sejam as primeiras a dominar áreas descobertas (HILL, 1977), tal como as observadas nas margens dos reservatórios hidrelétricos.

O aparecimento de espécies herbáceas nessas áreas é auxiliada também pela produção de um grande número de sementes por indivíduo, garantindo a manutenção da população em seu ecossistema natural. No entanto, pouco se conhece a respeito da ecologia e dos mecanismos de sobrevivência e/ou de estratégias de "escape" dessas espécies em áreas inundáveis. Assim, sob o

ponto de vista ecofisiológico, é de grande interesse obter informações sobre a reprodução, disseminação, "habitat", bem como a distribuição geográfica destas espécies. Através de levantamentos florísticos nessas áreas, pode-se selecionar genótipos tolerantes e conhecer as diferentes estratégias de sobrevivência em áreas inundáveis.

Este trabalho teve como objetivos: (a) fazer a identificação da composição florística de espécies herbáceas ocorrentes numa área de depleção do reservatório de Camargos (Itutinga-MG) e das possíveis estratégias de sobrevivência dessas espécies nessas áreas inundáveis; (b) avaliar metodologias de cultivo de plantas que simulem a baixa disponibilidade de oxigênio no meio, induzida pela inundação do sistema radicular; (c) avaliar o comportamento de algumas espécies arbóreas e arbustivas, nativas do Alto Rio Grande ou exóticas, à baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo.

2- REVISÃO DE LITERATURA

2.1- Caracterização do meio e o desenvolvimento de vegetais em ambientes inundados

Nos ambientes com excesso de umidade no solo há um estresse pelo decréscimo da concentração de oxigênio no meio (JACKSON & DREW, 1984), acarretando uma série de distúrbios no metabolismo das plantas que manifesta-se através de alterações no seu crescimento e desenvolvimento (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1984; CRANE & DAVIES, 1988a; 1988b e ATWELL & STEER, 1990).

Nem sempre a hipoxia e/ou anoxia "per se" é a causa de injúrias no sistema radicular das plantas mais sensíveis. Quando o solo é saturado com água ou submetido à inundação, o oxigênio é rapidamente consumido pelas raízes e pelas populações microbianas existentes no meio, tornando-se rapidamente anaeróbico, conseqüentemente, alterando a microbiota do solo e os processos bioquímicos por ela responsável. Estas modificações no solo estão relacionadas com modificações no pH, redução no

potencial de oxidação, no teor de nitrato (NO_3^-) e um aumento nas concentrações de CO_2 , NH_4^+ , Mn^{+2} , Fe^{+2} , H_2S , H_2 , CH_4 , ácidos orgânicos, álcoois, hidrocarbonetos (PONNAMPERUMA, 1984 e DREW & STOLZY, 1991), que podem influenciar na absorção dos nutrientes e, quando em elevadas concentrações, algumas substâncias poderão ser fitotóxicas para o sistema radicular.

O grau de tolerância das plantas em condições de solos inundados e/ou encharcados varia entre as espécies (GIBBS & LEITAO FILHO, 1978 e KOZLOWSKI, 1984) e entre genótipos da mesma espécie (GILL, 1970). Muitas espécies arbóreas e herbáceas conseguem sobreviver sob condições de estresse gasoso durante o estágio de crescimento vegetativo, enquanto outras morrem nas primeiras semanas de inundação dos solos (HALL & SMITH, 1955 e CRAWFORD & TYLER, 1969). No entanto, o crescimento de plantas em condições de solos inundados deve-se, principalmente, a formação de raízes adventícias que são responsáveis em manter a absorção de água e nutrientes da solução do solo (VOESENEK *et alii*, 1989).

A capacidade de crescimento das plantas cultivadas em solos inundados está relacionado com a idade em que a planta foi submetida a inundação (NEWSOME *et alii*, 1982) e a duração do estresse (KAWASE, 1981; NEWSOME *et alii*, 1982; MCKEE Jr. *et alii*, 1984; TSUKAHARA & KOZLOWSKI, 1986; OLIEN, 1987; CRANE & DAVIES, 1988a, SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1988a; VOESENEK *et alii*, 1989; LAAN & BLOM, 1990 e DREW & STOLZY, 1991).

Sabe-se que, sob condições de solos inundados e/ou encharcados, a resistência à absorção de água pelas raízes

torna-se elevada, impondo-se assim, um déficit hídrico e, conseqüentemente, uma redução na turgescência celular da planta que diminui a capacidade de alongamento e divisão celular, limitando o crescimento dos tecidos jovens (SMITH *et alii.*, 1989 e OGBONNAYA *et alii.*, 1992).

WEBB & ARMSTRONG (1983) consideram que o meio oxigenado é essencial para iniciar e manter a expansão do sistema radicular e que esse crescimento pode paralisar quando a concentração de carboidratos for insuficiente para atender a demanda das atividades metabólicas.

Atribui-se que a senescência foliar em plantas sob condições de solos inundados é desencadeada pelo aumento da concentração de etileno em resposta ao decréscimo da aeração nos tecidos da raiz (TSUKAHARA & KOZLOWSKI, 1986; TRIPEPI & MITCHELL, 1984b).

Com relação às sementes, sabe-se que a maioria das espécies não germina em solos com excesso de umidade (CRAWFORD, 1977 e JOLY & CRAWFORD, 1983), perdendo sua viabilidade sob tais condições (MAZE, 1900). Por outro lado, várias espécies conseguem germinar e emergir sob tais condições estressante como acontece com *Xanthium pensylvanicum*, *Salix nigra*, *Ulmus americana*, *Typha latifolia* e *Pyrus malus*. Nestas espécies é provável que a inundação do meio atue como um mecanismo de quebra de dormência das sementes, eliminando as substâncias inibidoras da germinação (HOOK, 1984).

2.2- Relações hídricas, nutrição mineral e produção de carboidratos em ambientes inundados

O fechamento dos estômatos é considerado como uma das respostas primárias em plantas submetidas à baixa tensão de oxigênio no meio (KOZLOWSKI, 1982; KOZLOWSKI & PALLARDY, 1984). Entretanto, o grau do fechamento estomático varia com a espécie, idade das folhas e a localização dos estômatos nas mesmas.

A inundação por um período de três semanas induziu o fechamento estomático em *Fraxinus pensylvanica*, *Quercus michauxii* e *Taxodium distichum* (PEZESHKI & CHAMBER, 1986). Já para plantas de ervilha (*Pisum sativum*), o fechamento estomático foi verificado após um período de 24 horas sob condições de deficiência de oxigênio no solo (JACKSON & HALL, 1987).

O fechamento dos estômatos em solos inundados pode estar associado também com a produção e/ou um conseqüente aumento na concentração de ácido abscísico (ABA) nas folhas, semelhante ao observado em condições de estresse hídrico. O controle dos estômatos pelo ABA parece estar relacionado com o transporte iônico entre as células guarda e as adjacentes ou com os processos metabólicos que ocorrem dentro das mesmas. Plantas de ervilha (*Pisum sativum*) em condições de deficiência de oxigênio no solo por 24 horas, apresentaram um acúmulo de ABA nas folhas, suficientes para proporcionar o fechamento estomático (JACKSON & HALL, 1987).

PALLAS & KAYS (1982), verificaram que o etileno também afeta a abertura dos estômatos em condições de solos inundados,

pois o etileno pode induzir modificações nas membranas das células guardas, alterando o efluxo de íons e água. Ainda postulam que o etileno pode alterar a taxa de fixação de carbono, aumentando a concentração de CO_2 interno e um subsequente fechamento estomático. Por outro lado, quantidades de etileno entre 1 e 10 $\mu\text{l litro}^{-1}$ não foram suficientes para causar o fechamento dos estômatos em plantas de *Zea mays* e *Pisum sativum*.

Em algumas plantas inundadas, o fechamento dos estômatos tem sido atribuído à desidratação foliar, devido a redução da absorção de água em resposta a queda da permeabilidade das raízes. Altas concentrações de CO_2 ou baixas de O_2 no meio são capazes de diminuir a permeabilidade das raízes, conseqüentemente, o processo de absorção da solução do solo. Entretanto, vários trabalhos têm demonstrado que o fechamento estomático pode ser independente do potencial hídrico foliar em condições de solos inundados, como foi observado em *Gmelina arborea*, *Tectona grandis* e *Nauclea diderrichii* (OSONUBI & OSUNDINA, 1987), *Fraxinus pensylvanica*, *Taxodium distichum* (PEZESHKI & CHAMBERS, 1986) e *Pisum sativum* (JACKSON & HALL, 1987).

O fechamento dos estômatos provocado pela inundação do sistema radicular das plantas diminui a taxa de transpiração e de fotossíntese. OSONUBI & OSUNDINA (1987) atribuíram que a tolerância apresentada por algumas espécies em condições de solos encharcados e/ou inundados, deve-se à capacidade das plantas em desenvolver estruturas que mantenham a absorção de

água e minerais e, conseqüentemente, a abertura dos estômatos.

Segundo VU & YELENOSKY (1991), a redução na taxa fotossintética das plantas, sob tais condições, deve-se às alterações na atividade das enzimas de carboxilação, uma vez que observaram que a concentração interna de CO_2 nas folhas não reduziu, mesmo quando a resistência estomática era elevada.

Reduções na síntese de clorofilas e a senescência foliar podem também contribuir para o decréscimo da fotossíntese em plantas sob condições de solos inundados (KOZLOWSKI, 1982 KOZLOWSKI & PALLARDY, 1984).

BRADFORD (1982) demonstrou que o fechamento estomático não é o fator mais limitante para a fotossíntese em plantas de *Lycopersicon esculentum*, em condições de solos inundados. Ele concluiu que uma combinação entre o acúmulo de ABA e uma redução no suprimento de citocininas foliares podem alterar a capacidade de regeneração da enzima rubisco, condicionando um decréscimo da taxa fotossintética da planta.

O decréscimo na taxa fotossintética tem como consequência a diminuição na translocação e a redução da disponibilidade de fotoassimilados para os locais de intenso consumo, como as raízes (LEOPOLD & KRIEDMAN, 1975) e para as regiões de crescimento da parte aérea (OLIEN, 1987). BARTA (1987), trabalhando com plantas de *Medicago sativa* e *Lotus corniculatus* sob condições de anoxia, observou que a translocação de fotoassimilados para atender a demanda metabólica das raízes e da parte aérea foram significativamente reduzidas, uma vez que a taxa de ^{14}C incorporado em compostos orgânicos como proteínas e

componentes estruturais foram menores. Observou, ainda, que a razão ATP/ADP parece diminuir em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio, embora pareça não estar envolvido com a redução na translocação de fotossintatos.

O acúmulo de amido nas folhas pode ser uma consequência de uma redução no transporte pelo floema, devido a redução no metabolismo dos tecidos das raízes, provocado pela inundação do solo (SHARKEY, 1985).

Para manter a absorção de nutrientes minerais em condições de solos inundados e/ou encharcados é necessário que as espécies não tolerantes desenvolvam estruturas morfo-anatômicas. Visto que a biomassa radicular é reduzida em condições de solos inundados e/ou encharcados, o crescimento de raízes adventícias ou de novas raízes secundárias em *Pinus clausa*, *P. serotina* e *P. taeda*, foram fundamentais para a absorção de minerais e água do solo, porém a quantidade em que foram absorvidos é menor quando comparadas com plantas que se desenvolvem em condições normais de oxigênio no meio (TOPA & McLEOD, 1986a).

Dentre os trabalhos desenvolvidos sobre a nutrição mineral de plantas em condições de deficiência de oxigênio no meio, ATWELL & STEER (1990) observaram que a absorção de N, P, K e Ca pelas plantas de milho (*Zea mays*) foi prejudicada, causando a deficiência destes elementos nas regiões de crescimento.

TOPA & McLEOD (1986b), trabalhando com pinus, observaram um decréscimo nos teores de N, P, K, Mn e Fe, tanto no sistema radicular como na parte aérea das plantas, após 30 dias

consecutivos de estresse gasoso. Constataram, ainda, que os níveis de Mg e Ca foram mantidos na parte aérea das plantas, refletindo a absorção passiva desses nutrientes em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio.

2.3- Adaptações morfo-anatômicas de vegetais em ambientes inundados

Segundo HARRINGTON (1987), a sobrevivência e o crescimento de algumas espécies em condições de solos inundados deve-se ao desenvolvimento de estruturas morfo-anatômicas e/ou de adaptações metabólicas.

BURDICK & MENDELSSOHN (1990) demonstraram que, de acordo com a espécie e a duração do estresse gasoso, as alterações morfo-anatômicas são mais expressivas, seguidas pelas respostas metabólicas ou, como em alguns casos, os dois grupos de adaptações são necessários para que a planta tolere e sobreviva em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio.

As alterações morfológicas que se desenvolvem nas plantas tolerantes ao estresse gasoso têm sido associadas ao aumento da concentração de etileno nos tecidos, com base nas seguintes evidências: a produção de etileno é acelerada em plantas sob estresse gasoso; em algumas plantas o etileno induz respostas que assemelham-se àquelas já observadas em espécies inundadas como a epinastia, senescência e abscisão foliar, formação de lenticelas, de tecidos aerenquimáticos e de raízes adventícias;

as plantas, quando expostas ao etileno ou a produtos sintéticos que o liberam, apresentam sintomas semelhantes àqueles causados pela inundação.

As plantas tolerantes ao encharcamento e/ou inundações apresentam o desenvolvimento de estruturas morfo-anatômicas que viabilizam a difusão do oxigênio da parte aérea para os tecidos da raiz (KAWASE, 1981; TRIPEPI & MITCHELL, 1984b e LAAN *et alii.*, 1990), representadas pela formação de tecidos aerênquimáticos na porção basal do caule e das raízes e a formação de lenticelas. Segundo KAWASE (1981), essas modificações estruturais nos tecidos da região basal do caule e das raízes estão associadas ao aumento na concentração de etileno nos tecidos e na atividade das celulasas, proporcionando um afrouxamento das paredes celulares e, com uma consequente destruição dos tecidos do córtex da raiz, formando espaços intercelulares ou aerênquimas. Entretanto, um aumento na concentração de etileno em condições extremas de ambiente, como o déficit hídrico, altas ou baixas temperaturas, ataque de insetos, não se observou o desenvolvimento de lenticelas, aerênquimas ou a produção de raízes adventícias. Com isto, pode-se deduzir que outros compostos além do etileno devem ser necessários para promover as alterações morfológicas e anatômicas em condições de baixa tensão de oxigênio (TANG & KOZLOWSKI, 1984).

Atribui-se que o crescimento de plântulas de *Pinus contorta* em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no solo, é devido a aeração interna nos tecidos radiculares,

proporcionada pela formação de aerênquimas na região do córtex das raízes (TOPA & McLEOD, 1986b). A formação de lenticelas hipertrofiadas na porção basal do caule foi evidente nestas plântulas, contribuindo para a difusão do oxigênio externo para o interior dos tecidos de caules e raízes, promovendo a sobrevivência e o crescimento das células.

Vários estudos sobre a tolerância de espécies em condições de estresse gasoso mostraram que as espécies que melhor se adaptaram a estas condições foram aquelas que desenvolveram raízes superficiais ou adventícias na região submergida do caule (GILL, 1970). *Eucalyptus grandis*, *E. robusta* e *E. saligna* são consideradas tolerantes ao estresse gasoso por desenvolverem raízes adventícias em condições de solos anóxicos (CLEMENS *et alii.*, 1978). A tolerância de plântulas de seringueira (*Hevea brasiliensis*), em condições de solos inundados, foi atribuída a formação de raízes superficiais induzidas pelo aumento na concentração de etileno (SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1988a), e da atividade dos tecidos caulinares.

A tolerância das mesófitas em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no solo, deve-se ao aumento na difusão de oxigênio para o interior dos tecidos, proporcionado pelos aerênquimas e raízes adventícias. O desenvolvimento dessas estruturas é considerado como recurso temporário para a manutenção da oxigenação dos tecidos, garantindo a sobrevivência das plantas, uma vez que as mesófitas perecem em condições de solos encharcados ou de anoxia prolongada.

2.4- Adaptações metabólicas de vegetais em ambientes inundados

Em condições anaeróbicas, constata-se que a oxidação de uma molécula de glicose produzirá CO_2 , etanol ou lactato e duas moléculas de ATP (adenosina tri-fosfato). O baixo rendimento energético do metabolismo anaeróbico, geralmente é compensado pela aceleração da glicólise, resultando em uma elevada produção de etanol e/ou lactato e podem levar à desorganização das membranas celulares, alterando sua fluidez, permeabilidade e transporte, decorrente da solubilização dos lipídeos das membranas de organelas citoplasmáticas como as mitocôndrias e provocar a morte das células (CRAWFORD, 1978).

Algumas propostas têm sido feitas para explicar as adaptações metabólicas desenvolvidas pelos vegetais em condições de estresse gasoso. Os trabalhos de CRAWFORD (1966; 1967 e 1969), CRAWFORD & MCMANMOM (1968) e CRAWFORD & BAINES (1977) propõem uma rota metabólica anaeróbica alternativa, que teria como principal produto final o malato. Alguns pontos desta proposta são discutíveis, pois acredita-se que a produção de malato pela via glicolítica não resulta em ganho energético eficiente e que a concentração de etanol produzido é baixo, não sendo suficiente para causar danos ao sistema radicular das plantas (Ap REES, 1974; SMITH & Ap REES, 1979a, b e DAVIES, 1980). Esta proposta foi detalhadamente discutida por CRAWFORD, (1978), onde concluiu que essa possível adaptação metabólica alternativa deverá ocorrer em plantas que tolerem curtos períodos de anoxia. Já os vegetais que habitam solos encharcados

e/ou inundados, por tempo mais prolongado, conseguem sobreviver ao estresse anóxico, provavelmente, evitando a toxicidade do etanol produzido pela via fermentativa (JOLY, 1982; 1991).

Segundo MEDRI (1985), a desintoxicação do etanol, produzido pelas plantas como consequência da inundação do sistema radicular, pode ser efetuada por exemplo: pela exudação do etanol para a solução do solo que envolve as raízes; transportá-lo para a parte aérea descarregando-o no ar ou aumentando sua habilidade para o metabolismo secundário.

Considera-se que a síntese de malato em condições de hipoxia/anoxia seja benéfica, por ter um efeito tóxico menos significativo quando comparada com a do etanol (CRAWFORD, 1978). A tolerância de *Glyceria aquatica* (CHIRKOVA et alii, 1974) e *Hymenaea courbaril* (JOLY & CRAWFORD, 1982 e JOLY, 1991) tem sido atribuído à formação de compostos orgânicos anaeróbicos não fitotóxicos, como malato e succinato. Evidências na síntese de glicerol (*Alnus incana*), ácido chiquímico (raízes tuberosas e plantas aquáticas), lactato (sementes), ácido glutâmico como produtos finais do metabolismo anaeróbico foram relatadas por CRAWFORD (1978).

Um aumento na concentração do aminoácido alanina em condição de estresse gasoso tem sido atribuído ao aumento na atividade de transaminases em resposta ao metabolismo anaeróbico (CRAWFORD, 1978; SMITH & Ap REES, 1979b). Além da alanina, observou-se o acúmulo de outros aminoácidos em condições de anoxia, tais como a prolina (DUBININA, 1961; WAMPLE & BEWLEY, 1975), glicina, serina (GUINN & BRINKERHOFF, 1970) e ácido

γ -amino-butírico-GABA (DUBININA, 1961; EFFER & RANSON, 1967; GUINN & BRINKERHOFF, 1970; STREETER & THOMPSON, 1971 e THOMPSON *et alii.* 1966). Por outro lado, verifica-se que os níveis de glutamato e aspartato diminuíram em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio (EFFER & RANSON, 1967; STREETER & THOMPSON, 1971 e THOMPSON *et alii.*, 1966).

Atribui-se que o aumento na concentração de aminoácidos livres em condições de anoxia é consequência do processo de degradação das proteínas e das mudanças metabólicas dos ácidos orgânicos em decorrência da deficiência de oxigênio no meio de cultivo (REGGIANI *et alii.*, 1988). O acúmulo de aminoácidos, principalmente, GABA, prolina e alanina, pode reduzir a acidificação do citoplasma como consequência da baixa disponibilidade de oxigênio na célula, que é essencial para a sobrevivência das plantas (ROBERTS *et alii.*, 1984).

2.5- Características do metabolismo do nitrato em ambientes inundados

O nitrogênio é absorvido pelas plantas quase que totalmente na forma de ions nitrato, que é reduzido a amônia e, posteriormente, assimilada à aminoácidos. O primeiro passo desse processo é a conversão do nitrato à nitrito pela enzima redutase do nitrato (RN). A redução do nitrato até aminoácido é um processo que, além de depender de energia metabólica, consome esqueletos de carbono provenientes dos açúcares (SRIVASTAVA,

1980; NAIK *et alii*, 1982; OLIVEIRA, 1985; FREIRE, 1990 e CAIRO, 1992).

A atividade desta enzima em plantas pode ser utilizada como indicativo da eficiência de incorporação do nitrogênio mineral em compostos orgânicos e do conseqüente crescimento das plantas em resposta às diferentes condições de ambiente (SRIVASTAVA, 1980). Apesar disso, a assimilação do nitrogênio em plantas lenhosas, especialmente, em espécies florestais tem recebido relativamente pouca atenção (CAIRO, 1992), principalmente quanto aos fatores do meio que afetam este processo.

Dentre os estudos sobre os fatores ambientais que interferem na atividade da RN, destacam-se aqueles envolvendo a baixa disponibilidade de água no solo (PLAUT, 1973; SRIVASTAVA, 1980; MEGURO & MAGALHÃES, 1983; OLIVEIRA, 1985; OLIVEIRA & MAGALHÃES, 1989; FREIRE, 1990 e CAIRO, 1992). Entretanto, quanto a influência da baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo das plantas e/ou no meio de ensaio "in vivo" da RN, alguns trabalhos têm demonstrados que a atividade da enzima é aumentada (RADIN, 1973 e DREW, 1988), enquanto em outros é reduzida (LEE, 1978 e SAGLIO *et alii*, 1988). Este aumento da atividade da RN, sugere que na ausência de oxigênio molecular, o nitrato pode agir como um acceptor final de elétrons capaz de oxidar o poder redutor NADH em NAD^+ , que é essencial para a continuação da glicólise (DREW, 1988).

REGGIANI *et alii* (1985 a,b), trabalhando com segmentos de raízes de plantas de arroz demonstraram que a redução do nitrato

em condições de anoxia foi estimulada pela presença de NO_3^- exógeno no meio de cultivo. Observaram, ainda, um aumento na concentração de NADH nos tecidos da raiz. Porém, esses mesmos autores questionaram a função do NO_3^- exógeno com relação a sobrevivência dos tecidos radiculares em anoxia, uma vez que a síntese de etanol não foi inibida nessas condições. Segundo SAGLIO *et alii* (1988), estas observações indicam que a enzima RN não compete efetivamente com a síntese da desidrogenase alcoólica (ADH) pelo NADH, produzido na glicólise. Nesse caso, a sobrevivência celular será limitada pelo acúmulo do etanol.

JACKSON & DREW (1984), relatam que o nitrogênio- NO_3^- reduzido é utilizado como substrato para o crescimento das plantas em condições de anoxia, contribuindo para a tolerância e a sobrevivência das mesmas. Entretanto, o seu papel com relação à respiração anaeróbica não está totalmente esclarecido.

3- MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi constituído de três estudos, sendo dois deles realizados em casa de vegetação e um desenvolvido em uma área de depleção de propriedade da CEMIG (Companhia Energética de Minas Gerais), no reservatório da Usina Hidrelétrica de Camargos, município de Itutinga - Minas Gerais:

A- Levantamento florístico e estratégias de sobrevivência de espécies herbáceas em uma área de depleção do reservatório de Camargos;

B- Simulação de estresse gasoso em diferentes meios de cultivo;

C- Comportamento de espécies arbóreas e arbustivas em função da disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo;

3.1- Levantamento florístico e estratégias de sobrevivência de espécies herbáceas em área de depleção

Este estudo foi desenvolvido numa área de depleção do reservatório da usina hidrelétrica de Camargos, da Companhia Energica de Minas Gerais (CEMIG), no município de Itutinga-Minas Gerais, onde em Dezembro de 1989 foram plantadas cerca de 1500 plantas de espécies arbóreas e arbustivas na tentativa de revegetá-la. Os espaçamentos utilizados no plantio das mudas foi de aproximadamente 4 x 3 metros e as covas adubadas com adubo mineral e orgânico (esterco de curral).

