

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
CAMPUS DE ENGENHARIAS E CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
PRODUÇÃO VEGETAL

JOICY LIMA BARBOSA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**VARIAÇÕES DIURNAS DAS TROCAS GASOSAS, EFICIÊNCIA DO
FOTOSSISTEMA II E ACUMULAÇÃO DE OSMOPROTETORES EM
TABEBUIA AUREA (BIGNONIACEAE) SUBMETIDA AO ESTRESSE POR
ALAGAMENTO**

Rio Largo – AL

2021

JOICY LIMA BARBOSA

VARIAÇÕES DIURNAS DAS TROCAS GASOSAS, EFICIÊNCIA DO
FOTOSSISTEMA II E ACUMULAÇÃO DE OSMOPROTETORES EM *TABEBUIA*
AUREA (BIGNONIACEAE) SUBMETIDA AO ESTRESSE POR ALAGAMENTO

Dissertação de mestrado apresentada à Coordenação
do Programa de Pós-Graduação em Agronomia:
Produção Vegetal, CECA/UFAL, como requisito
parcial para obtenção do título de Mestre em
Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Costa Justino

Rio Largo – AL

2021

Catálogo na Fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Campus de Engenharias e Ciências Agrárias
Bibliotecário Responsável: Erisson Rodrigues de Santana - CRB4 - 1512

B238v Barbosa, Joicy Lima.

Variações diurnas das trocas gasosas, eficiência do fotossistema ii e acumulação de osmoprotetores em tabebuia aurea (bignoniaceae) submetida ao estresse por alagamento. / Joicy Lima Barbosa. – 2021.

91 f.: il.

Orientador(a): Gilberto Costa Justino.

Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Área de concentração: Produção Vegetal, Campus de Engenharias e Ciências Agrárias, Universidade Federal de Alagoas. Rio Largo, 2025.

Inclui bibliografia

1. Tolerância a hipóxia. 2. Craibeira. 3. Fotossíntese. 4. Fluorescência da clorofila.5. Osmorreguladores. I. Título.

CDU: 635.652

TERMO DE APROVAÇÃO

JOICY LIMA BARBOSA

(Matrícula 2019105430)

**“VARIAÇÕES DIURNAS DAS TROCAS GASOSAS, EFICIÊNCIA DO FOTOSSISTEMA
II E ACUMULAÇÃO DE OSMOPROTETORES EM *TABEBUIA AUREA*
(BIGNONIACEAE) SUBMETIDA AO ESTRESSE POR ALAGAMENTO”**

Dissertação apresentada e avaliada pela banca examinadora em trinta e um de agosto de 2021, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia, área de concentração em Produção Vegetal do Programa de Pós-Graduação em Agronomia “Produção Vegetal” do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS.

Documento assinado digitalmente
 Gilberto Costa Justino
Data: 27/01/2022 08:04:10-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof. Dr. Gilberto Costa Justino
Presidente

Documento assinado digitalmente
 Lauricio Endres
Data: 26/01/2022 16:34:48-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof. Dr. Laurício Endres
Membro



Dra. Claudiana Moura dos Santos
Membro

Rio Largo – AL

Agosto – 2021

Ofereço

À Deus, pela constante presença em minha vida;

As minhas avós queridas, (*in memoriam*) que sempre foram motivo de inspiração;

À minha mãe, pelo exemplo de vida, incentivo, força e conduta em me fazer acreditar que com muito esforço e força de vontade conseguimos mudar o nosso destino!

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus, que me deu o dom da vida e me abençoa todos os dias com o seu amor infinito.

A minha família, em especial a minha mãe, Damiana Alves de Lima, pelo amor incondicional, pelo exemplo de vida, por ter me ensinado valores importantes, contribuindo assim com a minha educação. Que sempre acreditou no meu potencial e nunca negou uma palavra de incentivo. Por essa razão, gostaria de dedicar e reconhecer a vocês, minha imensa gratidão. Eu amo vocês.

À Universidade Federal de Alagoas, pela oportunidade, honra e realização do sonho em me tornar Mestre em Agronomia.

A Coordenação de Pessoal de Ensino Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia do CECA/UFAL, que dedicaram seu tempo e sua sabedoria, para que minha formação acadêmica fosse um aprendizado de vida.

Ao orientador Prof. Dr. Gilberto Costa Justino, pela oportunidade concedida, assistência, ensinamentos, apoio e tempo dedicado durante este trabalho.

Ao técnico do laboratório de Fisiologia Vegetal, Paulo, pelas contribuições nas análises e por todo auxílio prestado.

Agradecimento especial aos meus amigos que conquistei, os amigos de Laboratório de Fisiologia Vegetal que contribuíram na instalação, condução dos experimentos e análises laboratoriais, Arthur Gomes, Lennon Kledson, Natália, Dayse, Edite, Marcelo, Sandra, Jhullyane. Gratidão a todos!

A um companheiro de longa data, Thiago Pimenta, por toda paciência, compreensão, por me ajudar muitas vezes a achar soluções quando elas pareciam não aparecer, me dando força e apoio para vencer essa etapa da vida acadêmica.

Enfim, a todos que fizeram parte desta longa e salutar jornada, que me ajudaram diretamente ou indiretamente, que mesmo não citadas aqui, merecem todo meu respeito e agradecimento.

Meu muito obrigado!

“Nossa história não estará pelo avesso assim, sem final feliz, teremos coisas bonitas pra contar e até lá vamos viver, temos muito ainda por fazer, não olhe pra trás, o mundo começa agora, apenas começamos”.

(Renato Russo)

RESUMO

As mudanças climáticas globais são responsáveis por grandes variações no regime de precipitação, aumentando a possibilidade de chuvas não uniformes e excessivas, ocasionando as inundações. Dessa forma, o estudo do comportamento fisiológico e bioquímico das plantas, frente a essas condições, pode ser considerado um relevante indicador ecológico das adaptações das espécies vegetais, bem como, amparar projetos de recuperação de áreas degradadas. Nesse sentido, objetivou-se qualificar e quantificar a tolerância em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao estresse por alagamento, através das variações diurnas nas trocas gasosas, eficiência do fotossistema II e acumulação de osmoprotetores. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), com os tratamentos dispostos em um esquema fatorial (2 x 12), com cinco repetições. No primeiro fator avaliou-se os regimes hídricos: (1) controle, em que as plantas foram cultivadas sob capacidade de campo, sendo diariamente hidratadas, durante todo o experimento; (2) alagado, em que as plantas foram submetidas ao alagamento do solo. O alagamento das plantas foi induzido em vasos inundados por uma lâmina de 2 a 3 cm de água acima do solo, por seis dias, quando foram drenadas, e mantidas em capacidade de campo e a recuperação das plantas acompanhada até o quarto dia após a drenagem da água do solo. Para o segundo fator, foram consideradas as medidas fisiológicas ao longo do dia, num total de 12 avaliações de trocas gasosas, eficiência máxima e efetiva do fotossistema II. O potencial hídrico foliar e o índice de teor de clorofila foram determinados ao meio dia, todos os dias. As folhas foram coletadas para determinação de pigmentos fotossintéticos e para análises posteriores de aminoácidos, proteínas, prolina e açúcares solúveis totais. O alagamento do solo reduziu as taxas fotossintéticas, condutância estomática, concentração intracelular de CO₂, transpiração, eficiência no uso da água, eficiência máxima (*FV/FM*) e efetiva (*Yield*) do fotossistema II no sexto dia de estresse, porém, as plantas se recuperaram após quatro dias de supressão do estresse. Além disso, no sexto dia de experimento foi constatado que o estresse por alagamento nas plantas de *Tabebuia aurea* reduziu significativamente os aminoácidos e aumentou os níveis de prolina e açúcares solúveis. O alto acúmulo de osmoprotetores celulares em plantas são uma estratégia evolutiva importante para a sobrevivência em ambientes sob estresse, uma vez que, esses compostos possuem a capacidade de regulação do equilíbrio osmótico nas plantas, mantendo a pressão de turgor celular através da osmorregulação. Além disso, estabilizam as estruturas celulares e enzimas, agem como sinais metabólicos e eliminam as espécies reativas de oxigênio produzidas sob condições estressantes celular. Por outro lado, o alagamento não afetou o potencial hídrico foliar, índice Spad, proteínas e pigmentos fotossintéticos em plantas de *Tabebuia aurea*. Portanto, as respostas apresentadas pelas plantas de *Tabebuia aurea*, através das trocas gasosas, aminoácidos, prolina e açúcares, indicam que a mesma pode sobreviver durante curtos períodos de alagamento do solo e que apresenta boa recuperação das trocas gasosas pós-alagamento. O acúmulo dos osmoprotetores, como a prolina e açúcares solúveis em *Tabebuia aurea* no período de alagamento do solo, são potenciais mecanismos de aclimação e tolerância ao alagamento nessas plantas. Essas características são indicativos de que plantas jovens de *Tabebuia aurea* são capazes de sobreviver durante curtos períodos de tempo em solo alagado.

Palavras-chave: Tolerância a hipóxia; Craibeira; Fotossíntese; Fluorescência da clorofila *a*; Osmorreguladores.

ABSTRACT

Global climate changes are responsible for large variations in the precipitation regime, increasing the possibility of non-uniform and excessive rainfall, causing floods. In this way, the study of plants' physiological and biochemical behavior, in the face of these conditions, can be considered a relevant ecological indicator of plant species adaptation as well as supporting projects for degraded area recovery. In this regard, the objective was to qualify and quantify tolerance in young *Tabebuia aurea* plants subjected to flooding stress, through diurnal variations in gas exchange, photosystem II efficiency and osmoprotectant accumulation. The experimental design used was completely randomized (DIC), with treatments arranged in a factorial scheme (2 x 12), with five replications. In the first factor, the water regimes were assessed: (1) control, in which plants were cultivated under field capacity, being daily hydrated throughout the experiment; (2) flooded, in which plants were subjected to soil flooding. Plant flooding was induced in vases flooded by a water depth of 2 to 3 cm above the ground for six days, when they were drained and maintained at field capacity, and plant recovery was monitored until the fourth day after draining the water from the soil. For the second factor, physiological measurements throughout the day were considered, in a total of 12 assessments of gas exchange, maximum and effective photosystem II efficiency. Leaf water potential and chlorophyll content index were determined at noon every day. Leaves were collected for the determination of photosynthetic pigments and for further analysis of amino acids, proteins, proline and total soluble sugars. Soil flooding reduced photosynthetic rates, stomatal conductance, intracellular CO₂ concentration, transpiration, water use efficiency, maximum (FV/FM) and effective (Yield) photosystem II efficiency on the sixth day of stress, but the plants recovered after four days of stress suppression. Furthermore, on the sixth day of the experiment, it was found that flooding stress in *Tabebuia aurea* plants significantly reduced amino acids and increased levels of proline and soluble sugars. The high cellular osmoprotectant accumulation in plants is an important evolutionary strategy for survival in environments under stress, since these compounds have the ability to regulate osmotic balance in plants, maintaining cell turgor pressure through osmoregulation. Moreover, they stabilize cellular structures and enzymes, act as metabolic signals, and scavenge reactive oxygen species produced under stressful cellular conditions. On the other hand, flooding did not affect leaf water potential, Spad index, proteins and photosynthetic pigments in *Tabebuia aurea* plants. Therefore, the responses presented by *Tabebuia aurea* plants, through gas exchange, amino acids, proline and sugars, indicate that it can survive during short periods of soil flooding and that it presents good recovery of post-flooding gas exchanges. Osmoprotectant accumulation, such as proline and soluble sugars in *Tabebuia aurea* during the period of soil flooding, is potential mechanism of acclimatization and tolerance to flooding in these plants. These characteristics indicate that young *Tabebuia aurea* plants are capable of surviving for short periods of time in flooded soil.

Keywords: Hypoxia Tolerance; *Craibeira*; Photosynthesis; Chlorophyll A Fluorescence; Osmoprotectants.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPÍTULO I

Figura 1. Hábito arbóreo, folhas, flores e frutos de plantas de *Tabebuia aurea*.....21

CAPÍTULO II

Figura 1: Variação média das variáveis microclimáticas no interior da casa de vegetação durante o período do experimento; (A) temperatura média e umidade relativa do ar, (B) radiação média e (C) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar), durante os dez dias de experimento. (D) Temperatura média e umidade relativa do ar, (E) radiação média e (F) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar), entre as 06:00 e 17:30 horas.....51

Figura 2: Variação diária das variáveis microclimáticas no interior da casa de vegetação durante os dias de coleta (1°; 6° e 10° dia); (A) temperatura diária e (B) umidade relativa do ar, (C) radiação diária e (D) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar), entre as 06:00 e 17:30 horas.....52

Figura 3. Médias diárias das taxas fotossintéticas em folhas de plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento e após a drenagem durante 10 dias em casa de vegetação (médias de cinco repetições por tratamento).....53

Figura 4. Taxa de assimilação de CO₂ - A, (Figuras A, B e C), condutância estomática - *g_s*, (Figuras D, E e F), transpiração - *E*, (Figuras G, H e I) e concentração intracelular de CO₂ - *C_i*, (Figuras J, K e L), no 1° e 6° dia de estresse por alagamento e 4° dia de recuperação (pós-alagamento) - 10° dia de experimento, respectivamente, ao longo do dia, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (controle e alagado).....60

Figura 5. Eficiência instantânea do uso da água - EiUA, no 1° dia (A e B), no 6° dia de estresse por alagamento (C) e 4° dia de recuperação (pós-alagamento) - 10° dia de experimento (D). Eficiência intrínseca do uso da água - EIUA, no 1° dia (E e F), no 6° dia de estresse por alagamento (G), e 4° dia de recuperação (pós-alagamento) - 10° dia

de experimento (H), de coletas ao longo do dia, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (controle e alagado).....63

Figura 6. Eficiência fotoquímica máxima – Fv/Fm e eficiência fotoquímica efetiva do PSII – (Yield), no 1° dia (A e D), no 6° dia de estresse por alagamento (B e E) e no 4° dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento (C e F), respectivamente, de coletas ao longo do dia, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (controle e alagado).....64

Figura 7: Potencial hídrico foliar (ψ_w foliar), no 1° dia e no 6° dia de estresse por alagamento e no 4° dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento, respectivamente, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (controle e alagado).....68

Figura 8: Teores de osmoprotetores: proteína (A), aminoácidos totais (B), prolina (C), e açúcares solúveis totais (D), no 1° dia e no 6° dia de estresse por alagamento e no 4° dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento, respectivamente, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (controle e alagado).....69

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II

- Tabela 1.** Caracterização físico-química do solo utilizado no experimento.....49
- Tabela 2.** Resumo da análise de variância para taxa de assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*G_s*), transpiração (*E*), concentração intracelular de CO₂ (*C_i*), eficiência instantânea de uso da água (*E_iUA*), a eficiência intrínseca do uso da água (*E_IUA*), eficiência quântica potencial do fotossistema II (*FV/FM*) e a eficiência quântica efetiva do PSII (*Yield*), em plantas jovens de *Tabebuia aurea* controle e submetidas ao alagamento, no primeiro dia de tratamento.....57
- Tabela 3.** Resumo da análise de variância para taxa de assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*g_s*), transpiração (*E*), concentração intracelular de CO₂ (*C_i*), eficiência instantânea de uso da água (*E_iUA*), a eficiência intrínseca do uso da água (*E_IUA*), eficiência quântica potencial do fotossistema II (*FV/FM*) e a eficiência quântica efetiva do PSII (*Yield*), em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento, no sexto dia de tratamento.....58
- Tabela 4.** Resumo da análise de variância para taxa de assimilação de CO₂ (*A*), condutância estomática (*g_s*), transpiração (*E*), concentração intracelular de CO₂ (*C_i*), eficiência instantânea de uso da água (*A/E*), eficiência intrínseca do uso da água (*A/g_s*), eficiência quântica potencial do fotossistema II (*FV/FM*) e eficiência quântica efetiva do PSII (*Yield*), em plantas jovens de *Tabebuia aurea* com quatro dias de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento, respectivamente.....59
- Tabelas 5.** Tabela de médias para Clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totais, razão clorofila *a/b* e carotenoides, em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento no primeiro dia (1°), sexto dia (6°), e no quarto dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento, respectivamente.....66
- Tabelas 6.** Resumo da análise de variância para Clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totais, razão clorofila *a/b* e carotenoides, em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento no primeiro dia (1°), sexto dia (6°), e no quarto dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento, respectivamente.....66

Tabelas 7. Resumo da análise de variância para potencial hídrico foliar (ψ_w foliar), índice Spad, proteínas, aminoácidos totais, prolina e açúcares solúveis totais, em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento no primeiro dia (1^o), sexto dia (6^o) e no quarto dia de recuperação (pós-alagamento) – 10^o dia de experimento, respectivamente.....67

LISTA DE APÊNDICES**CAPÍTULO II**

Apêndice 1. Curva de resposta à luz e ao CO ₂ , realizadas nas plantas antes do início do experimento, utilizando-se o sistema de fotossíntese portátil (modelo LI 6400 XT, LiCor), IRGA.....	92
---	----

LISTA DE SIGLAS E SÍMBOLOS

Sigla/símbolo	Descrição	Unidade
A	Taxa fotossintética	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
pH	Potencial hidrogeniônico	
P	Fósforo	
K ⁺	Potássio	
Na ⁺	Sódio	
H ⁺ + Al ⁺³	hidrogênio + alumínio	
Al ⁺³	Alumínio	
Ca ⁺²	Cálcio	
Mg ⁺²	Magnésio	
CTCe	Capacidade de troca de cátions efetiva	
CTCt	Capacidade de troca de cátions total	
M.O	Matéria orgânica	
Sat	Saturação	
Carot	Carotenoides	$\text{nmol g}^{-1} \text{MF}$
Chl a	Clorofila a	$\text{mg g}^{-1} \text{MF}$
Chl b	Clorofila b	$\text{mg g}^{-1} \text{MF}$
Chl t	Clorofila total	$\text{nmol g}^{-1} \text{MF}$
Ci	Concentração intracelular de CO ₂	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
DPVfolha-ar	Déficit de pressão de vapor entre a folha e o ar	KPa
E	Transpiração	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
EiUA	Eficiência intrínseca no uso da água	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
EUA	Eficiência instantânea no uso da água	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
EROs	Espécies reativas de oxigênio	
Fv/Fm	Eficiência fotoquímica máxima do PSII	Unidade relativa
gs	Condutância estomática	$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
IRGA	(infrared gas analyzer) analisador de gás por infravermelho	
SPAD	(Soil Plant Analysis Development); indica o índice relativo de clorofila	Unidade relativa
◆	Plantas alagadas	
○	Plantas controle	

SUMÁRIO

LISTA DE APÊNDICES	xiii
CAPÍTULO II	xiii
CAPÍTULO I.....	17
1. INTRODUÇÃO GERAL	17
2. OBJETIVO.....	19
3. REVISÃO DE LITERATURA	20
3.1 Aspectos gerais e importância econômica da <i>Tabebuia aurea</i>	20
3.2 Efeitos do alagamento do solo sobre as plantas	22
3.3 Estratégias de tolerância contra o estresse por alagamento	25
REFERÊNCIAS	31
CAPÍTULO II	46
RESUMO:	46
ABSTRACT.....	47
1. INTRODUÇÃO	48
2. MATERIAL E MÉTODOS	50
2.1 Condução do experimento e delineamento experimental	50
2.3 Análises fisiológicas.....	54
2.3.1 Trocas gasosas das folhas.....	54
2.3.2 Análise da Eficiência fotoquímica do PSII	54
2.3.3 Potencial hídrico foliar	55
2.3.4 Intensidade de verde (SPAD).....	55
2.4 Análises bioquímicas	55
2.4.1 Quantificação dos Pigmentos Fotossintéticos	55
2.4.2 Extração de osmoprotetores	55
2.4.2.1 Quantificação de açúcares solúveis totais	56
2.4.2.2 Quantificação de aminoácidos livres totais.....	56

2.4.2.3 Quantificação de prolina foliar livre	57
2.4.2.4 Quantificação de proteínas	57
2.5 Análises estatísticas.....	58
3. RESULTADOS.....	58
3.1 Trocas gasosas das folhas.....	60
3.2 Eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II.....	65
3.3 Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD	66
3.4 Potencial hídrico foliar e osmoprotetores	68
4. DISCUSSÃO	70
5. CONCLUSÕES	79
REFERÊNCIAS	80

CAPÍTULO I

1. INTRODUÇÃO GERAL

O aquecimento global está fortemente associado às variações climáticas, aumentando a possibilidade de ocorrência de períodos atípicos de precipitação pluviométrica, promovendo assim chuvas não uniformes e excessivas, ocasionando inundações (FUKAO et al., 2019). No período de 2005 a 2015, as inundações foram consideradas o terceiro desastre natural mais devastador, ficando atrás apenas das secas e dos desastres meteorológicos, se tornando cada vez mais frequentes em todo o mundo (FAO, 2018). Atualmente, as frequentes inundações tem sido um dos principais fatores de estresse abiótico em diferentes lugares do mundo, influenciando assim, a estrutura das comunidades vegetais (WITTMANN et al. 2017; WMO, 2021).

Em situações de saturação hídrica, a diminuição da disponibilidade de oxigênio molecular (O_2) na zona radicular gera uma condição de hipóxia (baixa disponibilidade de O_2) ou de anóxia, (completa ausência de O_2). Isso ocorre devido à baixa difusão do oxigênio na água, ocasionando deficiência na aeração das raízes, causando um decréscimo da absorção de água pelas plantas (de ARAÚJO et al., 2019).

As espécies de plantas submetidas a esse tipo de estresse podem sofrer uma série de distúrbios no seu metabolismo, promovendo reduções significativas no crescimento e desenvolvimento, tanto das raízes quanto da parte aérea, e murcha e/ou abscisão de folhas (RASHEED et al., 2018). Ainda, podem haver alterações no metabolismo das plantas, afetando a captação de macronutrientes, induzindo o fechamento estomático para limitar a perda de água, o que causa diminuição da atividade fotossintética (ZHANG et al., 2019). Esses eventos são precedidos por danos as clorofila devido ao comprometimento do fotossistema II (PSII) (IACONA et al., 2019), adicionalmente, em alguns casos, pode ocorrer à morte celular (ZHANG et al., 2019).

No entanto, com a passagem evolutiva, espécies tolerantes a inundações adquiriram uma gama de estratégias que as permitiram sobreviverem por períodos mais prolongados frente às condições de alagamento. Tais estratégias podem ativar mecanismos que incluem plasticidade fisiológica, metabólica e/ou em sua morfologia externa (SHARMA, 2018).

Considerando o crescente aumento de áreas degradadas sujeitas a inundações sazonais, torna-se importante a investigação da fisiologia de espécies arbóreas que possam ser utilizadas em trabalhos de reflorestamento, preservação ou recuperação ambiental para identificar características que contribuem para a tolerância aos estresses abióticos (PLOSCHUK et al., 2018). Além disso, dada à alta diversidade de espécies e diversidade de ambientes, é imprescindível o estudo do comportamento da planta, uma vez que, enquanto algumas espécies tolerantes conseguem sobreviver em condições de hipóxia durante toda a sua fase de crescimento, outras, mais sensíveis, morrem logo após o início da imposição do estresse (GIBBS; GREENWAY, 2003; PAROLIN, 2009; PAROLIN; WITTMANN, 2010; PAREEK et al., 2010; TAIZ; ZEIGER, 2010).

A *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore, pertencente à família Bignoniaceae, é uma espécie arbórea popularmente conhecida no Brasil como craibeira, caraíba, paratudo-do-campo, entre outros (PEREIRA, 2005). Possuindo comportamento cosmopolita, está distribuída geograficamente em diversas regiões brasileiras, como no Norte, Nordeste, Sudeste, Centro-oeste e Sul. Além disso, encontra-se compondo a flora de diversos biomas, tais como Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal (LOHMANN, 2020).

Devido ao elevado valor econômico de sua madeira, a *Tabebuia aurea* vem sendo bastante utilizada na construção civil, na confecção de ferramentas, de móveis e artigos esportivos, além disso, comumente usada na medicina popular. Apresentando rápido crescimento, é empregada na arborização de praças, em virtude da abundância de sua floração e pela sombra que proporciona, sendo também indicada para reflorestamentos (RAMOS et al., 2021).

A espécie *Tabebuia aurea* se desenvolve bem tanto em áreas com deficiência hídrica, como em áreas sujeitas à inundação periódica como as ocorrentes no Pantanal (LOHMANN, 2020). O desenvolvimento de estudos mais abrangentes da plasticidade fisiológica dessa espécie arbórea mediante uma pesquisa conjunta de suas características fisiológicas e bioquímicas torna-se necessária para melhor compreensão das respostas dessa planta ao estresse abiótico de alagamento temporário (da SILVA et al., 2019). Neste sentido, compreender como plantas jovens da espécie respondem a este tipo de estresse é bastante importante para diversificar informações que podem contribuir com os programas de revegetação, como o auxílio na escolha das espécies e do estágio de desenvolvimento para cada tipo de ambiente a ser revegetado, dada a flexibilidade da espécie as variações ambientais.

2. OBJETIVO

Verificar a tolerância em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao estresse por alagamento de curta duração

2.2. Objetivos específicos

- ✓ Avaliar o efeito do alagamento sobre as variáveis fisiológicas das plantas sob alagamento e a capacidade de recuperação;
- ✓ Monitorar as trocas gasosas e a eficiência fotoquímica diariamente em condições de alagamento e após a drenagem da água do solo;
- ✓ Analisar os efeitos do alagamento sobre o acúmulo de osmorreguladores em folhas sob estresse por alagamento;
- ✓ Avaliar o efeito do alagamento sobre o estado hídrico das plantas e a capacidade de recuperação após a drenagem da água do solo.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 Aspectos gerais e importância econômica da *Tabebuia aurea*

Tabebuia aurea (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S. Moore é uma espécie arbórea amplamente distribuída em todo o território brasileiro, abrangendo os estados de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e Goiás (LOHMANN, 2020). Na região nordeste sua maior prevalência se encontra nos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Piauí, Pernambuco, Rio Grande do Norte e Sergipe. A espécie está integrada em diversos biomas, como a Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal (LOHMANN, 2020).

Tabebuia aurea se desenvolve bem em áreas sujeitas à inundação periódica como o Pantanal. Essa região tem muitas formações vegetais que são cobertas quase que exclusivamente por uma única espécie, denominada de monodominância, ocupando assim extensas áreas. O paratidal é uma região conhecida como Pantanal de Miranda, uma formação inundada, onde exemplifica essa monodominância, ou seja, tem como uma única espécie arbórea dominante a *Tabebuia aurea* (SOARES; OLIVEIRA, 2009).

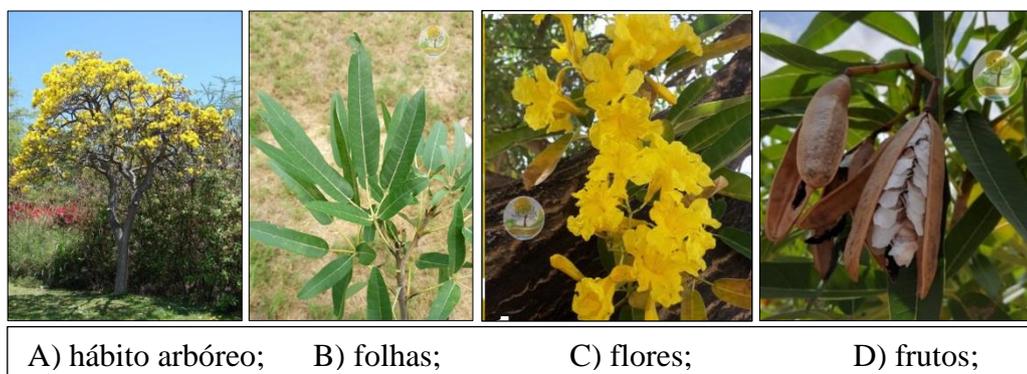
Pertencente à família Bignoniaceae, seu epíteto genérico “*Tabebuia*” deriva do tupi-guarani que pode ser traduzido como “madeira que flutua”, *aurea*, em função das flores douradas (ALMEIDA et al., 1998; SILVA JÚNIOR et al., 2005). Essa família possui 120 gêneros e 827 espécies disseminadas em regiões tropicais e subtropicais, com algumas em clima temperado. (CHAGAS JÚNIOR; CARVALHO; MANSANARES, 2010). No Brasil ocorrem aproximadamente 406 espécies, das quais 33 gêneros e 90 espécies estão presentes na Caatinga, tornando-se assim, o centro da diversificação para o grupo (LOHMANN, 2020). Segundo Gentry, (1990), essa família é a mais ecológica nos trópicos americanos e compõe um modelo para estudo da grande diversidade de plantas tropicais.

Descrita inicialmente como *Bignonia aurea*, *Handroanthus caraiba*, *Tabebuia caraiba*, *Tecoma aurea* e *Tecoma caraíba*, atualmente, é conhecida popularmente como craibeira, caraibeira, caraíba, caroba-do-campo, cinco-em-rama, cinco-folhas-do-campo, ipê-amarelo-do-cerrado, pau d’arco e paratudo (LOHMANN, 2020). A craibeira é hermafrodita e classificada como perenifólia ou semidecídua (decídua no Cerrado), heliófita e seletiva higrófila (seletiva xerófila no Cerrado). Ocorre de maneira esparsa em terrenos bem drenados no Cerrado e em agrupamentos quase homogêneos em solos muito úmidos. Atinge normalmente uma altura de 10 a 20 metros dependendo do ambiente (Figura 1A), com tronco tortuoso e coberto por uma casca grossa, de 30 a 40

cm de diâmetro. Apresenta folhas subsésseis, opostas, digitadas, compostas de 3 a 7 folíolos, e oblongas, de 18 a 28 cm de comprimento por 4 a 6 cm de largura (Figura 1B) (LORENZI, 2008).

A floração da espécie ocorre entre os meses de agosto a setembro e a frutificação de setembro a fevereiro. Devido a sua exuberância, as flores extremamente amarelas (Figura 1C) atraem abelhas e pássaros, principalmente beija-flores, que são importantes agentes polinizadores. Além disso, é muito utilizada para fins ornamentais e na arborização de ruas e praças, sendo ainda considerada a flor-símbolo do estado de Alagoas (MARTO; BARRICHELO; MULLER, 2006). Os frutos da craibeira (Figura 1D) são uma cápsula cilíndrica deiscente, oblongos, comprimidos, lepidotos, do tipo siliqua, e de parede delgada. Com cerca de 80 sementes, estas são arranjadas de forma superposta ao longo do septo, cujo tegumento apresenta diferentes colorações, conforme o estágio de maturação da semente. A dispersão ocorre pelo vento, que quando maduras, são espalhadas para aproximadamente cem a duzentos metros de distância, podendo levar de cinco a oito dias para germinar, se o ambiente estiver favorável (FERREIRA; CUNHA, 2000).

Figura 1 - *Tabebuia aurea*.



Fonte: CAMPINHOS; IKEMORI (1983, p.47-52).

Tabebuia aurea tem grande potencial para ser indicada para reflorestamento, principalmente de matas ciliares, por apresentar comportamento cosmopolita, que lhe confere uma alta plasticidade sob condições estressantes de seca e alagamento (CHOMITZ et al., 2005; SOARES; CASAGRANDE, 2008). É uma planta que possui importância madeireira, pois a mesma é de textura mediana e resistente, sendo assim usada na construção civil, carpintaria e produção de carvão, aplicação em vigamentos, móveis, esquadrias, cabos de ferramentas e diversos serviços (MAIA, 2012). Além disso, é uma espécie indicada na medicina popular para tratamento de vitiligo, manchas

na pele e antisséptico, como também contra anemia e doenças no fígado (MACEDO; FERREIRA, 2004; SOUZA; FERNANDES; PAZ, 2010; OLIVEIRA JÚNIOR; CONCEIÇÃO, 2010). Para diversas espécies de animais, é considerada uma importante fonte de recurso, pois estes se alimentam de flores, folhas e frutos e ainda utilizam ocos em troncos para nidificar (ALMEIDA et al., 1998; SILVA JÚNIOR et al., 2005).

O principal objetivo de qualquer que seja o programa de reflorestamento é o estabelecimento de uma área reflorestada autossustentável com a biodiversidade adequada (ENDRES et al., 2010; SOUZA et al., 2010). Portanto, o conhecimento dos aspectos fisiológicos e morfológicos das espécies a serem utilizados é fundamental para compreendermos os mecanismos bioquímicos envolvidos nos processos de estresse, principalmente por alagamento. Assim, a compreensão desses aspectos, que por sua vez são poucos estudados, fornecerá um maior acervo de informações a respeito desses mecanismos desenvolvidos pela craibeira, quando submetida a situações estressantes de alagamento do solo.

3.2 Efeitos do alagamento do solo sobre as plantas

Um dos grandes problemas que vem afetando as plantas, quanto aos seus processos metabólicos e, conseqüentemente, seu crescimento, desenvolvimento e o rendimento, tanto nativas quanto as agrônômicas, são os estresses abióticos. Vários são os tipos de estresses abióticos, no entanto, muitos ecossistemas terrestres, particularmente nos trópicos, estão sujeitos a episódios de inundações que podem durar horas, dias e até meses (VOESENEK et al., 2006).

A frequência de inundações está associada com as mudanças climáticas e influencia diretamente a estrutura das comunidades vegetais (WITTMANN et al., 2017). Em situação de alagamento ou encharcamento do solo, onde as raízes dos vegetais ficam total ou parcialmente submersas, a difusão de O_2 é 10.000 vezes menor na água do que no ar saturado, reduzindo a troca de oxigênio entre a atmosfera e o solo inundado, criando assim, um ambiente hipóxico ou anóxico (COLMER; PEDERSEN, 2008; KREUZWIESER; RENNENBERG, 2014).

Em áreas inundadas, as plantas precisam tolerar condições de hipóxia ou anóxia, caracterizadas como um ambiente que apresenta baixa disponibilidade de oxigênio no sistema radicular, ou a ausência total de oxigênio nas suas raízes, respectivamente (DALMOLIN, 2012). O encharcamento, além de ocasionar a redução ou extinção de oxigênio no solo, promove acúmulo de CO_2 , metano, etileno, gás sulfídrico (H_2S),

hidrogênio e redução nas taxas de respiração, passando assim, de respiração aeróbica para anaeróbica, devido à falta de aceptor final de elétrons. Os organismos anaeróbicos criam um meio extremamente redutivo, em que Fe_2^{++} , Mn_2^{++} , H_2S , S^{2+} , sulfitos, ácido láctico, entre outros, são tóxicos, ocorrendo mudanças no pH e no potencial redox do solo, bem como a substituição de azoto sob estas condições edáficas, que se tornam visivelmente limitadas (COLMER; VOESENEK, 2009). Além disso, à produção de ATP é reduzida e à incapacidade de executar processos bioquímicos é inevitável, levando finalmente à morte celular (VOESENEK et al., 2006).

O metabolismo anaeróbico utilizado pelas plantas que se encontram em situações de saturação hídrica possibilita a produção de energia mesmo que na ausência de oxigênio, mantendo suas taxas basais e garantindo sua sobrevivência (IRFAN et al, 2010). Em tais condições, a planta estimula a maior atividade das enzimas relacionadas ao metabolismo anaeróbico, tais como descarboxilase do piruvato, desidrogenase alcoólica e desidrogenase do lactato (BORELLA et al., 2014).

A fermentação é o mecanismo encontrado pelos vegetais em situação de alagamento, ou seja, na ausência de oxigênio, para controlar os seus níveis energéticos. Para dar continuidade a glicólise, a fermentação possui a capacidade de regenerar o NAD^+ . A glicólise não consegue continuar operando frente a essas condições, devido ao suprimento da célula em NAD^+ ser limitado e o mesmo se apresentar disponível em grande maioria no estado reduzido (NADH) (NELSON, 2006). Em tecidos hipóxicos/anóxicos, o conteúdo de piruvato aumenta, assim como o de enzimas glicolíticas. As enzimas fermentativas, piruvato descarboxilase (PDC), álcool desidrogenase (ADH) e lactato desidrogenase (LDH) são induzidas, pois, são essenciais para operar o ciclo glicolítico sobre condições anaeróbicas, porque elas reciclam NAD^+ , reduzindo piruvato a etanol e lactato, respectivamente. Além disso, atuam para compensar a baixa produção de ATP devido à inativação da fosforilação oxidativa (SAGLIO et al., 1999; SATO et al., 2002).

O acúmulo de lactato promove a queda do pH citosólico, ou seja, a acidificação do meio. Esse acúmulo sob baixas concentrações de O_2 ocorre antes da produção de etanol nas raízes, quando há uma queda no pH de 7,5 para 6,8. Sobre condições anaeróbicas, o piruvato é inicialmente convertido a lactato, mas como o pH decresce, a atividade da desidrogenase do lactato (LDH) é inibida, sendo a atividade da descarboxilase do piruvato (PDC) estimulada, e a síntese do etanol predomina. O etanol é o principal produto final do metabolismo anaeróbico em plantas, uma vez que, ao

contrário do lactato, não é tóxico e não acidifica o citoplasma. Em contrapartida, a produção de alanina pode conservar carbono e facilitar a produção de ATP (BAILEY-SERRES et al., 2012), pois previne o acúmulo de piruvato (ROCHA et al., 2010).

As espécies que sofrem estresse por inundação desenvolvem sintomas resultantes de distúrbios ocasionados pela falta de oxigênio, principalmente no sistema radicular, desencadeando assim, alterações fisiológicas, morfológicas e anatômicas nas plantas (PAROLIN, 2001). Entre eles, os mais comuns são o crescimento reduzido, murchamento, inibição da formação de primórdios, abscisão prematura de folhas, flores e frutos, diminuição do volume radicular e da parte aérea, escurecimento dos ápices radiculares, alteração das organelas celulares, folhas cloróticas, diminuição do potencial hídrico e expansão foliar, entre outros efeitos, o que pode até em alguns casos, resultar em morte das plantas (JACKSON; COLMER, 2005; MEDRI et al., 2012).

O sistema radicular é fortemente afetado, tanto pela redução da biomassa, do comprimento e diâmetro das raízes principais (ARRUDA; CALBO 2004; PISICCHIO et al., 2010), como também, pelas alterações na permeabilidade da membrana celular e danos às raízes das células, ocasionado pelo acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs) (KOZLOWSKI, 1997; RAWYLER et al., 2002). A alta produção dessas espécies nas plantas acarreta o que é chamado de estresse oxidativo, sendo este, extremamente prejudicial às plantas, podendo levar a danos ao DNA, RNA e nas membranas celulares, através da peroxidação lipídica (AHMED et al., 2009; CARVALHO, 2012). Além disso, podem haver alterações na assimilação de carbono, captação de macronutrientes e supressão do metabolismo respiratório das raízes (KOZLOWSKI, 1997). As EROs, como o radical superóxido (O_2^-), hidroxila (OH^-) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2), são produzidas em reações ocorridas nas mitocôndrias, cloroplastos e peroxissomos, e possuem elétrons livres ou não pareados apresentando alta capacidade reativa (FOYER; NOCTOR, 2000; SHARMA; DUBEY, 2005).

Além de mudanças morfológicas e anatômicas, plantas alagadas passam por mudanças quanto a sua fisiologia, como o fechamento dos estômatos, gerando decréscimo na taxa de transpiração, redução da capacidade fotossintética e na eficiência quântica máxima do fotossistema II, o que pode resultar em dano fotoquímico ou capacidade fotossintética diminuída de forma crônica ou reversível (REGINFO et al., 2005). O dano ao processo fotossintético deve-se também a redução da clorofila foliar, senescência foliar precoce, diminuição da atividade e abundância da Rubisco, e acúmulo de carboidratos solúveis nas folhas, causado pela diminuição da translocação

de fotoassimilados das fontes para os diversos drenos (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1984; KREUZWISER; RENNENBERG, 2014).

As plantas também apresentam mudanças quanto à biossíntese de hormônios, como a elevação nos teores de ácido abscísico (ABA) e etileno, bem como, concentrações ou diminuição de citocininas (LARCHER, 2003; ZHANG et al., 2000). A presença desses hormônios gera alterações fisiológicas e morfológicas, como o fechamento parcial dos estômatos, epinastia, abscisão foliar e formação de aerênquima citados anteriormente (LARCHER, 2003). As plantas jovens tendem a ser mais vulneráveis do que as plantas adultas aos estresses impostos pelas inundações (MAXWELL et al., 2016).

Dessa forma, são de extrema importância estudos que compreendam como as espécies arbóreas ajustam seu metabolismo e suas funções fisiológicas, diante de uma condição de hipóxia, para que as mesmas cresçam, sobrevivam e se tornem potencialmente tolerantes nessas condições (COSTA et al., 2006). Existem espécies que são altamente plásticas quando submetidas à inundação e há outras que entram em senescência assim que o oxigênio se torna indisponível às raízes (PAROLIN, 2009; PAREEK et al., 2010).

3.3 Estratégias de tolerância contra o estresse por alagamento

Tolerância ao estresse é à capacidade que a planta possui em se aclimatar a um ambiente desfavorável. O conceito de adaptação, contudo, envolve traços genéticos de tolerância que foram sendo acumulados em uma espécie ao longo de sua história evolutiva, por serem favoráveis no ambiente natural das mesmas (TAIZ; ZEIGER, 2009). A tolerância do vegetal ao alagamento do solo está intimamente relacionada às características locais (como a intensidade e duração do estresse) e principalmente às características individuais (como espécie, a idade da planta e as características físico-químicas do ambiente) (COLMER; PEDERSEN, 2008; LIRA et al., 2013; KREUZWIESER; RENNENBERG, 2014). Outrossim, dependerá em grande parte, da capacidade de desenvolver estruturas especializadas que facilitem a aeração dos tecidos internos (JUSTIN; ARMSTRONG 1987; VOESENEK et al., 2006).

Assim como os animais, as plantas são seres aeróbicos obrigatórios, no entanto, em razão de sua relativa imobilidade, tiveram que desenvolver uma série de alterações morfoanatômicas, funcionais e metabólicas para lidar com episódios de excesso de água no solo (MOLLARD et al., 2008). O que determinará a tolerância das plantas em

períodos de hipóxia e/ou anóxia, é justamente a eficiência dessas estratégias adaptativas, uma vez, que o objetivo principal dessas estratégias é a melhoria da captura e do transporte de oxigênio para os tecidos submersos, auxiliando na oxidação da rizosfera (YIN et al., 2009; EVANS, 2003; VISSER et al., 2000; YIN et al., 2010).

Dentre as estratégias de tolerância ao alagamento ou encharcamento do solo, destacam-se a formação de aerênquimas e pneumatóforos, o desenvolvimento de um sistema vigoroso de raízes adventícias, e hipertrofia de lenticelas, (EVANS, 2003; INSAUSTI et al., 2001; MOLLARD et al., 2008; YIN et al., 2010), que estão envolvidas tanto na oxigenação da parte aérea para as raízes, como possibilitam a eliminação de produtos tóxicos, como o etanol, acetaldeído e etileno, que durante a inundação, podem se acumular (TSUKAHARA; KOZLOWSKI, 1985; JOLY, 1991). Além disso, pode ocorrer a formação de rachaduras no caule (PIMENTA et al., 1996, DAVANSO-FABRO et al., 1998), o enrijecimento das células do cilindro central (SCHLÜTER et al., 1993), baixa produção de biomassa (RINNE, 1990), e a redução da transpiração, diminuindo assim o fluxo de nutrientes para as folhas (COLIN-BELGRAND et al., 1991).

Espécies que estão expostas a alagamentos frequentes, possuem tendência em apresentar uma maior proporção de aerênquimas, quando comparadas com aquelas que nunca ou raramente sofrem esse tipo de estresse. Diante desse fato, em apresentarem essa habilidade de aumentar a proporção de aerênquimas, frente a essas condições, este comportamento passa a ser enxergado como um valor adaptativo das espécies (FABBRI et al., 2005). O aerênquima é um tecido parenquimatoso, constituído por células infladas ou de muitos espaços intercelulares pequenos, formando grandes lacunas no interior da planta preenchidas com ar (SMIRNOFF; CRAWFORD, 1983). Estes tornam o corpo da planta mais leve, o que favorece sua sustentação ou flutuação dentro da água. Podem ser formados em raízes, caules (inclusive em rizomas) e folhas, podendo se originar simultaneamente ao desenvolvimento do órgão, como, por exemplo, nas raízes adventícias (JACKSON, 1989).

Pesquisas têm apontado à participação de enzimas de degradação de parede celular, durante o processo de desenvolvimento dessas estruturas. As enzimas envolvidas no desenvolvimento desses aerênquimas podem originar-se de modo lisígeno ou de modo esquizógeno (EVANS, 2003; GONÇALVES; LYNCH, 2014). O parênquima lisígeno é formado a partir da morte celular do mesófilo, gerando espaços intercelulares, que posteriormente serão preenchidos por gás, ocorrendo comumente em

gramíneas. Enquanto que o esquizógeno é formado pela separação das células durante o desenvolvimento do tecido, sem envolver a morte dessas células (EVANS, 2003).

A formação de aerênquima nas plantas promove a oxigenação do O₂ atmosférico da parte aérea para as raízes, o que possibilita uma melhor difusão de gases, como o oxigênio e o etileno (SURALTA; YAMAUCHI, 2008; YIN et al., 2010), de modo que o oxigênio para as raízes pode ser suprido pela fotossíntese ou diretamente da atmosfera (EVANS, 2003). Através desses órgãos ocorre o fluxo de oxigênio da planta para o solo, possibilitando a precipitação de hidróxido de manganês, hidróxido férrico e sulfito de ferro, protegendo a planta de uma possível toxicidade de Mn⁺⁺ e Fe⁺⁺ (ERNST, 1990). Além disso, a liberação de O₂ aperfeiçoa o meio para a biota aeróbia. Um exemplo são as bactérias nitrificantes, que aumentam a disponibilidade de nitratos para as raízes (BLOM et al., 1994).

Os estudos de Medri e Correa (1985) mostraram grande plasticidade morfoanatômica de plantas jovens de *Spathodea campanulata* e *Joannesia princeps* após submetê-las em solos encharcados e alagados por 90 dias. Já para a espécie *S. campanulata*, observou-se grande formação de aerênquima cortical, tanto nas suas raízes pivotantes como também nas raízes secundárias, sob alagamento. Todavia, em *J. princeps* constatou-se a formação de grandes espaços somente nas raízes secundárias.

As lenticelas são estruturas comuns de caules e raízes, aparecendo externamente como massas de células afrouxadas, como pequenas manchas claras, de contorno lenticular, oval, circular ou irregular, que se salientam através de uma fissura na periderme (SOUZA, 2003). Em plantas alagadas, as lenticelas podem tornar-se hipertrofiadas, e a proliferação destas, está associada frequentemente a um intenso e localizado aumento da atividade felogênica logo acima do nível da água (WANG; CAO, 2012). Elas desempenham função importante nas trocas gasosas entre o vegetal e o meio, pois, facilitam na absorção e captura do oxigênio dos tecidos internos da planta, e também com a eliminação de compostos potencialmente tóxicos (EJW et al., 2000).

Larson et al. (1993) estudando os efeitos do alagamento sob a espécie *Mangifera indica*, observaram a presença de lenticelas hipertrofiadas, e comprovaram que foi fundamental para a sobrevivência desses indivíduos, uma vez que, ao cobrirem essas estruturas, as plantas acabavam morrendo. Os autores consideraram as lenticelas como hipertrofiadas, quando um tecido branco parenquimatoso era detectado visualmente em seus poros. Bem como, Medri e colaboradores (2007), detectaram lenticelas hipertrofiadas na base do caule de plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Egl.