Após o abaixamento do nível da água do reservatório, verificou-se que as mudas plantadas na área não sobreviveram ao período de uma inundação. Entretanto, notou-se que nas covas surgiu uma grande quantidade de plantas de várias espécies herbáceas, que certamente eram oriundas do "banco de sementes" contido no esterco de curral.

Com este fato, foi iniciado o levantamento florístico e coletas das plantas de todas as espécies herbáceas que apareceram nas covas e nas áreas adjacentes na faixa de depleção, após o abaixamento do nível da água. Foram selecionadas (arbitrariamente) 40 covas com todas as espécies nelas presentes identificadas, com o objetivo de verificar quais as espécies que sobreviveriam e/ou reapareceriam antes e após um novo período de inundação, respectivamente, em Novembro/1990 e Dezembro/1991.

A composição florística foi baseada na frequência

relativa (%), considerando o número de covas em que a espécie ocorreu e o número total de covas avaliadas. Durante as avaliações em 1991, foram observados os possíveis meios de propagação das espécies, seja pela propagação sexuada (sementes) ou assexuada (rebrotamento vegetativo).

Todo o material coletado foi montado, etiquetado e registrado no Herbário ESAL (Herbário do Departamento de Biologia da Escola Superior de Agricultura de Lavras, MG). A identificação taxonômica foi realizada em sua maior parte, por comparação, no referido Herbário e parte realizada no Herbário IBGE (Herbário da Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, DF) e no Herbário UEC (Herbário do Departamento de Botânica da Universidade de Campinas, SP). As espécies foram agrupadas em famílias de acordo com o sistema de CRONQUIST (1981), adotado pelo Herbário ESAL, onde o material identificado encontra-se atualmente incorporado.

3.2- Simulação de estresse gasoso em diferentes meios de cultivo

Esse estudo foi realizado em casa de vegetação utilizando-se plantas das espécies: *Hovenia dulcis* Thunb. (uva-do-japão), *Talauma ovata* St. Hill (pinha-do-brejo), e *Copaifera langsdorffii* Desf. (óleo copaíba), com cerca de 2, 3 e 3 meses de idade, respectivamente.

As plantas de uva-do-japão e pinha-do-brejo foram oriundas diretamente da sementeira, enquanto que as de óleo copaiba foram cultivadas, previamente, em sacos plásticos por dois meses. Na escolha das espécies, levou-se em consideração a disponibilidade de plantas e os indicativos de tolerância e/ou de sensibilidade das mesmas em condições de inundação, conforme seus habitats naturais de ocorrência.

As plantas foram selecionadas quanto à uniformidade do comprimento da parte aérea e em seguida transplantadas para vasos, contendo três diferentes meios de cultivo: solo, areia grossa lavada e hidroponia.

No cultivo em solo, os vasos continham 3,3 kg de solo e foram adubados conforme a recomendação da análise química, adicionando-se a mistura 4:14:8 (2 g/vaso).

No cultivo em areia, foram utilizados vasos contendo 4,3 kg de areia grossa lavada com água de torneira, com o propósito de eliminar matéria orgânica e argila. Os vasos contendo areia seca foram irrigados com um volume de 1,5 litros de solução nutritiva, de tal forma que, após a irrigação houvesse um excedente de 500 ml, que era drenado por um orifício lateral na porção inferior do vaso e recolhida num "prato", colocado debaixo de cada vaso, guardado em recipientes fechados e revestidos com papel alumínio e, posteriormente utilizado nas irrigações subsequentes. Diariamente, entre 16:00 e 17:00 horas, media-se o volume da solução excedente da irrigação anterior que estava guardada no recipiente, completando-o para 500 ml com água destilada, com pH ajustado para 6,5. Após este

procedimento, a areia era irrigada com essa solução. A cada quinze dias, renovou-se a solução dos vasos, adicionando dois litros de água destilada, deixando escorrer juntamente com a solução anterior que se encontrava retida e, em seguida, adicionava-se 1,5 litros de um nova solução nutritiva com pH 6,5, semelhante ao descrito anteriormente.

A solução nutritiva utilizada nos meios de cultivo de areia e hidroponia, foi a de OLIVEIRA (1979), com algumas modificações e continha a seguinte concentração de nutrientes, em ppm: N=105 (77 na forma de NO_3^- e 28 na forma de NH_4^+); P=31; K=97,5; Ca=40; Mg=24; S=32; Fe=1,12; B=0,27; Mn=0,11, Zn=0,131; Cu=0,032; Mo=0,05 e Cl=1,77.

O cultivo das plantas em hidroponia foi realizado em vasos contendo 3 litros de solução nutritiva, com a aeração constante da mesma. A manutenção do nível da solução era feito pela adição diária de água destilada e com pH 6,5. A solução dos vasos foram renovadas a cada 15 dias e as correções de pH realizadas a cada três dias.

Após serem cultivadas por 30 dias nestas condições, as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos:

a) Cultivo em solo com conteúdo hídrico próximo à capacidade de campo (controle); e com excesso de água obtido através da manutenção de uma lâmina d'água de aproximadamente 2 cm na superfície do solo (estresse gasoso);

b) Cultivo em areia irrigada com solução nutritiva mantendo a disponibilidade de água próximo à capacidade de campo (controle); e com excesso de água obtido através da manutenção

de uma lâmina de solução nutritiva na superfície da areia (estresse gasoso).

c) Cultivo em meio hidropônico arejado (controle); e não arejado (estresse gasoso);

Para as plantas cultivadas em solo e areia, o estresse gasoso foi induzido, vedando-se o orifício lateral, na porção inferior dos vasos, por onde se fazia a drenagem dos mesmos, visando a renovação periódica das soluções. Durante o período de estresse gasoso, uma lâmina de aproximadamente 2,0 cm acima da superfície dos substratos foi mantida com a adição diária de água de torneira e destilada, respectivamente, para os meios de cultivo em solo e areia.

Os tratamentos de estresse gasoso em plantas cultivadas em hidroponia foram induzidos pela suspensão da aeração da solução nutritiva contida nos vasos. A manutenção da lâmina d'água e da solução nutritiva na superfície dos vasos contendo solo e areia, respectivamente, e do nível da solução nos vasos em hidroponia, foram realizados de tal forma que, a possibilidade de oxigenação no meio de cultivo fosse mínima.

Foram avaliadas, periodicamente, as seguintes características: incremento em altura da parte aérea, da superfície do substrato (areia e solo) e da superfície do vaso (em hidroponia) até o ápice caulinar; incremento em diâmetro do caule (a partir de 2 cm da superfície do substrato); incremento no número de folhas e observações visuais quanto às alterações morfológicas.

Os tratamentos foram constituídos de plantas cultivadas

sem e com inundação do sistema radicular, em três diferentes meios de cultivo, utilizando-se três espécies e com seis repetições. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, onde cada vaso com duas plantas foi considerado uma parcela.

3.3- Comportamento de espécies arbóreas e arbustivas em função da disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo

Este estudo constou na avaliação do comportamento de seis espécies florestais nativas da região do Alto Rio Grande (Minas Gerais) e/ou exóticas submetidas a duas condições de disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo em areia.

O estudo foi realizado em casa-de-vegetação, utilizando-se plantas das espécies: *Sesbania sesban* - Leguminosa / Fabaceae (sesbania), *Euterpe oleracea* Mart. - Palmaceae (açai), *Eriobotrya japonica* Lindl. - Rosaceae (ameixa), *Inga vera* Willd. - Leguminosa / Mimosaceae (ingá), *Macchaerium villosum* Vog. Leguminosa / Fabaceae (jacarandá-mineiro) e *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. - Euphorbiaceae (seringueira), com cerca de 1, 2, 3, 5, 6, e 8 meses de idade, respectivamente. Os tratamentos foram constituídos de dois níveis de disponibilidade de oxigênio com quatro repetições distribuídas em blocos casualizados. Cada vaso contendo duas plantas foi considerado uma parcela.

As plantas de sesbania, açai e de seringueira foram oriundas diretamente da sementeira, enquanto que as demais

espécies foram cultivadas previamente em sacos plásticos.

O critério para a seleção das espécies e das plantas foi semelhante aquele descrito no experimento anterior (item 3.1).

As plantas selecionadas foram transplantadas para vasos contendo 4,3 (vasos pequenos) e 7,1 kg (vasos grandes) de areia grossa lavada. Os vasos grandes foram utilizados somente para o cultivo das plantas de sesbania. Todos os procedimentos de cultivo das plantas nos vasos pequenos e grandes foram semelhantes ao descrito anteriormente para o cultivo em areia grossa lavada (item 3.1), salientando que, para os vasos grandes, o volume adicionado de solução nutritiva foi de 2,5 litros. Diariamente, entre 8:00-9:00 e 16:00-17:00 horas procedeu-se as irrigações dos vasos, e a cada cinco dias renovou-se a solução nutritiva dos vasos adicionando dois (vasos pequenos) e quatro (vasos grandes) litros de água destilada, deixando-se escorrer juntamente com a solução anterior retida e, em seguida, adicionava-se 1,5 (vasos pequenos) e 2,5 litros (vasos grandes) de uma nova solução nutritiva com pH 6,5, conforme procedimento já descrito no experimento anterior.

Aos 50 dias após o cultivo das plantas nestas condições, estas foram submetidas aos seguintes tratamentos:

a) Plantas cultivadas sem estresse gasoso: neste tratamento os procedimentos de condução experimental continuaram os mesmos adotados até o 50^o dia;

b) Plantas cultivadas sob baixa disponibilidade de oxigênio: neste tratamento manteve-se uma lâmina d'água de 2 cm na superfície da areia.

Durante o período experimental não houve troca de solução nutritiva para as plantas cultivadas sob inundação radicular. Tal procedimento foi adotado para evitar qualquer possibilidade de oxigenação no meio de cultivo.

O tratamento de estresse gasoso foi induzido vedando-se o orifício lateral dos vasos pequenos e inferiores dos vasos grandes, por onde ocorria a drenagem das soluções. A manutenção da lâmina de aproximadamente 2 cm de solução nutritiva, acima da superfície da areia, foi feita de forma semelhante ao já descrito no item 3.1 para o cultivo em areia, com o objetivo de simular o estresse gasoso no sistema radicular.

Periodicamente, foram avaliadas as seguintes características: altura da parte aérea (da superfície da areia até o ápice caulinar), diâmetro do caule (a partir de 2 cm acima da superfície da areia), crescimento foliar em comprimento (avaliações em folhas recém lançadas), condutância estomática e transpiração. As avaliações de condutância estomática e transpiração foram realizadas com o auxílio do porômetro de difusão LI 1600-M Steady State, fabricado pela LI-COR. Estas avaliações foram realizadas sempre na mesma folha (completamente expandida e exposta a luz solar) entre 12:00-13:00 horas do dia.

Regularmente, foram efetuadas observações visuais quanto às alterações morfológicas, especialmente a ocorrência e o desenvolvimento de raízes adventícias e lenticelas, entumescimento da região basal do caule, lançamentos foliares, murchamento e abscisão foliar.

Ao final do experimento determinou-se: potencial hídrico

foliar (ψ_f), comprimento de raiz, matéria seca da parte aérea e da raiz e a atividade da redutase do nitrato "in vivo".

O ψ_f foi determinado pela Bomba de Pressão cujo o princípio é descrito por SCHOLANDER *et alii* (1965). Esta determinação foi realizada no período do dia compreendido entre 6:00-7:00 e 12:00-13:00 horas.

Ao final do experimento (55 dias após o início do estresse), mediu-se o comprimento de raiz e as plantas foram separadas em parte aérea e raízes. As raízes foram lavadas com água corrente e destilada, posteriormente, medidas e classificadas como principal, secundárias e superficiais ou adventícias. Todo o material foi levado à estufa com circulação forçada de ar, para secagem a 70°C durante 48 horas e, em seguida, pesados para a quantificação da matéria seca.

Para a determinação da atividade enzimática foram coletadas folhas totalmente expandidas de sesbania, ameixa e jacarandá mineiro e raízes secundárias de ingá, açaí e seringueira, cuja atividade da enzima havia sido previamente detectada nestes órgãos da planta.

O processamento do material foi feito subdividindo-se as folhas e raízes secundárias em fragmentos de aproximadamente 3mm. O ensaio "in vivo" foi conduzido conforme a metodologia descrita por OLIVEIRA & MAGALHÃES (1989), modificada por CAIRO (1992), onde em amostras de 500 mg de material vegetal segmentado, foram incorporados 5 ml de meio de incubação, constituído de KNO_3 (100mM), n-propanol a 5% (v/v) e tampão fosfato de potássio 0,1 M, pH = 7,5. Em seguida, as amostras

foram submetidas a infiltração, à vácuo, durante dois minutos, por duas vezes. Posteriormente, foram transferidas para banho-maria a 32°C com agitação e no escuro. A atividade da enzima foi medida durante uma hora, retirando-se do meio de incubação, alíquotas de 0,5 ml, aos 10 e 70 minutos de reação. Cada alíquota foi adicionada em um meio contendo 1 ml de sulfanilamida 1% em HCl 1,5N, 1 ml de n-2-naftil-etileno-diamino di-HCl 0,02% (p/v) e 1,5 ml de água destilada para completar um volume final de 4 ml. As leituras espectrofotométricas foram feitas a 540 nm.

4- RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1- Levantamento florístico e estratégias de sobrevivência de espécies herbáceas numa área de depleção

As espécies herbáceas coletadas e identificadas durante o estudo encontram-se listadas, por ordem de família, nos Quadros 1 e 1A. A exceção de *Axonopus fisifolius*, *Eragrostis prolifera*, *Paspalum paniculatum*, *Baccharis trimera*, *Sida* sp., *Polygonum acuminatum* e *Centella asiatica* que são plantas perenes, todas as demais espécies encontradas na área em estudo, são herbáceas anuais ou no caso de *Croton glandulosus*, sub-arbusto anual.

Verifica-se que, aproximadamente, 48% das espécies foram encontradas tanto nas observações de 1990 como nas de 1991, independentes de suas frequências relativas.

Observa-se, ainda, que das 44 espécies encontradas na área de depleção, 32 (73%) e 33 (75%), foram observadas nas

QUADRO 1: Composição florística e frequência relativa (FR-%) das espécies identificadas em 1990* e 1991**, respectivamente, antes e após uma inundação e as vias de propagação das espécies em 1991 através da germinação de sementes (G) e/ou pelo rebrotamento (R). (G?) espécies que germinaram e foram identificadas apenas em 1990 ou 1991.

ESPÉCIES	1990 FR(%)	1991 FR(%)	G/R
MONOCOTYLEDONEAE			
CYPERACEAE			
<i>Bulbostylis capillaris</i>	--	10	G
GRAMINEAE			
<i>Axonopus fisifolius</i>	30	7,5	R
<i>Digitaria ciliares</i>	50	20	G
<i>Eragrostis prolifera</i>	15	67,5	R/G
<i>Melinis minutiflora</i>	5	--	G?
<i>Paspalum paniculatum</i>	2,5	2,5	R
<i>Setaria geniculata</i>	32,5	62,5	G
XYRIDACEAE			
<i>Xyris sp.</i>	27,5	12,5	G
DICOTYLEDONEAE			
AMARANTHACEAE			
<i>Amaranthus deflexus</i>	2,5	--	G?
<i>Amaranthus lividus</i>	--	2,5	G?
<i>Amaranthus viridis</i>	--	12,5	G?
BORAGINACEAE			
<i>Heliotropium indicum</i>	12,5	15	G
CARYOPHYLLACEAE			
<i>Drymaria cordata</i>	--	2,5	G?
COMPOSITAE			
<i>Acanthospermum australe</i>	40	52,5	G
<i>Achyrocline satureoides</i>	20	--	G?
<i>Ageratum conyzoides</i>	2,5	20	G
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	35	2,5	G
<i>Baccharis trimera</i>	15	2,5	R
<i>Emilia sonchifolia</i>	12,5	30	G
<i>Erechtites hieracifolia</i>	22,5	27,5	G
<i>Erigeron bonariensis</i>	27,5	37,5	G
<i>Gamochaeta americana</i>	10	--	G?
<i>Gamochaeta sp.</i>	5	--	G?
<i>Gnaphalium purpureum</i>	--	55	G?

EUPHORBIACEAE			
<i>Croton glandulosus</i>	5	--	G?
<i>Euphorbia prostata</i>	12,5	--	G?
<i>Phyllanthus corcovadensis</i>	5	--	G?
LYTHRACEAE			
<i>Cuphea sp.</i>	27,5	82,5	G
MALVACEAE			
<i>Sida sp.</i>	35	--	G?
POLYGALACEAE			
<i>Polygala bracteata</i>	--	10	G?
<i>Polygala paniculata</i>	--	5	G?
POLYGONACEAE			
<i>Polygonum acuminatum</i>	5	10	R
RUBIACEAE			
<i>Borreria sp.</i>	--	10	G?
SCROPHULARIACEAE			
<i>Scoparia dulcis</i>	37,5	22,5	G
SOLANACEAE			
<i>Solanum aculeatissimum</i>	2	--	G?
UMBELLIFERAE			
<i>Centella asiatica</i>	--	2,5	R

* As espécies identificadas em dezembro de 1990, foram aquelas que apareceram após a inundação das covas contendo somente o banco de sementes contido no esterco de curral usado no plantio das mudas das espécies arbóreas em dezembro de 1989.

** As espécies identificadas em novembro de 1991, foram aquelas que durante o abaixamento do nível das águas em 1990 e antes da elevação máxima no ano de 1991, conseguiram desenvolver seu ciclo fenológico, produzindo propágulos sexuais (sementes) que suportaram a inundação e germinaram dando uma nova planta. Nestas espécies estão incluídas também aquelas que sobreviveram e ou reapareceram devido suas partes vegetativas aéreas e/ou radiculares tolerarem a inundação e rebrotarem quando a mesma foi eliminada.

covas avaliadas após a inundação de 1990 e 1991, respectivamente.

Nas 40 covas observadas após a inundação, as espécies de *Eragrostis prolifera*, *Setaria geniculata*, *Acanthospermum australe*, *Emilia sonchifolia*, *Ageratum conyzoides*, *Erechtites hieracifolia*, *Erigeron bonariensis*, *Cuphea* sp., *Xyris* sp., *Heliotropium indicum*, *Polygala bracteata*, *Polygonum acuminatum*, *Gnaphalium purpureum*, *Borreria* sp., *Scoparia dulcis* e *Bulbostylis capillaris*, foram encontradas em níveis de frequência relativa variando entre 10 e 83%, nas covas de 1991. Por outro lado, espécies como *Axonopus fistifolius*, *Paspalum paniculatum*, *Amaranthus lividus*, *Drymaria cordata*, *Baccharis dracunculifolia*, *Baccharis trimera*, *Polygala paniculata* e *Centella asiatica*, foi observado uma frequência relativa de até 10% nas covas observadas no mesmo período. Essa variação, na frequência relativa apresentada pelas espécies, nas observações após as inundações de 1990 e 1991, indica que aquelas espécies que apresentaram uma FR elevada, após a inundação da área de depleção, são capazes de tolerar o período de elevação do reservatório, recompondo a cobertura vegetal das covas.

A cobertura vegetal, observada nas covas na área de depleção, após a inundação de 1991, foi decorrente da propagação sexuada da maioria das espécies encontradas e pela propagação assexuada através do rebrotamento de propágulos vegetativos de espécies que já se encontravam na área, como de *Axonopus fistifolius*, além da sobrevivência de algumas espécies durante e

após a inundação da área de depleção, como *Paspalum paniculatum*, *Baccharis trimera* e *Polygonum acuminatum* (Quadro 1).

Algumas espécies apresentaram uma tendência de redução após a inundação de 1991, quando comparadas com as observações anteriores à inundação de 1990, como por exemplo *Axonopus fisifolius*, *Digitaria ciliares*, *Xyris* sp., *Baccharis dracunculifolia*, *B. trimera* e *Scoparia dulcis*.

A maioria das espécies herbáceas observadas nas covas, que originou, provavelmente, do banco de semente contido no esterco de curral, é considerada invasora de culturas ou herbáceas ruderais, além de algumas forrageiras.

A manutenção da cobertura vegetal nas covas antes e após a inundação da área, deve-se a produção de um grande número de sementes por indivíduo e à capacidade dessas espécies de resistir e sobreviver às condições edafoclimáticas adversas comuns em áreas inundadas, queimadas, desmatadas e outras.

Uma das estratégias de sobrevivência apresentada pelas espécies é o desenvolvimento do seu ciclo fenológico, num período em que não há inundação na área de depleção, permitindo que seus propágulos sexuados alcancem o substrato e tolerem o período de elevação do nível da água, sem prejudicar a viabilidade e posterior germinação dessas sementes.

Além de considerar os fatores fisiológicos que controlam a germinação das sementes (maturação, dormência, viabilidade), outros fatores podem estar relacionados com o desaparecimento de algumas espécies, após a inundação de 1991, como *Melinis*

minutiflora, *Amaranthus deflexus*, *Achyrocline saturoides*, *Gamochaeta americana*, *Gamochaeta* sp., *Croton glandulosus*, *Euphorbia prostata*, *Phyllanthus corcovadensis*, *Sida* sp. e *Solanum aculeatissimum*. O movimento das águas nas camadas superficiais do solo pode proporcionar a remoção das sementes contidas na superfície das covas e o seu transporte para outros lugares. O desaparecimento de algumas espécies nas covas também pode ser consequência do consumo alimentar da ictiofauna herbívora presente no ambiente aquático.

Com relação ao aparecimento de novas espécies, após a inundação de 1990, através da germinação das sementes ou quanto ao desaparecimento de outras, após a inundação de 1991, é provável que a inundação tenha afetado a germinação das mesmas, seja pela exposição das sementes nas camadas mais superficiais da cova através da remoção do solo que as encobria, proporcionado pelo movimento das águas, ou atuando como mecanismos de quebra de dormência, facilitando a germinação das sementes quando as águas abaixaram. Para esse caso, a duração e a intensidade da inundação poderá atuar como mecanismos de quebra de dormência das sementes. Por outro lado, a inundação poderá impedir que as sementes venham a emergir por causar a perda da viabilidade das sementes (Figura 1).

É provável que a sobrevivência de algumas espécies observadas nas covas, após a inundação de 1991, deve-se ao desenvolvimento de alterações morfo-anatômicas, como a formação de aerênquimas na planta e alterações metabólicas, evitando a

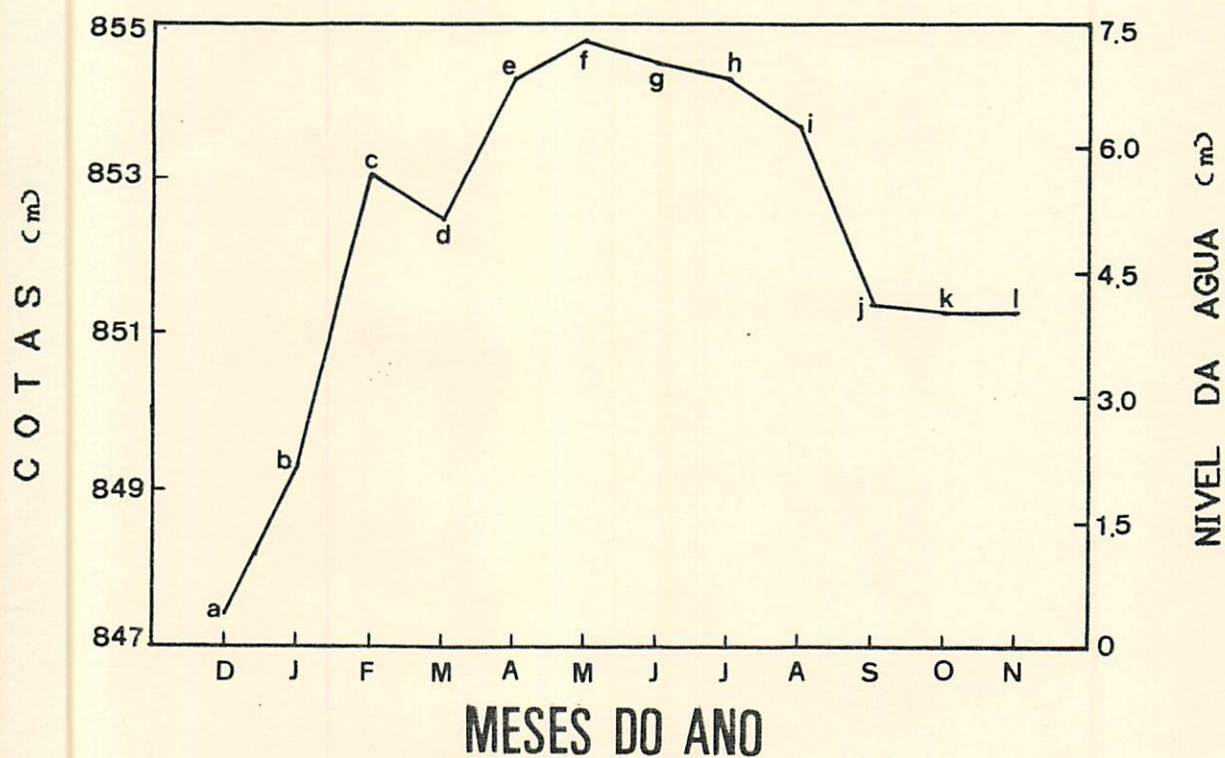


Figura 1- Variação das cotas e altura da coluna dos níveis da água no reservatório de Camargos, referente as épocas de avaliações (Dez/1990 a Nov/1991). Os valores obtidos das cotas correspondem: (a) 847.44; (b) 849.28; (c) 853.03; (d) 852.46; (e) 854.23; (f) 854.75; (g) 854.46; (h) 854.26; (i) 853.65; (j) 851.35; (k e l) 851.26 metros. Dados fornecidos pela CEMIG.

toxicidade dos produtos da respiração anaeróbica dos tecidos, proporcionando a tolerância das partes vegetativas aéreas e/ou radiculares à baixa disponibilidade de oxigênio no meio e a inundação total destes órgãos. Dessa forma, o rebrotamento dessas espécies após eliminada a inundação, contribuiu para o desenvolvimento e o estabelecimento da vegetação nas covas.