(Anacardiaceae), sob estresse por alagamento, além disso, também observaram um maior volume de espaços intercelulares nas suas raízes secundárias,

As plantas expostas ao estresse por alagamento, devido à baixa concentração de oxigênio no solo, tendem a perder uma grande quantidade de raízes. No entanto, algumas espécies possuem a capacidade de desenvolver raízes adventícias, para fornecer nutrientes e sustentação para o indivíduo (PENG et al., 2018), originando-se a partir de hipocótilos, caules e folhas (ESAU, 1990; FAHN, 1982). Além da função de sustentação que as raízes adventícias podem desempenhar em solos pantanosos e/ou inundados, elas também possuem a função de flutuar na superfície da água, onde a concentração de O₂ é maior, facilitando assim, a difusão do oxigênio para o interior das raízes subterrâneas (LORBIECKE; SAUTER, 1999). Como também, pode ampliar a absorção de nutrientes e a síntese de fitorreguladores de crescimento, como giberelinas e citocininas (TSUKAHARA; KOZLOWSKI, 1985).

Outrossim, o acúmulo de etileno na planta, está estreitamente relacionado ao desenvolvimento das raízes adventícias como resposta adaptativa ao estresse por alagamento do solo (YIN et al., 2009). Pois, a depender do tempo de estresse, a passagem da fase de hipóxia para anóxia, juntamente com a ação de toxinas produzidas por bactérias anaeróbicas do solo, podem matar as raízes. Contudo, algumas das respostas iniciais à hipoxia e à ação do etileno permitem com que as raízes evitem a anoxia e toxificação, se a inundação persistir (JACKSON, 1985). Após a aplicação de um liberador de etileno, conhecido como Ethrel (ácido-2-cloroetilfosfônico), as respostas de epinastia e hipertrofia de lenticelas se intensificaram (PIMENTA et al., 1994; DAVANSO et al., 2003; MEDRI et al., 1998), bem como, observou-se um aumento no diâmetro do caule e no número de raízes adventícias e redução do crescimento em plantas alagadas (COLLI, 1998).

O aparecimento de ramos na base do caule também foi observado em plantas submetidas ao alagamento, como *Salix alaxensis* (Anderss.), Cov., *S. interior Rowlee* e *Populus balsamifera* L. (KRASNY et al., 1988), *Alnus japônica* (Thunb.) Steud. (YAMAMOTO et al., 1995) e *Guazuma ulmifolia* Lam. (GONÇALVES et al., 2006), cujos ramos surgiram nas porções submersas do caule, quando tratadas com Ethrel.

Mudanças fisiológicas também são observadas nas plantas durante a inundação, e apesar da capacidade que algumas espécies de árvores possuem de sobreviverem ao alagamento do solo, as respostas fisiológicas são muito variáveis entre as espécies (ORTUÑO et al., 2007; MIELKE; SCHAFFER, 2010; QUEIROZ-ALVES et al., 2019).

Essas mudanças permitem que essas espécies sobrevivam por longos períodos quando são submetidas ao alagamento do solo, uma vez que, esse tipo de estresse desencadeia um aumento da resistência estomática, mantendo taxas relativamente altas de fotossíntese líquida, permitindo assim, a fixação de carbono e a manutenção do crescimento das plantas (MIELKE et al., 2003; DALMOLIN et al., 2013; ARGUS et al., 2015).

O estresse de inundação, alguns dias após o seu início, é frequentemente acompanhado por uma redução e / ou bloqueio completo da fotossíntese e das trocas gasosas, reduzindo assim a disponibilidade de carboidratos para as raízes ou outros órgãos de armazenamento da planta (GARCÍA-SÁNCHEZ et al., 2007). A exposição de longo prazo à inundação também induz um declínio no conteúdo de água da folha e do caule, dessecação da folha com senescência e abscisão prematura (IACONA et al., 2019).

O alto acúmulo de osmoprotetores celulares em plantas são uma estratégia evolutiva importante e bem organizada para sobreviver em ambientes sob estresse, intervindo em diversas funções nos mecanismos de defesa da planta. Ao contrário dos compostos inorgânicos, os osmorreguladores, quando em altas concentrações nas plantas, não são tóxicos para o metabolismo intracelular, operando em plantas sob condições ambientais adversas (NAHAR et al.2016).

Esses compostos não tóxicos têm como papel principal, a regulação do equilíbrio osmótico nas plantas, mantendo a pressão de turgor celular através da osmorregulação. Além disso, estabilizam as estruturas celulares e enzimas, agem como sinais metabólicos e eliminam as espécies reativas de oxigênio produzidas sob condições estressantes em nível celular (SUPRASANNA et al., 2016). Esses compostos orgânicos também ajudam a estabilizar as membranas tilacóides, resultando na regulação positiva da fotossíntese (ALAM et al., 2014).

Bender e colaboradores (2016) observaram que quando as sementes de *Inga marginata* eram expostas ao estresse de inundação, houve um acúmulo de açúcares nas raízes. Outrossim, plantas de arroz quando submetidas ao alagamento, apresentaram um aumento no teor de prolina, em comparação com as plantas não submersas (CHANU E SARANGTHEM, 2015). Alguns autores relatam que o papel da prolina está associado como um soluto compatível, que ajusta o potencial osmótico no citoplasma em estado de inundação (CABALLERO et al., 2005).

O uso eficiente de carboidratos e seu acúmulo nos órgãos das plantas, especialmente nos tecidos da raiz, é de fato um fator crucial para preservar a funcionalidade das células durante o estresse de inundação (PARENT et al., 2008). A manutenção das reservas de carboidratos e a capacidade de metabolizá-los para sustentar os níveis de ATP em condições anóxicas é preservada em plantas tolerante a inundações (PARENT et al., 2008; IACONA et al., 2019).

Em plantas submetidas ao alagamento do solo por longos períodos, a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) pode aumentar rapidamente, sendo esta, prejudicial à planta, pois, através dessa superprodução, podem ocasionar danos nas membranas celulares, no DNA e RNA, devido a peroxidação lipídica (AHMED et al., 2009; CARVALHO, 2012). Para evitar danos oxidativos, as plantas possuem sistemas antioxidantes eficientes, envolvendo moléculas enzimáticas e não enzimáticas, que podem fornecer alguma proteção contra os efeitos das EROs e manter o equilíbrio de homeostase das plantas (ZUCARELI, 2011).

Dentre as principais enzimas que compõem o sistema antioxidante pode-se citar a Dismutase do Superóxido (SOD), a Peroxidase do Ascorbato (APX) e a Catalase (CAT) (GARCIA-LIMONES et al, 2002; FURLANETTO, 2014). Por exemplo, superóxido dismutases (SODs) são (exclusivamente) capazes de eliminar O_2^- , produzindo H_2O_2 . A catalase (CAT) degrada o H_2O_2 sem nenhum poder redutor, fornecendo às plantas uma maneira eficiente de remover este composto. No entanto, a catalase é ativa apenas em concentrações relativamente altas de H_2O_2 . As concentrações mais baixas de moléculas de H_2O_2 são eliminadas por ascorbato peroxidase (APX) e outras peroxidases com o auxílio de vários agentes redutores, tais como ácido ascórbico e glutathione (GECHEV et al., 2006).

Os estudos sobre a ecofisiologia vegetal tem se tornado fundamental para o conhecimento dos aspectos de tolerância ao alagamento do solo em espécies arbóreas, uma vez, que estes são considerado estudos defasados (GRANDIS et al., 2010; KREUZWIESER; RENNENBERG, 2014). Apesar das condições desfavoráveis, muitos estudos ecofisiológicos mostram que a baixa disponibilidade de oxigênio no solo não impede completamente a ocorrência de determinados processos fisiológicos. Como também, pode não impedir a sobrevivência de determinadas espécies, sob tais condições, podendo assim serem utilizadas em projetos que auxiliam na recuperação de áreas degradadas (VOESENEK; BAILEY-SERRES, 2013).

REFERÊNCIAS

- AHMED, C. H. B.; ROUINA, B. B.; SENSOY, S.; BOUKHRIS, M.; ABDALLAH, F. B. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. **Environmental and experimental botany**, v.67, p.345-352, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.07.006>.
- ALAM, M. M.; NAHAR, K.; HASANUZZAMAN, M.; FUJITA, M. Trehalose induced drought stress tolerance A comparative study among different Brassica species. **Plant Omics** v.7, p.271–283, 2014. <https://doi.org/10.13140/2.1.2883.1366>
- ALMEIDA, S. P.; PROENÇA, C. E. B.; SANO, S. M.; RIBEIRO, J. F. **Cerrado: Espécies vegetais úteis**. Planaltina: EMBRAPA – CPAC, p. 464, 1998.
- ARGUS, R. E.; COLMER, T. D.; GRIERSON, P. F. Early physiological flood tolerance is followed by slow post-flooding root recovery in the dryland riparian tree *Eucalyptus camaldulensis* subsp. *refulgens*. **Plant, Cell & Environment**, vol. 38, p. 1189-1199, 2015. <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12473>. PMID:25328049.
- ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). **Acta Botanica Brasilica**, v.18, p.219-224, 2004.
- BAILEY-SERRES, J.; LEE, S. C.; BRINTON, E. Waterproofing crops: Effective flooding survival strategies. **Plant Physiology**, v.160, p.1698–1709, 2012.
- BENDER, B.; CAPELLESSO, E. S.; LOTTICI, M. E.; SENTKOVSKI, J.; MIELNICZKI-PEREIRA, A. A.; ROSA, L. M. G.; SAUSEN, T. L. Growth responses and accumulation of soluble sugars in *Inga marginata* Wild. (Fabaceae) subjected to flooding under contrasting light conditions. **Brazilian journal of biology**, v.77, p. 260-266, 2016. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.11315>.
- BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J.; BANGA, M.; ENGELAAR, W. M. H. G.; RIJNDERS, H. H. G. M.; STEEG, H. M.; VAN DE & VISSER, E. J. W. Physiological of riverside species: adaptive responses of plants to submergence. **Annals Botany**, v.74, p.253-263, 1994.

BORELLA, J.; AMARANTE, L.; OLIVEIRA, D. S. C.; OLIVEIRA, A. C. B.; BRAGA, E. J. B. Waterlogging-induced changes in fermentative metabolism in roots and nodules of soybean genotypes. **Scientia Agricola**, v.71, p.499-508, 2014.

CABALLERO, J. L.; VERDERZCO, C. V.; GALAM, J.; JIMENEZ, E. S. D. Proline accumulation as a symptom of water stress in maize: a tissue differentiation requirement. **Journal of Experimental Botany**. v.39, p.889–897, 2005.

CAMPINHOS, J. R., E.; IKEMORI, Y. K. Nova técnica para produção de mudas de essências florestais, **IPEF**, Piracicaba, v.23, p.47-52, 1983.

CARVALHO, P. A. **Metabolismos do nitrogênio e antioxidante em plantas jovens de seringueira (*Hevea spp*) submetidas à baixa disponibilidade de oxigênio na presença de nitrato e/ou amônio**. Dissertação (Mestrado em Agronomia- Área de Concentração Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras – MG, p.77, 2012.

CHAGAS JÚNIOR, J. M.; CARVALHO, D. A.; MANSANARES, M. E. A. B. A família Bignoniaceae Juss. (Ipês) no município de Lavras, Minas Gerais. **Cerne, Lavras**, v.16, p.517-529, 2010.

CHANU, W. S.; SARANGTHEM, K. Changes in proline accumulation, amino acid, sugar and chlorophyll content in leaf and culm of Phourel-amubi, a rice cultivar of Manipur in response to flash flood. *Ind. J. Indian Journal of Plant Physiology*, v.20, p.10-13, 2015.

CHOMITZ, K. M.; ALGER, K.; THOMAS, T. S.; ORLANDO, H.; NOVA, P. V.; Opportunity costs of conservation in a biodiversity hotspot: the case of southern Bahia. **Environment and Development Economics**, v. 10, p. 293-312, 2005.

Climate change indicators and impacts worsened in. **World Meteorological Organization (WMO)**, 2021. Disponível em: <<https://public.wmo.int/en/media/press-release/climate-change-indicators-and-impacts-worsened-2020>>. Acesso em: 10 de setembro de 2021.

COLIN-BELGRAND, M.; DREYER, E.; BIRON, P. Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition. **Annals of Forest Science**, v.48, p.193-204, 1991.

COLLI, S. **Aspectos hormonais, anatômicos e do desenvolvimento de duas espécies de *Croton* submetidas ao alagamento**. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas (Botânica) - Universidade de São Paulo, SP - Instituto de Biociências, p.158, 1998.

COLMER, T. D.; PEDERSEN, O. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: gas films improve CO₂ and O₂ exchange. **New Phytologist**, Lancaster, v.117, p.918-926, 2008.

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

COSTA, A. M.; GOBBI, E. L.; DEMUNER, V. G.; HEBLING, S. A. O efeito da inundação no solo sobre o crescimento inicial de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, guapuruvu. **Natureza online**, v.4, p.7-13, 2006.

DA SILVA, K. D.; BASÍLIO, A. C. A.; DA CUNHA, D. P. R.; DA SILVA ARAÚJO, M.; ZUCCHI, M. R. Germinação de sementes de *Dipteryx alata* sob diferentes condições de armazenamento. **Global science and technology**, v.12, 2019.

DALMOLIN, A. C.; DALMAGRO, H. J.; LOBO, F. A.; ANTUNES JUNIOR, M. Z.; ORTÍZ, C. E. R.; VOURLITIS, G. L. Effects of flooding and shading on growth and gas exchange of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) of invasive species in the Brazilian Pantanal. **Brazilian J. Plant Physiology**. v.24, p.75–84, 2012.

DALMOLIN, A. C.; DALMAGRO, H. J.; LOBO, F. A.; ANTUNES JUNIOR, M. Z.; ORTÍZ, C. E. R.; VOURLITIS, G. L. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. **Photosynthetica**, vol. 51, p.379-386, 2013. <http://dx.doi.org/10.1007/s11099-013-0034-1>.

DAVANSO, V. M.; MEDRI, M. E.; SOUZA, L. A.; COLLI, S. *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) submitted at the flooding and the “Ethrel” and silver nitrate application, **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, p.57-64, 2003.

DAVANSO-FABRO, V. M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A. Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de

Sesbania virgata (Cav.) Pers. (Fabaceae), **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.41, p.475-482, 1998.

DE ARAÚJO, C. P.; AMORIM, E. V.; SOUZA, V. L.; BERTOLDE, F. Z.; DOS SANTOS, I. C.; MANGABEIRA, P. A. O. Toxicidade de chumbo e alagamento do solo: mecanismos de sobrevivência utilizados pelas plantas. **Revista Pindorama**, v.9, p.21, 2019.

EJW, V.; COLMER, T. D.; BLOM, C. W. P. M. Alterações no crescimento porosidade e perda radial de oxigênio de raízes adventícias de espécies de zonas úmidas mono e dicotiledôneas selecionadas com tipos contrastantes de aerênquima. **Ambiente de células vegetais**, 2000.

ENDRES, L.; SOUZA, J. L.; TEODORO, L.; MARROQUIM, P. M. G.; SANTOS, C. M.; BRITO, J. E. D. Gas exchange alteration caused by water deficit during the bean reproductive stage. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.14, p.11- 16, 2010.

ERNST, W. H. O. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. **Aquatic Botany**. v.38, p.73-90, 1990.

ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. Edgard Blücher, São Paulo, 1990.

EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, v.161, p.35-49, 2003.

FABBRI, L. T.; RUA, G. H.; BARTOLONI, N. Different patterns of aerenchyma formation in two hygrophytic species of *Paspalum* (Poaceae) as response to flooding. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v.200, p.354-360, 2005.

FAHN, A. Anatomia vegetal. Ediciones Pirámide, Madrid. Feldman, L.P. 1984. Regulation of root development. **Annual Review of Plant Physiology**. v.35, p.223-242, 1982.

FERREIRA, R. A.; CUNHA, M. C. L. Aspectos morfológicos de sementes, plântulas e desenvolvimento da muda de craibeira (*Tabebuia caraiba* (Mart.) Bur.) Bignoniaceae e pereiro (*Aspidosperma pyriforme* Mart.). Apocynaceae. **Revista Brasileira de**

Sementes, Londrina, v. 22, p.134-143, 2000. Disponível em: <file:///C:/Users/brera/Downloads/Artigo.2000.Morfologia.CraiberiaePereiro.RBS.Robrio.pdf >. Acesso em: 25 jan. 2021.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling, **New Phytologist**. v.146, p.359-388, 2000. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00667.x>

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (FAO), 2018. Disponível em: < <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>>. Acesso em: 18 mar. 2020.

FUKAO, T.; BARRERA-FIGUEROA, B. E.; JUNTAWONG, P.; PEÑA-CASTRO, J. M. Submergence and waterlogging stress in plants: a review. Highlighting research opportunities and understudied aspects. **Frontiers in Plant Science**, v.10, p.340, 2019. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00340>

FURLANETTO, A. L. D. M. **Estresse oxidativo e transição de permeabilidade mitocondrial em células embriogênicas somáticas de *Araucária angustifolia* estressadas pelo frio**. Dissertação (Mestrado em Ciências-Bioquímica) – Universidade Federal do Paraná - Setor de Ciências Biológicas, 53p. 2014.

GARCÍA-LIMONES, C.; HERVÁS, A.; NAVAS-CORTÉS, J. A.; JIMÉNEZ-DÍAZ, R. M.; TENA, M. Induction of an antioxidant enzyme system and other oxidative stress markers associated with compatible and incompatible interactions between chickpea (*Cicer arietinum* L.) and *Fusarium oxysporum* f. sp. *Ciceris*, **Physiological and molecular plant pathology**, v.61, p.325-337, 2002.

GARCÍA-SÁNCHEZ, F.; SYVERTSEN, J. P.; GIMENO, V.; BOTÍA, P.; PEREZ-PEREZ, J. G. Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. **Physiologia Plantarum**. v.130, p.532–542, 2007. <https://doi:10.1111/j.1399-3054.2007.00925.x>.

GECHEV, T. S.; VAN BREUSEGEM, F.; STONE, J. M.; DENEV, I.; LALOI, C. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. **Bioessays**, v.28, p.1091-1101, 2006.

GENTRY, A. H. Evolutionary patterns in Neotropical Bignoniaceae. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, Bronx, n.55, p.118-129, 1990.

GIBBS, J.; GREENWAY, H.; Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. **Functional Plant Biology**, v.30, p.1-47, 2003.

GONÇALVES, F. G; GOMES, S. S.; GUILHERME, A. L. Efeito da luz na germinação de sementes de *Guatteria gomeziana* (Unonopsis lindmanii R.E. FR.). **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**, Ano IV, n. 08, 2006.

GONÇALVES, S. L.; LYNCH, J. P. **Raízes de plantas anuais**: tolerância a estresses ambientais, eficiência na absorção de nutrientes e métodos para seleção de genótipos. Londrina: Embrapa Soja, p. 67, (Documentos, 357), 2014.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Revista Brasileira de Botânica**, v.33, p.1-12, 2010.

IACONA, C.; PISTELLI, L.; CIRILLI, M.; GATTI, L.; MANCINELLI, R.; RIPA, M. N.; MULEO, R. Day-length is involved in flooding tolerance response in wild type and variant genotypes of rootstock *Prunus cerasifera* L. **Frontiers in plant science**, v.10, p.546, 2019.

INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A.; CHANETON, E. J.; CASELLATI, V. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*, **New Phytologist**, v.152, p.291-299, 2001.

IRFAN, M.; HAYAT, S.; HAYAT, Q.; AFROZ, S.; AHMAD A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging. **Protoplasma**, v.241, p.3-17, 2010. <http://doi:10.1007/s00709-009-0098-8>.

JACKSON, M. B.; COLMER, T. D. Response and adaptation by plants to flooding stress. **Annals of Botany**, v.96, p.501-505, 2005.

JACKSON, M. B. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v.36, p.145-174, 1985.

JACKSON, M. B. Regulation of aerenchyma formation in roots and shoots by oxygen and ethylene. In: Cell separation in plants: physiology, biochemistry and molecular biology. D.J. Osborne & M.B. Jackson (eds.). **Springer-Verlag**, Berlin. p.263-274, 1989.

JOLY, C. A. Flooding tolerance in tropical trees. In: M. B. Jackson, D. D. Davies & H. Lambers (Eds.), **Plant life under oxygen deprivation: ecology, physiology and biochemistry**. SBP Academic Publishing, The Hague, p.23-24, 1991.

JUSTIN, S. H. F. W.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding, **New Phytologist**, v.106, p.465-495, 1987.

KOZLOWSKI, T. T. Plant Responses to Flooding of Soil. **BioScience**, v.34, p.162–167, 1984.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph**, Victoria v.1, p.1-29, 1997.

KREUZWIESER, J.; RENNENBERG, H. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. **Plant, cell & environment**, v.37, p.2245-2259, 2014.

LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups** (4th Edition). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2003.

LARSON, K. D.; SCHAFFER, B.; DAVIES, F. S. Floodwater oxygen content, ethylene production and lenticel hypertrophy in flooded mango (*Mangifera indica* L.) trees. **J. Journal of Experimental Botany**, v.44, p.665-671, 1993. <http://doi:10.1093/jxb/44.3.665>.

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

LOHMANN, L. G. Tabebuia in Flora do Brasil em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:

<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/refloradobrasil/FB114257>. Acesso em: 26 fev. 2020.

LORBIECKE, R.; SAUTER, M. Adventitious root growth and cell-cycle induction in deepwater rice. **Plant Physiology**, v.119, p.21–30, 1999.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**, ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, v.1, 2008.

MACEDO, M.; FERREIRA, A. R. Plantas medicinais usadas para tratamentos dermatológicos, em comunidades da Bacia do Alto Paraguai, Mato Grosso. **Revista Brasileira de Farmacognósia**, v.14, p.40-44, 2004. Disponível em: <www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0102-695X2004000300016>. Acesso em: 25 jan. 2021.

MAIA, G. N. **Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades**. Fortaleza: Printcolor, 2012.

MARTO, G. B. T.; BARRICHELO, L. E. G.; MULLER, P. H. **Tabebuia alba (ipê-amarelo)**, 2006. Disponível em: <<http://www.ipef.br/identificacao/tabebuia.alba.asp>>. Acesso em: 26 jan. 2021.

MAXWELL, A.; CAPON, S. J.; JAMES, C. S. Effects of flooding on seedling establishment in two Australian riparian trees with contrasting distributions: *Acacia stenophylla* A. Cunn ex Benth and *Casuarina cunninghamiana* Miq. **Ecohydrology**, v.9, p.942-949, 2016. <http://dx.doi.org/10.1002/eco.1691>.

MEDRI, C.; PIMENTA, J. A.; RUAS, E. A.; SOUZA, L. A.; MEDRI, P. S.; SAYHUN, S.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E. O alagamento do solo afeta a sobrevivência, o crescimento e o metabolismo de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae)? **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, Londrina, v.33, p.123-134, 2012.

MEDRI, M. E.; FERREIRA, A. C.; KOLB, R. M.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DAYANSO-FABRO, V. M.; MEDRI, C. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. **Acta Scientiarum - Biological Sciences**, v.29, 2007. <https://orcid.org/0000-0003-3841-5597>.

MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; DELGADO, M. F.; CORREA, G. T. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de Ethrel, **Revista Brasileira de Botânica**, v.21, p.261-267, 1998.

MEDRI, M. E.; CORREA, M. A. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia princeps* e *Spathodea campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. **Semina Ci. Biol./Saúde**, v.6, p.147-154, 1985.

MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A. F.; GOMES, F. P.; AGUIAR, M. A. G.; MANGABEIRA, P. A. O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environment and Experimental Botany**, v.50, p.221-231, 2003. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(03\)00036-4](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(03)00036-4).