Durante as observações na área de depleção, tanto após a inundação de 1990 como a de 1991, notou-se que a limitação ao desenvolvimento das plantas na área de depleção, onde estavam as covas e nas suas áreas adjacentes, foi a fertilidade do solo (Quadro 2). Enquanto nas covas, onde o nível de fertilidade era mais adequado, as plantas se desenvolveram bem, já nas áreas fora das covas observou-se o aparecimento de várias espécies como *Cuphea* sp., *Erigeron bonariensis*, *Heliotropium indicum*, *Gnaphalium purpureum* e *Acanthospermum australe*. Porém, o desenvolvimento das plantas foi drasticamente afetado pela baixa fertilidade da área.

Os resultados obtidos neste estudo, permitiram inferir sobre a composição florística encontrada na área de depleção antes e após uma inundação, além de poder fazer algumas projeções de estudos posteriores, na tentativa de integrar e compreender a biologia dessas espécies em relação as condições ambientais estressantes, observadas na área de depleção. Neste sentido, ressalta-se a importância de estudos sobre: a composição e a viabilidade do banco de sementes contido na área; a fenologia das espécies identificadas na área de estudo e de

QUADRO 2: Análise química dos solos contidos nas covas e nas áreas adjacentes da faixa de depleção.

CARACTERÍSTICA	ÁREAS ADJACENTES ÀS COVAS	COVAS
pH (em água)	5,1	6,3
P (ppm)	2 (Baixo)	150 (alto)
K (ppm)	19 (Baixo)	190 (alto)
Ca (meq/100cc)	0,4 (Baixo)	5,7 (alto)
Mg (meq/100cc)	0,1 (Baixo)	0,5 (baixo)
Al (meq/100cc)	0,4 (Médio)	0,0 (baixo)

outras espécies herbáceas, atentando para o período de produção de sementes; as estratégias reprodutivas e/ou os mecanismos de tolerância das espécies herbáceas em condições de inundação; seleção de espécies quanto à rusticidade em condições edafoclimáticas estressantes da área de depleção (baixa fertilidade, temperaturas baixas, ventos, estresse hídrico), dentre aquelas que apresentam alguma estratégia de tolerância ou de "escape" à inundação, principalmente, as que apresentam alguma importância econômica, como as forrageiras e as de interesse farmacológico; identificação das espécies que podem apresentar algum efeito ictiocida para a fauna aquática existente no reservatório; a dispersão dos propágulos sexuais das espécies na área de depleção. Além desses estudos, é importante também identificar as respostas fotoblásticas das

sementes dessas espécies e os seus mecanismos de quebra de dormência, associando-os com a altura e a duração da coluna d'água com a capacidade de tolerância das sementes à inundação.

4.2- Simulação de estresse gasoso em diferentes meios de cultivo

O resumo da análise de variância das características de crescimento, avaliadas nos diferentes meios de cultivo, encontra-se nos Quadros 2A, 3A e 4A.

Com exceção da pinha-do-brejo, que apresentou maior incremento em altura, aos 60 dias, quando cultivadas em solo ou areia, na presença de inundação (Figura 2a), as demais espécies, sob tais condições, tiveram seu crescimento reduzido (Figura 2b, 2c), principalmente as plantas de óleo copaiba e uva-do-japão cultivadas em areia. Esse comportamento apresentado pelas plantas de pinha-do-brejo, em condições de baixa disponibilidade de oxigênio, confirma a sua tolerância ao estresse gasoso, uma vez que esta espécie ocorre em habitats úmidos e/ou inundados periodicamente, como a margem dos rios e lugares brejosos.

Por outro lado, a suspensão da aeração não alterou o crescimento das plantas cultivadas em hidroponia para todas as espécies (Figura 2a, 2b, 2c). A ausência de diferenças entre o crescimento de plantas cultivadas em meio hidropônico arejado ou não, deve-se, provavelmente, à estratégia metodológica adotada neste estudo. Por mais cuidado que se teve, o procedimento usado para a manutenção do nível da solução nutritiva nos vasos, pode ter contribuído para a oxigenação do substrato e, conseqüentemente, do sistema radicular através da agitação da solução nutritiva.

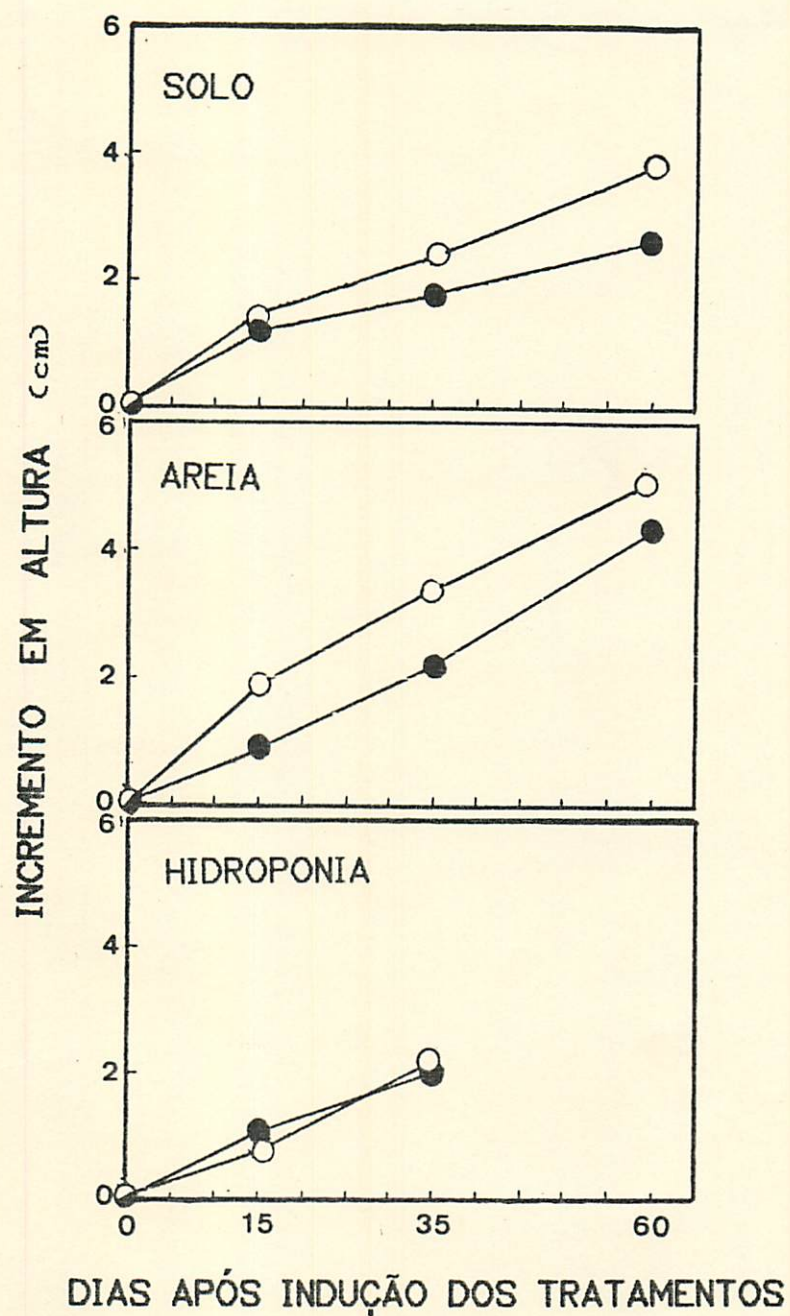


Figura 2a- Incremento em altura de plantas de pinha-do-brejo cultivadas sem (● — ●) e com (O — O) simulação de estresse gasoso no sistema radicular (Média de 6 plantas).

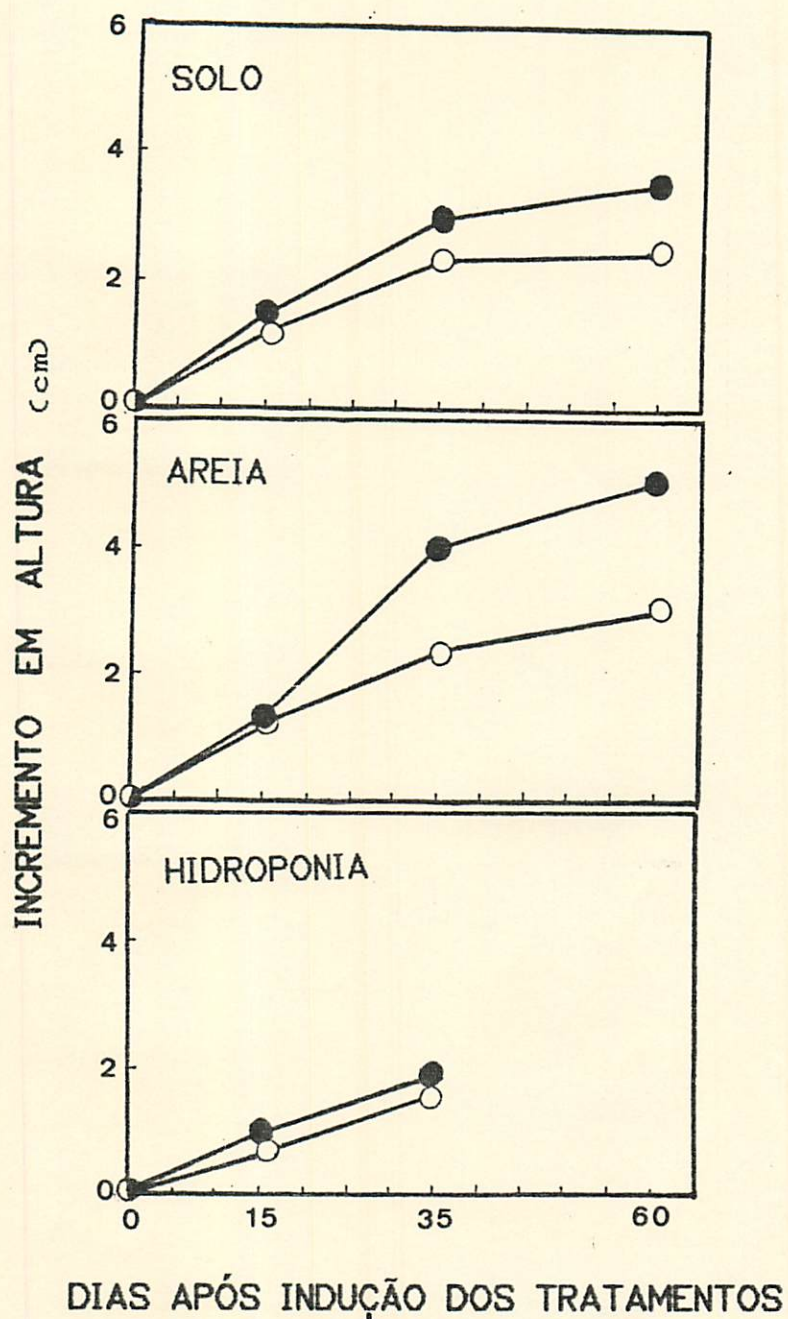


Figura 2b- Incremento em altura de plantas de óleo copaíba cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

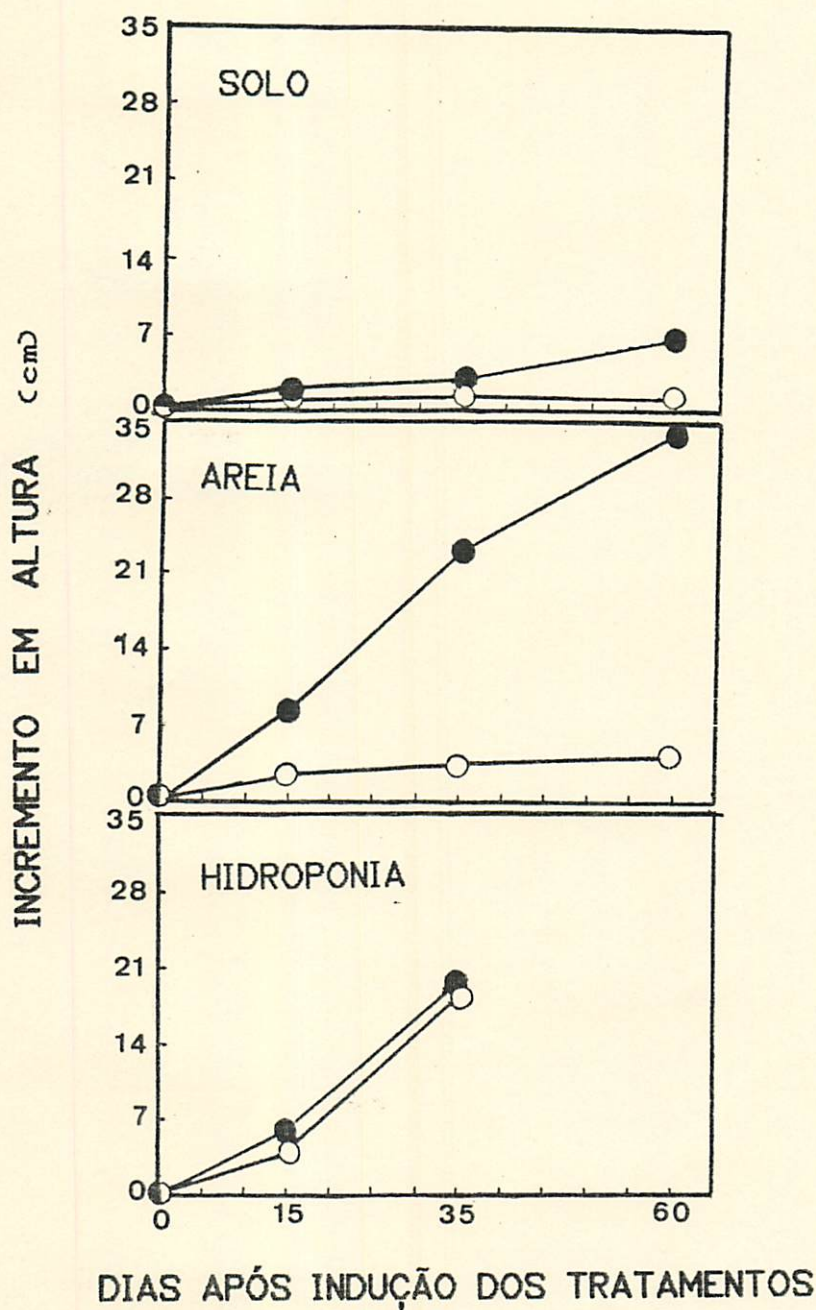


Figura 2c- Incremento em altura de plantas de uva-do-japão cultivadas sem (● — ●) e com (O — O) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

Com relação ao diâmetro do caule, as plantas de pinha-do-brejo apresentaram um maior incremento quando submetidas à inundação do solo (Figura 3a). Independentemente da inundação, quando cultivadas em areia e na ausência de aeração da solução nutritiva, esta característica não variou. Entretanto, uma redução significativa no incremento em diâmetro do caule de óleo copaíba (Figura 3b) e de uva-do-japão, (Figura 3c) somente foi observado quando cultivadas em solo e em areia inundada, respectivamente.

Independentemente do meio de cultivo, a imposição da baixa disponibilidade de oxigênio não alterou significativamente o número de lançamento foliar nas plantas de pinha-do-brejo (Figura 4a). Por outro lado, plantas de óleo copaíba (Figura 4b) apresentaram uma tendência de redução no número de folhas quando cultivadas em substrato de solo e areia inundada e sob hidroponia não aerada. Para as plantas de uva-do-japão (Figura 4c), o número de folhas foi significativamente reduzido, quando cultivadas em solo e areia e foi o mesmo quando cultivadas em solo e hidroponia.

Dentre as observações visuais realizadas neste estudo, notou-se que a baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, induziu o murchamento, o amarelecimento e a senescência foliar, principalmente nas plantas de uva-do-japão, cultivadas nos diferentes substratos. O desenvolvimento desses sintomas, causado pela baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, parece estar relacionado com a sensibilidade das

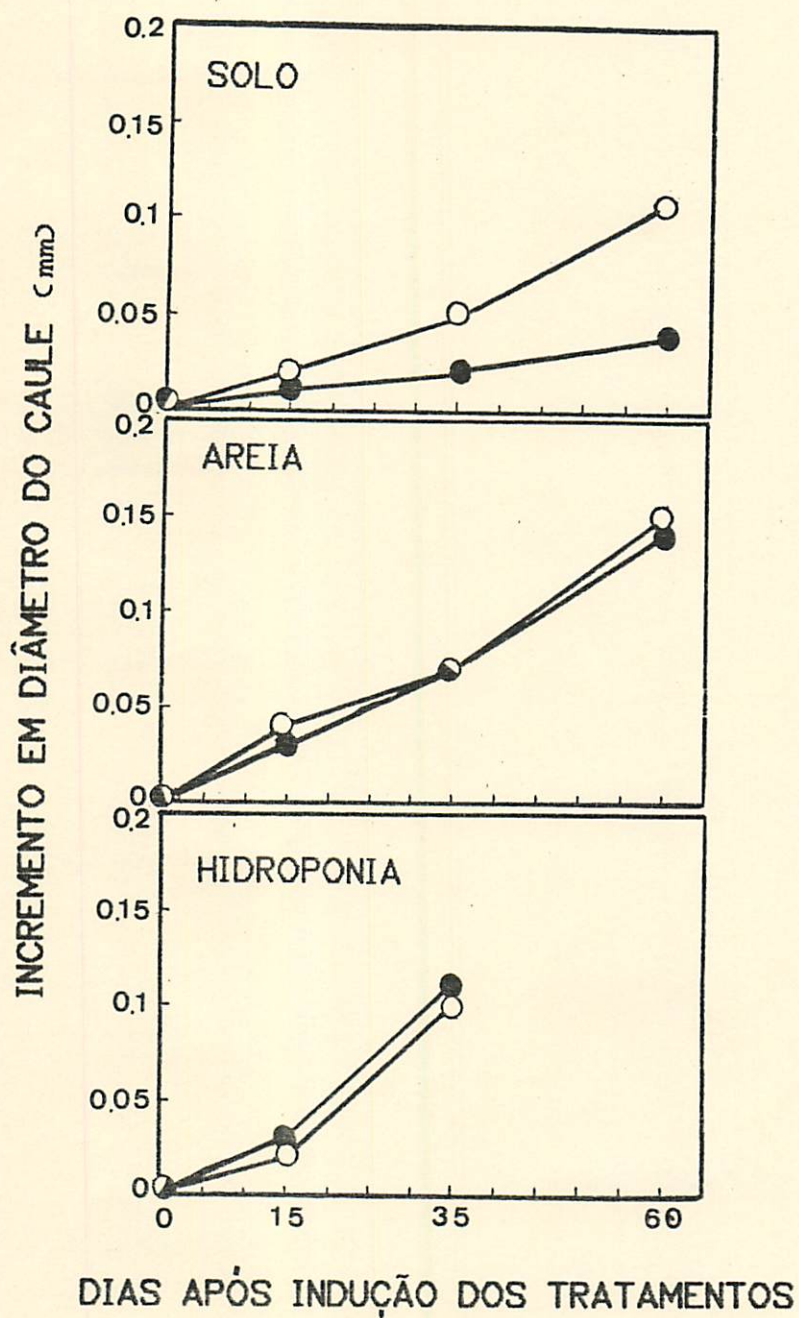


Figura 3a- Incremento em diâmetro do caule de plantas de pinha-do-brejo cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

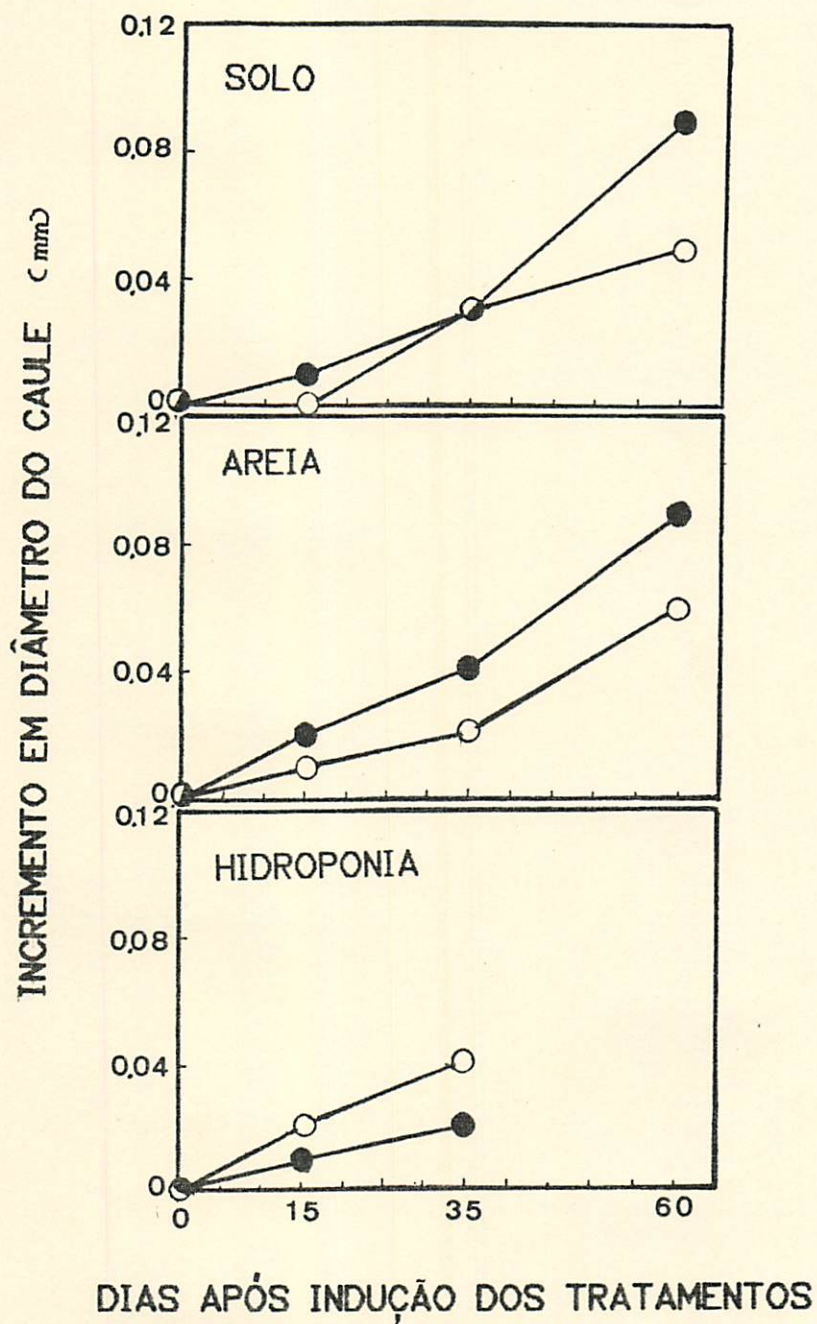


Figura 3b- Incremento em diâmetro do caule de plantas de óleo copaíba cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

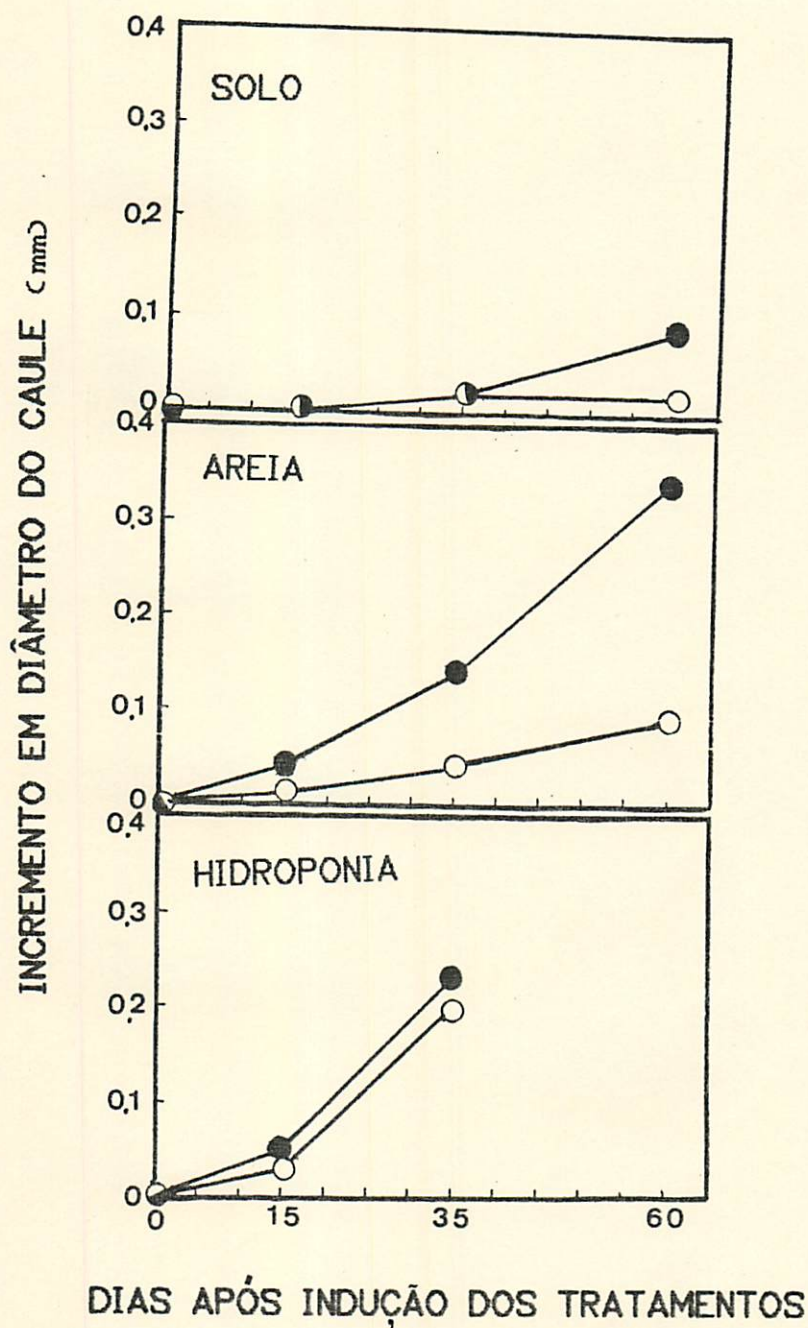


Figura 3c- Incremento em diâmetro do caule de plantas de uva-do-japão cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

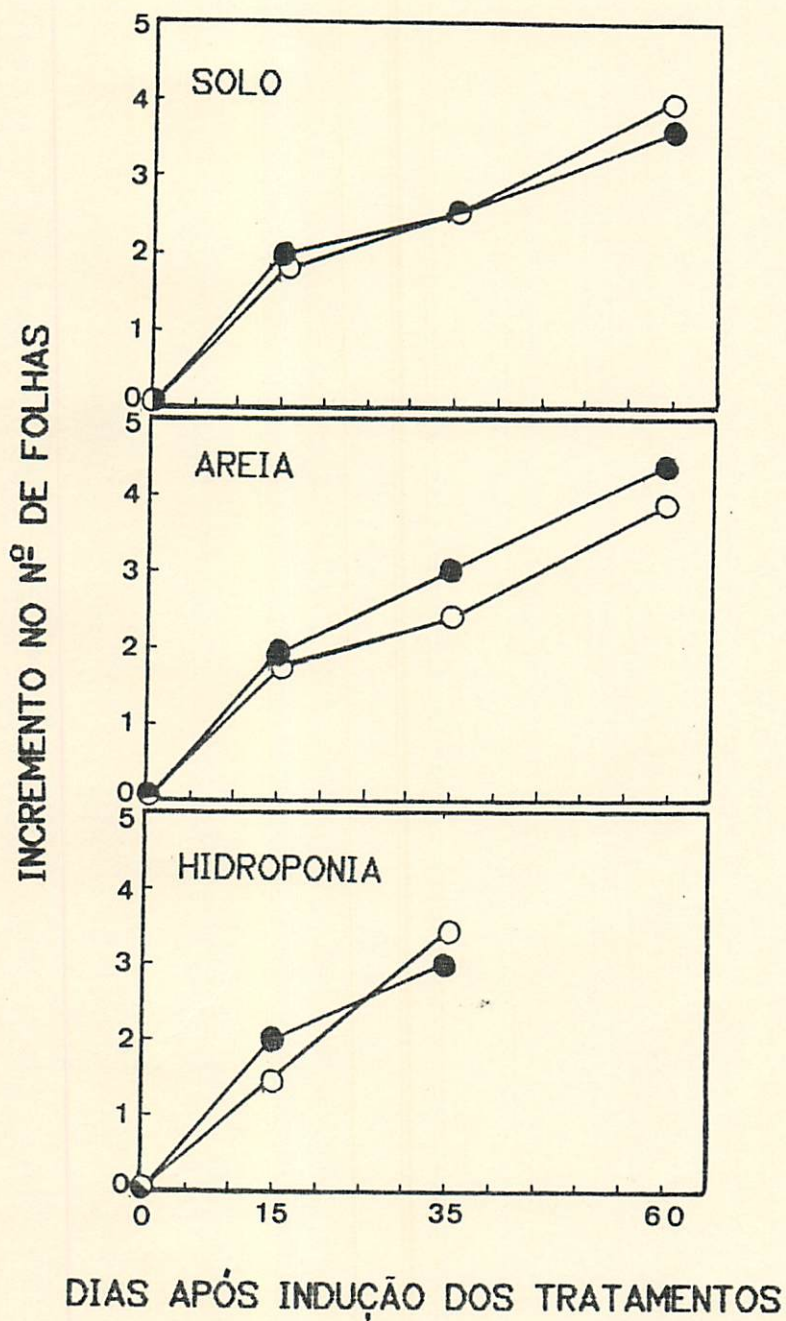


Figura 4a- Incremento no número de folhas de plantas de pinha-do-brejo cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

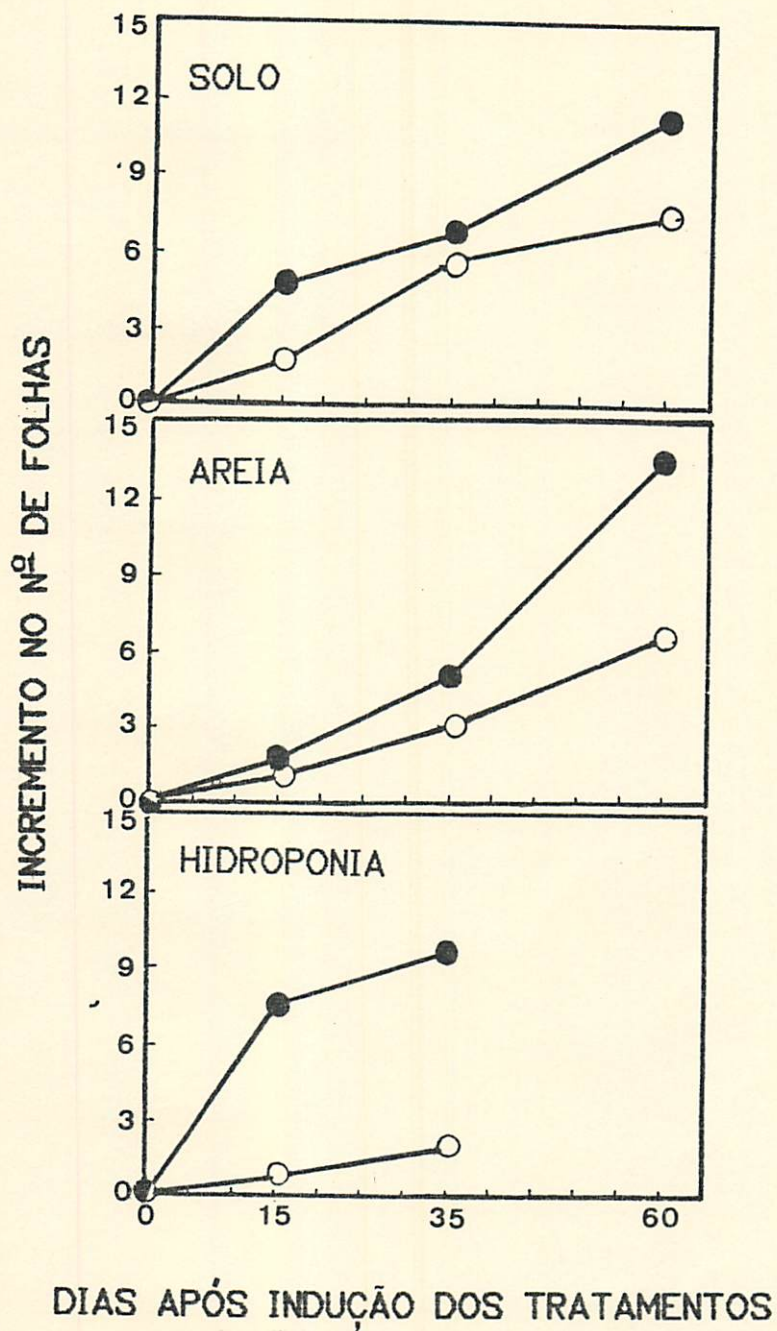


Figura 4b- Incremento no número de folhas de plantas de óleo copaíba cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

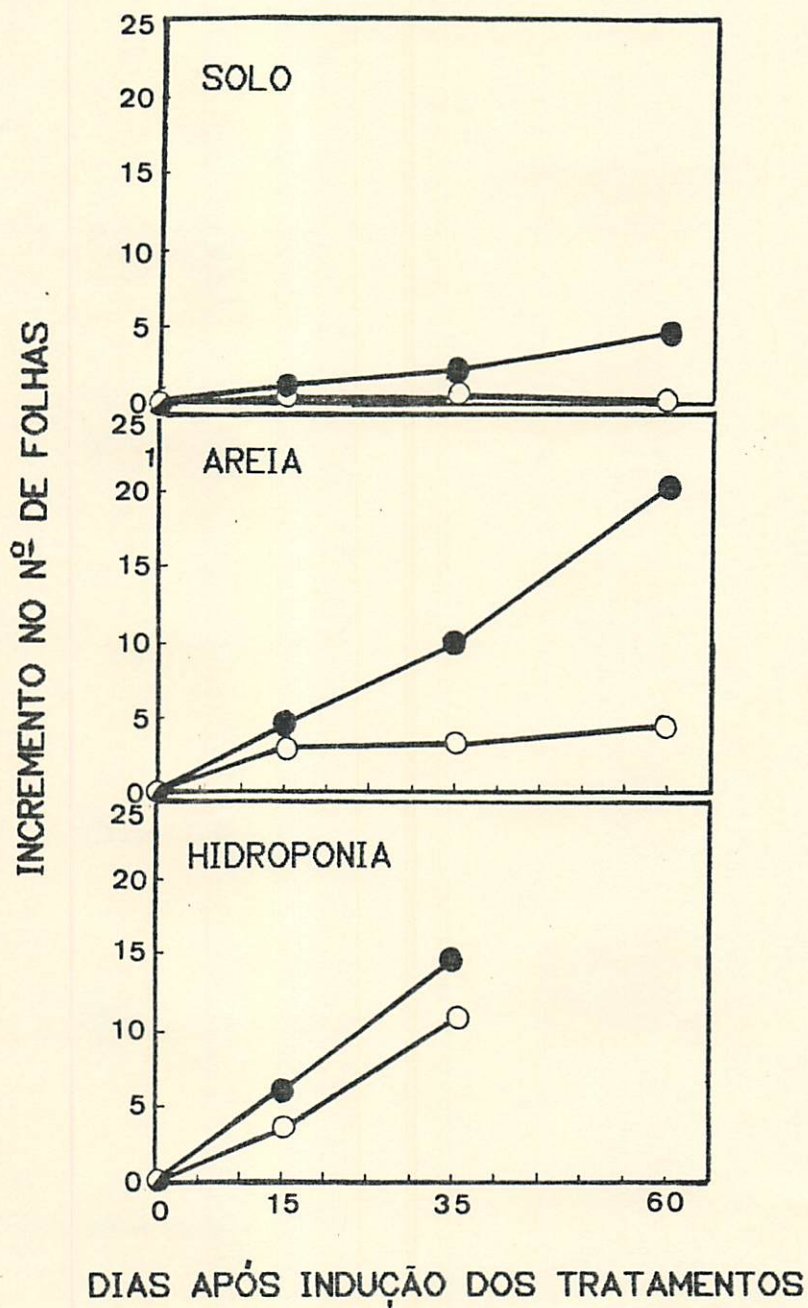


Figura 4c- Incremento no número de folhas de plantas de uva-do-japão cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) simulação de estresse gasoso no sistema radicular. (Média de 6 plantas)

X

espécies nestas condições, onde a absorção de água e de nutrientes pelas raízes são reduzidas (TSUKAHARA & KOZLOWSKI, 1986; PEZESHKI & CHAMBERS, 1986 e SMITH *et alii*, 1989). A formação de lenticelas e raízes adventícias na região submersa do caule foram observadas somente nas plantas inundadas de pinha-do-brejo, cultivadas nos três substratos, e na uva-do-japão apenas quando cultivada em areia. É provável que o desenvolvimento dessas estruturas tenham contribuído, em parte, para a crescimento e a sobrevivência dessas espécies.

Com base nos resultados observados durante a aplicação da baixa disponibilidade de oxigênio no meio, entre as espécies cultivadas em diferentes substratos, estabeleceu-se o cultivo em areia como sendo o suporte/substrato que melhor pode simular as condições de estresse gasoso para as plantas. O cultivo em hidroponia mostrou-se pouco aplicável neste estudo, devido as dificuldades de se evitar que ocorra a oxigenação, quando se completa o volume da solução nutritiva. Entretanto, convém ressaltar que a maioria dos trabalhos desenvolvidos com relação ao cultivo de plantas em baixa disponibilidade de oxigênio no meio, utiliza o meio hidropônico como substrato de cultivo (JOHN & GREENWAY, 1976; TOPA & McLEOD, 1986b; ATWELL & STEER, 1990 e LAAN *et alii*, 1990). Para as plantas cultivadas em solo, é provável que a utilização de um solo argiloso associado ao procedimento de irrigação diária pode ter influenciado no crescimento das plantas, especialmente em uva-do-japão, prejudicando as observações das respostas ao estresse gasoso.

4.3 - Comportamento de espécies arbóreas e arbustiva em função da disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo

Os efeitos da baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo durante 55 dias consecutivos variaram de acordo com a espécie e com as características analisadas. O resumo da análise de variância para as características de crescimento encontra-se nos Quadros 5A e 6A.

4.3.1- Altura da parte aérea

Dentre as espécies estudadas, somente o açaí não teve o crescimento em altura reduzido pela baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, induzido pela inundação da areia contida nos vasos (Figura 5). Entretanto, o efeito da inundação nas demais espécies variou conforme a duração do período de indução do estresse gasoso. A altura das plantas de jacarandá-mineiro apresentou diferença entre os tratamentos, somente no final do período experimental (55 dias após a submissão das plantas à inundação), enquanto que nas plantas de ameixa e de seringueira, a diferença ocorreu a partir de 35 dias e as de sesbania e ingá aos 28 e 21 dias, após o início da aplicação do estresse gasoso, respectivamente.

Com exceção das plantas de açaí que não apresentaram diferenças entre os tratamentos, o crescimento em altura das

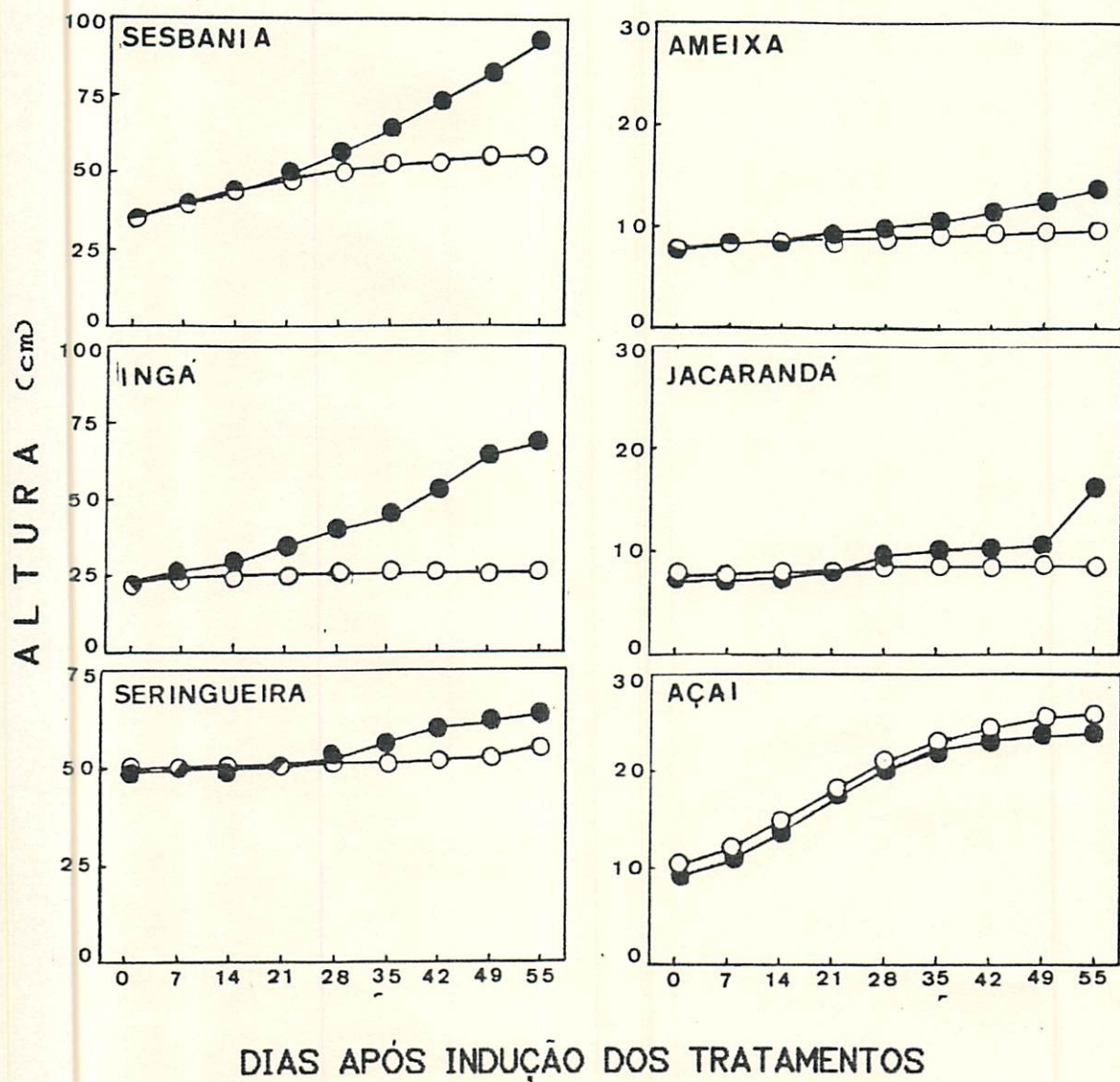


Figura 5- Altura das espécies cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) inundação do sistema radicular. (Média de 4 plantas)

plantas de ameixa, ingá, seringueira e jacarandá-mineiro foi praticamente paralisado pela baixa disponibilidade de oxigênio no meio. Por outro lado, depois do açaí, as plantas de sesbania foram as menos sensíveis à baixa disponibilidade de oxigênio no meio.

Atribui-se que, em condições de deficiência de oxigênio no sistema radicular, os tecidos passam a respirar anaerobicamente, resultando em uma redução na carga energética para o metabolismo celular (baixa produção de ATP), acúmulos de produtos tóxicos como o etanol, provenientes da respiração anaeróbica (CRAWFORD, 1978 e MEDRI, 1985). Com exceção das plantas de açaí que não foram sensíveis à baixa disponibilidade de oxigênio no meio, durante todo o período experimental, a redução ou a paralisação do crescimento em altura nas demais espécies, pode ser devido, pelo menos em parte, à menor quantidade de energia disponível para os processos de crescimento e o decréscimo na produção e na translocação de fotoassimilados para a respiração de manutenção dos tecidos (WEBB & ARMSTRONG, 1983; SHARKEY, 1985 e OLIEN, 1987). Há evidências que a redução na síntese e na translocação de substâncias reguladoras do crescimento (giberelinas e citocininas) do sistema radicular para a parte aérea do vegetal (ATWELL & STEER, 1990) e um conseqüente aumento na produção de etileno e ABA pelas raízes, podem alterar o crescimento da planta (JACKSON & DREW, 1984). A redução no crescimento em altura da planta, pode ser explicado pelo decréscimo na taxa de

assimilação de CO_2 em razão do fechamento estomático (SMIT et alii, 1989), e pela redução na translocação de fotoassimilados através do floema, indicando que a utilização dos fotossintatos pode ser o processo mais sensível à inundação das raízes, reduzindo ou paralisando o crescimento (SHARKEY, 1985).

4.3.2- Diâmetro do caule

A baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, induzido pela inundação, reduziu significativamente o crescimento em diâmetro do caule das plantas de ingá e de ameixa a partir dos 28 e 42 dias, após o início da aplicação dos tratamentos, respectivamente, (Figura 6). Por outro lado, o mesmo efeito não foi observado nas plantas de açai, jacarandá-mineiro e de seringueira durante todo o período experimental.

Das espécies estudadas, somente as plantas inundadas de sesbania apresentaram um crescimento temporário no diâmetro do caule durante o período de inundação. Observou-se, ainda, que o crescimento no diâmetro destas plantas foi significativo somente nos primeiros 28 dias consecutivos de inundação, correspondendo ao estágio final de emissão das raízes adventícias pelas plantas. Após 35 dias de cultivo em baixa disponibilidade de oxigênio, o crescimento em diâmetro foi significativamente reduzido, quando comparado ao das plantas não inundadas.