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

MOLLARD, F. P. O.; STRIKER, G. G.; PLOCHUK, E. L.; VEGA, A. S.; INSAUSTI, P. Flooding tolerance of *Paspalum dilatatum* (Poaceae: Paniceae) from upland and lowland positions in a natural grassland. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v.203, p.548-556, 2008.

NAHAR, K.; HASANUZZAMAN, M.; FUJITA, M. Roles of osmolytes in plant adaptation to drought and salinity. In: Iqbal N, Nazar R, Khan NA (eds) *Osmolytes and Plants. Acclimation to Changing: Emerging Omics Technologies*. Springer, New Delhi, p.3768, 2016. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2616-1_4

NELSON, N.; YOCUM, C. F. Structure and Function of Photosystems I and II. **The Annual Review of Plant Biology**, v.57, p.521-65, 2006.

OLIVEIRA JÚNIOR, S. R.; CONCEIÇÃO, G. M. Espécies vegetais nativas do cerrado utilizadas como medicinais pela comunidade Brejinho, Caxias, Maranhão, Brasil. **Cadernos de Geociências**, Ondina, v.7, p.140-148, 2010. Disponível em:

<<https://portalseer.ufba.br/index.php/cadgeoc/article/view/4523/3553>>. Acesso em: 25 jan. 2021.

ORTUÑO, M. F.; ALARCÓN, J. J.; NICOLÁS, E.; TORRECILLAS, A. Water status indicators of lemon trees in response to flooding and recovery. **Biologia Plantarum**, v.51, p. 292-296, 2007. <http://dx.doi.org/10.1007/s10535-007-0058-0>.

PAREEK, A.; SOPORY, S. K.; BOHNERT, H. J.; GOVID, J. E. E. **Abiotic stress adaptation in plants: physiological, molecular and genomic foundation**. Dordrecht: Springer, 2010.

PARENT, C.; CAPELLI, N.; BERGER, A.; CRÈVECOEUR, M.; DAT, J. F. An overview of plant responses to soil waterlogging. **Plant stress**, v.2, p.20-27, 2008.

PAROLIN, P.; WITTMANN, F. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. **AoB Plants**, Oxford, p.1-19, 2010.

PAROLIN, P. *Senna reticulata*, a pioner tree from amazonian várzea floodplains. **The Botanical Review**, v.67, p.239-254, 2001.

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

PENG, Y.; ZHOU, Z.; ZHANG, Z.; YU, X.; ZHANG, X.; DU, K. Molecular and physiological responses in roots of two full-sib poplars uncover mechanisms that contribute to differences in partial submergence tolerance. **Scientific Reports**, v.8, 2018. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30821-y>.

PEREIRA, D. D. **Plantas, prosa e poesia do Semi-árido**. Campina Grande: EDUFPG, 2005.

PIMENTA, J. A.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MULLER, C.; OKAMOTO, J. M.; FRANCISCONI, L. M. J.; CORREA, G. T. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipóxia, **Revista Brasileira de Botânica**, v.19, p.215-220, 1996.

PIMENTA, J. A.; ORSI, M. M.; MEDRI, M. E. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Coleus blumei* Benth. submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto, **Revista Brasileira Biologia**, v.53, p.427-433, 1994.

PISICCHIO, C. M.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; SERT, M. A.; DAVANSO-FABRO, V. M.; MEDRI, M. E. *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato? **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v.32, p.201-209, 2010.

PLOCHUK, R. A.; MIRALLES, D. J.; COLMER, T. D.; PLOCHUK, E. L.; STRIKER, G. G. Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield. **Frontiers in plant science**, v.9, p.1863, 2018.

QUEIROZ-ALVES, L.; LEAL, A.; DALMOLIN, Â. C.; SCHAFFER, B.; MIELKE, M. S. Photosynthesis and survival of young *Carpotroche brasiliensis* Endl. (Achariaceae) plants subjected to soil flooding. **Forest Science**, v.65, p.670-674, 2019. <http://dx.doi.org/10.1093/forsci/fxz034>.

RAMOS, F. R.; FREIRE, A. L. O.; FRANÇA, G. M. Crescimento e acúmulo de biomassa em mudas de craibeira (*Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. F. ex S. Moore) sob estresse hídrico e adubação potássica. **Agropecuária científica no semiárido**, v.16, p.213-221, 2021.

RASHEED, R.; IQBAL, M.; ASHRAF, M. A.; HUSSAIN, I.; SHAFIQ, F.; YOUSAF, A.; ZAHEER, A. Glycine betaine counteracts the inhibitory effects of waterlogging on growth, photosynthetic pigments, oxidative defence system, nutrient composition, and fruit quality in tomato. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v.93, p.385-391, 2018.

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

RINNE, P. Effects of various stress treatments on growth and ethylene evolution in seedlings and sprouts of *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. **Scandinavian Journal of Forest Research.**, v.5, p.155-168, 1990. <https://doi.org/10.1080/02827589009382602>

ROCHA, M.; LICAUSI, F.; ARAÚJO, W. L.; NUNES-NESE, A.; SODEK, L.; FERNIE, A. R.; VAN DONGEN, J. T. Glycolysis and the tricarboxylic acid cycle are linked by alanine aminotransferase during hypoxia induced by waterlogging of *Lotus japonicus*. **Plant Physiology**, v.152, p.1501–13, 2010.

SAGLIO, P.; GERMAIN, V.; RICHARD, B. **The response of plants to oxygen deprivation: role of enzyme induction in the improvement of tolerance to anoxia.** In: Lerner H., (Ed.) Plant responses to environmental stresses. New York: Marcel Dekker. p.373–393, 1999.

SATO, T.; HARADA, T.; ISHIZAWA, K. Stimulation of glycolysis in anaerobic elongation of pondweed (*Potamogeton distinctus*) turions. **Journal of Experimental Botany**. v.53, p.1847–1856, 2002.

SCHLÜTER, U. B.; FURCH, B.; JOLY, C. A. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocarium jauari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of Central Amazonia, **Biotropica**, v.25, p.384-396, 1993.

SHARMA, N. Survival strategies adopted by plants during flooding. **Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry**, v.7, p.1006-1007, 2018.

SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Lead toxicity in plants. **Brazilian journal of plant physiology**, v.17, p.35-52, 2005.

SILVA JÚNIOR, M. C. **100 Árvores do Cerrado: guia de campo.** Ed. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília, 2005.

SMIRNOFF, N.; CRAWFORD, R. M. M. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. **Annals of Botany.**, v.51 p.237-249, 1983. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086462>

SOARES, J. J.; OLIVEIRA, A. K. M. Os paratudais no Pantanal de Miranda. **Revista Árvore**, v.33, p.339-347, 2009.

SOARES, M. R.; CASAGRANDE, J. C. Recuperação e remediação de solos degradados pela mineração incluindo as áreas ciliares. In: **Simpósio de atualização em recuperação de áreas degradadas**, Instituto de Botânica, v.2, p.116-125, 2008.

SOUZA, L. A. **Morfologia e anatomia vegetal**. Ponta Grossa: UEPG, 2003.

SOUZA, M. D.; FERNANDES, R. R.; PAZ, M. C. Estudo etnobotânico de plantas medicinais na comunidade São Gonçalo Beira Rio, Cuiabá, MT. **Revista Biodiversidade**, Rondonópolis, v. 9, p.91-100, 2010. Disponível em: <file:///C:/Users/brera/Downloads/104-95-1- PB.pdf>. Acesso em: 25 jan. 2021.

SOUZA, S. A.; ABREU, S. C.; SILVA, C. M.; SANTOS, J. X.; REIS, A. R. S. Desenvolvimento inicial de plântulas de tamboril [*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong] em diferentes níveis de intensidade luminosa. **Informativo ABRATES**, v.23, p.32-36, 2013.

SUPRASANNA, P.; NIKALJE, G. C.; RAI, A. N. Osmolyte accumulation and implications in plant abiotic stress tolerance. In: Iqbal N, Nazar R, Khan NA (eds) Osmolytes and Plants Acclimation to Changing Environment: Emerging Omics Technologies. **Springer**, New Delhi, p.1–12, 2016. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2616-1_1.

SURALTA, R. R.; YAMAUCHI, A. Root growth, aerenchyma development, and oxygen transport in rice genotypes subjected to drought and waterlogging. **Environmental and Experimental Botany**, v.64, p.75-82, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5.ed. Porto Alegre: Artmed, p. 918, 2009.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 5. ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010. 690p.

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

VISSER, E. J. W.; COLMER, T. D.; BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma, **Plant, Cell & Environment**, v.23, p.1237-1245, 2000.

VOESENEK, L. A.; COLMER, T. D.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F. F.; PEETERS, A. J. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist**, v.170, p.213-226, 2006.

VOESENEK, L. A.; BAILEY-SERRES, C. J. Flooding tolerance: O₂ sensing and survival strategies. **Current Opinion in Plant Biology**, v.16, p.647-653, 2013.

WANG, G. B.; CAO, F. L. Formação e função do aerênquima in baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rico.) e Chinesetallowtree (*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.) Underflooding. **South African Journal of Botânica**, v.81, p.71-78, 2012. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2012.05.008>.

WITTMANN, F.; MARQUES, M. C.; JÚNIOR, G. D.; BUDKE, J. C.; PIEDADE, M. T.; WITTMANN, A. O.; MONTERO, J. C.; ASSIS, R. L.; TARGHETTA, N.; PAROLIN, P.; JUNK, W. J.; HOUSEHOLDER, J. E. The Brazilian freshwater wetlandscape: Changes in tree community diversity and composition on climatic and geographic gradients. **PloS One**, v.12, p.1-18, 2017.

YAMAMOTO, F.; SAKATA, T.; TERAZAWA, K. 1995. Growth, morphology, stem anatomy, and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. **IAWA Journal** v.16, p.47-59, 1995.

YIN, D.; CHEN, S.; CHEN, F.; GUAN, Z.; FANG, W. Morpho-anatomical and physiological responses of two *Dendranthema* species to waterlogging, **Environmental and Experimental Botany**, v.68, p.122-130, 2010.

YIN, D.; CHEN, S.; CHEN, F.; GUAN, Z.; FANG, W. Morphological and physiological responses of two chrysanthemum cultivars differing in their tolerance to waterlogging, **Environmental and Experimental Botany**, v.67, p.87-93, 2009.

ZHANG, J.; TOAI, T.; HUYNH, L.; PREISZNER, J. Development of flooding tolerant *Arabidopsis thaliana* by autoregulated cytokinin production. **Molecular Breeding**, v.6, p.135-144, 2000.

ZHANG, R.; ZHOU, Y.; YUE, Z.; CHEN, X.; CAO, X.; XU, X.; HUANG, R. Changes in photosynthesis, chloroplast ultrastructure, and antioxidant metabolism in leaves of sorghum under waterlogging stress. **Photosynthetica**, v.57, p.1076-1083, 2019.

ZUCARELI, V. **Aspectos anatômicos, fisiológicos e bioquímicos da enxerta de maracujazeiros sobre *Passiflora cincinnata* Mast.** Tese (Doutorado em Ciências Biológicas (Botânica) - Área de Concentração Fisiologia Vegetal.) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, p.112, 2011.

KRASNY, M. E.; VOGT, K. A.; ZASADA, J. C. Establishment of four Salicaceae species on river bars in interior Alaska. **Holarctic Ecology**, v.11, p.210-219, 1988.

CAPÍTULO II

VARIAÇÕES DIURNAS DAS TROCAS GASOSAS, EFICIÊNCIA DO FOTOSISTEMA II E ACUMULAÇÃO DE OSMOPROTETORES EM *TABEBUIA AUREA* (BIGNONIACEAE) SUBMETIDA AO ESTRESSE POR ALAGAMENTO

RESUMO: Com o crescente aumento de áreas degradadas sujeitas a inundações sazonais, o conhecimento ecofisiológico de espécies arbóreas, frente a essas condições, torna-se uma segurança adicional ao sucesso e viabilidade dos projetos de revegetação. Nesse sentido, objetivou-se qualificar e quantificar a tolerância em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao estresse por alagamento, através das variações diurnas nas trocas gasosas, eficiência do fotossistema II e acumulação de osmoprotetores. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), com os tratamentos dispostos em um esquema fatorial (2 x 12), com cinco repetições. Os tratamentos foram constituídos de plantas controle e plantas alagadas, *versus* a quantidade de medições realizadas nas plantas ao longo do dia (um total de 12 medições). O experimento foi conduzido por um período de 10 dias. Entre os resultados obtidos, podemos destacar que o alagamento do solo reduziu as taxas fotossintéticas, condutância estomática, concentração intracelular de CO₂, transpiração, eficiência no uso da água, eficiência máxima (*FV/FM*) e efetiva (*Yield*) do fotossistema II no sexto dia de estresse, porém, as plantas se recuperaram após quatro dias de supressão do estresse. Outrossim, no sexto dia, observou-se que o alagamento reduziu significativamente as taxas de aminoácidos, e aumentou os níveis de prolina e açúcares solúveis nas plantas de *T. aurea*, o que sugere um ajustamento osmótico no citoplasma. Além disso, esses osmoprotetores atuam como osmólitos mantendo a turgidez celular, estabilização da membrana, das proteínas e do DNA. Também são responsáveis pela eliminação das espécies reativas de oxigênio (ROS). Por fim, o alagamento não afetou o potencial hídrico foliar, índice Spad, proteínas e pigmentos fotossintéticos. Sendo assim, as respostas fisiológicas indicam que houve aumento das taxas fotossintéticas, condutância e transpiração e eficiência do uso da água após a recuperação, denotando que essa espécie apresenta boa recuperação das trocas gasosas pós-alagamento. O acúmulo dos osmoprotetores, como a prolina e açúcares solúveis em *T. aurea* no período de alagamento do solo, são potenciais mecanismos de aclimação e tolerância ao alagamento nessas plantas. Essas características são indicativos de que a *T. aurea* é capaz de sobreviver durante curtos períodos de alagamento do solo.

Palavras-chave: Tolerância a hipóxia; Craibeira; Fotossíntese; Fluorescência da clorofila *a*; Osmorreguladores.

**DIURNAL VARIATIONS IN GAS EXCHANGE, PHOTOSYSTEM II
EFFICIENCY AND OSMOPROTECTANT ACCUMULATION IN *TABEBUIA
AUREA* (BIGNONIACEAE) SUBJECTED TO FLOODING STRESS**

ABSTRACT: with the growing increase in degraded areas subject to seasonal flooding, tree species' ecophysiological knowledge, considering these conditions, becomes an additional security for the success and viability of revegetation projects. In this sense, the objective was to qualify and quantify the tolerance in young *Tabebuia aurea* plants subjected to flooding stress, through daytime variations in gas exchange, photosystem II efficiency and osmoprotector accumulation. The experimental design used was completely randomized (DIC), with treatments arranged in a factorial scheme (2 x 12), with five replications. Treatments consisted of control plants and flooded plants versus the number of measurements performed on the plants throughout the day (a total of 12 measurements). The experiment was carried out for a period of 10 days. Among the results, we can highlight that soil flooding reduced photosynthetic rates, stomatal conductance, intracellular CO₂ concentration, transpiration, water use efficiency, maximum efficiency (FV/FM) and photosystem II effectiveness (Yield) on the sixth day of stress; however, the plants recovered after four days of stress suppression. Furthermore, on the sixth day, it was observed that flooding significantly reduced amino acid levels and increased levels of proline and soluble sugars in *T. aurea* plants, suggesting an osmotic adjustment in the cytoplasm. Furthermore, these osmoprotectors act as osmolytes, maintaining cell turbidity, stabilizing the membrane, proteins and DNA. They are also responsible for scavenging reactive oxygen species (ROS). Finally, the flooding did not affect leaf water potential, Spad index, proteins and photosynthetic pigments. Thus, physiological responses indicate that there was an increase in photosynthetic rates, water use conductance and transpiration and efficiency after recovery, denoting that this species has good recovery of gas exchange after flooding. Osmoprotector accumulation, such as proline and soluble sugars in *T. aurea* during the period of soil flooding, is a potential mechanism for acclimatization and tolerance to flooding in these plants. These characteristics are indicative that *T. aurea* is able to survive during short periods of soil flooding.

Keywords: Hypoxia Tolerance; Craibeira; Photosynthesis; Chlorophyll *a* Fluorescence; Osmoregulators.

1. INTRODUÇÃO

O aquecimento global está fortemente associado às variações climáticas, aumentando a possibilidade de ocorrência de períodos atípicos de precipitação pluviométrica, promovendo assim chuvas não uniformes e excessivas, ocasionando inundações (FUKAO et al., 2019). Atualmente, as frequentes inundações tem sido um dos principais fatores de estresse abiótico em diferentes lugares do mundo, influenciando assim, a estrutura das comunidades vegetais (WITTMANN et al. 2017; SOLTANI et al., 2018; WMO, 2021). Além disso, a degradação em áreas ciliares e o uso de práticas predatórias resultam em constante desmatamento em grandes extensões da vegetação ciliar ao longo das margens do rio, o que tem proporcionado o aumento do processo erosivo em suas faixas marginais e o consequente assoreamento de rios, lagoas e açudes (MARTINS ET AL., 2021), que favorece a incidência de inundações no período chuvoso.

Considerando estes aspectos, torna-se essencial, a seleção, uma produção de mudas de qualidade e o conhecimento ecofisiológico de espécies nativas adaptadas, podendo estas serem a chave para o sucesso de trabalhos de recuperação de áreas degradadas, reflorestamento e soluções ambientais nessas áreas sujeitas às condições de inundação do solo (COSTA; OLIVEIRA, 2018). Assim, *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore, pertencente à família Bignoniaceae, é uma espécie arbórea, que se destaca por apresentar crescimento rápido. Esta espécie possui comportamento cosmopolita, distribuída geograficamente em diversas regiões brasileiras, ocorrendo desde regiões semiáridas até regiões alagadas como o Pantanal, apresentando uma ótima capacidade de regeneração em áreas abertas e alagadas, sendo assim, recomendada para plantios destinados à recuperação de áreas degradadas (CARVALHO, 2008; HOLANDA et al., 2007; SÁ et al., 2013). Porém, estudos ecofisiológicos dessa espécie arbórea abordam mais aspectos da tolerância à seca (da SILVA et al., 2019), tendo sido encontrados poucos relatos de respostas a situações de alagamento temporário.

O estresse hídrico por alagamento induz múltiplas disfunções morfológicas e fisiológicas nas plantas em virtude de vários distúrbios decorrentes da hipoxia ou anoxia nas raízes aparentemente induzida pelo etileno que é formado em resposta à inundação, envolvendo a dissolução de paredes celulares e proliferação de células (OLIVEIRA; GUALTIERI 2017). Como resultado, pode-se observar reduções significativas no crescimento, no desenvolvimento reprodutivo, resultando em rendimentos reduzidos

tanto das raízes quanto da parte aérea, e murcha e/ou abscisão de folhas (ANEE et al., 2019).

As trocas gasosas de plantas em condições de estresse por alagamento também são afetadas, podendo estar associadas ao fechamento estomático, limitando a assimilação e a transpiração nas plantas e, conseqüentemente, reduzindo sua taxa fotossintética, (DIAS et al., 2018; TEWARI; MISHRA, 2018) e assim a disponibilidade de carboidratos para as raízes ou outros órgãos de armazenamento da planta (FUKAO ET AL., 2019). Esses eventos são precedidos por danos de clorofila devido ao comprometimento do fotossistema II (PSII) com a conseqüente formação de espécies reativas de oxigênio, que por sua vez danificam componentes celulares, lipídios e proteínas (IACONA et al., 2019).

O acúmulo de metabólitos como aminoácidos e carboidratos pode ser importante na resistência da planta aos ambientes estressantes em virtude do alagamento, podendo atuar na sua osmoproteção, como a prolina que parece ter o papel de soluto compatível que ajusta o potencial osmótico no citoplasma sob inundação (TEWARI; MISHRA, 2018). Os carboidratos desempenham um papel crucial na tolerância às inundações, pois com a atividade fotossintética afetada, o carboidrato armazenado é utilizado na forma de glicose, frutose, frutano e amido como fonte de energia em plantas no período de estresse (TEWARI; MISHRA, 2018; FUKAO et al., 2019).

Outro fator crucial para o sucesso do estabelecimento das plantas em ambientes que possam passar por períodos de inundação é a capacidade de restabelecimento destas, após o período de alagamento (LUO et al., 2008), isso porque, o período pós-alagamento poderá expor a planta ao estresse, pela troca radical da condição ambiental, deixando-as sujeitas a danos oxidativos severos quando em contato com o oxigênio, o que pode acarretar na morte do indivíduo (LEÓN et al., 2021).

O desenvolvimento de estudos mais abrangentes da plasticidade fisiológica da espécie arbórea *Tabebuia aurea* mediante uma pesquisa conjunta de suas características fisiológicas e bioquímicas torna-se necessária para melhor compreensão das respostas dessa planta ao estresse por alagamento temporário e pós-alagamento. Dessa forma, com informações diversificadas sobre esses aspectos, este estudo pode contribuir com os programas de revegetação, como o auxílio na escolha da espécie e a revegetação em diferentes ambientes, dada a flexibilidade da espécie às variações ambientais. Portanto, o conhecimento das mudas arbóreas (plantas jovens), garante o sucesso nas ações de restauração e revegetação de áreas alagadas, pois além de um crescimento acelerado,

que ajuda há permanecer mais tempo com as folhas fora da coluna d'água, as plantas precisam apresentar a capacidade de suprir elevadas demandas metabólicas (VIDAL et al., 2019). Além disso, possuem uma maior capacidade em absorver água e nutrientes, resistir ao ataque de pragas e doenças e de tolerar os estresses impostos pelas inúmeras condições adversas (ROSA, 2017). Dessa forma, objetivou-se qualificar e quantificar a tolerância em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao estresse por alagamento, através das variações diurnas nas trocas gasosas, eficiência do fotossistema II e acumulação de osmoprotetores.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Condução do experimento e delineamento experimental

O presente experimento foi conduzido em uma casa de vegetação no Campus de Engenharias e Ciências Agrárias da Universidade Federal de Alagoas (CECA/UFAL), localizado no município de Rio Largo-AL (09°28'S; 35°49'W e 127 m de altitude), no período de 19 de agosto de 2019 a 26 de outubro de 2019.

Sementes de *Tabebuia aurea* foram coletadas em matrizes do Campus Universitário A.C. Simões (9°33'04,8'S - 35°46'14,8'W) localizado no município de Maceió, Alagoas. As sementes foram colocadas para germinar em sacos de polietileno próprios para a produção de mudas, com dimensões de 15 x 25 cm, contendo solo sob condições naturais. As plantas foram cultivadas em local coberto, com temperatura e luminosidade ambiente. Posteriormente, as plantas foram transplantadas para lisímetros plásticos com capacidade volumétrica para 4 L aos 50 dias após a semeadura (DAS), quando as mudas tinham cerca de 30 a 40 cm de altura e apresentavam folhas totalmente expandidas. Os lisímetros plásticos foram perfurados na sua base para livre drenagem e, em seguida, foram preenchidos com 4 kg de solo, coletado na região do Campus de Engenharias e Ciências Agrárias (CECA) da Universidade Federal de Alagoas (UFAL). O solo foi seco ao ar e peneirado em malha de 2 mm para retirada de pedras, galhos e raízes. O solo utilizado foi classificado como franco-argilo arenoso e seus atributos físico-químicos (Tabela 1) foram determinados conforme metodologias recomendadas pela EMBRAPA (1997).