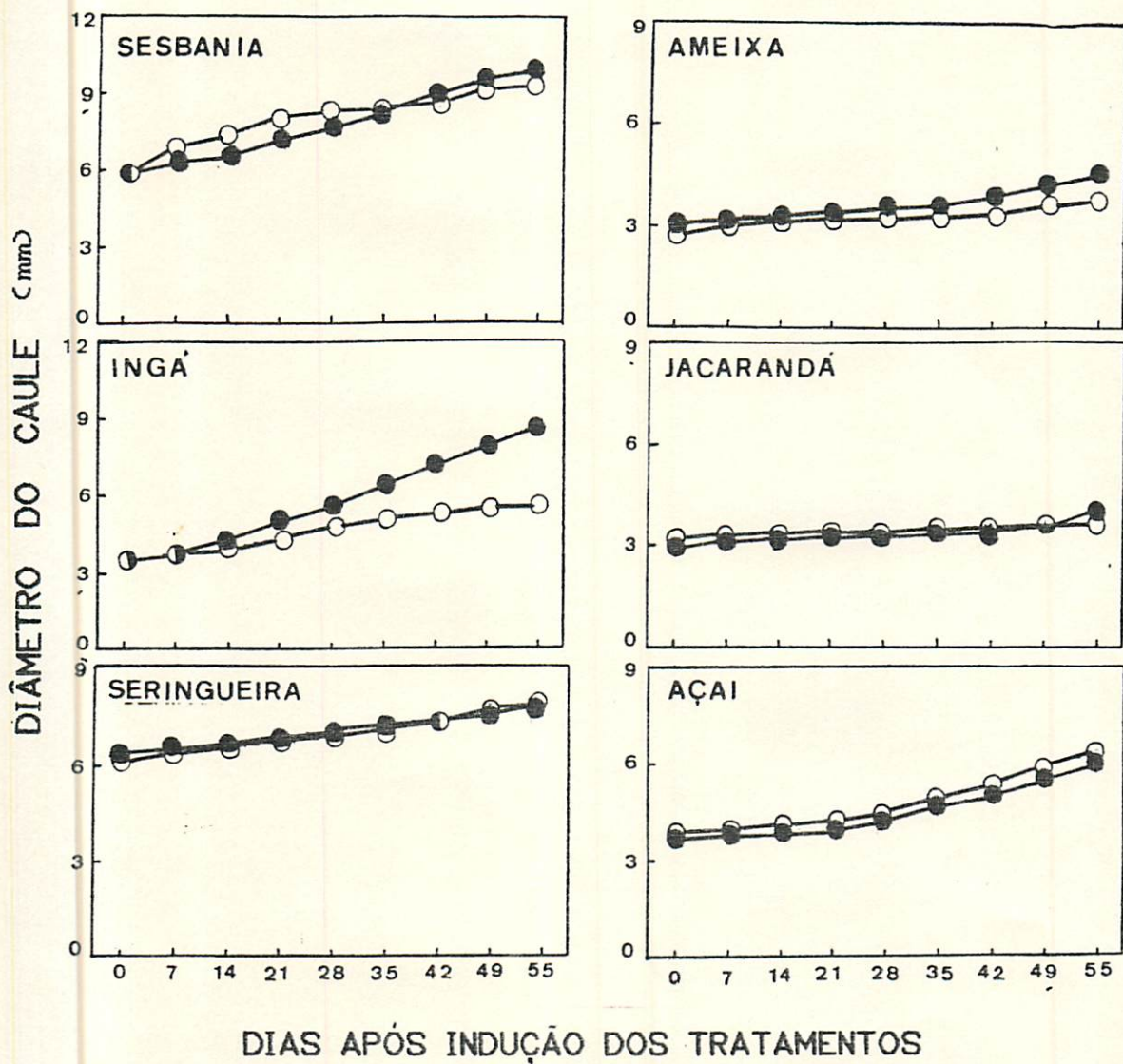


Figura 6- Diâmetro do caule das espécies cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) inundação do sistema radicular. (Média de 4 plantas)

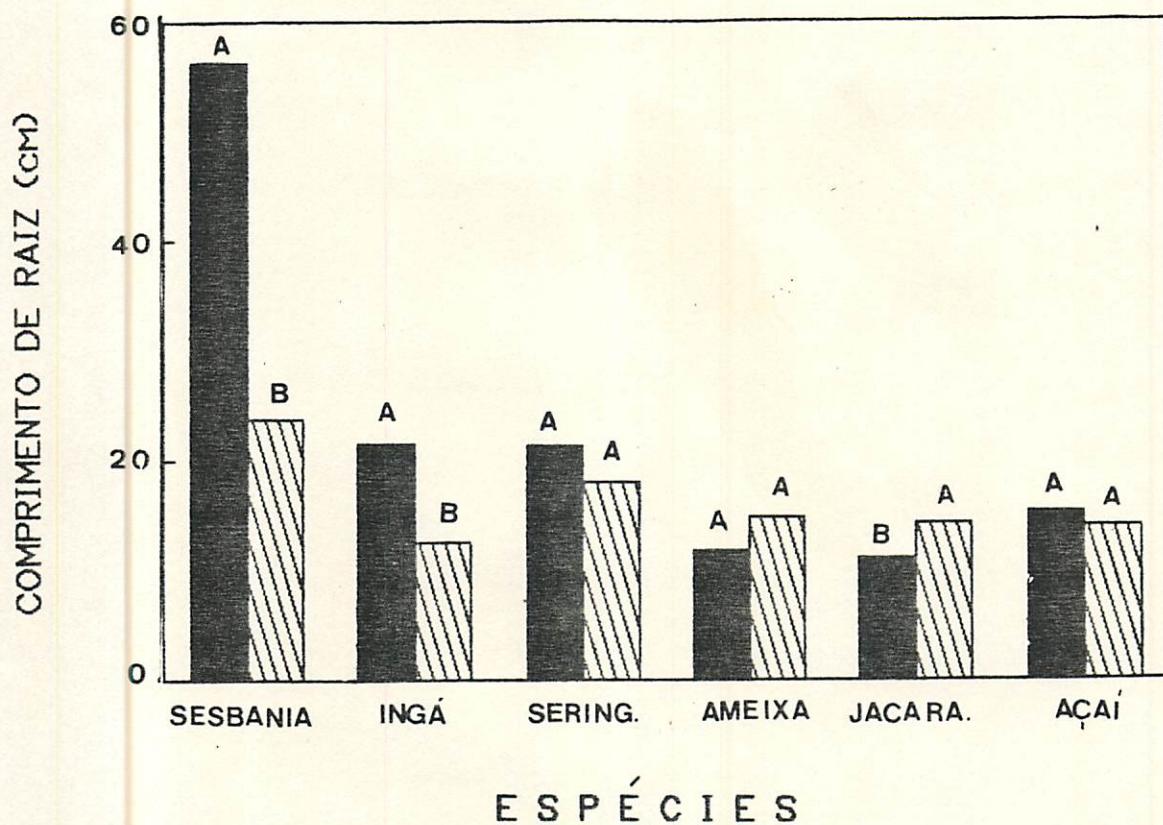


Figura 7- Comprimento de raiz das esp cies cultivadas sem (■) e com (▨) inunda o do sistema radicular ap s 55 dias de estresse. (M dia de 4 plantas). Letras iguais significam que as m dias n o diferiram significativamente pelo teste de F a 5% de probabilidade.

O crescimento em diâmetro do caule em plantas submetidas à inundação, pode ser atribuído, pelo menos em parte, ao afrouxamento da periderme e da formação de espaços intercelulares no córtex da região basal do caule, como consequência do aumento da síntese de etanol proveniente do metabolismo anaeróbico dos tecidos e da atividade das celulases, causado pela indução do estresse gasoso (YAMAMOTO & KOZLOWSKI, 1987).

A indiferença entre os tratamentos no crescimento em diâmetro do caule nas plantas jovens de açaí, pode ser atribuído ao desenvolvimento de tecidos aerenquimáticos, tanto nas plantas cultivadas na presença como na ausência de baixa disponibilidade de oxigênio no meio (MENEZES NETO *et alii*, 1992). Segundo PAULA (1975), a presença de aerênquimas no parênquima da raiz constitui um caráter evidente de certas espécies de *Palmae*, como é o caso de *Euterpe oleracea*, *Nypa fruticans*, *Pinanga* sp e *Phoenix reclinata*.

4.3.3- Comprimento de raiz

A baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo reduziu significativamente o comprimento de raiz das plantas de sesbania e ingá (Figura 7). Por outro lado, observou-se um crescimento em comprimento das raízes de plantas inundadas de jacarandá-mineiro, ao comparar-se com as não inundadas. Para as

demais espécies, o comprimento de raiz não foi alterado pelos tratamentos.

O crescimento e/ou a sobrevivência do sistema radicular em plantas inundadas pode ter sido consequência, pelo menos em parte, ao desenvolvimento de estruturas morfo-anatômicas e a formação de lenticelas na base do caule e de aerênquimas nos tecidos radiculares, proporcionando o abastecimento de oxigênio para o metabolismo aeróbico nas regiões de crescimento (TOPA & McLEOD, 1986a; ARMSTRONG, 1979; JACKSON & DREW, 1984 e NAIDOO et alii, 1992).

4.3.4- Lançamento e comprimento foliar

A baixa disponibilidade de oxigênio no substrato de cultivo diminuiu significativamente o número de lançamentos foliares (Figura 8) e o crescimento em comprimento foliar (Figura 9) em todas as espécies.

O crescimento em comprimento foliar, em condições de deficiência de oxigênio no meio de cultivo, foi paralisado nas plantas inundadas de seringueira, jacarandá-mineiro, ameixa e ingá. Resultados semelhantes foram encontrados em *Ulmus americana* (NEWSOME et alii, 1982), *Hevea brasiliensis* (SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1988a) e *Rumex* sp. (VOESENEK et alii, 1989 e LAAN & BLOM, 1990). Entretanto, o comprimento foliar nas plantas de sesbania e de açai apresentou uma tendência de crescimento,

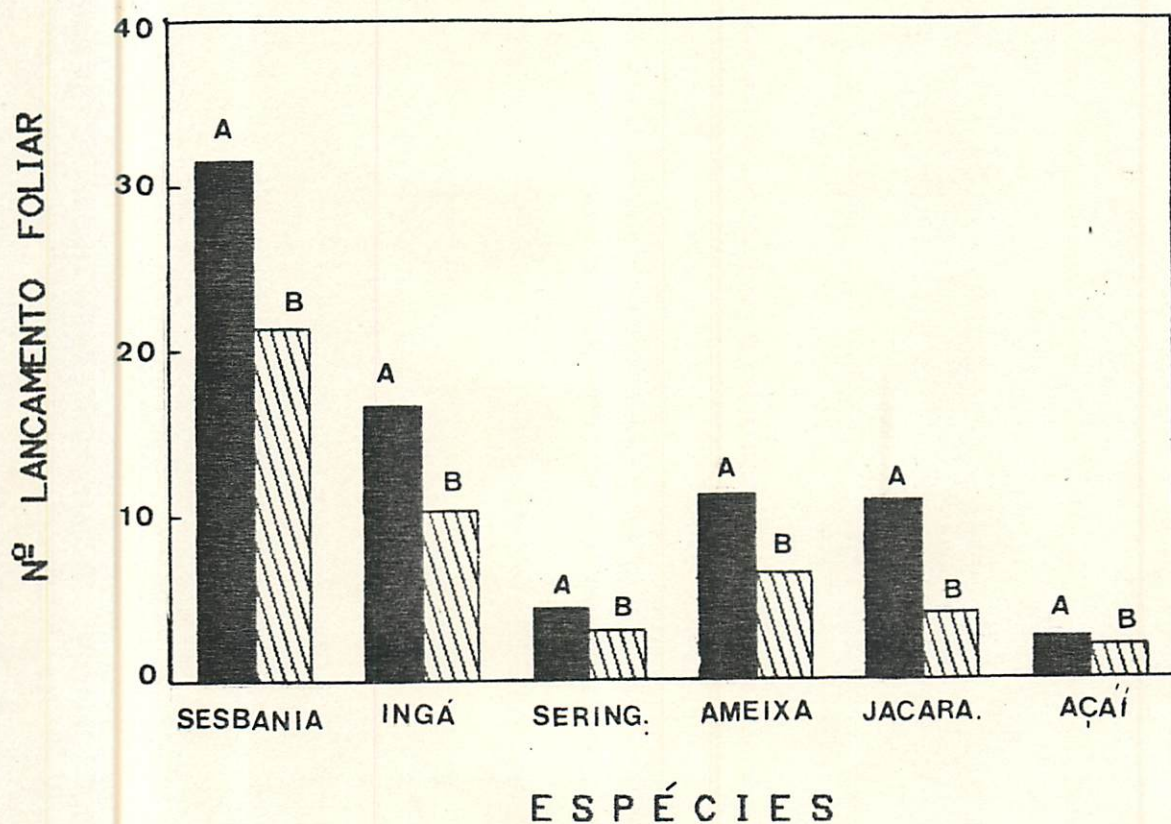


Figura 8- Número de lançamentos foliares das espécies cultivadas sem (■) e com (▨) inundação do sistema radicular após 55 dias de estresse. (Média de 4 plantas). Letras iguais significam que as médias não diferiram significativamente pelo teste de F a 5% de probabilidade.

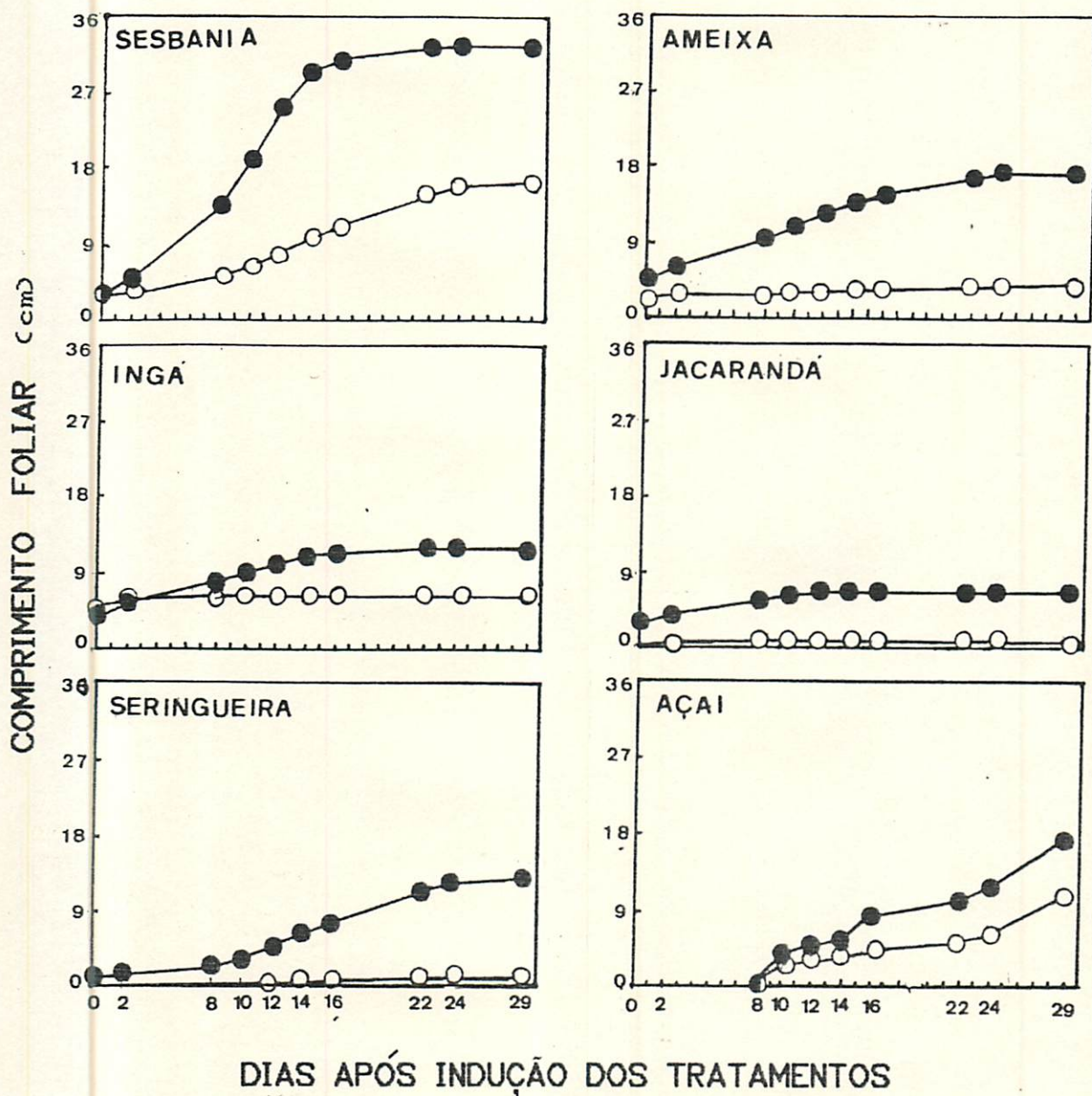


Figura 9- Comprimento foliar das espécies cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) inundação do sistema radicular. (Média de 4 plantas)

porém, numa taxa mais lenta quando comparadas com as plantas não inundadas.

A redução na expansão foliar de plantas cultivadas em condições de solos inundados, segundo SMIT *et alii* (1989), deve-se, principalmente, a diminuição da extensibilidade da parede celular, como consequência da redução da turgescência celular. Segundo estes autores, em condições de inundação, as raízes atuam como um sensor primário na transferência de sinais ou estímulos que são direcionados para a parte aérea do vegetal, provocando alterações nas características de parede celular, tal como o enrijecimento da parede, impedindo a expansão do crescimento foliar.

Indiretamente, o crescimento foliar pode ser alterado através do acúmulo de ABA nas folhas de plantas submetidas à inundação e à redução na produção e translocação dos fotoassimilados para as regiões de intensa atividade metabólica (SMIT *et alii.*, 1989 e VU & YELENOSKY, 1991).

4.3.5- Produção e distribuição de matéria seca

A baixa disponibilidade de oxigênio no substrato de cultivo, reduziu significativamente a produção de matéria seca total em todas as espécies estudadas, exceto nas plantas de seringueira e de açaí (Figura 10A). A diminuição na produção de matéria seca total das plantas inundadas em comparação com as

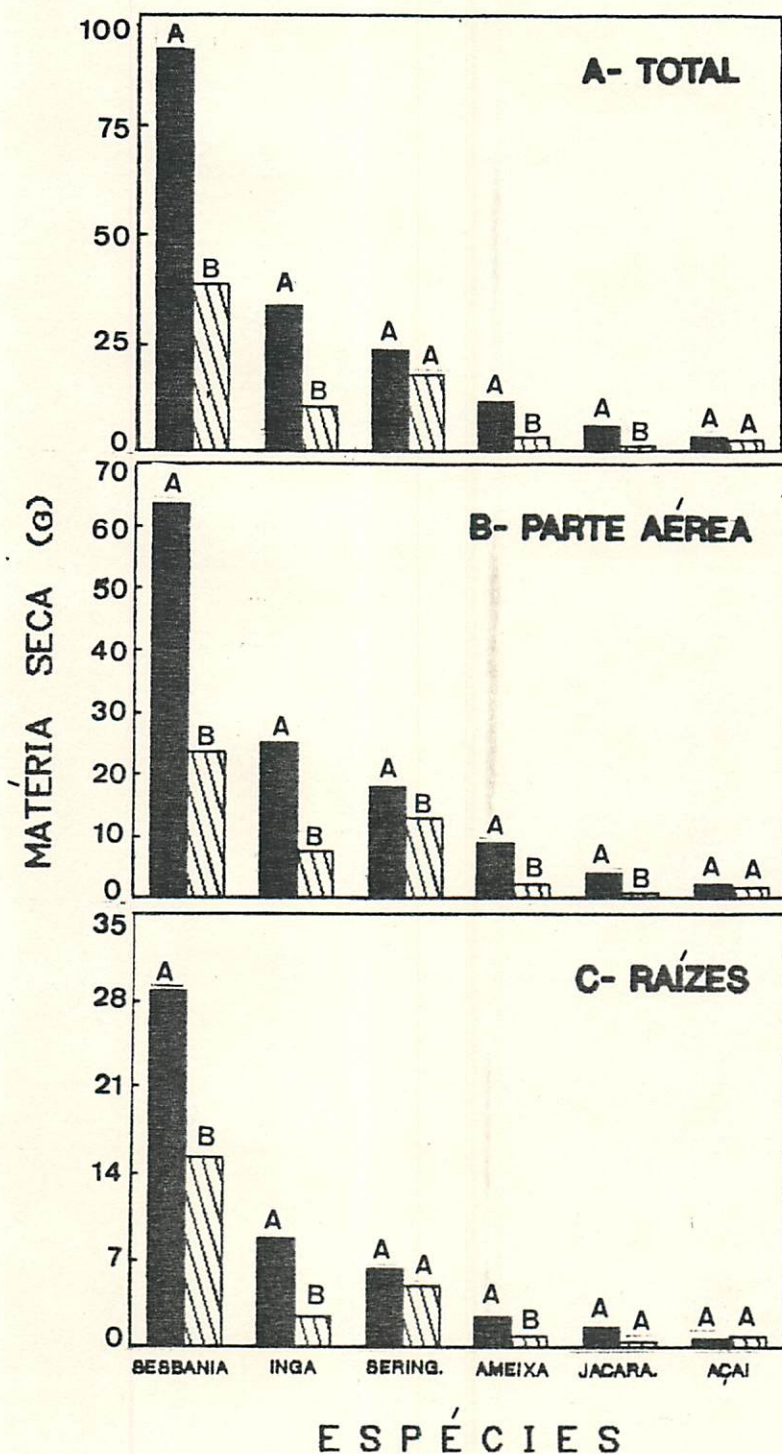


Figura 10- Produção de matéria seca total (A), da parte aérea (B) e das raízes (C) das espécies cultivadas sem (■) e com (▨) inundação do sistema radicular após 55 dias de estresse. (Média de 4 plantas). Letras iguais significam que as médias não diferiram significativamente pelo teste de F a 5% de probabilidade.

não inundadas, foi mais acentuada nas plantas de jacarandá-mineiro e ameixa, com uma redução média de 79 e 75%, respectivamente (Quadro 3). Observando-se a produção de matéria seca da parte aérea, nota-se que somente as plantas inundadas de açaí não foram afetadas pela inundação (Figura 10B). Entretanto, quanto ao sistema radicular, além das plantas de açaí, também as plantas de seringueira e jacarandá-mineiro não tiveram a produção de matéria seca reduzida, significativamente, pela baixa disponibilidade de oxigênio no meio (Figura 10C).

Com relação a produção de matéria seca dos componentes da parte aérea, notou-se que tanto a matéria seca da lâmina foliar como a do caule/pecíolo, foram significativamente reduzidos nas plantas inundadas de sesbania, ameixa, ingá e jacarandá-mineiro, exceto as plantas de seringueira para caule + pecíolo e de açaí para ambas (Figura 11). As maiores quedas na produção de lâmina foliar foram encontradas nas plantas inundadas de jacarandá-mineiro e ameixa, com reduções médias de 91 e 82%, respectivamente, quando comparadas às não inundadas. E a menor queda foi observada nas plantas de açaí, com 26%. Já para a produção de matéria seca de caule + pecíolo, as maiores reduções foram encontradas para as plantas inundadas de jacarandá-mineiro (66%) e as menores para plantas inundadas de seringueira e açaí, com 0.7 e 8.3%, respectivamente (Quadro 3).

Pelos resultados apresentados, nota-se que a lâmina foliar das plantas cultivadas, em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio, foi mais afetada quando

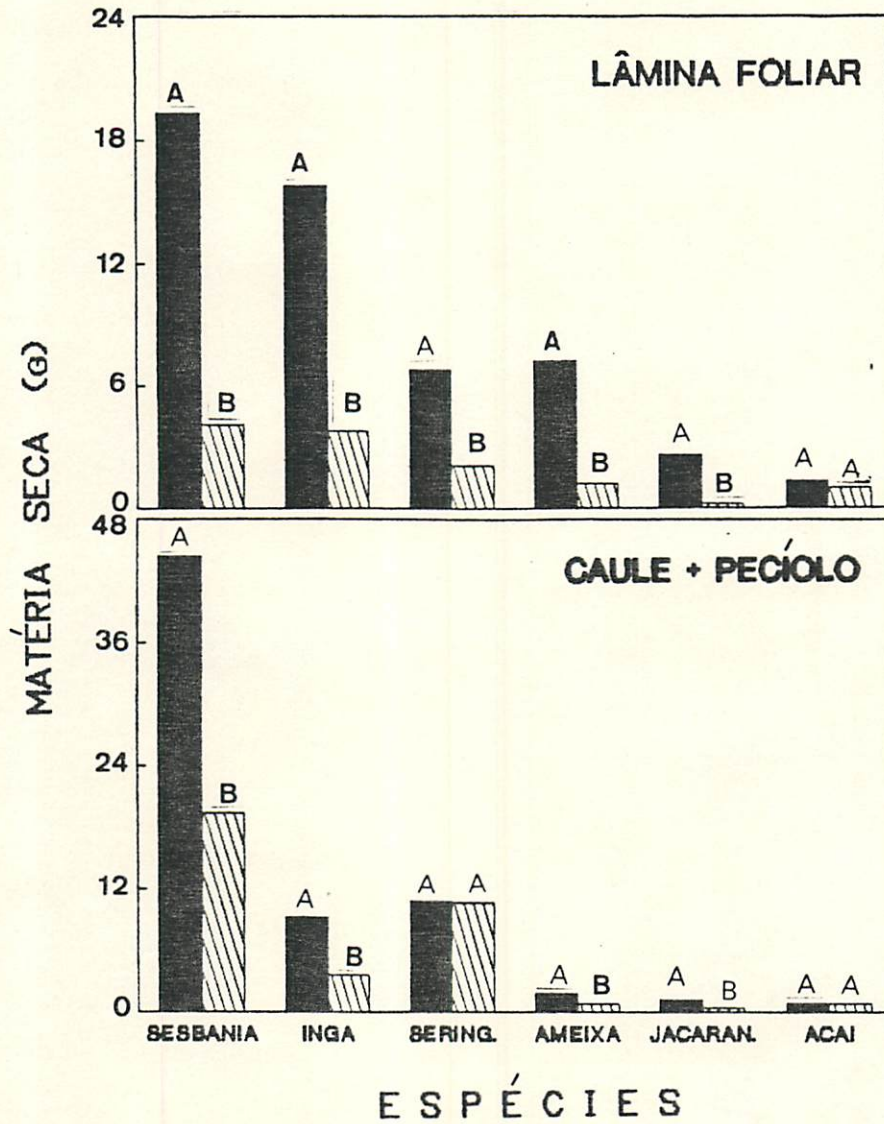


Figura 11- Produção e particionamento de matéria seca da parte aérea das espécies cultivadas sem (■) e com (▨) inundação do sistema radicular após 55 dias de estresse. (Média de 4 plantas). Letras iguais significam que as médias não diferiram significativamente pelo teste de F a 5% de probabilidade.