Tabela 1. Características físicas e químicas do substrato utilizado no experimento

Análise de Fertilidade											
pH	P	Na ⁺	K ⁺	H ⁺ + Al ⁺³	Al ⁺³	Ca ⁺²	Mg ⁺²	CTCe	CTCt	M.O	V m
Água _(1:2,5)(mg/dm ³).....		(cmol _c /dm ³).....				(g/kg)		-(%)

5,9	83	5	195	4,13	0,04	4,23	1,55	6,34	10,43	23,9	60	1
Sat. de Ca		Sat. de Mg			Sat. de K			Sat. de Na				
----- (%) -----												
40,6		14,9			4,8			0,2				
Análise Física												
Areia Grossa	Areia Fina	Silte	Argila	Silte/Argila		Classificação textural						
----- g/kg -----												
640	10	20	330	0.06		Franco – argiloarenosa						

pH - potencial hidrogeniônico; P – fósforo; K⁺ – potássio; Na⁺ – sódio; H⁺ + Al³⁺ - hidrogênio + alumínio; Al³⁺ - alumínio; Ca⁺² – cálcio; Mg⁺² – magnésio, CTCe – capacidade de troca de cátions efetiva; CTCt - capacidade de troca de cátions total; M.O - matéria orgânica; Sat – saturação

Após o transplântio, as plantas foram cultivadas em casa de vegetação, passando por aclimação durante um período de 60 dias. As plantas foram regadas a cada dois dias, para manter o solo em capacidade de campo e tutoradas para evitar o tombamento. O efeito de inundação foi simulado por meio do impedimento da drenagem natural, em que os lisímetros foram colocados dentro de outros lisímetros com capacidade volumétrica de 8 L e não perfurados. As plantas submetidas ao tratamento de alagamento foram submersas até a base do caule, por uma lâmina de 2 a 3 cm de água acima do substrato, durante cinco dias.

Nesta pesquisa, o delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado (DIC), com os tratamentos dispostos em esquema fatorial (2 x 12), em que no primeiro fator avaliou-se os seguintes tratamentos hídricos: (1) controle - as plantas foram cultivadas sob capacidade de campo, sendo diariamente hidratadas e (2) alagado - as plantas foram submetidas ao alagamento do solo. O segundo fator corresponde a quantidade de medições realizadas nas plantas ao longo do dia, um total de 12 medições (de 06h00min às 17h30min), com cinco repetições, uma planta por repetição, totalizando assim, um estande final de 120 parcelas experimentais.

As condições climáticas foram registradas por uma estação meteorológica automática modelo WS - GP1 (DELTA-T Devices, Cambridge - England), instalada na casa de vegetação. A cada 15 minutos eram registrados dados de umidade relativa do ar, temperatura do ar e níveis de radiação. A partir dos dados de temperatura e umidade do ar foi possível calcular o déficit de pressão de vapor (*DPV* folha-ar), através da diferença entre as pressões de saturação (*es*) e pressão real do ar (*e*).

As médias de temperatura média, máxima, mínima, umidade relativa, radiação e *DPV* foram registrados durante os 10 dias do experimento (Fig.1A; B e C). A média

diária das variáveis meteorológicas ao longo de dez dias do experimento, entre 06h00min e 17h30min, são apresentadas na (Fig. 1D; E; F e G).

$$DPV = es - s = [0,6108 \exp (17,27 \cdot T / 237,3 + T)] - (es - UR / 100)$$

Onde:

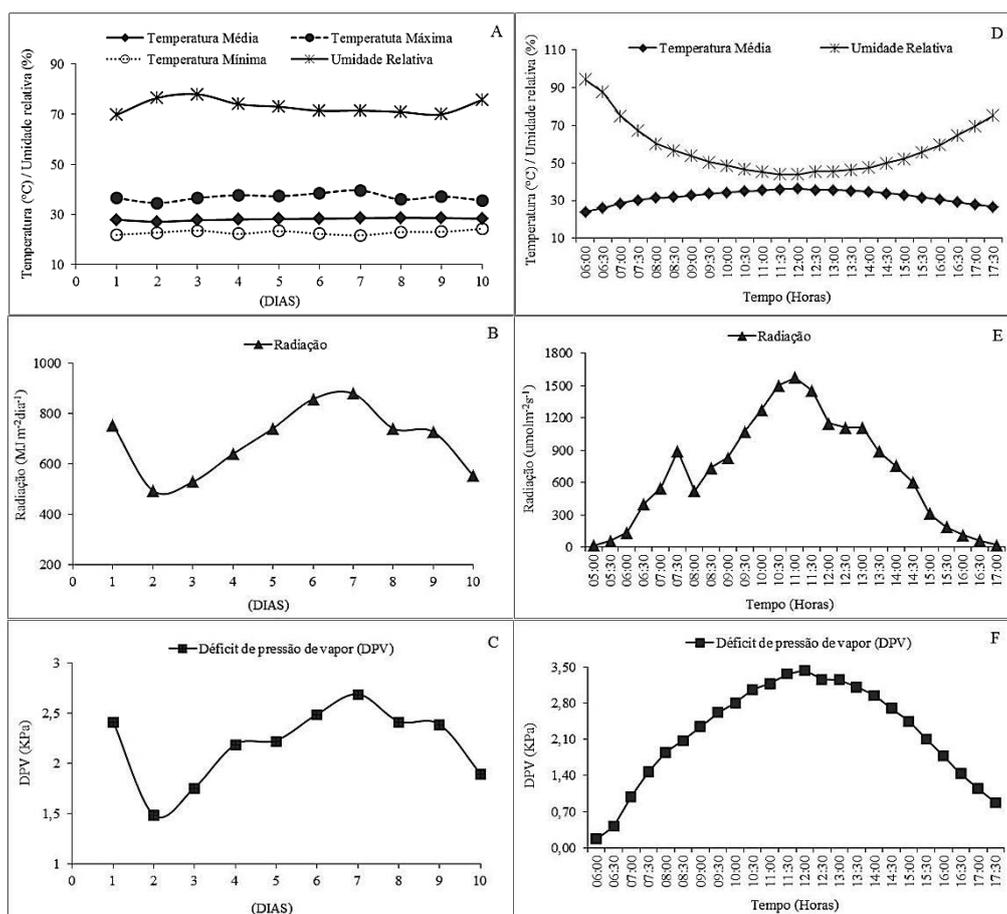
es = Pressão de vapor saturado (kPa)

s = Pressão de vapor do ar (kPa)

T = Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)

UR = Umidade relativa do ar (%)

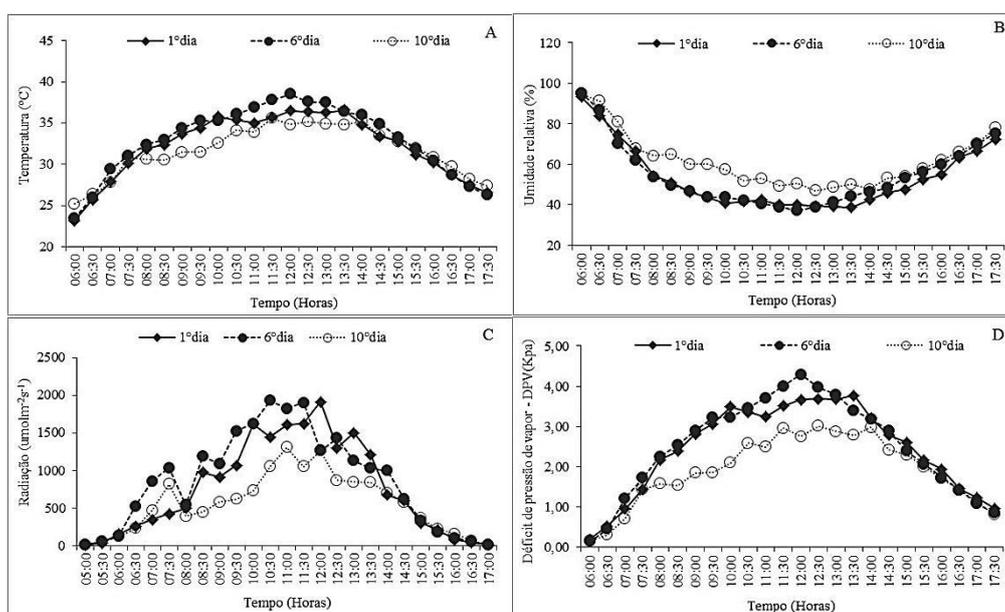
Figura 1: Variação média das variáveis microclimáticas no interior da casa de vegetação durante o período do experimento; (A) temperatura média e umidade relativa do ar, (B) radiação média e (C) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar), durante os dez dias de experimento. (D) Temperatura média e umidade relativa do ar, (E) radiação média e (F) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar), entre as 06:00 e 17:30 horas.



As variações diárias de temperatura, umidade relativa do ar, radiação e déficit de pressão de vapor (DPV) são apresentadas nas figuras (2A, 2B, 2C e 2D),

respectivamente. São dados diários, para os dias em que foram realizadas as coletas, ou seja, no 1º, no 6º e no 10º dia de experimento, considerando o período entre 06:00 horas e 17:30 horas.

Figura 2: Variação diária das variáveis microclimáticas no interior da casa de vegetação durante os dias de coleta (1º; 6º e 10º dia); (A) temperatura diária e (B) umidade relativa do ar, (C) radiação diária e (D) déficit de pressão de vapor (DPV folha-ar), entre as 06:00 e 17:30 horas.



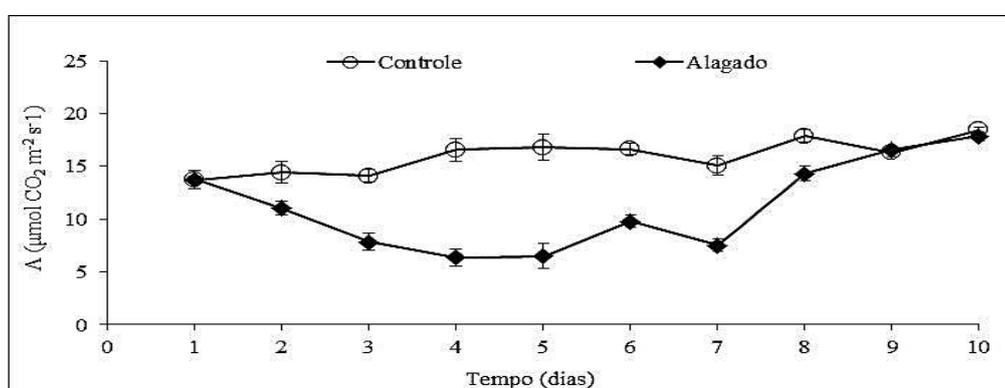
As variáveis foram determinadas em 10 plantas, sempre nas mesmas folhas e com bom estado fitossanitário, localizadas no terço médio da copa das plantas, sendo cinco indivíduos de cada tratamento.

As plantas foram inundadas no primeiro dia e as taxas fotossintéticas (Figura 3) foram determinadas diariamente e utilizadas como parâmetro para definir o momento em que ocorreria a drenagem das plantas e a recuperação pós-alagamento. A partir deste parâmetro, a drenagem da água iniciou no sexto dia do experimento, e com quatro dias após a drenagem do solo (pós-alagamento), a recuperação das plantas foram avaliadas, período que ocorreu a recuperação das taxas fotossintéticas, com 10 dias de experimentação.

Com o objetivo de acompanhar os efeitos do estresse sobre a assimilação de carbono e a utilização da energia luminosa, no primeiro, no sexto e no décimo dia do experimento, as trocas gasosas e a eficiência máxima e efetiva do fotossistema II foram acompanhadas entre 06h00min e 17h00min e 06h30min até 17h30min, respectivamente,

com intervalos de uma hora entre uma avaliação e outra, totalizando assim, 12 horas de avaliações ao longo do dia. Nos mesmos dias, o potencial hídrico e o índice de teor de clorofila foram determinados ao meio dia. No mesmo horário, um conjunto de folhas foram coletadas para determinação de pigmentos fotossintéticos e outro para armazenamento em freezer $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ para análises posteriores de aminoácidos, proteínas, prolina e açúcares solúveis totais.

Figura 3. Médias diárias das taxas fotossintéticas em folhas de plantas jovens de *Tabebuia aurea* durante 10 dias do experimento (médias de cinco repetições por tratamento).



2.3 Análises fisiológicas

2.3.1 Trocas gasosas das folhas

As medidas de trocas gasosas foram realizadas pelo sistema de fotossíntese portátil (modelo LI 6400 XT, LiCor), que consiste em um sistema aberto contendo um analisador de gases por infravermelho (IRGA). No início do experimento foram realizadas curvas de resposta à luz e ao CO₂, em ambos os tratamentos (apêndice) mantendo assim a câmara do IRGA ajustada ao fluxo de $1500\text{ }\mu\text{mol s}^{-1}$ e a câmara foliar ajustada para a concentração de CO₂ 400 ppm e temperatura de $27\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Foram determinadas a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (g_s) e concentração intracelular de CO₂ (C_i). Além disso, foram calculadas a eficiência instantânea de uso da água - E_iUA (A/E) e a eficiência intrínseca do uso da água - E_iUA (A/g_s) (OSMOND et al. 1980).

2.3.2 Análise da Eficiência fotoquímica do PSII

Com o auxílio de um medidor de fluorescência modulada PAM-2500 (Walz, Germany) foram realizadas leituras da fluorescência da clorofila a (eficiência quântica potencial do fotossistema II – F_v/F_m). As leituras foram feitas após a adaptação das

folhas ao escuro por 30 minutos, tempo suficiente para que todos os centros de reação do PSII se tornassem abertos, ou seja, se oxidassem. Para a adaptação do tecido foliar ao escuro foram utilizadas pinças especiais. Após 30 minutos de adaptação da folha no escuro, a leitura foi realizada com emissão de um pulso de luz, na região mediana da face adaxial da folha, sendo registrados os valores das fluorescências. Para avaliar a eficiência quântica efetiva do PSII (Yield) ao meio-dia, foi utilizada uma haste de medida (leaf clip holder).

2.3.3 Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico foliar (Ψ_w) foi determinado ao meio-dia (entre 12:00h e 13:00 h), com o auxílio da bomba de pressão (Scholander, Soil Moisture, Equipment Corporation, Santa Barbara, USA). O cálculo do potencial hídrico foi realizado conforme recomendações de Turner (1981).

2.3.4 Intensidade de verde (SPAD)

A intensidade do verde das folhas foi mensurada através do método não destrutivo, utilizando o clorofilômetro, SPAD-502 (Minolta, Japan), onde as leituras foram determinadas a partir das médias de cinco folhas aleatórias.

2.4 Análises bioquímicas

2.4.1 Quantificação dos Pigmentos Fotossintéticos

A quantificação de pigmentos (clorofila *a*, *b* e carotenoides) foi realizada utilizando-se o método recomendado por Hendry e Price (1993). A determinação foi realizada utilizando-se 50 mg da parte central do limbo foliar. O material foi acondicionado em tubos de ensaio cobertos com papel alumínio contendo 5 mL de acetona 80% (v/v) sob refrigeração -20°C por 48 horas e após este período foram realizadas leituras de suas absorvâncias em espectrofotômetro, nas faixas de 480, 645, 663 e 710 nm, para a determinação dos teores de pigmentos de acordo com Lichtenthaler (1987). A clorofila total foi determinada pelo somatório da clorofila *a* + clorofila *b* e a razão *a/b*, pela divisão da clorofila *a* pela *b*.

2.4.2 Extração de osmoprotetores

A extração de açúcares solúveis totais, aminoácidos livres totais e prolina foliar foi realizada de acordo com Bialeski e Turner (1966), com modificações de Brandão (2005). A extração foi realizada com a adição da solução de MCA (metanol:

clorofórmio: água) na proporção 12:5:3 em 100 mg de material vegetal foliar liofilizado e macerado com auxílio de nitrogênio líquido.

Após agitação vigorosa, em tubos falcon, as amostras foram transferidas para o freezer e mantidas sob refrigeração por 24 horas, para que houvesse a extração dos compostos supracitados. Após 24 horas, o extrato foi centrifugado a 4.000 x g por 9 minutos. A fração do vegetal precipitada foi armazenada para posterior elaboração do extrato para dosagem de proteínas. O sobrenadante foi transferido para tubos falcon com capacidade para 50 mL, e para cada 4 mL dessa fração, adicionou-se 1 mL de clorofórmio mais 1,5 mL de água milli-Q. Em seguida procedeu-se agitação vigorosa por 20 segundos, deixando o material em repouso sob refrigeração por 24 horas, para separação das fases. Após este período, a fase aquosa superior foi retirada com o auxílio de pipeta de Pasteur, e transferidos para tubos de ensaio, e levados ao banho-maria a 38°C, por cerca de 20 horas, para a eliminação dos resíduos de clorofórmio. Após esta etapa, o volume final foi medido e o extrato conservado em freezer à -20°C.

2.4.2.1 Quantificação de açúcares solúveis totais

A quantificação dos açúcares solúveis totais foi realizada de acordo com Dubois et al. (1956). Foi utilizado o extrato MCA obtido em 2.4.2, em um meio de reação contendo fenol 5% e ácido sulfúrico concentrado. Após breve agitação, esta solução foi submetida a um banho de gelo durante 10 minutos e, então, suas absorbâncias foram aferidas em espectrofotômetro à 490 nm. A concentração de açúcares solúveis foi determinada com auxílio de uma reta padrão de glicose (0 - 54,0 µg) e foi expressa em µg/g MS.

2.4.2.2 Quantificação de aminoácidos livres totais

A determinação dos teores de aminoácidos solúveis totais foi realizada conforme o método de Yemm e Cocking (1955), utilizando 500 µL de extrato, (proveniente da solução MCA, onde 400µL de extrato puro foi diluído em 100 µL de água deionizada), aos quais foram acrescentados 250µL de tampão citrato, mais, 500µL de KCN 2% (v/v) diluído a partir de uma solução de 0,01 M de KCN em água e 100 µL de ninhidrina 5% em metil-celulose. Os tubos de ensaio foram tampados e agitados vigorosamente por 10 segundos, e transferidos para o banho-maria por 20 min a 100°C. Após o banho-maria, a reação foi interrompida pelo banho de gelo por 10 minutos, e em seguida, foi acrescentado 650 µL de etanol 60%. A concentração de aminoácidos foi determinada a

partir de uma curva padrão de aminoácidos (pool de aminoácidos arginina, glicina, ácido glutâmico e fenilalanina) e expressa em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$

2.4.2.3 Quantificação de prolina foliar livre

A quantificação de prolina foi realizada conforme os procedimentos descritos por Rena e Masciotti (1976), com modificações de Marcos (2012). Utilizando o mesmo extrato obtido no item 2.4.2, em tubos de ensaio rosqueáveis, foram pipetados 1450 μL do extrato MCA, 50 μL de glicina 0,13 M e 50 μL de água deionizada, seguidos de breve agitação. Em seguida, foram adicionados 1 mL de ácido acético concentrado e 1 mL de uma solução de ninhidrina ácida (2,5 mg de ninhidrina + 60 mL de ácido acético concentrado + 40 mL de ácido fosfórico 6 M, solução para 100mL). Os tubos, então, foram fechados, e a solução foi agitada vigorosamente, e incubada em banho-maria a 100°C por 30 minutos. Após um banho de gelo, cada tubo recebeu 2 mL de tolueno, e novamente procedendo-se a agitação por 15 segundos. O sobrenadante foi coletado e a absorbância da solução foi determinada a 515 nm em espectrofotômetro, zerado com tolueno concentrado. Os teores de prolina foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$, com auxílio de uma reta padrão de prolina (0, 0,1, 0,2, 0,25, 0,5 μmol).

2.4.2.4 Quantificação de proteínas

O extrato para a dosagem de proteínas foi elaborado a partir do resíduo obtido em 2.4.2, onde foi ressuspensão com 10 mL de NaOH 0,1 N, através de agitação vigorosa em agitador de tubos e permanecendo 24 h sob refrigeração. Após esse período, o extrato foi centrifugado 4.000 x g, por 9 minutos e o sobrenadante foi utilizado para quantificação de proteínas. Para a determinação dos teores de proteínas, seguiu-se a metodologia de Bradford (1976), através do método de ligação das proteínas ao corante *Coomassie Brilliant Blue G-250* da solução Bradford. Para o preparo desta solução, em um balão, foram adicionados 100 mg desse corante, em 50 mL de álcool etílico 95%, e, após agitação e total dissolução do corante, foram acrescentados 100 mL de ácido fosfórico 85%. Após nova agitação, o volume da solução foi completado para 1 L com água destilada e filtrado 5x em papel filtro. Para a quantificação das dosagens de proteínas, foram pipetados em tubos de ensaio, 250 μL de extrato, 150 μL de água deionizada e 2 mL da solução Bradford. Após agitação, foram realizadas as leituras das absorbâncias a 595 nm, em espectrofotômetro zerado com um “branco” elaborado com água deionizada como substituinte do extrato. Os resultados foram calculados com o

auxílio de uma curva padrão de albumina sérica bovina - BSA (0, 04, 08, 12, 16, 20, 24, 28 μg) e expressos em $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ MS.

2.5 Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F (1 e 5% de probabilidade). As médias do fator qualitativo (plantas controle e alagadas) foram comparadas pelo teste de Tukey a $p < 0,05$ de probabilidade, e estudos de regressão para o fator tempo, utilizando o software estatístico SISVAR, versão 5.6 build86 (FERREIRA, 2014).

3. RESULTADOS

A análise de variância dos resultados mostrou que o alagamento teve efeito somente sobre a eficiência instantânea de uso da água (EiUA) e eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) (Tabela 2). Por outro lado, quando analisado o fator tempo, todas as variáveis estudadas variaram ao longo do dia (Tabela 2). Além disso, assimilação de CO_2 (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e concentração interna de CO_2 (C_i) interagem entre os fatores alagamento e tempo ao longo do dia (Tabela 2).

Tabela 2. Resumo da análise de variância para taxa de assimilação de CO_2 (A), condutância estomática (G_s), transpiração (E), concentração intracelular de CO_2 (C_i), eficiência instantânea de uso da água (EiUA), a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), eficiência quântica potencial do fotossistema II (FV/FM) e a eficiência quântica efetiva do PSII ($Yield$), em plantas jovens de *Tabebuia aurea* controle e submetidas ao alagamento, no primeiro dia de tratamento.

Fonte de variação	Quadrados médios								
	GL	(A)	(G_s)	(E)	(C_i)	(EiUA)	(EIUA)	(FV/FM)	($Yield$)
Tratamento (Tra)	1	2,146 ^{ns}	0,009 ^{ns}	7,193 ^{ns}	2,098 ^{ns}	0,365**	19,018**	0,0002 ^{ns}	0,0001 ^{ns}
Tempo (T)	11	329,098**	0,1906**	40,642**	23,408**	0,583**	15,112**	0,0061**	0,0297**
Reg. Linear	1	2939,62**	1,609**	306,269**	60,438**	1,111**	1,721 ^{ns}	0,0021**	0,047**
Reg. Quadrática	11	151,054**	00,150**	91,191**	4,986**	0,621**	22,250**	0,059**	0,272**
Interação (Tra x T)	11	11,303*	0,0136*	3,097**	3,264**	0,035 ^{ns}	1,816 ^{ns}	0,0001 ^{ns}	0,0011 ^{ns}
Resíduo	92	5,183	0,0061	0,866	0,724	0,023	1,110	0,0002	0,0009
CV (%)		18,10	27,17	18,59	5,03	8,09	15,07	2,03	4,55

ns, **, *, respectivamente não significativos, significativo a $p < 0,01$ e $p < 0,05$; GL= grau de liberdade; CV= coeficiente de variação.

No sexto dia de estresse por alagamento as plantas de *Tabebuia aurea* apresentaram efeito significativo tanto para os tratamentos (controle e alagado) quanto para o tempo, em todos os parâmetros de trocas gasosas e fluorescência (Tabela 3). Em relação à interação entre os fatores estudados, os resultados também mostram efeito significativo para todas as variáveis estudadas (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo da análise de variância para taxa de assimilação de CO₂ (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), concentração intracelular de CO₂ (Ci), eficiência instantânea de uso da água (EiUA), a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA), eficiência quântica potencial do fotossistema II (FV/FM) e a eficiência quântica efetiva do PSII (Yield), em plantas jovens de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento, no sexto dia de tratamento.