Quadro 3. Valores relativos da produção de matéria seca das diferentes partes das plantas expressos em função das plantas cultivadas sem a inundação do sistema radicular (Média de quatro plantas).

Espécies	MATÉRIA SECA RELATIVA (% DO CONTROLE)						
	NA PARTE AÉREA			NO SISTEMA RADICULAR			NA PLANTA
	lâmina foliar	caule + pecíolo	total	raiz principal	raiz lateral	total	matéria seca total
Sesbania	21,5	44,0	37,2	60,0	23,2	53,0	42,1
Ingá	24,2	40,0	30,0	17,0	13,3	28,0	29,5
Seringueira	30,0	99,3	72,9	88,9	56,4	81,1	75,0
Ameixa	18,0	44,4	23,1	42,0	9,5	34,3	25,5
Jacarandá	9,0	34,3	17,7	27,5	-	30,6	21,4
Acaí	74,0	91,7	81,5	104,5	-	121,0	90,4

comparada com a produção de caule+pecíolo, salvo para as plantas de sesbania, ingá, seringueira e açai, que sobrevivem em habitats úmidos e encharcados permanente ou periodicamente, por apresentarem alguma estratégia de tolerância.

Considerando a produção e o particionamento de matéria seca no sistema radicular, observou-se que a produção da raiz principal das plantas cultivadas sob inundação, não diminuiu somente nas plantas de seringueira e açai (Figura 12 e Quadro 4). Entretanto, a maior queda de produção de matéria seca foi encontrada nas plantas de ingá, com uma redução média de 71%.

A baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, reduziu significativamente a produção de raízes laterais nas plantas de sesbania, ameixa e ingá, sendo mais acentuada nas plantas de ameixa, com uma redução de 82% (Quadro 3). Observou-se que todas as espécies cultivadas em condições de deficiência de oxigênio no meio desenvolveram raízes adventícias, porém, a produção foi maior nas plantas de ingá (46%) e menor nas de seringueira (4%) (Figura 12 e Quadro 4).

Esses resultados sugerem que as plantas cultivadas em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio, diminuíram tanto o crescimento da parte aérea, como das raízes, porém, sugerem também que ocorreu um maior particionamento de fotoassimilados para as raízes, principalmente para as raízes adventícias nas plantas de sesbania, ingá e ameixa e para a raiz principal nas plantas de seringueira, jacarandá-mineiro e açai.

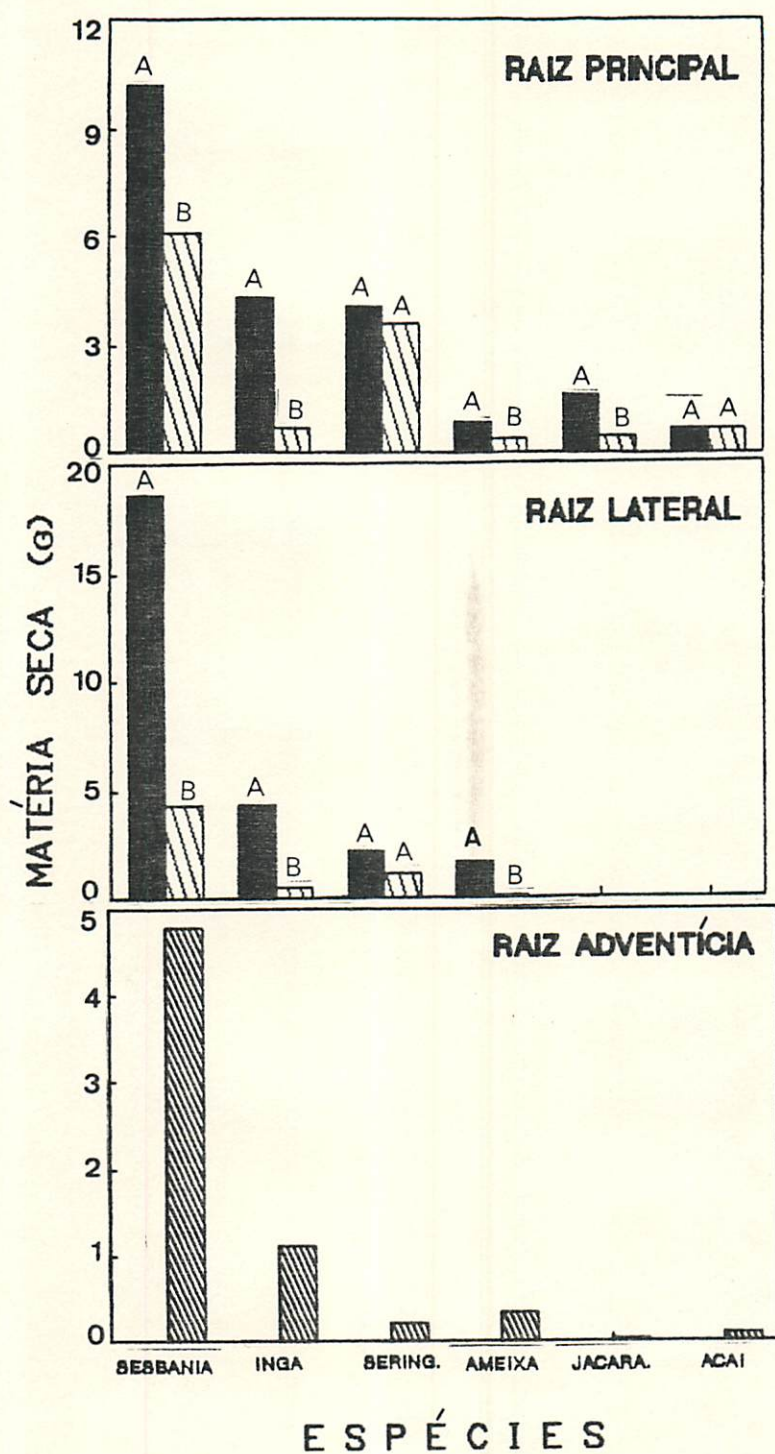


Figura 12- Produção e particionamento de matéria seca das raízes das espécies cultivadas sem (■) e com (▨) inundação do sistema radicular após 55 dias de estresse. (Média de 4 plantas). Letras iguais significam que as médias não diferiram significativamente pelo teste de F a 5% de probabilidade.

Quadro 4. Distribuição percentual da produção de matéria seca entre parte aérea e sistema radicular, dentro da parte aérea e dentro do sistema radicular de plantas cultivadas sem e com inundação do sistema radicular (Média de quatro plantas).

Tratamento	DISTRIBUIÇÃO DE MATÉRIA SECA (%)						
	NA PARTE AÉREA		NO SISTEMA RADICULAR			NA PLANTA	
	lâmina foliar	caule + pecíolo	raiz principal	raiz lateral	raiz adventícia	ms total parte aérea	ms total raízes
SESBANIA							
sem inundação	30,3	69,7	54,0	46,0	-	68,8	31,2
com inundação	17,5	82,5	40,0	28,4	31,6	60,7	39,3
INGÁ							
sem inundação	62,8	37,2	49,3	50,7	-	74,4	25,6
com inundação	50,7	49,3	29,9	24,0	46,1	75,7	24,3
SERINGUEIRA							
sem inundação	38,6	61,4	65,5	34,5	-	74,0	26,0
com inundação	16,4	83,6	71,9	24,0	4,1	72,0	28,0
AMEIXA							
sem inundação	80,0	20,2	34,2	65,8	-	77,8	22,2
com inundação	61,5	38,5	42,0	18,2	39,8	70,3	29,7
JACARANDÁ							
sem inundação	65,8	34,2	100,0	-	-	71,5	28,5
com inundação	33,8	66,2	90,0	-	10,0	59,2	40,8
ACAI							
sem inundação	59,0	41,0	100,0	-	-	77,7	22,3
com inundação	53,2	46,8	86,4	-	13,6	70,1	29,9

Os resultados obtidos neste trabalho, para a redução na produção de matéria seca nas plantas cultivadas, sob condições de inundação do sistema radicular, corroboram com aqueles encontrados para *Ulmus americana* (NEWSOME *et alii*, 1982), *Hevea brasiliensis* (SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1988a), *Rumex sp* (VOESENEK *et alii*, 1989 e LAAN *et alii*, 1990) e em *Gmelina arborea* (OGBONNAYA *et alii*, 1992), mesmo considerando a produção de raízes adventícias na região submergida do caule.

Há evidências que a tolerância de algumas espécies vegetais à inundação, deve-se à capacidade da planta em formar raízes adventícias na região submersa do caule, e sendo caracterizadas pela coloração esbranquiçada e de crescimento horizontal (TANG & KOZLOWSKI, 1984 e CLEMENS *et alii*, 1978). Embora a função dessas raízes adventícias formadas em resposta à inundação não estar totalmente esclarecida, atribui-se que as mesmas são responsáveis em aumentar a superfície de absorção de água e nutrientes da solução mais superficial do solo e capazes de manter o fluxo transpiratório, substituindo a atividade do sistema radicular original mais profundo (OSONUBI & OSUNDINA, 1987).

4.3.6- Adaptações morfo-anatômicas desenvolvidas em ambientes inundados

Dentre as observações visuais realizadas periodicamente, observou-se que a inundação por 55 dias consecutivos induziu algumas mudanças morfo-anatômicas na região basal do caule em todas as espécies, tais como o desenvolvimento de lenticelas e raízes adventícias nas plantas cultivadas em condições deficientes de oxigênio no meio. O período em que as alterações foram visualizadas, variou de acordo com a espécie.

Durante as observações, notou-se, também, que as raízes superficiais das plantas submetidas ao tratamento de inundação, apresentaram-se geotropicamente negativas. Tem sido atribuído que o desenvolvimento e a perda de polaridade das raízes adventícias ocorre pela produção acelerada de etileno nos tecidos radiculares de plantas inundadas (KAWASE, 1981 e KOZLOWSKI, 1984). Observou-se, ainda, que a maioria das raízes adventícias formadas era mais suculentas que as originais e com poucas ramificações. Sua cor esbranquiçada contrastou com a coloração escura das raízes originais.

A inundação promoveu o aparecimento de fissuras na porção basal do caule e foram mais acentuadas nas plantas de sesbania. O aparecimento dessas fissuras pode ser atribuído ao afrouxamento da periderme dos tecidos da região basal do caule, causando, conseqüentemente, um aumento do diâmetro, como já discutido anteriormente no item 4.2.2.

Além do aparecimento das fissuras, as plantas inundadas de sesbania desenvolveram raízes adventícias com grande intensidade e foram evidentes aos sete dias após a indução do estresse. Por outro lado, o desenvolvimento de raízes adventícias somente manifestaram-se no final do período experimental nas plantas inundadas de seringueira e açaí. Nesse último caso, as modificações morfo-anatômicas parece não ter sido necessária para a sobrevivência das plantas sob condições de inundação do sistema radicular.

A tendência de um rápido desenvolvimento de lenticelas e de raízes adventícias é considerado uma importante estratégia de adaptação e/ou de tolerância à baixa disponibilidade de oxigênio, como já foi observado nas plantas de *Ulmus americana* (NEWSOME et alii., 1982), *Fraxinus pennsylvanica*, *Melaleuca quinquenervia* e *Eucalyptus camaldulensis* (TANG & KOZLOWSKI, 1984).

A manifestação de alteração morfológica e/ou anatômica para a maioria das espécies tolerantes a baixa disponibilidade de oxigênio no substrato de cultivo, induzido pela inundação do sistema radicular, tem sido atribuída a produção de etileno em resposta ao metabolismo anaeróbico, devido as seguintes evidências: a síntese de etileno é acelerada em plantas inundadas; o etileno induz respostas semelhantes às observadas em plantas inundadas como a senescência e abscisão foliar, a formação de lenticelas, aerênquimas e raízes adventícias (KAWASE, 1981 e NEWSOME et alii, 1982).

Como já discutido anteriormente (item 4.2.1), o crescimento observado para as espécies submetidas à deficiência de oxigênio no substrato, deve-se ao desenvolvimento de lenticelas e de aerênquimas na região basal do caule, facilitando a difusão do oxigênio do meio externo para os tecidos do caule e das raízes submersas, promovendo a oxigenação e o metabolismo aeróbico dos mesmos. (TOPA & McLEOD, 1986a e FISHER & STONE, 1990).

O significado fisiológico do transporte de oxigênio da atmosfera, via parte aérea, para o sistema radicular, tem sido muito discutido. Acredita-se que a formação de tecidos aerenquimáticos na região basal do caule e nas raízes, além de reduzir a quantidade de tecido respirante e, conseqüentemente, a quantidade de oxigênio requerido pelos tecidos, propicia a difusão do oxigênio para o sistema radicular das raízes inundadas.

Em algumas espécies tolerantes à inundação, as lenticelas não só mantêm a aeração interna dos tecidos radiculares, como também auxiliam na eliminação dos componentes tóxicos produzidos anaerobicamente, como o etanol, etileno e acetaldeído (KAWASE, 1981 e NEWSOME *et alii.*, 1982).

Embora há questionamentos sobre a importância da formação de raízes adventícias em plantas submetidas a inundações, o desenvolvimento de raízes adventícias nas camadas mais superficiais do substrato nas plantas de sesbania, ingá e ameixa pode ter contribuído para a absorção de água e nutrientes da

solução do solo, como resposta à ineficiência da atividade das raízes originais e pela maior oxigenação no local onde se desenvolvem. As raízes superficiais e/ou adventícias geralmente estão associadas à tolerância de algumas espécies em condições de inundação, como em *Eucalyptus camaldulensis*, *Alnus glutinosa* (TANG & KOZLOWSKI, 1984) e *Hevea brasiliensis* (SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1988a). Nas plantas de seringueira, jacarandá-mineiro e açaí é provável, que a formação de lenticelas e/ou aerênquimas contribuíram mais para a sobrevivência das plantas e para o crescimento das de açaí, cultivadas em condições de deficiência de oxigênio no meio.

4.3.7- Condutância estomática e transpiração

De maneira geral, a baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, induzida pela inundação do sistema radicular, reduziu significativamente a condutância estomática (Figura 13) e a transpiração foliar (Figura 14) das plantas inundadas de todas as espécies estudadas, exceto as de açaí aos 15 dias após a indução do estresse gasoso. Portanto, a queda na transpiração pode ser atribuída, principalmente à redução na condutância estomática, uma vez que o comportamento dessa característica acompanhou a da transpiração.

Nota-se pelas Figuras 13 e 14 que os menores valores de condutância estomática e de transpiração foram verificadas nas

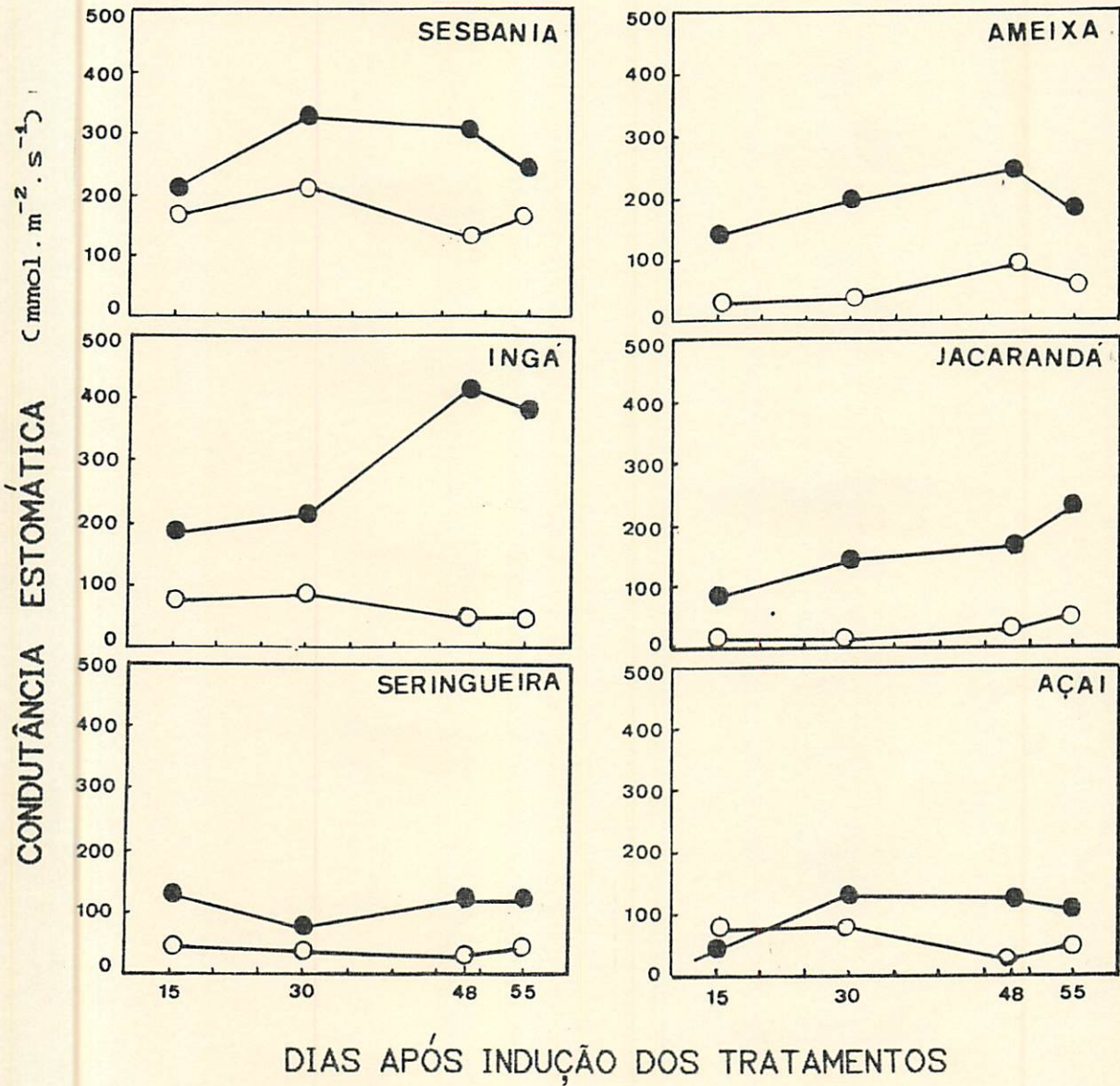


Figura 13- Condutância estomática as 12:00 horas, das espécies cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) inundaç. do sistema radicular. (Média de 4 plantas)

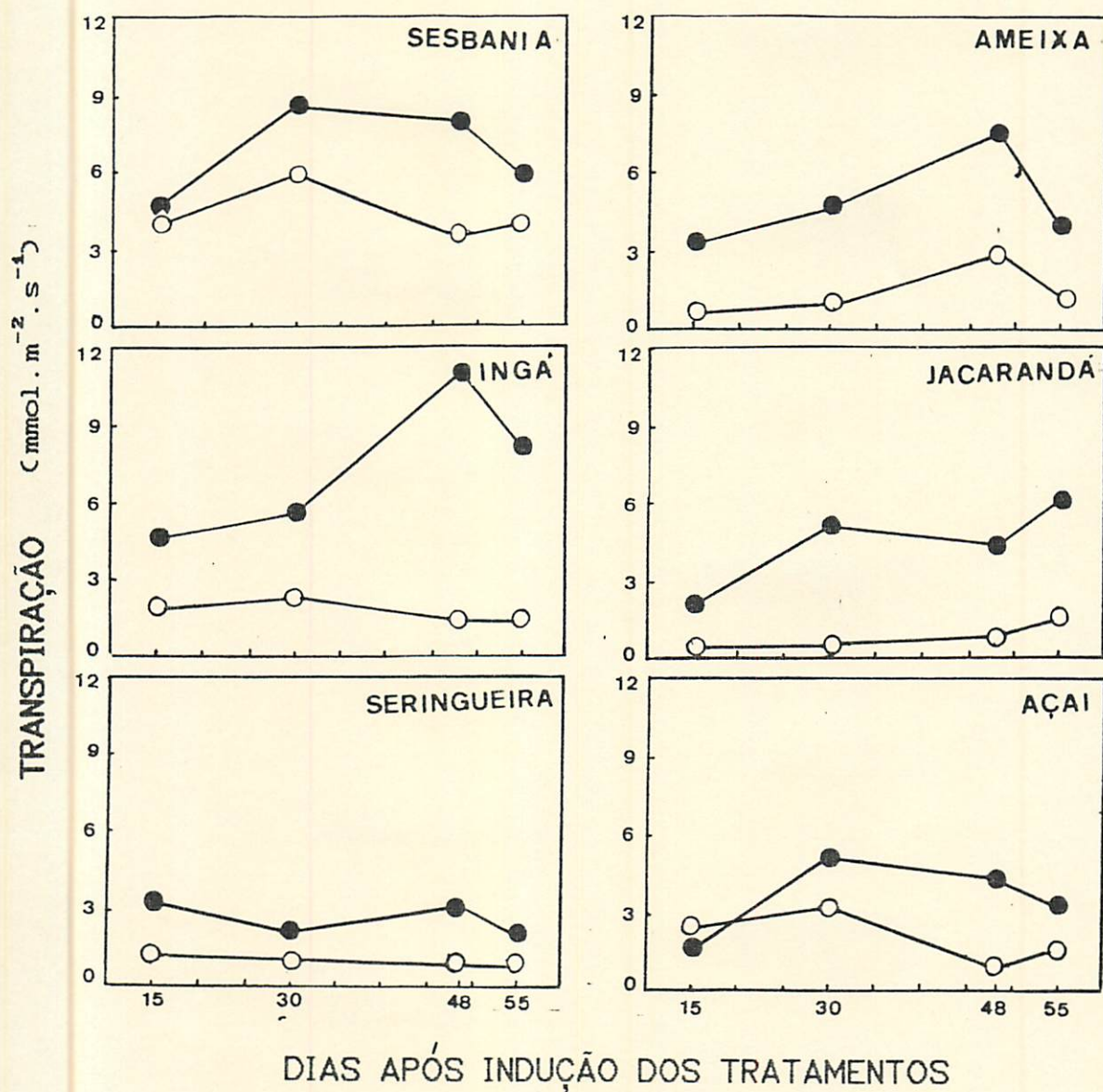


Figura 14- Transpiração as 12:00 horas, das espécies cultivadas sem (● — ●) e com (○ — ○) inundação do sistema radicular. (Média de 4 plantas)

plantas inundadas de seringueira e de jacarandá-mineiro e as maiores taxas foram verificadas nas plantas de sesbania, ingá e açaí. Nessas duas últimas espécies, a condutância estomática e a transpiração foram menores após 48 dias de indução dos tratamentos.

Segundo KOZLOWSKI (1982), o aumento da resistência difusiva estomática é uma das respostas primárias em plantas inundadas. Entretanto, a sensibilidade para o fechamento dos estômatos varia de acordo com a espécie (KOZLOWSKI & PALLARDY, 1984), idade das folhas (FIELD, 1987) e a localização dos estômatos.

A resposta para o fechamento dos estômatos nas espécies cultivadas, em baixa disponibilidade de oxigênio no meio, pode estar envolvido com a redução da absorção de água pelo sistema radicular, em resposta a queda da permeabilidade das raízes. Os resultados apresentados neste trabalho mostram que a sensibilidade para o fechamento estomático variou entre as espécies, porém, tanto a condutância como a transpiração apresentaram-se elevadas somente nas plantas inundadas de sesbania, durante todo o período experimental, e parcialmente elevada nas plantas de ingá e açaí.

A semelhança do que ocorre com o estresse hídrico, o fechamento estomático, em condições de solos inundados, pode estar associado com a síntese e/ou um aumento na concentração de ABA nas folhas (JACKSON & HALL, 1987). Tem sido atribuído, também, que a síntese de etileno poderá afetar a abertura dos

estômatos em condições de deficiência de oxigênio no meio de cultivo (PALLAS & KAYS, 1982).

A redução na transpiração e na condutância estomática de plantas cultivadas, sob inundação do sistema radicular, foram observadas nas espécies de *Ulmus americana* (NEWSOME et alii, 1982), *Citrus sinensis* (VU & YELENOSKI, 1991), *Hevea brasiliensis* (SENA GOMES & KOZLOWSKI, 1988a).

A tendência do fechamento parcial dos estômatos nas plantas inundadas de sesbania, ingá e açaí, reflete uma importante característica de tolerância das espécies. Alguns autores atribuem que a manutenção dos estômatos, parcialmente abertos, está relacionada com a capacidade da espécie em produzir raízes adventícias, que irá atuar nos processos de absorção de água e na manutenção do fluxo transpiratório, compensando a redução da atividade do sistema radicular original (OSONUBI & OSUNDINA, 1987 e VOESENEK, 1989).

4.3.8- Potencial hídrico foliar (ψ_f)

O ψ_f das plantas cultivadas em baixa disponibilidade de oxigênio no meio, foi significativamente reduzido nas plantas de açaí e maior nas de ingá, nas primeiras horas da manhã (Quadro 5). Já nas demais espécies, o ψ_f não diferiu entre os tratamentos.

Durante o período das 12:00 horas, o de maior demanda

Quadro 5- Potencial hídrico foliar (ψ_f) das espécies cultivadas sem e com a inundação do sistema radicular, nos períodos de 6 e 12 horas, após 55 dias de estresse. (Média de 4 plantas)

TRATAMENTO	ψ_f (- MPa)	
	6h	12h
SESBANIA		
sem inundação	0,288 A	0,537 B
com inundação	0,375 A	1,263 A
INGA		
sem inundação	0,287 A	1,463 A
com inundação	0,200 B	1,700 A
SERINGUEIRA		
sem inundação	0,390 A	0,680 A
com inundação	0,555 A	0,708 A
AMEIXA		
sem inundação	0,238 A	1,438 B
com inundação	0,250 A	1,863 A
JACARANDA-MINEIRO		
sem inundação	0,662 A	1,365 A
com inundação	0,825 A	1,355 A
AÇAÍ		
sem inundação	0,138 B	1,050 A
com inundação	0,300 A	0,913 B

* Letras iguais significam que as médias não diferiram significativamente pelo teste de F a 5% de probabilidade.

evaporativa, o ψ_f das plantas inundadas de ameixa e de sesbania foi significativamente reduzido, quando comparado ao ψ_f das plantas não inundadas. Por outro lado, o ψ_f foi menor nas plantas inundadas de açaí e estatisticamente semelhantes nas plantas de ingá, seringueira e jacarandá-mineiro.

Convém destacar que, apesar de ter observado diferenças no ψ_f entre os tratamentos de inundação, essa foi pequena, como mostra o Quadro 5. Entretanto, não ocorreu diferença significativa entre o TRA_f das plantas inundadas e não inundadas, em todas as espécies estudadas (dados não apresentados).

Os resultados de ψ_f mostram a falta de evidência na relação entre o fechamento estomático e a indução da deficiência hídrica, provocada pelo aumento das resistências à absorção da solução do solo, como consequência da inundação do sistema radicular. Resultados semelhantes foram observados por PEZESHKI & CHAMBER, 1986; HARRINGTON, 1987; OSONUBI & OSUNDINA, 1987; JACKSON & HALL, 1987 e JACKSON *et alii.*, 1988).

É provável que outros fatores além da redução no ψ_f , tenham contribuído para o fechamento parcial dos estômatos, uma vez que, durante o cultivo das plantas, em condições deficientes de oxigênio no meio, não foi acompanhado pela desidratação foliar acentuada. Apesar do teor de ácido abscísico (ABA) não ter sido avaliado neste trabalho, é provável que o acúmulo deste hormônio ou de outros inibidores nas folhas, possam ter atuado como um efator positivo no fechamento estomático (JACKSON & HALL, 1987; JACKSON *et alii.*, 1988). A semelhança do que ocorre

com estresse hídrico, as raízes em condições de solos inundados podem atuar como fonte produtora de ABA, mantendo uma concentração elevada na folhas (JACKSON *et alii.*, 1988).

A abertura dos estômatos também pode ser reduzida pelos níveis endógenos de etileno nos tecidos, que em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio, tende a elevar-se, conseqüentemente, podendo alterar a permeabilidade das membranas nas células guarda prejudicando o efluxo de ions e água e a taxa de fixação de carbono, promovendo o fechamento dos estômatos (PALLAS & KAYS, 1982).

4.3.9- Atividade da Redutase do Nitrato (RN)

A baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo aumentou significativamente a atividade da redutase de nitrato, "in vivo", nas raízes das plantas de ingá e reduziu nas folhas das plantas inundadas de sesbania, ameixa e de jacarandá-mineiro. Nas raízes de seringueira ocorreu apenas uma tendência de redução na atividade da enzima. Por outro lado, a atividade da RN apresentou-se elevada nas raízes das plantas inundadas de açaí (Figura 15).

O aumento da atividade da RN em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, à semelhança do que ocorre em meio de ensaio anóxico, pode ser, provavelmente, atribuído a redução da competição do oxigênio molecular na

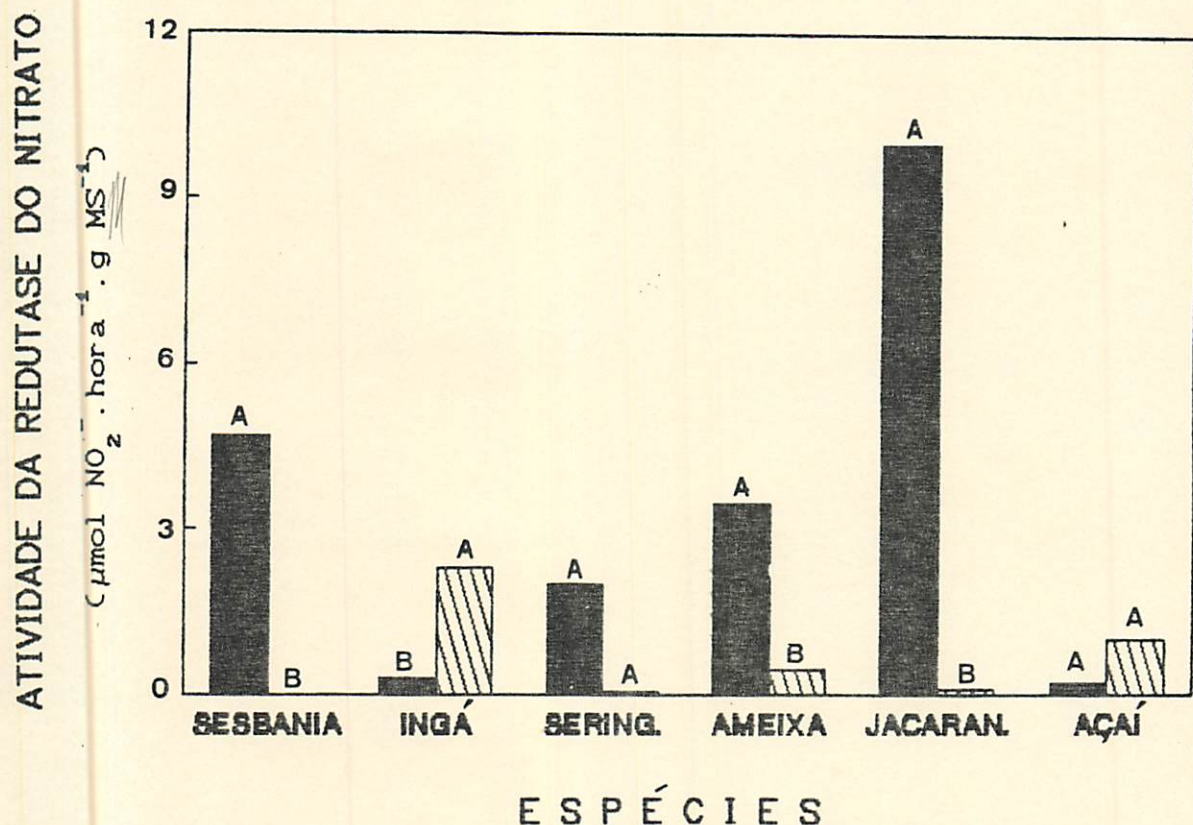


Figura 15- Atividade da redutase do nitrato "in vivo" de folhas de sesbania, ameixa e jacarandá-mineiro e raízes de ingá, seringueira e açaí cultivadas sem (■) e com (▨) inundação do sistema radicular. (Média de 4 plantas). Letras iguais significam que as médias não diferiram significativamente pelo teste de F a 5% de probabilidade.

cadeia transportadora de elétrons pelo poder redutor - NADH_2 , originado da via glicolítica (RADIN, 1973 e DREW, 1988).

Alguns autores (DREW, 1988; CRAWFORD, 1978 e REGGIANI *et alii*, 1985b) admitem que em condições de anoxia ocorre uma competição pelo poder redutor entre os processos de redução do nitrato pela RN e do metabolismo anaeróbico, pela desidrogenase alcoólica (ADH), sugerindo que o nitrato atue como um acceptor alternativo de elétrons no metabolismo respiratório, o que limita a formação de etanol, sendo esse fato benéfico para as plantas. Outros autores observaram que em condições de anoxia, o metabolismo anaeróbico alternativo não foi suficiente para inibir a síntese de etanol como em raízes de arroz (REGGIANI *et alii*, 1985a) e milho (SAGLIO *et alii*, 1988).

Por outro lado, a queda de atividade de RN nas folhas das plantas submetidas a baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo pode ser devido, provavelmente, a uma redução na absorção de nitrato pelas raízes e no seu fluxo transpiratório para a parte aérea. Este último aspecto é reforçado pela redução na transpiração das plantas cultivadas sob estas condições.

O comportamento contrastante entre as espécies quanto à atividade da RN, ainda que em partes diferentes das plantas cultivadas sob baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, é merecedor de estudos posteriores, um vez que, as informações existentes na literatura sobre a atividade da RN, "in vivo", sob condições de baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo e também no meio de ensaio, são contraditórias.

5- CONCLUSÕES

A sobrevivência e ou tolerância da maioria das espécies herbáceas presentes na área de depleção, foi devido ao rápido desenvolvimento do ciclo fenológico em períodos não inundados, com conseqüente produção de sementes que germinaram somente após o período de inundação.

Baccharis trimera, *Paspalum paniculatum* e *Polygonum acuminatum* são espécies que sobreviveram a inundação parcial da parte aérea. As plantas de *Polygonum acuminatum* apresentaram como estratégia, a flutuação da parte aérea e o desenvolvimento de aerênquimas. Por outro lado, *Axonopus fistifolius* foi a única espécie que sobreviveu após a inundação total da planta.

A condição de cultivo que melhor simulou o estresse gasoso, para avaliar a sensibilidade ou tolerância de espécies arbóreas e arbustivas à baixa disponibilidade de oxigênio no meio, foi o cultivo em areia grossa, induzindo a inundação do sistema radicular através da manutenção de uma lâmina de solução nutritiva na superfície da areia.

O efeito da baixa disponibilidade de oxigênio no meio, variou entre as espécies e entre as características estudadas.

Todas as espécies sobreviveram à inundação do sistema radicular, pelo menos até 55 dias do período experimental. O açaí foi a espécie menos sensível a baixa disponibilidade de oxigênio no meio, imposta pela inundação do sistema radicular. Apesar do menor desenvolvimento das plantas de sesbania, cultivadas em baixa disponibilidade de oxigênio no meio, o crescimento em altura e em comprimento foliar não foi paralisado durante o período de estresse gasoso. Por outro lado, estas características foram paralisadas nas plantas de ingá, seringueira, ameixa, o que resultou em menor produção de matéria seca nas plantas cultivadas sob baixa disponibilidade de oxigênio.

As espécies cultivadas em baixa disponibilidade de oxigênio, com a exceção do açaí, desenvolveram raízes adventícias e lenticelas na região submersa do caule. O desenvolvimento dessas estruturas morfológicas foram mais proeminentes nas plantas de sesbania, ingá e ameixa.

6- RESUMO

No Estado de Minas Gerais, a degradação das matas ciliares e das áreas de cerrado, provocada pelo desmatamento e pelo represamento dos rios pelas hidrelétricas, têm contribuído efetivamente para o assoreamento, erosão das margens dos rios, riachos e reservatórios, além do empobrecimento da ictiofauna destes ecossistemas aquáticos. Com a preocupação de revegetar as áreas marginais e de depleção de reservatórios hidrelétricos, a Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG), juntamente com a Escola Superior de Agricultura de Lavras (ESAL), vêm desenvolvendo estudos nas diferentes áreas do conhecimento científico, visando a recuperação e a implantação de uma vegetação nessas áreas.

Os propósitos deste trabalho foram: (a) identificar a composição florística de espécies herbáceas ocorrentes numa área de depleção do reservatório de Camargos (Itutinga-MG) e as possíveis estratégias de sobrevivência dessas espécies em áreas inundáveis; (b) avaliar metodologias de cultivo de plantas que

simulem a baixa disponibilidade de oxigênio no meio, induzida pela inundação do sistema radicular; (b) avaliar o comportamento de algumas espécies arbóreas e arbustiva, nativas da região do Alto Rio Grande ou exóticas, à baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo.

Para atender esses objetivos, foram realizados três experimentos. No primeiro, conduzido numa área de depleção do reservatório hidrelétrico de Camargos, foi realizado o levantamento florístico de todas as espécies herbáceas que apareceram após as inundações da área em 1990 e 1991. Das 44 espécies herbáceas encontradas na área de depleção, 32 foram observadas antes da cota máxima do reservatório e 33, após este período.

A maioria das espécies herbáceas observadas é considerada invasora de culturas e algumas com potencial forrageiro. Observou-se que cobertura vegetal na área experimental originou-se, provavelmente, do banco de sementes contido no esterco de curral, utilizado para o plantio de mudas ou pelo rebrotamento de propágulos vegetativos quando a água do reservatório abaixou. Por outro lado, algumas espécies sobreviveram durante a inundação como *Paspalum paniculatum*, *Baccharis trimera* e *Polygonum acuminatum*. Provavelmente, o desenvolvimento de adaptações morfo-anatômicas e/ou metabólicas tenha contribuído para a sobrevivência destas espécies durante o período de inundação.

No segundo experimento, conduzido em casa-de-vegetação, utilizando-se plantas jovens de pinha-do-brejo (*Talauma ovata*),

óleo copaíba (*Copaifera langsdorffii*) e uva-do-japão (*Hovenia dulcis*), foram estudado três meios de cultivo com e sem indução da baixa disponibilidade de oxigênio (areia grossa lavada, solo e hidroponia). Para as plantas cultivadas em solo e areia grossa, a baixa disponibilidade de oxigênio no meio, foi induzida, mantendo uma lâmina de aproximadamente 2 cm acima da superfície dos substratos, com água de torneira e solução nutritiva, respectivamente. No cultivo em hidroponia, o estresse gasoso foi induzido pela suspensão da aeração da solução nutritiva contida nos vasos. Foram avaliadas características biofísicas, como o incremento na altura, diâmetro do caule e número de folhas, além das observações morfo-anatômicas desenvolvidas pelas plantas, como as lenticelas e raízes adventícias. Os resultados de crescimento deste experimento demonstraram que o cultivo de plantas em areia, na presença de inundação do sistema radicular, foi o que melhor simulava as condições de estresse gasoso.

No último experimento foi avaliado o comportamento de seis espécies florestais em casa-de-vegetação, cultivadas em areia grossa, na ausência e presença de inundação do sistema radicular, a semelhança do que foi mencionado no segundo experimento. Além das características biofísicas citadas no experimento anterior, foram avaliadas, também, o número de lançamentos foliares, comprimento foliar e de raiz, condutância estomática, transpiração, produção de matéria seca, potencial hídrico foliar e a atividade da redutase do nitrato.

Os resultados deste experimento demonstraram que a

baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, reduziu a transpiração e a condutância estomática em todas as plantas estudadas. Foram observadas pequenas diferenças no ψ_f entre os tratamentos de ausência e presença de inundação do sistema radicular das plantas. Já para a redução do nitrato, houve um comportamento distinto entre as espécies, apresentando uma atividade elevada nas plantas inundadas de ingá e açai, enquanto que nas demais espécies foi menor.

Sob baixa disponibilidade de oxigênio no meio, o crescimento das plantas como a altura, diâmetro do caule, comprimento foliar e de raiz e a produção de matéria seca foram reduzidos, exceto para as plantas de seringueira e de açai,

O desenvolvimento de lenticelas e raízes adventícias foram visualizadas em todas as espécies cultivadas sob condições deficientes de oxigênio no meio, porém, o período em que estas alterações morfo-anatômicas foram visualizadas, variou de acordo com as espécies. Nas plantas de sesbania, o desenvolvimento de fissuras e de raízes adventícias na região basal do caule foram evidentes aos sete dias após a indução de estresse (inundação).

7 - SUMMARY

In Minas Gerais State, big areas were destructed, specially the bordering woods due to the dam up of rivers by the hydroelectric power-plants. Concerning the revegetation of the margin and the depleted areas of the hydroelectric reserviors, the Minas Gerais Energetic Company (CEMIG), together with Escola Superior de Agricultura de Lavras (ESAL) have been developing studies in different areas of the scientific knowledge to recover and establish of vegetation in the areas.

The purposes of this work were: (a) evaluate different methodologies of plant culture that simulated O_2 low availability medium induced by root system flooding; (b) the behavior of some native and foreign arboreus and struby species, of High Rio Grande region, to low O_2 availability in the culture medium; and (c) identification of the floristic composition of occurring species in a depleted area of Camargos reservior (Itutinga - MG) and the possible strategies used by them to support the edapho-climatic conditions of these areas.

For these reasons three experiments were done. In the

first, which conducted in green-house, young plants of *Talauma ovata*, *Copaifera langsdorffii* and *Hovenia dulcis* were studied using there cultural medium with and without induction of low O_2 avaiability (washed bulky sand, soil and water culture). For the plants cultured in soil and bulky sand, the low O_2 avaiability in the medium was induced keeping the level of the water 2 cm above the substract surface with water and nutritive solution, respectively. In water culture, gas stress was induced by interrupting the air supply to the nutritive solution in the pot. Biophysical characteristics were evaluated such as height increasement, stem diameter, leaf number, stomatal conductance, transpiration and leaf temperature, farther the visual observations of morpho-anatomical modifications developed by the plants such as lenticels and adventitious roots. The results demonstrated that the plant culture in sand with root system flooded was the best way to simulate gas stress.

In the second experiment the behavior of six forest species in a green-house in the absence and presence of flooding of the root system were evaluated. Farther the biophysical characteristics mencioned in the prior, were even evaluated number leaf appereance, leaf and root lenght, dry matter production, leaf hydric potencial and nitrate reductase activity.

The results demonstrated that low oxden avaiability in the culture medium reduced the stomata transpiration and conductance in all plants studied. Little diffrences were observed in relation to ψ_f between both. Concerning the nitrate reductase, flooded ingá and açai showed a high activity while

the others showed a lower activity.

The plants growing under low oxygen availability medium which was measured as height, stem diameter, leaf and root length and dry matter production were reduced except for rubber and açai plants. Lenticel development and adventitious roots were seen in all species cultured in the medium with insufficient availability of oxygen, however the period in which these morpho-anatomical modifications were visualized varied according to the species. In sesbania plants, the fissure development and roots in the stem basal region were evident by the seventh day after the flooding.

In the last experiment which was conducted in a depleted area of Camargos hydroelectric reservoir, a floristic surveying was done for all the herbaceous species that appeared after the flooding of this area in 1990 and 1991. Thirty-two of the forty-four herbaceous species found in the depleted area were observed before the maximum reservoir level and thirty-three after this period.

Most of the herbaceous species observed is considered a culture forayer and a seed bank included in the stable excrement use for seedling planting and/or vegetative propagulus resprouting seem to be the probable origin of these plants in the experimental area. However, some species survived the flooding such as *Paspalum paniculatum*, *Baccharis trimera* e *Polygonum accuminatum*. Probably the morpho-anatomics and/or metabolic adaptations developed by these plants could have contributed for their surviving during the flooding period.

8- REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- 01- Ap REES, T. Pathways of carbohydrate break down in higher plants. *Int. Rev. Sci. Biochemistry*, 11: 89-129, 1974.
- 02- ARMSTRONG, W. Aeration in higher plants. *Advanced in Botanic Research*, 7:225-32, 1979.
- 03- ATWELL, B.J. & STEER, B.T. The effect of oxygen deficiency on uptake and distribution of nutrients in maize plant. *Plant and Soil*, Dordrecht, 122(1):1-8, Feb. 1990.
- 04- BARTA, A.L. Supply and partitioning of assimilates to roots of *Medicago sativa* L and *Lotus corniculatus* L under anoxia. *Plant Cell and Environment*, Oxford, 10:151-6, 1987.
- 05- BRADFORD, K.J. Regulation of shoot responses to root stress by ethylene, abscisic acid and cytokinin. IN: WAREING, P.F.,ed. *Plant growth substances*. New York, Academic Press. 1982. p 599-608.

- 06- BURDICK, D.M. & MENDELSSOHN, I.A. Relationship between anatomical and metabolic responses to soil waterlogging in the coastal grass *Spartina patens*. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 41(223):223-8, Feb. 1990.
- 07- CAIRO, P.A.R. Aspectos biofísicos e metabólicos de plantas jovens de espécies florestais associados à disponibilidade de água no solo. Lavras, ESAL, 1992. 124p. (Tese MS).
- 08- CHIRKOVA, T.V.; KHAZOVA, I.V. & ASTAFUROVA, T.P. On metabolic regulation of plant adaptation to conditions of temporary anaerobiosis. *Soviet Plant Physiology*, Rússia, 21(1):82-102, 1974.
- 09- CLEMENS, J.; KIRK, A.M. & MILLS, P.D. The resistance to waterlogging of three *Eucalyptus* species. *Oecologia*, Berlin, 34:125-31, 1978.
- 10- CRANE, J.H. & DAVIES, F.S. Flooding duration and seasonal effects on growth and development of young rabbiteye blueberry plants. *Journal American Society Horticultural Science*, Virginia, 113(2):180-84, Mar. 1988a.
- 11- CRANE, J.H. & DAVIES, F.S. Periodic and seasonal flooding effects on survival, growth, and stomatal conductance of young rabbiteye blueberry plants. *Journal American Society Horticultural Science*, Virginia, 113(4):483-93, July 1988b.

- 12- CRAWFORD, R.M.M. Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 18(56):458-64, 1967.
- 13- ————. The control of anaerobic respiration as a determining factor in the distribution of the genus *Senecio*. *Journal of Ecology*, Oxford, 54:403-13, 1966.
- 14- ————. Metabolic adaptations to anoxia. IN: HOOK, D.D. & CRAWFORD, T.T., eds. *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor, Ann Arbor Science Publishers. 1978. p. 119-36.
- 15- ————. The physiological basis of flooding tolerance. *Bericht der deutschen Botanischen Geseleschaft*, Berlin, 82: 111-4, 1969.
- 16- ————. Tolerance of anoxia and ethanol metabolism in germinating seeds. *New Phytologist*, Cambridge, 79:511-7, 1977.
- 17- CRAWFORD, R.M.M. & BAINES, M.A. Tolerance of anoxia and the metabolism of ethanol in tree roots. *New Phitologist*, Cambridge, 79:519-26, 1977.