Fonte de variação	G L	Quadrados médios							
		(A)	(gs)	(E)	(Ci)	(EiUA)	(EIUA)	(FV/FM)	(Yield)
Tratamento (Tra)	1	818,75**	0,274**	25,97**	6,722*	0,163*	10,30**	0,0504**	0,14**
Tempo (T)	11	245,84**	0,086**	15,41**	13,49**	0,433**	17,38**	0,0128**	0,0681**
Reg. Linear	1	1745,70**	0,407**	56,30**	0,157 ^{ns}	0,188*	9,329**	0,0036 ^{ns}	0,115**
Reg. Quadrática	11	839,70**	0,395**	95,33**	56,71**	1,728**	66,69**	0,0972**	0,541**
Interação (Tra x T)	11	15,53**	0,016**	1,466**	5,221**	0,088**	2,759**	0,0020*	0,0107**
Resíduo	92	1,690	0,0021	0,377	1,698	0,035	1,033	0,0010	0,0040
CV (%)		12,56	24,25	23,07	8,22	8,26	12,20	4,31	10,01

ns, **, *, respectivamente não significativos, significativo a $p < 0,01$ e $p < 0,05$; GL= grau de liberdade; CV= coeficiente de variação.

Quatro dias pós-alagamento, todas as plantas apresentaram efeito significativo entre os tratamentos (controle e alagado) para as variáveis A, gs, E, Ci, EiUA e EIUA (Tabela 4). Em relação ao fator tempo, todas as variáveis foram influenciadas significativamente ($p < 0,01$) em *Tabebuia aurea*. Além disso, houve interação significativa (Tra x T) para todas as variáveis nesse período com exceção das variáveis FV/FM e Yield (Tabela 4).

Tabela 4. Resumo da análise de variância para taxa de assimilação de CO₂ (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), concentração intracelular de CO₂ (Ci), eficiência instantânea de uso da água (A/E), a eficiência intrínseca do uso da água (A/g), eficiência quântica potencial do fotossistema II (FV/FM) e a eficiência quântica

efetiva do PSII (*Yield*), em plantas jovens de *Tabebuia aurea* com quatro dias de recuperação (pós-alagamento) - 10º dia de experimento.

Fonte de variação	Quadrados médios								
	GL	(A)	(gs)	(E)	(Ci)	(EiUA)	(EIUA)	(FV/FM)	(Yield)
Tratamento (Tra)	1	16,45**	0,032**	9,324**	3,959**	0,766**	5,308**	0,000053 ^{ns}	0,00016 ^{ns}
Tempo (T)	11	346,85**	0,257**	25,15**	12,64**	1,195**	21,91**	0,00128**	0,0112**
Reg. Linear	1	2113,62**	2,034**	148,04**	1,866*	7,676**	13,03**	0,0010*	0,0091**
Reg. Quadrática	11	1405,54**	0,192**	37,01**	37,79**	104,6**	46,70**	0,0079**	0,101**
Interação (Tra x T)	11	2,624**	0,0033***	0,543**	1,004**	0,101**	1,456**	0,000068 ^{ns}	0,00018 ^{ns}
Resíduo	92	1,029	0,0024	0,208	0,310	0,022	0,522	0,00023	0,00085
CV (%)		7,51	16,40	13,43	3,30	6,68	10,24	1,95	4,25

ns, **, *, respectivamente não significativos, significativo a $p < 0,01$ e $p < 0,05$; GL= grau de liberdade; CV= coeficiente de variação.

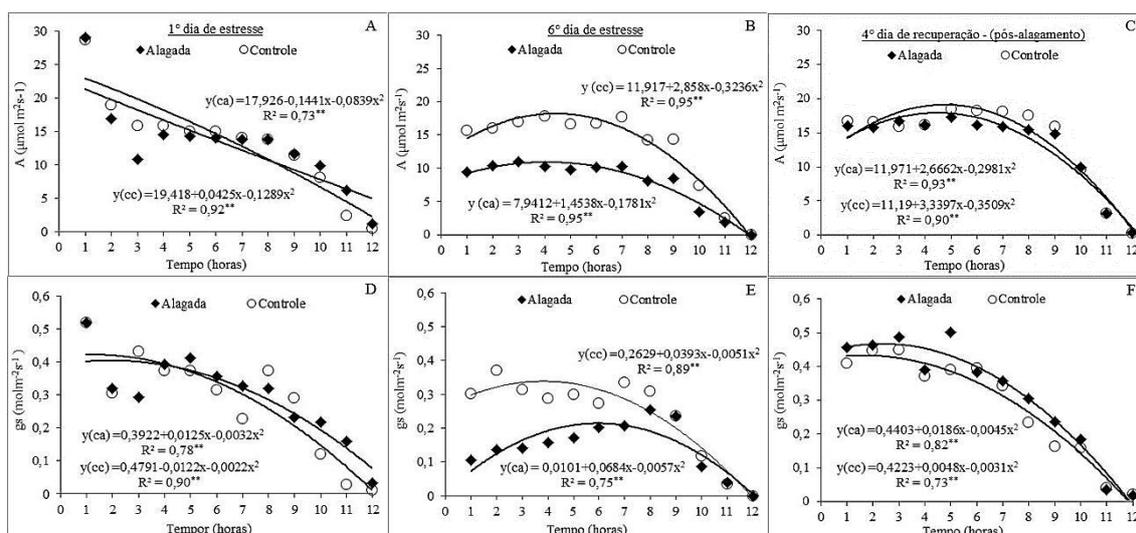
3.1 Trocas gasosas das folhas

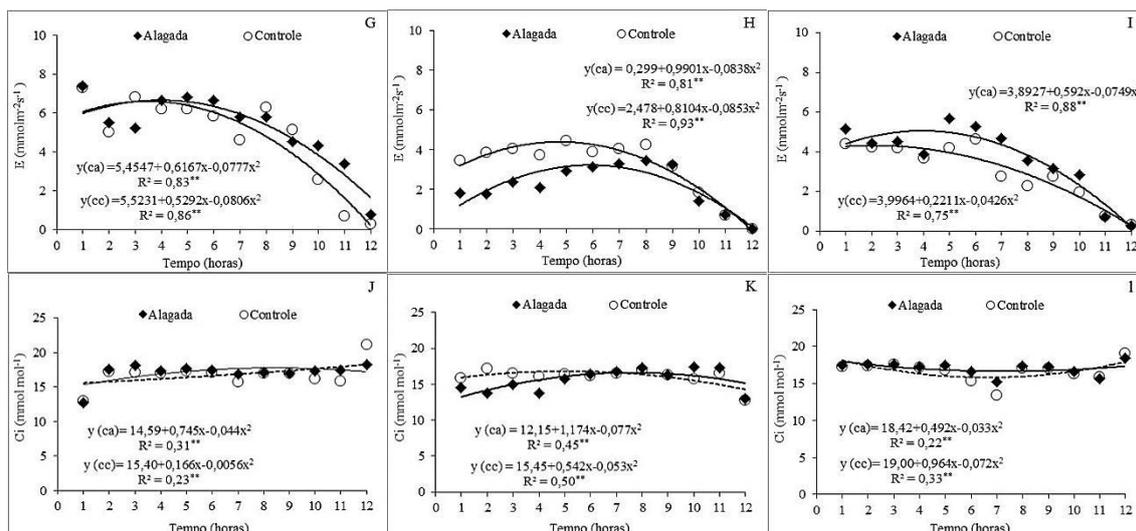
A taxa de assimilação de CO₂ em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, para o primeiro dia se ajustou ao modelo de regressão linear (Figura 4A), enquanto que para o sexto e décimo dia de experimento, se ajustaram a regressão quadrática (Figuras 4B e 4C). No primeiro dia de alagamento pode-se observar que a taxa de assimilação de CO₂ apresentou tendência de diminuição ao longo do dia, em ambos os tratamentos. As taxas fotossintéticas no primeiro dia de estresse, aumentaram rapidamente com a irradiância, atingindo valores máximos de 28,7 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas controle (CC) e 29,07 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas alagadas (CA) às 06:00 h (Figura 4A), seguido por uma redução desses valores para 14,06 e 13,78 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ao meio do dia, nas plantas CC e CA, respectivamente. Além disso, as taxas fotossintéticas foram mínimas ao final da tarde, atingindo valores de 1,16 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e 0,45 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas CA e CC, respectivamente (Figura 4A).

O efeito do alagamento ocasionou redução e afetou negativamente a taxa fotossintética líquida em plantas de *T. aurea* no sexto dia de estresse por alagamento (Figura 4B). As taxas fotossintéticas das plantas controle diferiram das plantas alagadas ($p < 0,05$), apresentando valores máximos de 18,22 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ enquanto que para as alagadas os valores máximos foram de 10,91 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 4B). A recuperação das taxas fotossintéticas ocorreu 48 horas após a drenagem do solo, conforme observa-se na Figura 3. Os valores das taxas fotossintéticas aumentaram significativamente, chegando a 14,33 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ nas plantas que estavam sob estresse, e quatro dias após a drenagem do solo (10º dia de experimento), atingiram valores máximos próximos aos controles de 17,93 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 4C).

Os resultados da condutância estomática, no primeiro dia, ao longo dos horários avaliados, denotam valores máximos de $0,51 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas controle e $0,52 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para as alagadas (Figura 4D), reduzindo gradativamente durante o dia, e atingindo ao final da tarde (17:00 h) o mínimo de $0,01 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e $0,032 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ nas plantas controle e alagadas, respectivamente (Figura 4D). Foi observada redução na condutância estomática nas plantas submetidas ao alagamento em relação às plantas controle no sexto dia (Figura 4E). Observou-se os maiores valores de $0,34 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ nas plantas controle, enquanto nas plantas alagadas os maiores valores foram de $0,21 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Figura 4E). No final da tarde, em ambos os tratamentos, a condutância estomática reduziu para zero (Figura 4E). Conforme observado na Figura 4F, os valores de condutância estomática aumentaram após a supressão do estresse. Após a drenagem do solo a condutância nas plantas submetidas ao alagamento apresentou valores máximos de $0,46 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ao 10º dia de experimento, atingindo níveis superiores aos observados nas plantas controle ($0,42 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Figura 4F).

Figura 4: Taxa de assimilação de CO_2 - A , (Figuras A, B e C), condutância estomática - g_s , (Figuras D, E e F), transpiração - E , (Figuras G, H e I) e concentração intracelular de CO_2 - C_i , (Figuras J, K e L), no 1º e 6º dia de estresse por alagamento e 4º dia de recuperação (pós-alagamento) - 10º dia de experimento, respectivamente, ao longo do dia, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (Controle - \circ /Alagado - \blacklozenge).





A transpiração (E) foliar nos dois tratamentos, em geral, apresentou valores mais elevados pela manhã, com valores máximos de até $7,31 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas plantas controle e até $7,39 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas plantas no primeiro dia de alagamento (Figura 4G). Semelhante ao decréscimo observado nas taxas de condutância estomática no fim da tarde, na transpiração também foi constatado redução gradativa ao longo do dia, registrando transpiração mínima de $0,31 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $0,79 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas plantas controle e alagadas, respectivamente, as 17:00 h (Figura 4G). Ao sexto dia de estresse, a transpiração foi reduzida nas plantas submetidas ao alagamento, em que os menores valores foram de $3,22 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em relação às controle, que apresentaram valores de $4,40 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de taxa transpiratória (Figura 4H). Por outro lado, ao décimo dia, após quatro dias da supressão do estresse, os resultados mostram aumentos na transpiração. As taxas transpiratórias apresentaram valores máximos de $5,69 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nas plantas alagadas, havendo um aumento de 63,3% em relação às plantas de quando ainda estavam sob estresse (Figura 4I).

A concentração intracelular de CO_2 avaliadas em plantas jovens de *T. aurea* apresentou resposta quadrática para todos os dias de avaliação (Figura 4 J; K; L). No primeiro dia de experimento, foi observado que a concentração intracelular de CO_2 oscilou tanto nas plantas controle quanto nas alagadas durante o dia (Figura 4J). As menores concentrações de CO_2 foram observadas nas medições realizadas as 6:00 h nas plantas controle ($12,99 \text{ mmol mol}^{-1}$) e alagadas ($12,75 \text{ mmol mol}^{-1}$), enquanto que as maiores concentrações foram registradas as 17:00 h, sendo $21,13$ e $18,22 \text{ mmol mol}^{-1}$ nas plantas controle e alagadas, respectivamente (Figura 4J). No sexto dia de estresse, os resultados das medições de concentração intracelular de CO_2 nas plantas jovens de *T. aurea* mostram os menores valores encontrados as 17:00 h nas plantas controle ($12,74$

mmol mol⁻¹) e alagadas (12,95 mmol mol⁻¹) (Figura 4K). Já os maiores valores nas plantas controle (17,41 mmol mol⁻¹) foram constatados as 15:00 h e nas alagadas (16,50 mmol mol⁻¹) as 16:00 h (Figura 4K). Em contrapartida, no décimo dia de experimento foi observado a tendência de aumento na concentração intracelular de CO₂ nos dois tratamentos após recuperação (pós-alagamento) (Figura 4L).

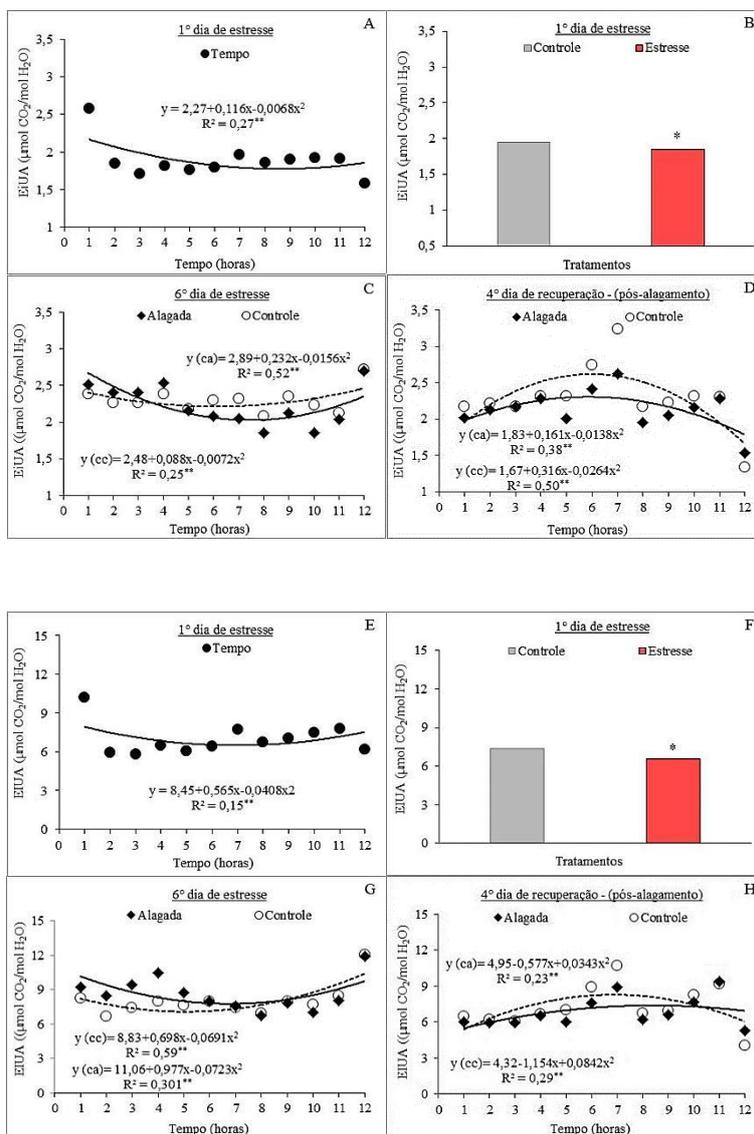
A eficiência instantânea do uso da água (EiUA) nas plantas de *T. aurea* apresentaram respostas isoladas para o tempo e tratamento no primeiro dia de estresse por alagamento (Figura 5A). A tendência encontrada foi de redução ao longo do dia, em que a maior eficiência foi registrada as 06:00 h, sendo 38,8% superior que a menor eficiência constatada as 17:00 h (Figura 5A). Em relação às diferenças entre os tratamentos (controle e alagado), a EiUA avaliada em plantas de *T. aurea*, mostram uma redução média na sua eficiência de 5,60 % em função do estresse ocasionado pelo alagamento do solo, comparado com as plantas controle (Figura 5B).

No sexto dia de estresse por alagamento constata-se que a EiUA nas plantas de *T. aurea* apresentou variação tanto ao longo do dia quanto entre os tratamentos (Figura 5C). Exemplificando, a EiUA vai diminuindo conforme o tempo, em que os maiores valores foram encontrados as 6:00 h nas plantas controle e alagadas, respectivamente, reduzindo até as 16:00 h. Porém, as 17:00 h foi constatado os maiores valores de EiUA nas plantas controle e alagadas (Figura 5C).. Em relação aos tratamentos, as medições da EiUA realizadas até as 9:00 h, apresentaram maiores aumentos nas plantas alagadas. Porém, entre as 10:00 h até as 17:00 h os maiores aumentos de EiUA foram registrados nas plantas controle (Figura 5C).

As análises da EiUA feitas nas plantas de *T. aurea* com quatro dias de recuperação, pós-alagamento, mostram resultados iniciais de 2,18 μmol CO₂/mol H₂O nas plantas controle e 2,02 μmol CO₂/mol H₂O nas submetidas ao alagamento as 6:00 h, com tendência de aumento ao longo do dia nos dois tratamentos até as 16:00 h (Figura 5D). No entanto, as 17:00 h os valores foram reduzidos de forma semelhantes no tratamento com plantas alagadas e controle (Figura 5D).

Figura 5: Eficiência instantânea do uso da água – EiUA, no 1° dia (A e B), no 6° dia de estresse por alagamento (C) e 4° dia de recuperação (pós-alagamento)- 10° dia de experimento (D). Eficiência intrínseca do uso da água – EIUA, no 1° dia (E e F), no 6° dia de estresse por alagamento (G), e 4° dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia

de experimento (H), de coletas ao longo do dia, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (Controle – ○ / Alagado – ◆).



A eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) nas plantas de *T. aurea* seguiu o mesmo comportamento observado no EiUA, ou seja, respostas isoladas para tempo e tratamento (Figura 5). Foi observado que ao longo do dia houve redução de 39,62% na EIUA, passando de 10,22 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ as 6:00 h para 6,17 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ as 17:00 h (Figura 5E). Já em relação ao efeito isolado do alagamento do solo sobre a EIUA em plantas de *Tabebuia aurea* (Figura 5F), os resultados denotam que a EIUA apresentou reduções de 10,70% nas plantas submetidas ao alagamento (em relação às controle).

No sexto dia de alagamento constatou-se interação entre as duas fontes de variações estudadas sobre EIUA em plantas de *T. aurea*. Foram observadas tendências

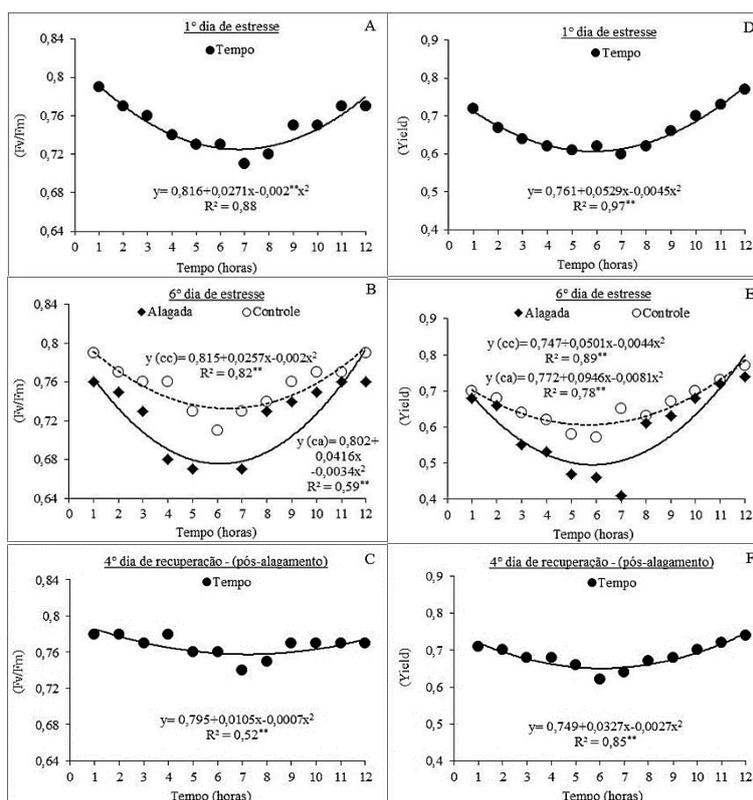
diferentes nos tratamentos até às 12h, seguido de comportamento semelhante ao longo do dia até às 17h (Figura 5G). A EIUA iniciou em 8,25 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ nas plantas controle e 9,23 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ nas alagadas as 6:00 h, e tendeu a reduzir até 6,96 e 6,76 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ no controle e alagada, respectivamente, as 13:00 h. A partir deste horário ambos os tratamentos apresentaram aumento próximos de EIUA até o final da tarde (Figura 5G).

As análises de EIUA feitas no décimo dia, quatro dias de recuperação (pós-alagamento), em plantas de *T. aurea* demonstram que os resultados iniciaram em 6,48 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ nas plantas controle e 6,02 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ nas alagadas as 6:00 h, aumentando até as 12:00 h e apresentou tendência de redução até alcançar valores mínimos de 4,04 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ no tratamento controle e 5,28 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ nos tratamentos alagados as 17:00 h (Figura 5H).

3.2 Eficiência quântica máxima e efetiva do fotossistema II

A eficiência fotoquímica máxima (F_v/F_m) em plantas de *Tabebuia aurea* foi influenciada apenas pelo período de avaliação (Tempo) no primeiro dia de estresse por alagamento e no quarto dia de recuperação pós-alagamento (Figura 6). Houve pouca variação dos valores nas duas épocas de avaliação. No primeiro dia os valores oscilaram de 0,71 a 0,79 (Figura 6A), enquanto que no décimo dia variaram entre 0,74 e 0,78 (Figura 6C). No entanto, no sexto dia de estresse foi observada interação significativa entre os tratamentos e o tempo de avaliações do F_v/F_m em plantas de *T. aurea* (Figura 6B). Os valores de F_v/F_m apresentaram tendência de redução até as 11:00 h em ambos os tratamentos e a partir deste horário, ocorreram aumentos até os níveis de 0,79 nas plantas controle e 0,76 nas alagadas as 17:00 h (Figura 6B). Em relação aos tratamentos, todos os valores de F_v/F_m nas plantas controle foram superiores aos registrados nas plantas alagadas, independentemente do horário da avaliação (Figura 6B).

Figura 6: Eficiência fotoquímica máxima – F_v/F_m e eficiência fotoquímica efetiva do PSII – (Yield), no 1° dia (A e D), no 6° dia de estresse por alagamento (B e E) e no 4° dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento (C e F), respectivamente, de coletas ao longo do dia, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (Controle – ○ / Alagado – ◆).



A eficiência fotoquímica efetiva do PSII (*Yield*) apresentou a mesma tendência observada no *Fv/Fm*, ou seja, houve influência apenas do período de avaliação sobre as plantas de *T. aurea* no primeiro dia de estresse e quarto dia de recuperação, pós-alagamento (Figura 6D e 6F). No primeiro dia de estresse por alagamento, os valores iniciaram em 0,72 as 6:00 h, ocorreu redução até 0,60 as 12:00 h e voltaram a aumentar até 0,77 as 17:00 h (Figura 6D). Já no décimo dia, o valor inicial foi de 0,71, reduzindo até 0,62 as 11:00 h e aumentaram até 0,74 as 17:00 h (Figura 6F).

Com relação ao sexto dia de estresse por alagamento constatou-se interação significativa entre os fatores avaliados (tratamento x tempo) sobre o *Yield* das plantas de *T. aurea* (Figura 6E). Os resultados de *Yield* reduziram até as 11:00 e 12:00 h, nas plantas controle e alagadas, respectivamente, e a partir deste horário houve aumentos até atingir os níveis de 0,77 nas plantas controle e 0,74 nas alagadas as 17:00 h (Figura 6E). Além disso, foi registrado que os valores de *Yield* foram superiores nas plantas controle em relação às alagadas, considerando todos os horários de avaliações (Figura 6E).

3.3 Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD

Conforme o resumo da análise de variância (Tabela 6), os resultados denotam que o estresse causado pelo alagamento não afetou de forma significativa os teores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totais, razão clorofila *a/b*, carotenoides e índice spad,

no primeiro, sexto dia de estresse por alagamento e no quarto dia de recuperação, apresentando valores médios semelhantes para pigmentos fotossintetizantes e índice SPAD (Tabela 5).

Tabelas 5. Tabela de médias para Clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totais, razão clorofila *a/b* e carotenoides, em plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento no primeiro dia (1°), sexto dia (6°), e quarto dia de recuperação (pós-alagamento) - 10° dia de experimento, respectivamente.

(1° dia de estresse por alagamento)						
	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofilas totais	Razão clorofila <i>a/b</i>	Carotenoides	Spad
Controle	1,55	0,50	2,06	3,1	0,61	45,88
Estresse	1,17	0,40	1,57	2,99	0,48	44,22
(6° dia de estresse por alagamento)						
	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofilas totais	Razão clorofila <i>a/b</i>	Carotenoides	Spad
Controle	1,14	0,37	1,52	3,06	0,44	43,02
Estresse	1,01	0,35	1,36	2,86	0,47	43,35
(4° dia de recuperação-pós-alagamento)						
	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofilas totais	Razão clorofila <i>a/b</i>	Carotenoides	Spad
Controle	1,14	0,39	1,53	2,94	0,47	43,18
Estresse	1,08	0,36	1,44	3,0	0,45	41,62

Tabelas 6. Resumo da análise de variância para Clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totais, razão clorofila *a/b* e carotenoides, em plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento no primeiro dia (1°), sexto dia (6°), e quarto dia de recuperação (pós-alagamento) - 10° dia de experimento, respectivamente.

Quadrados médios – (1° dia de estresse por alagamento)							
Fonte de variação	GL	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofilas totais	Razão clorofila <i>a/b</i>	Carotenoides	Spad
Tratamento (Tra)	1	0,361 ^{ns}	0,029 ^{ns}	0,600 ^{ns}	0,012 ^{ns}	0,042 ^{ns}	6,89 ^{ns}
Resíduo	4	0,089	0,013	0,170	0,016	0,018	2,38
CV (%)		21,92	25,58	22,74	4,15	24,66	3,43
Quadrados médios – (6° dia de estresse por alagamento)							
Fonte de variação	GL	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofilas totais	Razão clorofila <i>a/b</i>	Carotenoides	Spad
Tratamento (Tra)	1	0,048 ^{ns}	0,0012 ^{ns}	0,066 ^{ns}	0,102 ^{ns}	0,0029 ^{ns}	0,272 ^{ns}
Resíduo	4	0,044	0,0047	0,076	0,021	0,00084	6,21
CV (%)		19,34	18,85	19,13	4,91	6,29	5,77
Quadrados médios – (4° dia de recuperação-pós-alagamento)							
Fonte de variação	GL	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofilas totais	Razão clorofila <i>a/b</i>	Carotenoides	Spad
Tratamento (Tra)	1	0,0073 ^{ns}	0,0019 ^{ns}	0,018 ^{ns}	0,0073 ^{ns}	0,0012 ^{ns}	6,08 ^{ns}
Resíduo	4	0,0029	0,00061	0,0057	0,014	0,0046	9,76

CV (%)	4,84	6,57	5,08	3,97	14,64	7,37
--------	------	------	------	------	-------	------

ns, **, *, respectivamente não significativos, significativo a $p < 0,01$ e $p < 0,05$; GL= grau de liberdade; CV= coeficiente de variação.

3.4 Potencial hídrico foliar e osmoprotetores

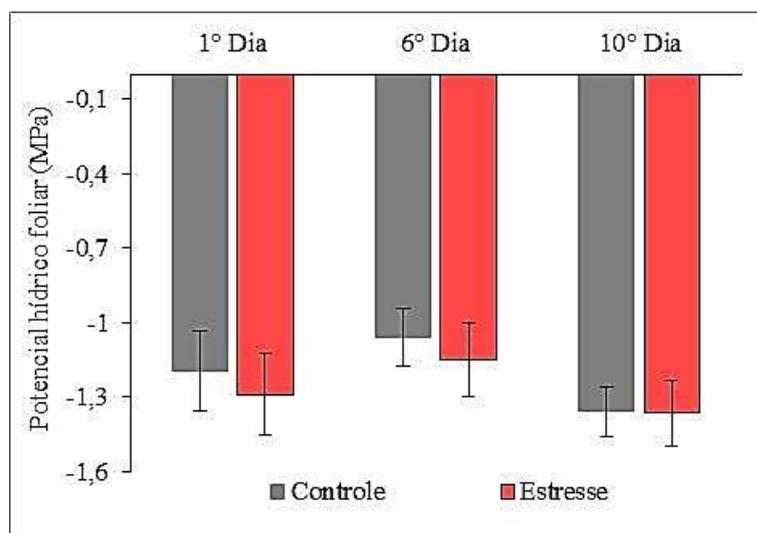
De modo geral, o potencial hídrico foliar (ψ_w foliar), proteínas, aminoácidos totais, prolina e açúcares solúveis totais em plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento, no primeiro dia, não sofreram efeito dos tratamentos (Tabela 7). No sexto dia de estresse por alagamento foi constatado efeito do estresse nas plantas de *T. aurea* apenas para aminoácidos, prolina e açúcares solúveis (Tabela 7). No quarto dia pós-alagamento, observa-se que as plantas de *T. aurea* se recuperaram por completo não diferindo as plantas controles e estressadas para ψ_w e osmoprotetores (Tabela 7).

Tabelas 7. Resumo da análise de variância para potencial hídrico foliar (ψ_w foliar), índice Spad, proteínas, aminoácidos totais, prolina e açúcares solúveis totais, em plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento no primeiro (1°), sexto (6°) e quarto dia de recuperação (pós-alagamento) - 10° dia de experimento, respectivamente.

Fonte de variação	Quadrados médios – (1° dia de estresse por alagamento)					
	GL	ψ_w foliar	Proteínas	Aminoácidos	Prolina	Açúcares solúveis
Tratamento (Tra)	1	0,023 ^{ns}	0,0040 ^{ns}	4,58 ^{ns}	0,064 ^{ns}	18,71 ^{ns}
Resíduo	4	0,248	2,63	8,91	0,296	8044,25
CV (%)		40,09	50,43	7,62	34,0	9,70
Fonte de variação	Quadrados médios – (6° dia de estresse por alagamento)					
	GL	ψ_w foliar	Proteínas	Aminoácidos	Prolina	Açúcares solúveis
Tratamento (Tra)	1	0,019 ^{ns}	6,46 ^{ns}	498,86*	0,090*	60287,46*
Resíduo	4	0,027	4,76	37,98	0,0049	4341,40
CV (%)		14,85	117,67	21,53	5,71	7,56
Fonte de variação	Quadrados médios – (4° dia de recuperação-pós-alagamento)					
	GL	ψ_w foliar	Proteínas	Aminoácidos	Prolina	Açúcares solúveis
Tratamento (Tra)	1	0,0002 ^{ns}	0,62 ^{ns}	2,98 ^{ns}	0,0053 ^{ns}	8424,50 ^{ns}
Resíduo	4	0,069	4,83	30,79	0,078	5088,13
CV (%)		19,29	32,53	15,56	22,03	7,82

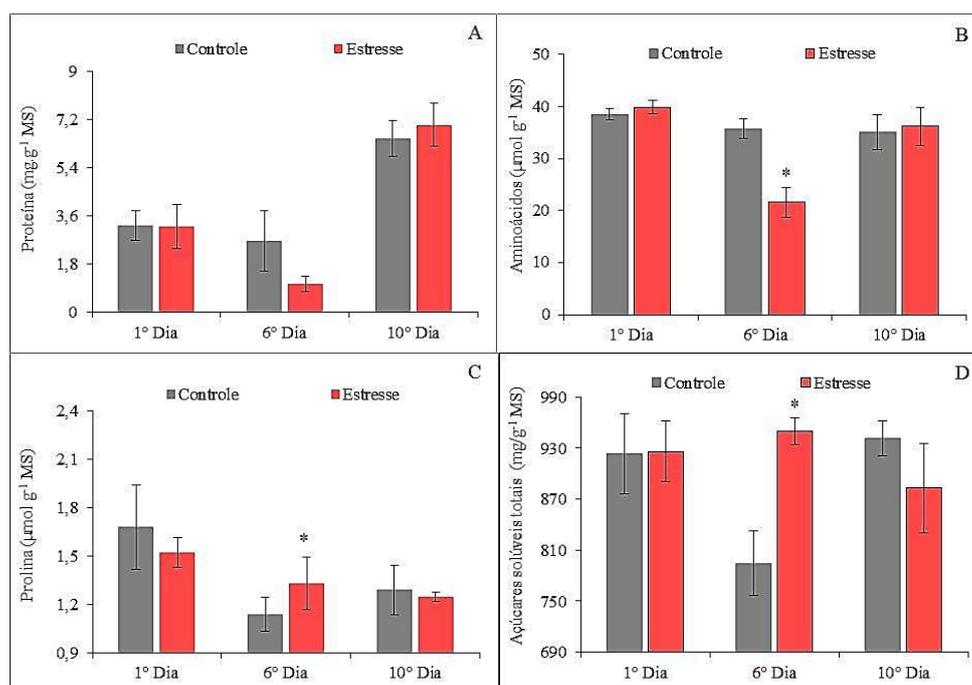
ns, **, *, respectivamente não significativos, significativo a $p < 0,01$ e $p < 0,05$; GL= grau de liberdade; CV= coeficiente de variação.

Figura 7: Potencial hídrico foliar (ψ_w foliar), no 1° dia, no 6° dia de estresse por alagamento e no 4° dia de recuperação (pós-alagamento) – 10° dia de experimento, respectivamente, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (controle e alagado).



Os níveis de aminoácidos totais, prolina e açúcares solúveis totais das plantas de *Tabebuia aurea* apresentaram variação com seis dias de estresse por alagamento do solo (Figura 8). Nesse período de avaliação, os aminoácidos totais foram reduzidos em 39,60% nas plantas submetidas ao alagamento do solo em relação às plantas controle (Figura 8A). No entanto, no primeiro dia de estresse e no quarto dia de recuperação as plantas alagadas foram semelhantes aos valores das plantas controle (Figura 8A e 8C). Quanto aos resultados da prolina, observa-se que houve aumentos de 4,80% nas plantas submetidas ao alagamento em relação às controle (Figura 7B). Nas demais avaliações (primeiro e décimo dia), foi constatado que as plantas submetidas ao estresse apresentaram os menores valores de prolina em relação ao controle (Figura 8A e 8B). Os valores de açúcares solúveis totais nas plantas submetidas ao estresse por alagamento com seis dias foram superior em relação ao controle, sendo 19,54% maior nas plantas alagadas ($949,76 \text{ mg/g}^{-1} \text{ MS}$) quando comparadas ao controle ($794,47 \text{ mg/g}^{-1} \text{ MS}$) (Figura 8C). Nas demais avaliações, no primeiro dia as plantas sob estresse foram 0,29% superiores ao controle, enquanto que no décimo dia, houve redução de 6,16% nas plantas submetidas ao estresse por alagamento (Figura 8C).

Figura 8: Teores de osmoprotetores: proteína (A), aminoácidos totais (B), prolina (C), e açúcares solúveis totais (D), no 1º dia, no 6º dia de estresse por alagamento e no 4º dia de recuperação (pós-alagamento) – 10º dia, respectivamente, em plantas jovens de *Tabebuia aurea*, sob dois tratamentos (controle e alagado).



4. DISCUSSÃO

O estresse causado pelo alagamento do solo limitou os parâmetros fisiológicos em plantas de *Tabebuia aurea* no período de estudo. As trocas gasosas reduziram ao longo do dia nas plantas analisadas e, também, diminuíram no tratamento alagado quando comparado ao controle. As modificações nas variáveis de trocas gasosas podem indicar o grau de tolerância de espécies arbóreas submetidas ao alagamento do solo (MIELKE et al., 2003). Os resultados do presente estudo são indicativos de que plantas jovens de *T. aurea* mantém as trocas gasosas mesmo em condições de alagamento, pois observou-se estabilização dos valores aos cinco dias de alagamento, nenhum deles chegando a zero.

T. aurea com seis dias de alagamento reduziu as taxas de assimilação de CO₂ (A) ao longo do dia, restabelecendo sua capacidade fotossintética quatro dias após a drenagem, quando os valores se igualaram ao controle, demonstrando que houve recuperação. Esse efeito ocorreu porque quando as plantas são submetidas a estresses abióticos, como por exemplo, o alagamento do solo, sua capacidade de realizar fotossíntese geralmente é reduzida (PALLARDY, 2008). Os resultados observados neste estudo denotam que reduções significativas nas taxas fotossintéticas devido ao alagamento do solo podem ocorrer após algumas horas ou até dias. Essa resposta pode ser atribuída a vários fatores, como o baixo potencial de água, conteúdo de clorofila e

condutância estomática, baixa atividade de enzimas fotossintéticas e transporte prejudicado de fotoassimilados (CAETANO, 2006; BELO, 2011).

No entanto, a redução da fotossíntese nas plantas de *T. aurea* em condições de hipóxia, provavelmente foi ocasionada pelo fechamento dos estômatos seguido de redução da condutância estomática, o que caracteriza uma estratégia de sobrevivência da espécie, evitando assim, a perda excessiva de água por transpiração, em função da reduzida capacidade de absorção de água pela redução nos níveis de O₂ disponíveis, ocasionado pela baixa difusão do oxigênio na água e pela diminuição da aeração das raízes, causando restrição na absorção de água pelas plantas (DALMOLIN et al., 2012; OLIVEIRA; GUALTIERI, 2017). Além disso, o estresse por inundação pode afetar diretamente o aparato fotossintético, implicando na redução da produção de energia para o crescimento da planta devido ao fechamento dos estômatos e consequente diminuição da condutância estomática, resultando em menores taxas fotossintéticas, além de mobilizar os fotoassimilados para os locais de maior atividade enzimática para manter o seu metabolismo (OLIVEIRA; GUALTIERI, 2017; COELHO et al., 2014).

A redução da condutância estomática observada ao longo do dia pode estar relacionada com o aumento do déficit de pressão de vapor da folha (DPV), ou o efeito combinado do DPV e redução do potencial hídrico, sem excluir o efeito da irradiância neste processo (COSTA; MARENCO, 2007). Esses relatos são convergentes com os resultados de aumento do DPV e redução do potencial hídrico das plantas observados no presente estudo. Além disso, a redução na abertura estomática nas plantas alagadas observada a partir do meio dia e chegando a valores mínimos ao final da tarde, em ambos os tratamentos, pode está diretamente ligado com a diminuição da luminosidade ao final da tarde. O fechamento estomático sob condições de estresse leve, também pode ser caracterizado como efeito protetor a planta, pois, além de ajudar a economizar água, contribui para melhorar a eficiência no uso da água (CHAVES et al., 2009).

As variações diurnas na condutância estomática observadas no presente estudo nos diferentes dias de leitura corroboram com resultados encontrados em *Cocus nucifera* (L.), onde foram observados os maiores valores pela manhã, sugerindo o efeito do potencial hídrico na condutância estomática (PASSOS et al., 2005).

Os resultados encontrados neste estudo mostram redução na transpiração das plantas *T. aurea* sob condições de hipóxia, o que está correlacionado com os resultados da condutância estomática, sendo uma das principais causas iniciais da queda da capacidade fotossintética em plantas sob excesso de água no solo (LIAO; LIN, 2001).

Assim sendo, o fechamento dos estômatos pode ser interpretado como estratégia utilizada para manter a turgescência no período em que ocorre maior demanda de vapor de água pela atmosfera (CARON et al., 2014). Comportamento semelhante foi observado por em plantas jovens de angico-branco (*Anadenanthera colubrina*), com decréscimo na transpiração e valor de $0,89 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (SANTOS et al., 2015).

Por outro lado, embora sejam verificados efeitos negativos sobre os parâmetros ecofisiológicos, a drenagem pode reestabelecer o funcionamento da planta, inclusive, recuperando o prejuízo causado à fotossíntese. *Alchornea triplinervia* e *Eugenia Umbeliflora* submetidas ao alagamento reestabeleceram as trocas gasosas após a drenagem de água do solo, indicando que as alterações na fisiologia das plantas foram temporárias e não suficientes para afetar as plantas definitivamente (OLIVEIRA, 2011). Esses resultados são convergentes com os comportamentos observados neste estudo, ratificando que as mudanças na fisiologia das plantas submetidas ao alagamento do solo podem ocorrer por períodos curtos.

O tempo de recuperação das funções diverge entre plantas de várias espécies submetidas ao alagamento do solo. Por exemplo, estudos com *Campomanesia adamantium* (Cambess.) e com *Hancornia speciosa*, demonstram que a recuperação do metabolismo fotossintético destas espécies ocorre em aproximadamente quatro dias (JUNGLOS et al., 2016; SCALON et al., 2015). Já estudos com *Khaya ivorensis* A. Chev. e com *Campomanesia xanthocarpa* Mart. ex O. Berg, mostram que a recuperação nas trocas gasosas pós supressão do estresse provocado pelo alagamento do solo, só ocorreu aos sete dias, divergente dos 4 dias para recuperação das trocas gasosas observado no presente estudo (ALBUQUERQUE et al., 2013; BENTO et al., 2016).

Plantas cultivadas sob condições de inundação e alta irradiância apresentam menor assimilação, podendo ocorrer o efeito sinérgico entre a exposição de luz e alagamento do solo, induzindo danos ao seu aparato fotossintético (LAVINSKY et al. 2007). Estudo conduzido com *Zizyphus joazeiro*, também na região Nordeste, constataram maiores valores das taxas fotossintéticas nas primeiras horas da manhã, com redução ao meio dia, possivelmente ocasionado pelo aumento no DPV, alta temperatura e conseqüentemente, redução da umidade relativa do ar (SANTOS et al., 2015). Do mesmo modo, trabalhando com *Carapa guianensis*, observaram depressão fotossintética ao longo do dia, atribuindo que além da baixa radiação solar, esse decréscimo nas taxas fotossintéticas também está relacionado à redução da condutância estomática. No presente estudo, a diminuição das trocas gasosas ao longo do dia,

provavelmente, está relacionada à redução na condutância estomática, aumento no DPV e diminuição da radiação solar ao final da tarde (COSTA; MARENCO, 2007).

Em relação às diferenças nas concentrações intracelulares de CO₂ entre os tratamentos, constatou-se, de uma forma geral, que houve aumentos nesse parâmetro fisiológico nos tratamentos submetidos ao alagamento do solo no primeiro, sexto e décimo dia de leitura. O aumento na concentração intracelular de CO₂ é um indicativo de restrição na captação de CO₂ pela planta submetida a algum tipo de estresse, que no caso desse experimento, é o alagamento do solo, ocorrendo devido ao acúmulo de CO₂ no mesófilo foliar, estando diretamente relacionado ao fechamento dos estômatos, e conseqüentemente, na redução da assimilação de CO₂ (MAIA JÚNIOR et al. 2019). O alagamento altera as características do solo, visto que causa, entre outros fatores, a deficiência de oxigênio (O₂), aumento de CO₂, metano, etileno, gás sulfídrico (H₂S), hidrogênio e reduz a respiração aeróbica (WRIGHT et al., 2009). O alagamento do solo afeta o crescimento das raízes em poucos minutos, pois altera seu metabolismo, passando de aeróbico para anaeróbico, em decorrência da falta de acceptor final de elétrons, o que a paralisa o ciclo de Krebs (COSTA et al., 2007).

Oliveira e Gualtieri (2016) avaliando as trocas gasosas em plantas jovens de *T. aurea* (Bignoniaceae Juss.) submetidas a estresse por alagamento, encontraram resultados evidenciando que o alagamento do solo reduziu a assimilação de CO₂ e a condutância estomática. Esses resultados convergem com os obtidos neste estudo para trocas gasosas de *T. aurea*.

Os resultados da eficiência instantânea do uso da água (EiUA) de *T. aurea* submetidas ao estresse por alagamento no presente estudo indicam redução no sexto dia de estresse e na recuperação, indicando que a regulação estomática consiste em um dos principais processos que pode justificar a eficiência no uso da água nessa espécie vegetal, o que é extremamente importante para aumentar a entrada de CO₂ e restringir a perda de água por transpiração em *T. aurea*, o que representa uma estratégia de sobrevivência da espécie sob condições extremas promovidas pelo alagamento do solo (OLIVEIRA; GUALTIERI, 2017). De acordo com os resultados obtidos neste estudo, a EiUA e EIUA, evidenciam que mesmo sob condição de estresse por alagamento, a *T. aurea* mantém baixa perda de água por transpiração, sendo uma característica de tolerância ao estresse por alagamento.

Esse ajustamento estomático em *T. aurea* é resultado de um longo processo evolutivo para sobreviver em ambientes extremos (OLIVEIRA; GUALTIERI, 2016).

Esses resultados reforçam o comportamento tolerante a hipóxia dessa espécie arbórea. Em espécies tolerantes ao estresse por alagamento, o ajuste estomático acontece de forma rápida e eficaz, ratificando a teoria de formação de estratégias para a sobrevivência da espécie vegetal submetida aos efeitos deletérios do estresse por alagamento do solo (ZAIDI et al., 2004). Porém, o inverso também é verdadeiro, ou seja, para aquelas espécies sensíveis ao alagamento do solo, ocorre a redução substancial e progressiva dos processos fisiológicos (MEDRI et al., 2012).

Além disso, diversas espécies arbóreas, inclusive a *T. aurea*, conforme observado no presente estudo, para reduzir o déficit hídrico em virtude das condições impostas pelo alagamento do solo, reduz a abertura estomática (Zaidi et al., 2004), e no caso desse estudo, a redução média no sexto dia de experimento, foi de 40%. Esse comportamento também foi observado em *Tabebuia avellanedae*, em *Lonchocarpus sericeus*, em *Copaifera lucens*, e em *T. aurea* (DAVANSO et al., 2002; LIRA et al., 2013; VIDAL et al., 2019; OLIVEIRA; GUALTIERI, 2016), respectivamente.

Essas informações ratificam que essas espécies arbóreas restringem o processo de abertura estomática como estratégia para aumentar a eficiência no uso da água, demonstrando a habilidade dessas plantas para absorver carbono durante o processo de transpiração (LIRA et al., 2013; HASAN et al., 2017; VIDAL et al., 2019). Avaliando plantas de *T. aurea* submetidas ao estresse por alagamento, autores constataram restrições de até 30% na condutância estomática (OLIVEIRA; GUALTIERI, 2017). Desse modo, a *T. aurea* apresenta um processo eficiente para otimizar água e conseguir tolerar os efeitos do alagamento, uma vez que a eficiência no uso da água por meio do ajustamento estomático acontece apenas em espécies tolerantes a esse tipo de estresse (LIRA et al., 2013; HASAN et al., 2017).