- 18- CRAWFORD & McMANNON, M. Inductive response of alcohol and malic dehydrogenase in relation to flooding tolerance in roots. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 19(60):435-41, 1968.
- 19- ——— & TYLER, P.D. Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *Journal of Ecology*, Oxford, 57:237- , 1969.
- 20- CRONQUIST, A. An integrated system of classification on flowering plants. New York, Columbia university Press, 1981. 1262p.
- 21- DAVIES, D.D. Anaerobic metabolism and the production of organic acids. IN: STUMPF, P.K. & CONN, E.E., eds. *The biochemistry of plants - a comprehensive treatise. Metabolism and respiration*. New York, Academic Press, 1980. v.2, p.581-611.
- 22- DREW, M.C. Effects of flooding and oxygen deficiency on plant mineral nutrition. In: TINKER, B. & LAUGHLI, A., eds. New York, Praeger, 1988. v.3, p.115-159.
- 23- DREW, M.C. & STOLZY, L.H. Growth under oxygen stress. IN: WAISEL, Y.; ESHEL, A. & KAFKAFI, U., eds. *Plant roots the hidden half*, New York, Marcel Dekker, INC. 1991. p.331-50.

- 24- DUBININA, I.M. Metabolism of roots under various levels of aeration. *Soviet Plant Physiology, Russia*, 8:305-406, 1961.
- 25- EFFER, W.R. & RANSON, S.L. Respiratory metabolism in buck wheat seedling. *Plant Physiology, Rockville*, 42(7):1042-52, July 1967.
- 26- FIELD, C.B. Leaf-age effects on stomatal conductance. In: ZEIGER, E.; FARQUHAR, G.D. & COWAN, I.R., eds, *Stomatal function*. Stanford, Stanford University Press, 1987. p.367-384.
- 27- FISHER, H.M. & STONE, E.L. Active potassium uptake by slash pine roots from O_2 - depleted solutions. *Forest Science, Bethesda*, 36(3):582-98, Sept. 1990.
- 28- FREIRE, A.L.O. Efeitos do déficit hídrico sobre alguns aspectos biofísicos, bioquímicos e no desenvolvimento de feijão de vagem (*Phaseolus vulgaris* L.). Lavras, 1990. 86p. (Tese de MS).
- 29- GIBBS, P.E. & LEITÃO FILHO, H.F. Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi Guaçu, state of São Paulo, S.E.Brazil. *Revista Brasileira de Botânica, São Paulo*, 1(2):151-6, Dez. 1978.

- 30- GILL, C.J. The flooding tolerance of woody species - A review. *Forestry Abstracts*, Oxford, 31(4):671- 88, Oct. 1970.
- 31- GUINN, G. & BRINKERHOFF, L.A. Effects of roots aeration on amino acid level in cotton plants. *Crop Science*, Madison, 10(2):175-8, Mar./Apr. 1970.
- 32- HALL, T.F. & SMITH, G.E. Effects of flooding on woody plants, west sandy dewatering project, Kentucky Reservoir. *Journal of Forestry*, Washington, 53(4):281-35, Apr. 1955.
- 33- HARRINGTON, C.A. Responses of red alder and black cotton wood seedlings to flooding. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, 69(1):35-48, Jan. 1987.
- 34- HILL, T.A. *The biology of weeds*. London, Edward Arnold, 1977.
- 35- HOOK, D.D. Adaptation to flooding with fresh water. In: KOZLOWSKI, T.T., ed, *Flooding and plant growth*, Orlando, Academic Press, 1984. p.265-294.
- 36- JACKSON, M.B. & DREW, M.C. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. IN: KOZLOWSKI, T.T., ed. *Flooding and plant growyh*. Orlando, Academic Press, 1984. p.47-128.

- 37- JACKSON & HALL, K.C. Early stomatal closure in waterlogged pea plants is mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficits. *Plant Cell and Environment*, Oxford, 10:121-30, 1987.
- 38- ———; YOUNG, S.F. & HALL, K.C. Are roots a source of abscisic acid for the shoots of flooded pea plants? *Journal Experimental of Botany*, Oxford, 39(209): 1631-37, Dec. 1988.
- 39- JOHN, C.D. & GREENWAY, H., Alcoholic fermentation and activity of some enzymes in rice roots under anaerobiosis, *Australian Journal Plant Physiology*, 3:325-36, 1976.
- 40- JOLY, C.A. Flooding tolerance in tropical trees. IN: JACKSON, M.B.; DAVIES, D.D. & LAMBERS, H., eds. *Plant life under oxygen deprivation*. SPB, Academic Publishing, 1991. p.23-34.
- 41- JOLY, C.A. & CRAWFORD, R.M.M. Germination and some aspects of the metabolism of *Chorisia speciosa* st. Hill, seeds under anoxia. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, 6(2):85-90, Dez. 1983.

- 42- JOLY, C.A. & CRAWFORD, R.M.M. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 33(135):799-809, 1982.
- 43- KAWASE, M. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *HortScience*, Virginia, 16(1): 30-3, Feb. 1981.
- 44- KOZLOWSKI, T.T., ed. *Flooding and plant growth*. Orlando, Academic Press, 1984. 355p.
- 45- ———. Water supply and tree growth. Part II Flooding. *Forestry Abstract*, Oxford, 43:145-61, 1982.
- 46- ——— & PALLARDY, S.G. Effect of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. IN: KOZLOWSKI, T.T., ed. *Flooding and plant growth*. Orlando, Academic Press, 1984. p.165-88.
- 47- LAAN, P. & BLOM, C.W.P.M. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: The importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 41(228):775-83, July 1990.

- 48- LAAN, P.; TOSSERAMS, M.; BLOM, C.W.P.M. & VEEN, B.W.
Internal oxygen transport in *Rumex* species and its
significance for respiration under hypoxic conditions.
Plant and Soil, Dordrecht, 122(1): 39-6, Feb. 1990.
- 49- LEE, R.B. Inorganic nitrogen metabolism in barley roots
under poorly aerated conditions. *Journal of Experimental
Botany*, Oxford, 29(110):693-708, June 1978.
- 50- LEOPOLD, C.A. & KRIEDMAN, P.E. *Plant growth and
development*. 2 ed. New York, MacGraw-Hill, 1975. 545p.
- 51- MACKEE Jr., W.H.; HOOK, D.D.; DEBELL, D.S. & ASKEW, J.L.
Growth and nutrients status of loblolly pine seedlings in
relation to flooding and phosphorus. *Soil Science
Society of America Journal*, Madison, 48(6):1438-42,
Nov./Dec. 1984.
- 52- MAZE, M.P. Recherches sur le rôle de l'oxygène dans la
germination. *Annales de l'Institut Pasteur, Paris*, 14:
350-68, 1900.
- 53- MEDRI, M.E. & CORREA, M.A. Aspectos histológicos e
bioquímicos de *Joannesia principis* e *Sphatodea
campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo,
encharcado e alagado, *Semina*, Londrina, 6(3):147-54,
Set./Dez. 1985.

- 54- MEGURO, N.E. & MAGALHÃES, A.C. Water stress affecting nitrate reduction and leaf diffusive resistance in *Coffea arabica* L. cultivars. *Journal of Horticultural Science, Michigan*, 58(1):147-52, 1983.
- 55- MENEZES NETO, M.A.; ALVES, J.D.; OLIVEIRA, L.E.M. & JUNIOR, A.F.O., Adaptações anatômicas do sistema radicular de plantas jovens de açaí (*Euterpe oleracea* Mart) sob baixa disponibilidade de oxigênio no meio de cultivo, In: CONGRESSO DA PÓS-GRADUAÇÃO DA ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA DE LAVRAS, 5, Lavras, 1992. *Anais...* Lavras, ESAL, 1992. p.79.
- 56- NAIDOO, G.; MCKEE, K.L. & MENDELSSOHN, I.A. Anatomical and metabolic responses to waterlogging and salinity in *Spartina alterniflora* and *S. patens* (Poaceae). *American Journal of Botany, Columbus*, 79(7):765-70, 1992.
- 57- NAIK, M.S.; ABROL, Y.P.; NAIR, T.V.R. & RAMARAO, C.S. Nitrate assimilation - its regulation and relationship to reduced nitrogen in higher plants - Review, *Phytochemistry, Elmsford*, 21(3):495-504, 1982.
- 58- NEWSOME, R.D.; KOZLOWKI, T.T. & TANG, Z.C. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Canadian Journal of Botany, Canadá*, 60(9):1688-95, Sept. 1982.

- 59- OGBONNAYA, C.I.; NWALOZIE, M.C. & NWAIGBO, L.C. Growth and wood propertie of *Gmelina arborea* (verbanaceae) seedlings grown under five soil moisture regimes. *American Journal of Botany*, Columbus, 79(2):128-32, Feb. 1992.
- 60- OLIEN, W.C. Effects of seasonal soil waterlogging on vegetative growth and fruiting of apples trees. *Journal American Society Horticultural Science*, Virginia, 112(2):209-14, Mar. 1987.
- 61- OLIVEIRA, L.E.M. Crescimento e comportamento nutricional de cultivares de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) submetidas a níveis de alumínio. Viçosa, UFV, 1979. 50p. (Tese MS).
- 62- OLIVEIRA, L.E.M. Comportamento fisiológico de plantas de cana de açúcar (*Saccharum* sp) sob condições de deficiência hídrica: alterações da assimilação do nitrato e mobilização de açúcares. Campinas, UNICAMP. 1985. 126p. (Tese de Doutorado).
- 63- ——— & MAGALHÆES, A.C.N. Atividade da redutase de nitrato *in vivo* em folhas de cana-de-açúcar em função das variações nas condições de ensaio. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 24(4):437-43, Abr. 1989.

- 64- OSONUBI, O. & OSUNDINA, M.A. Stomatal responses of woody seedlings to flooding in relation to nutrients status in leaves. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 38(192):1166-73, July 1987.
- 65- PALLAS, J.E. & KAYS, S.J. Inhibition of photosynthesis by ethylene - a stomatal effect. *Plant Physiology*, Rockville, 70(2):598-01, Aug. 1982.
- 66- PAULA, J.L. de, Anatomia de *Euterpe oleracea* Mart. (*Palmae da Amazônia*), *Acta Amazônica*, Manaus, 5(3):265-78, 1975.
- 67- PEZESHKI, S.R. & CHAMBERS, J.L. Variation in flood-induced stomatal and photosynthetic responses of three bottomland tree species. *Forest Science*, Bethesda, 32(4):914-23, Dec. 1986.
- 68- PLAUT, Z. The effect of soil moisture tension and nitrogen supply on nitrate reduction and accumulation in wheat seedlings. *Plant and Soil*, Dordrecht, 38:81-94, 1973.
- 69- PONNAMPERUMA, F.N. Effects of flooding on soils. IN: KOZLOWSKI, T.T., ed. *Flooding and plant growth*. Orlando, Academic Press, 1984. p.9-45.
- 70- RADIN, J.W. In vivo assay of nitrate reductase in cotton leaf discs. *Plant Physiology*, Rockville, 51(1):332-6, 1973.

- 71- REGGIANI, R.; BRAMBILLA, I. & BERTANI, A. Effect of exogenous nitrate anaerobic metabolism in excised rice roots. II. Fermentative activity and adenylic energy charge. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 36(172):1698-04, Nov. 1985a.
- 72- _____ ; _____ & _____. Effect of exogenous nitrate anaerobic metabolism in excised rice roots. I. Nitrate reduction and pyridine nucleotide pools. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 36(169):1193-9, Aug. 1985b.
- 73- REGGIANI, R.; CANTU', C.A.; BRAMBILLA, I. & BERTANI, A. Accumulation and interconversion of amino acids in rice roots under anoxia. *Plant Cell Physiology*, Japan, 29(6):981-7, Sept. 1988.
- 74- ROBERTS, J.K.M.; CALLIS, J.; WEMMER, D.; WALBOT, V. & JARDETSKY, O. Mechanism of cytoplasmatic pH regulation in hypoxic maize roots tips and its role in survival under hypoxia. *Pro. Nat. Acad. Sci USA*, 81:3379-83, 1984.
- 75- SAGLIO, P.H.; DREW, M.C. & PRADET, A. Metabolic acclimation to anoxia induced by low (2-4 KPa partial pressure) oxygen pretreatment (hypoxia) in root tips of *Zea mays*. *Plant Physiology*, Rockville, 86(1):61-6, Jan. 1988.

- 76- SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; BRADSTREET, E.D. & HEMMINGSEN, E.A. Sap pressure in vascular plants. *Science*, Washington, 148(3668):339-46, Apr. 1965.
- 77- SENA GOMES, A.R. & KOZLOWSKI, T.T. Physiological and growth response to flooding of seedlings of *Hevea brasiliensis*. *Biotropica*, Ohio, 20(4):286-93, Dec. 1988a. ↗
- 78- ——— & ———. Stomatal characteristics leaf waxes, and transpiration rates of *Theobroma cacao* and *Hevea brasiliensis* seedlings. *Annals of Botany*, Cambridge, 61(4):425-32, Apr. 1988b.
- 79- SHARKEY, T.D. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology, and rate limitations. *Botanic Review*, New York, 51(1):53-105, Jan./Mar. 1985.
- 80- SMIT, B.; STACHONIAK, M. & VAN, E.V. Cellular processes limiting leaf growth in plants under hypoxic roots stress. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 40(210):89-94, Jan. 1989.
- 81- SMITH, A.M. & Ap REES, T. Effects of anaerobiosis on carbohydrate oxidation by roots of *Pisum sativum*. *Phytochemistry*, Oxford, 18:1453-8, 1979a.
- 82- ——— & ———. Pathways of fermentation in the roots of marsh plants. *Planta*, Berlin, 146:327-34, 1979b.

- 83- SRIVASTAVA, H.S. Regulation of nitrate reductase activity in higher plants. *Phytochemistry*, Oxford, 19(5): 725-33, 1980.
- 84- STREETER, J.G. & THOMPSON, J.F. Anaerobic accumulation of γ -aminobutyric acid and alanine in radish leaves (*Raphanus sativus* L.). *Plant Physiology*, Rockville, 49(1):572-8, Jan. 1971.
- 85- TANG, Z.C. & KOZLOWSKI, T.T. Ethylene production and morphological adaption of woody plants to flooding. *Canadian Journal of Botany*, Canada, 62(8):1659-64, Aug. 1984.
- 86- THOMPSON, J.F.; STEWART, G.R. & MORRIS, G.J. Changes in amino acid content of excised leaves during incubation. I. The effect of water content of leaves and atmospheric oxygen level. *Plant Physiology*, Rockville, 41(1):1578-84, Jan. 1966.
- 87- TOPA, M.A. & McLEOD, K.W. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, 68(3):540-50, Nov. 1986a.

- 88- TOPA, M.A. & McLEOD, K.W. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. II. Changes in tissue nutrient concentration and net acquisition. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, 68(3):532-9, Nov. 1986b.
- 89- TRIPEPI, R.R. & MITCHELL, C.A. Metabolic response of river birch and european birch roots to hipoxia. *Plant Physiology*, Rockville, 76(1):31-5, Sept. 1984a.
- 90- ——— & ——— Stem hypoxic and root respiration of flooded maple and birch seedlings. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, 60(4):567-71, Apr. 1984b.
- 91- TSUKAHARA, H. & KOZLOWSKI, T.T. Effects of flooding and temperature regime on growth and stomatal resistance of *Betula platyphylla*, var. *japonica* seedlings. *Plant and Soil*, Dordrecht, 92(1):103-12, 1986.
- 92- VOESENECK, L.A.C.J.; BLOM, C.W.P.M. & POWELS, R.H.W. Root and shoot development of *Rumex* species under waterlogged conditions. *Canadian Journal of Botany*, Canadá, 67(6):1865-69, June 1989.
- 93- VU, J.C.V. & YELENOSKI, G. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, 81(1):7-14, Jan. 1991.

- 94- WAMPLE, R.L. & BENLEY, J.D. Proline accumulation in flooded and wilted sunflower and the effects of benzyladenine and abscisic acid. *Canadian Journal of Botany, Canada*, 53(23):2893-96, Dec. 1975.
- 95- WEBB, I. & ARMSTRONG, W. The effects of anoxia and carbohydrates the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots. *Journal of Experimental Botany, Oxford*, 34(142):579-03, May 1983.
- 96- YAMAMOTO, F. & KOZLOWSKI, T.T. Effects of flooding, tilting of stem and ethrel application on growth, stem anatomy and ethylene production of *Pinus densiflora* seedlings. *Journal of Experimental Botany, Oxford*, 38(187): 293-310, Feb. 1987.

APÊNDICE

QUADRO 1A: Nomes científicos e vulgares das espécies encontradas na área de depleção durante as observações de 1990 e 1991.

FAMILIA/ESPECIE	NOME POPULAR
AMARANTHACEAE	
<i>Amaranthus deflexus</i> L.	Caruru
<i>Amaranthus lividus</i> L.	Caruru
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Caruru
BORRAGINACEAE	
<i>Heliotropium indicum</i> L.	Crista-de-galo
CARYOPHYLLACEAE	
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd.	mastruço-do-brejo
COMPOSITAE	
<i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) O.Kuntze	carrapichinho
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	macela amarela
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	mentrasto
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	alecrim-de-campo
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	carqueja
<i>Emilia sonchifolia</i> DC.	serralha
<i>Erechtites hieracifolia</i> (L.) Rafin.	caruru amargoso
<i>Erigeron bonariensis</i> L.	buva
<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Weld.	meloso
<i>Gamochaeta</i> sp.	
<i>Gnaphalium purpureum</i> (L.)	macela
CYPERACEAE	
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B. Clarke	alecrim-da-praia
EUPHORBIACEAE	
<i>Croton glandulosus</i> (L.) Muell.	gervão-branco
<i>Euphorbia prostata</i> Ait.	quebra-pedra
<i>Phyllanthus corcovadensis</i> Muell.	quebra-pedra
GRAMINEAE	
<i>Axonopus fisifolius</i>	
<i>Digitaria ciliares</i> (Retz.) Koel.	capim colchão
<i>Eragrostis prolifera</i>	
<i>Melinis minutiflora</i> Beauv.	capim-gordura
<i>Paspalum paniculatum</i> L.	capim-amargoso
<i>Setaria geniculata</i> (Lam.) Beauv.	capim rabo-de-raposa
LYTHRACEAE	
<i>Cuphea</i> sp.	sete-sangrias
MALVACEAE	
<i>Sida</i> sp.	guanxuma

Cont...

POLYGALACEAE

Polygala bracteata

Polygala paniculata L.

barba-de-são-pedro

POLYGONACEAE

Polygonum acuminatum H.B.K.

erva-de-bicho

RUBIACEAE

Borreria sp.

poaia

SCROPHULARACEAE

Scoparia dulcis L.

vassourinha-doce

SOLANACEAE

Solanum aculeatissimum Jacq.

joá-bravo

UMBELLIFERAE

Gentella asiatica Urban.

cairussu

XYRIDACEAE

Xyris sp.

botão-de-ouro.

Quadro 2A: Resumo da análise de variância para o incremento em altura das espécies cultivadas em solo, areia e hidroponia em diferentes disponibilidades de oxigênio no meio de cultivo.

ESPÉCIE	DIAS APÓS INDUÇÃO DO ESTRESSE GASOSO	QUADRADOS MÉDIOS		
		SOLO	AREIA	HIDROPONIA
Pinha-do-brejo	15	0.600	0.281*	0.535
	35	0.383	0.471*	0.709
	60	0.422*	0.893	
Óleo-copaíba	15	2.104	1.570	1.669
	35	2.414	2.745	1.513
	60	3.181	2.777	
Uva-do-japão	15	0.586	1.545**	2.249
	35	1.778	3.731**	47.115
	60	15.349	18.695**	

*,** - Significativo pelo teste de F ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Quadro 3A: Resumo da análise de variância para o incremento em diâmetro do caule das espécies cultivadas em solo, areia e hidroponia em diferentes disponibilidades de oxigênio no meio de cultivo.

ESPÉCIE	DIAS APÓS INDUÇÃO DO ESTRESSE GASOSO	QUADRADOS MÉDIOS		
		SOLO	AREIA	HIDROPONIA
Pinha-do-brejo	15	0.000	0.000	0.000
	35	0.000*	0.000	0.001
	60	0.000**	0.000	
óleo-copaíba	15	0.000	0.000	0.000
	35	0.000	0.000	0.000
	60	0.000**	0.001	
Uva-do-japão	15	0.000	0.000	0.000
	35	0.000	0.000**	0.008
	60	0.001	0.001**	

*,** - Significativo pelo teste de F ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Quadro 4A: Resumo da análise de variância para o incremento no número de folhas das espécies cultivadas em solo, areia e hidroponia em diferentes disponibilidades de oxigênio no meio de cultivo.

ESPÉCIE	DIAS APÓS INDUÇÃO DO ESTRESSE GASOSO	QUADRADOS MÉDIOS		
		SOLO	AREIA	HIDROPONIA
Pinha-do-brejo	15	0.400	0.533	1.133
	35	0.850	0.333	0.333
	60	0.850	0.150	
Óleo-copaíba	15	3.100	2.750	14.200*
	35	53.350	32.550	13.533
	60	54.500	19.533*	
Uva-do-japão	15	0.150	0.133**	11.550
	35	5.900	3.350**	49.483
	60	14.000	17.350**	

*,** - Significativo pelo teste de F ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Quadro 5A. Resumo da análise de variância para o crescimento em altura e em diâmetro do caule nas espécies cultivadas em diferentes disponibilidades de oxigênio no substrato.

Altura	Dias Apos o Início do Estresse								
	0	7	14	21	28	35	42	49	55
Sesbania	5,993	4,501	4,174	4,657	5,451*	5,458**	7,729**	8,604**	13,719**
Inga	6,332	9,314	9,242	16,468*	18,363*	13,127**	20,753**	30,301**	33,910**
Seringueira	2,257	2,776	2,715	3,032	2,959	3,751*	6,178*	8,960*	12,031*
Ameixa	0,165	0,019	0,053	0,085	0,201	0,249*	0,588*	0,515**	0,455**
Jacaranda	0,396	0,568	0,429	0,381	1,422	1,188	1,342	1,075	3,969*
Acai	1,000	1,042	1,002	1,321	1,288	2,390	3,935	4,551	6,250
Sesbania	0,044	0,025*	0,089*	0,018*	0,061*	0,027	0,009*	0,058	0,005**
Inga	0,137	0,053	0,126	0,124	0,075*	0,332*	0,420*	0,364*	0,335**
Seringueira	0,223	0,129	0,117	0,117	0,110	0,027	0,022	0,088	0,108
Ameixa	0,187	0,119	0,047	0,051	0,042	0,036	0,018*	0,006**	0,084*
Jacaranda	0,012*	0,021	0,011	0,029	0,036	0,051	0,045	0,013	0,071
Acai	0,113	0,109	0,110	0,205	0,141	0,041	0,029	0,052	0,177

*, ** - Significativo pelo teste de F ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

Quadro 7A. Resumo da análise de variância para condutância estomática e temperatura foliar das espécies cultivadas em diferentes disponibilidades de oxigênio no substrato.

ESPECIES	Dias após o Início do Estresse	QUADRADRO MÉDIO COND. ESTOMÁTICA TRANSPIRAÇÃO T. FOLIAR		
		15	30	48
SESBANIA	15	9.908,320	4,056	0,155*
	30	8.433,458	3,761	1,485
	48	2.385,885*	2,427*	0,068*
INGÁ	15	575,458**	0,270**	0,075
	30	2.155,815*	1,239*	0,051*
	48	1.890,412**	1,390**	0,103**
SERINGUEIRA	15	2.781,663**	1,446**	0,810*
	30	1.210,621*	0,722*	0,063
	48	468,110	0,332	0,058*
AMEIXA	15	1.389,862*	0,942*	0,055*
	30	74,377**	0,014**	0,018
	48	2.610,803	1,344	0,095
JACARANDA	15	878,090**	0,634**	0,418
	30	5.899,797	4,943	0,310
	48	710,068**	0,403**	0,088
ACAI	15	2.704,300	1,658	1,071
	30	2.054,324*	2,169*	0,077**
	48	2.236,952*	2,302*	0,281*
	15	1.574,380**	1,055**	0,037*
	30	1.577,488	1,600	0,370
	48	155,223*	0,244*	0,675
	15	317,840**	0,416*	0,048
	30	1.027,458	0,988	0,235
	48			

*** - Significativo pelo teste de F ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.