A redução da eficiência fotoquímica máxima (F_v/F_m) nas plantas de *T. aurea*, conforme observado neste estudo, representa um forte indicador da fotoinibição nas plantas sob algum estresse, o que consiste em uma regulação fotoprotetora reversível ou inativação irreversível do fotossistema II (MAIA JÚNIOR et al., 2020). Nas plantas cultivadas sob condições ambientais naturais, os valores de F_v/F_m variam de 0,75 a 0,85 (BAKER; ROSENQVIST, 2004). No presente estudo, os valores dessa razão foram reduzidos nas plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento do solo. A restrição de algumas funções fisiológicas nas plantas causa o acúmulo de energia nos centros de reação do fotossistema II, gerando espécies reativas de oxigênio (EROS), que danificam o aparato fotossintético, e causa a fotoinibição (SALES et al., 2013). No

entanto, resultados divergentes foram encontrados, onde, avaliaram os efeitos do alagamento por 63 dias em *Genipa americana* e não verificaram danos no aparato fotossintético por meio da razão F_v/F_m (MIELKE et al., 2003).

Assim como na eficiência fotoquímica máxima (F_v/F_m), a eficiência fotoquímica efetiva do PSII (*Yield*) também teve redução significativa nas plantas de *T. aurea* controle e submetidas ao alagamento do solo. Esse efeito, provavelmente, foi ocasionado pela diminuição na proporção de energia absorvida pelo aparato do fotossistema das plantas (OLIVEIRA; GUALTIERI, 2016). Resultados semelhantes ao do presente estudo foram encontrados em outras espécies arbóreas submetidas ao estresse por alagamento, como *Eugenia uniflora* (MIELKE; SCHAFFER, 2009), *Pouteria glomerata* (MAURENZA et al., 2009) e *T. aurea* (OLIVEIRA; GUALTIERI, 2017), em que constataram reduções na *Yield*. Todos esses resultados indicam que essas espécies, possuem reduzido aproveitamento da energia luminosa sob condições de estresse por alagamento, causando baixas taxas fotossintéticas.

No presente estudo, observou-se que o índice SPAD, potencial hídrico foliar, clorofilas e proteínas nas plantas de *T. aurea* submetidas ao alagamento não foram afetados. Coincidindo, por exemplo, com estudos de autores, que ao comparar as respostas das cultivares Comum e Llanero de *Brachiaria humidicola*, com a cultivar Marandu de *Brachiaria brizantha*, ao excesso de água no solo, observaram que ambas as cultivares de *B. humidicola* não tiveram o seu índice SPAD afetado (DIAS-FILHO; LOPES, 2019). Da mesma forma, estudando a espécie *B. humidicola* 'Comum', não encontraram diminuição no seu teor de clorofila sob alagamento do solo, sendo tida como relativamente mais tolerante a esse tipo de estresse (JIMÉNEZ et al., 2015; DIAS-FILHO; CARVALHO, 2000).

Avaliando as trocas gasosas e o grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *T. aurea* submetidas ao alagamento, Oliveira e Gualtieri (2017) também não observaram diferenças significativas entre os tratamentos para o potencial hídrico foliar, indicando que o mesmo não é fortemente afetado pelo estresse por alagamento. Esses autores sugerem que essa “manutenção” do potencial hídrico foliar, mesmo sob estresse, pode estar agregado a respostas a curto-prazo, ou seja, alguma sinalização entre o sistema radicular e a parte aérea da planta, gerando assim, uma resposta integrada na planta, a qual permite sua sobrevivência, até que a disponibilidade de água aumente (SANCHES, 2012).

Os pigmentos fotossintetizantes, em plantas submetidas ao alagamento do solo podem variar muito, pois, enquanto algumas espécies podem reduzir essa concentração em questões de dias sob tais condições, outras podem nem ser afetadas (PAROLIN, 1997; GRAVAT; KIRBY, 1998; GARDINER; KRAUSS, 2001; SMETHURST; SHABALA, 2003; YORDANOVA; POPOVA, 2007; JING et al., 2009; MIELKE; SCHAFFER, 2010; OLIVEIRA; JOLY, 2010; PEZESHKI et al., 1996a; 1996b; NAUMANN et al., 2008). Após investigar plantas de *Symmeria paniculata* (Polygonaceae) submetidas ao alagamento do solo, autores observaram este fato, onde também não encontraram alterações na concentração de clorofila, corroborando com os resultados encontrados neste estudo (WALDHOFF et al., 2002). Este fator pode estar relacionado com disfunções no sistema radicular das plantas, promovido pelo alagamento do solo, podendo ocasionar tanto a degeneração das clorofilas, como a redução da sua atividade metabólica (DREYER et al., 1991; LARSON et al., 1992; KOZLOWSKI, 1997; KOZLOWSKI; PALLARDY, 1997; PAROLIN 1997).

Outrossim, em estudos realizados sobre o comportamento de espécies ocorrentes no Bioma Caatinga, frente ao alagamento do solo, os tratamentos também não interferiram no teor de proteínas das plantas de Pau-Ferro (FERREIRA, 2011). As plantas quando expostas a condições de inundações do solo podem tornar a sua síntese de proteínas limitada, devido a mudanças no padrão e no teor de proteínas das plantas, que estão sendo sintetizadas (RADAELLI et al., 2020). Diante deste fato, a síntese de proteínas pode ser aumentada, diminuída, e/ou até mesmo inibida. Espécies tolerantes a anóxia são aquelas que conseguem manter o seu teor de proteínas, através da síntese de polipeptídeos em condições anaeróbicas (MORAES et al., 2001).

Os resultados do presente estudo demonstram declínios nos teores de aminoácidos totais, e ganhos de prolina e açúcares solúveis totais nas plantas submetidas ao alagamento do solo em relação ao controle no sexto dia de estresse. Os osmoprotetores como proteínas, aminoácidos e carboidratos em plantas submetidas à hipóxia, são importantes para determinar se a espécie avaliada pode ser considerada sensível ou tolerante ao alagamento do solo (OLIVEIRA; GUALTIERI, 2017; MARTINAZZO et al., 2013).

Quando as plantas são submetidas a algum tipo de estresse, todos os osmoprotetores atuam de maneira correlacionada. Por exemplo, sob alagamento do solo, a planta pode reduzir ou aumentar a produção de aminoácidos, depende do tempo de estresse e tolerância da espécie, além de aumentar a movimentação dessas moléculas no

xilema (LIRA et al., 2013; LOPES et al., 2019). O aumento de aminoácidos nas plantas sob condição de estresse por alagamento ocorre porque a proteólise pode ser aumentada (MARTINAZZO et al., 2013). Além disso, reforçam que pode ocorrer acréscimo no teor de aminoácidos devido à degradação de proteínas, em que essas moléculas são hidrolisadas, liberando aminoácidos, os quais sofrem interconversão induzida pela falta de oxigênio e produzem aminoácidos específicos (REGGIANI et al., 2000). Por outro lado, a redução de aminoácidos sob condição de anóxia, caso observado no presente estudo, pode ocorrer em função da simples redução na síntese de aminoácidos provocado pelo alagamento do solo (GOUVÊA, 2016).

Em contrapartida, os teores de prolina e açúcares solúveis aumentaram nas plantas de *T. aurea* alagadas. Apesar de ser um reflexo do efeito danoso do estresse por alagamento, os aumentos nesses teores promovem efeito benéfico, visto que atuam no processo de osmoproteção, causando a tolerância da planta ao estresse por alagamento (TEWARI; MISHRA, 2018). A prolina é um osmoprotetor que exerce diversas funções na planta, sendo o aumento na sua síntese e concentração, a primeira resposta fisiológica aos estresses abióticos. Nesse estudo, pode-se sugerir que o aumento de prolina em plantas de *T. aurea* durante o período de estresse por alagamento, pode ter sido prontamente usado como soluto compatível que ajusta o potencial osmótico no citoplasma sob inundação (TEWARI; MISHRA, 2018) e como fonte de energia, redistribuindo o nitrogênio e carbono, para a recuperação de atividades fisiológicas nas plantas estressadas (ANNUNZIATA et al., 2019), o que contribuiu na integridade e proteção da membrana plasmática, principalmente nos cloroplastos, permitindo que não ocorresse a degradação das clorofilas nessas plantas.

Estudos com diferentes culturas como arroz e pimenta-do-reino sob estresse por alagamento, sugerem o papel da prolina como um soluto compatível que ajusta o potencial osmótico no citoplasma em plantas sob inundação, caracterizando como tolerância a inundação (CHANU; SARANGTHEM, 2015; OU et al., 2011). Quando a planta é submetida ao estresse, isso normalmente ocorre, para manter a turgescência de suas células e tecidos (LOPES et al., 2019). Desse modo, o aumento no teor de prolina está associado à diminuição dos teores de proteínas e ação de proteases, que de uma forma geral, acontece nas plantas estressadas (LIRA et al., 2013), conforme observado neste estudo.

No presente estudo, foram observados aumentos no açúcar solúvel das plantas de *T. aurea* no sexto dia de estresse por alagamento mantendo sua estabilidade de

concentração da recuperação. Fatores que indicam o acúmulo de os açúcares solúveis foram usados como osmoproteção, e como fonte de energia para planta durante o período de estresse, indicando um mecanismo de tolerância ao alagamento nessas plantas. Os açúcares solúveis como osmoprotetor, mantêm a turgidez celular e a estabilidade da membrana, evitando a degradação de proteínas durante o estresse por alagamento (TEWARI; MISHRA, 2018). Além disso, o carboidrato desempenha um papel crucial na tolerância às inundações, pois com a atividade fotossintética afetada, o carboidrato armazenado é utilizado na forma de glicose, frutose, frutano, e amido como fonte de energia em plantas no período de estresse (TEWARI; MISHRA, 2018).

Em estudos com espécies de macrófitas tolerantes ao alagamento, observaram que o consumo reduzido e o aumento no acúmulo de açúcares solúveis são os principais mecanismos associados à tolerância ao alagamento (QIN et al., 2013). Em estudo de genótipos de *Prunus cerasifera* L. foi verificado as maiores quantidades de açúcares solúveis nas plantas submetidas ao alagamento no genótipo tolerante (IACONA et al., 2019). Segundo os autores, a manutenção das reservas de carboidratos e a capacidade de metabolizá-los para sustentar os níveis de ATP em condições anóxicas são indicativos de tolerância a inundações em espécies arbóreas (IACONA et al., 2019). O uso eficiente de carboidratos e seu acúmulo nos órgãos das plantas, especialmente nos tecidos da raiz, é de fato um fator crucial para preservar a funcionalidade das células durante o estresse de inundação (PARENT et al., 2008). Resultados semelhantes foram constatados, estudando as características fisiológicas e anatômicas de plantas de sibipiruna (*Caesalpinia peltophoroides*) submetidas à hipóxia, onde também encontraram um aumento de até 22% no acúmulo de açúcares a partir do quinto dia de alagamento do solo (HENRIQUE et al., 2010).

5. CONCLUSÕES

As respostas fisiológicas apresentadas pelas plantas de *Tabebuia aurea* submetidas ao alagamento do solo indicam que houve recuperação das taxas fotossintéticas, condutância e transpiração e eficiência do uso da água após quatro dias da drenagem de água do solo, além do acúmulo de osmoprotetores, como a prolina e açúcares solúveis durante o alagamento do solo, atuando como potenciais mecanismos de aclimação e tolerância ao alagamento nessas plantas. Essas características são indicativas de que a *T. aurea* é capaz de sobreviver durante curtos períodos sob condições de alagamento do solo.

REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, M. P. F.; MORAES, F. K. C.; SANTOS, R. I. N.; CASTRO, G. L. S.; RAMOS, E. M. L. S.; PINHEIRO, H. A. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.48, p.9-16, 2013.

ANEE, T. I.; NAHAR, K.; RAHMAN, A.; MAHMUD, J. A.; BHUIYAN, T. F.; ALAM, M. U.; HASANUZZAMAN, M. Oxidative damage and antioxidant defense in *Sesamum indicum* after different waterlogging durations. **Plants**, v.8, p.196, 2019.

ANNUNZIATA, M. G.; CIARMIELLO, L. F.; WOODROW, P.; DELL'AVERSANA, E.; CARILLO, P. Perfil espacial e temporal do acúmulo de glicina betaína em plantas sob estresse abiótico. **Front Plant Science**, 2019. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00230>

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **Journal of Experimental Botany**, v.55, p.1607-1621, 2004. <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erh196>.

BELO, E. S. **Efeito do estresse hídrico no metabolismo de Gabirobeira**. Dissertação (Mestrado em Agronomia-Produção Vegetal) - Universidade Federal de Goiás – UFG, Câmpus Jataí, 131p. 2011.

BENTO, L. F.; SCALON, S. P. Q.; DRESCH, D. M.; PEREIRA, Z. V. Potential of recovery of *Campomanesia xanthocarpa* Mart. ex O. Berg seedlings from water deficit. **African Journal of Agricultural Research**, v.11, p.2775-2785, 2016.

BIELESKI, R. L.; TURNER, A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical Biochemistry**, v.17, p.278-293, 1966.

BRADFORD, M. M. The dye-binding assay for protein. **Analytical Biochemistry**, v.72, p.248-254, 1976.

BRANDÃO, A. D. Papel da redutase do nitrato em soja [*Glycine max* (L.) Merr. Cv iac- 17] sob condições de hipóxia do sistema radicular. Dissertação - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP (Mestrado em Biologia vegetal), 2005.

CAETANO, L. P. S. de. **Tolerância de seis acessos de *brachiaria spp.* ao alagamento.** Dissertação (Mestrado em Botânica Tropical) - Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), 58p. 2006.

CARON, B. O.; PERRANDO, E. R.; SCHMIDT, D.; MANFRON, P. A.; BEHLING, A.; ELLI, E. F.; ELOY, E. Relações fisiológicas em mudas de pata-de-vaca (*Bauhinia forficata* Link). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais.** v.16, p.196-201, 2014 doi.org/10.1590/S1516-05722014000200005.

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

CHANU, W. S.; SARANGTHEM, K. Changes in proline accumulation, amino acid, sugar and chlorophyll content in leaf and culm of Phourel-amubi, a rice cultivar of Manipur in response to flash flood. **Indian Journal of Plant Physiology.** v.20, p.10–13, 2015.

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany,** v.103, p.551-560, 2009.

Climate change indicators and impacts worsened in. **World Meteorological Organization (WMO)**, 2021. Disponível em: <<https://public.wmo.int/en/media/press-release/climate-change-indicators-and-impacts-worsened-2020>>. Acesso em: 10 de setembro de 2021.

COELHO, C. C. R.; DA SILVA, J. N.; NEVES, M. G.; DA CONCEIÇÃO, A. G. C.; DA SILVA, R. T. L.; DE OLIVEIRA, N. C. F. Aspectos ecofisiológicos e crescimento em plantas de milho ao alagamento. **Revista Agroecossistemas,** v.5, p.41-46, 2014.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v.37, p.229-234, 2007. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672007000200008>.

COSTA, G. F.; SALLA, L.; MARENCO, R. A. Trocas gasosas e potencial hídrico em *Carapa guianensis* Aubl. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p.156-158, 2007.

COSTA, V. B; OLIVEIRA, J. R. Custos De Implantação De Olival Na Metade Sul Do Rio Grande Do Sul. **Revista Agronomia Brasileira, Jaboticabal**, v.2, 2018.

DALMOLIN, A. C.; DALMAGRO, H. J.; LOBO, F. A.; ANTUNES JUNIOR, M. Z.; ORTÍZ, C. E. R.; VOURLITIS, G. L. Effects of flooding and shading on growth and gas exchange of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) of invasive species in the Brazilian Pantanal. **Brazilian J. Plant Physiology**. v.24, p.75–84, 2012.

DAVANSO, V. M.; SOUZA, L. A.; MEDRI, M. E.; PIMENTA, J. A.; BIANCHINI, E. Photosynthesis, grow thand develop ment of *Tabebuia avellanadae* Lor. Ex Griseb. (*Bignoniaceae*) in flooded soil. **Brazilian Archives of Biologyand Technology**, v.45, p.375-384, 2002. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132002000300016>.

DIAS, A. S.; LIMA, G. S. D.; SÁ, F. V. D. S.; GHEYI, H. R.; SOARES, L. A. D. A.; FERNANDES, P. D. Gas exchanges and photochemical efficiency of West Indian cherry cultivated with saline water and potassium fertilization. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.22, p.628-633, 2018.

DIAS-FILHO, M. B.; CARVALHO, C. J. R. de. Physiological and morphological responses of *Brachiaria* spp. to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, p.1959-1966, 2000.

DIAS-FILHO, M. B.; LOPES, M. J. dos S. Manejo do solo em pastagens. In: BERTOL, I.; DE MARIA, I. C.; SOUZA, L. da S. **Manejo e conservação do solo e da água**. Viçosa, MG: SBCS, cap.36, p.1163-1181, 2019.

DREYER, E.; COLIN-BELGRAND, M.; BIRON, P. Photosynthesis and shoot water status of seedlings from different oak species submitted to waterlogging. **Annales des Sciences Forestières** v.48, p.205-214, 1991.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, v.28, p.350-356, 1956.

EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo**. 2. ed. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisa de Solos, p.212, 1997.

FERREIRA, D. T. R. G. **Alterações fisiológicas e bioquímicas em quatro espécies florestais do bioma Caatinga submetidas a alagamento**. Dissertação (Mestrado em Agronomia – Produção Vegetal) – Universidade Federal de Alagoas, Rio Largo – AL, p.79, 2011.

FUKAO, T.; BARRERA-FIGUEROA, B. E.; JUNTAWONG, P.; PEÑA-CASTRO, J. M. Submergence and waterlogging stress in plants: a review highlighting research opportunities and understudied aspects. *Frontiers in Plant Science*, v.10, p.340, 2019.

GARDINER, E. S.; KRAUSS, K. W. Photosynthetic light responses of flooded cherry-bark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology*, v.21, p.1103-1111, 2001.

GOUVÊA, P. R. S. **Ecofisiologia de plantas jovens de *Garcinia brasiliensis* mart. (Clusiaceae) submetidas a diferentes regimes hídricos e a alta temperatura**. Dissertação (Mestrado em Agricultura no Trópico Úmido) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus-Amazônia, p.74, 2016.

HASAN, S. A.; RABEI, S. H.; NADA, R. M.; ABOGADALLAH, G. M. Water use efficiency in the drought-stressed sorghum and maize in relation to expression of aquaporin genes. *Biologia Plantarum*, v.61, p.127-137, 2017. <http://dx.doi.org/10.1007/s10535-016-0656-9>.

HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H. Stress Indicators: Chlorophylls and Carotenoids. In: Hendry, G. A. F. and Grime, J. P. *Methods in Comparative Plant Ecology*, Chapman & Hall, p.148-152, 1993. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-011-1494-3>.

HENRIQUE, P. C.; ALVES, J. D.; GOULART, P. F. P.; DEUNER, S.; SILVEIRA, N. M.; ZANANDREA, I.; CASTRO, E. M. Características fisiológicas e anatômicas de

plantas de sibipiruna submetidas à hipoxia. **Ciência Rural**, v.40, p.1-7, 2010. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782009005000221>.

HOLANDA, A. C.; SANTOS, R. V.; SOUTO, J. S.; ALVES, A. R. Desenvolvimento inicial de espécies arbóreas em ambientes degradados por sais. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v.7, p.39-50, 2007.

IACONA, C.; PISTELLI, L.; CIRILLI, M.; GATTI, L.; MANCINELLI, R.; RIPA, M. N.; MULEO, R. Day-length is involved in flooding tolerance response in wild type and variant genotypes of rootstock *Prunus cerasifera* L. **Frontiers in plant science**, v.10, p.546, 2019.

JIMÉNEZ, J. de la C.; CARDOSO, J. A.; ARANGO-LONDOÑO, D.; FISCHER, G.; RAO, I. Influencia de la fertilidad del suelo en la tolerancia a inundación en dos pastos de *Brachiaria*. **Agronomía Colombiana**, v.33, p.20-28, 2015.

JING, Y. X.; LI, G. L.; GU, B. H.; YANG, D. J.; XIAO, L.; LIU, R. X.; PENG, C. L. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Melaleuca alternifolia* seedlings to flooding and subsequent recovery. **Photosynthetica** v.47, p.595-601, 2009.

JUNGLOS, F. S.; JUNGLOS, M. S.; DRESCH, D. M.; PEREIRA, N. S.; KODAMA, F. M.; SCALON, S. P. Q. Recovery of the photosynthetic capacity of *Campomanesia adamantium* (Myrtaceae) after water deficit. **Brazilian Journal of Botany**, v.39, p. 541-546, 2016.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. **Physiology of Woody Plants**, 2nd edition. Academic Press, San Diego, p.411, 1997.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph** v.1, p.1-29, 1997.

LARSON, K. D.; SCHAFFER, B.; DAVIES, F. S.; SANCHES, C. A. Flooding, mineral nutrition and gas exchange of mango trees. **Scientia Horticulturae** v.52, p.113-124, 1992.

LAVINSKY, A. O.; SANT'ANA, C. S.; MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A. A. F.; GOMES, F. P.; FRANÇA, S.; SILVA, D. C. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. **New Forests**, Berlin, v.34, p.41-50, 2007.

LEÓN, J.; CASTILLO, M. C.; GAYUBAS, B. The hypoxia–reoxygenation stress in plants. **Journal of Experimental Botany**, v.72, p.5841-5856, 2021.

LIAO, CHUNG-TA; LIN, CHIN-HO. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceedings of the National Science Council, Republic of China. Part B, Life Sciences**, v.25, p.148-157, 2001.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Method Enzymology*, v.148, p.350-382, 1987.

LIRA, J. M. S.; FERREIRA, R. A.; SILVA JÚNIOR, C. D.; SANTOS NETO, E. M.; SANTANA, W. S. Análise de crescimento e trocas gasosas de plantas de *Lonchocarpus sericeus* (Poir.) D.C. sob alagamento para uso na recuperação de matas de ciliares. **Ciência Florestal**, v.23, p.655-665, 2013. <http://dx.doi.org/10.5902/1980509812349>.

LOPES, M. F. Q.; FIGUEIREDO, F. R. A.; BRUNO, R. L. A.; SILVA, R. T.; SOUZA, L. V.; LIMA, L. K. S. Massa de sementes e variação diurna das trocas gasosas em *Luetzelburgia auriculata* (Alemão) Ducke. **Scientia Plena**, v.15, p.1-9, 2019. <https://doi.org/10.14808/sci.plena.2019.120201>.

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

MAIA JÚNIOR, S. O.; ANDRADE, J. R.; SANTOS, C. M.; SANTOS, J. V.; SILVA, L. K. S.; CLEMENTE, P. R. A.; FERREIRA, V. M.; SILVA, J. V.; ENDRES, L. Foliar-applied glycine betaine minimizes drought stress-related impact to gas exchange and the photochemical efficiency of PSII in sugarcane. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v.32, p.315–329, 2020. <https://doi.org/10.1007/s40626-020-00188-5>.

MAIA JÚNIOR, S. O.; ANDRADE, J. R.; SANTOS, C. M.; SILVA, J. A. C.; SANTOS, K. P. O.; SILVA, J. V.; ENDRES, L. Leaf thickness and gas exchange are

indicators of drought stress tolerance of sugarcane. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v.31, p.29-38, 2019. <https://doi.org/10.9755/ejfa.2019.v31.i1.1897>.

MARCOS, F. C. C. Influência de bactérias endofíticas na fisiologia de plantas de cana-de-açúcar sob restrição hídrica. Dissertação - Instituto Agronômico, Campinas, São Paulo (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical), 2012.

MARTINAZZO, E. G.; PERBONI, A. T.; OLIVEIRA, P. V.; BIANCHI, V. J.; BACARIN, M. A. Atividade fotossintética em plantas de ameixeira submetidas ao déficit hídrico e ao alagamento. **Ciência Rural**, v.43, p.35-41, 2013. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782012005000126>.

MARTINS, W. A.; MARTINS, L. L.; MARIA, I. C. D.; MORAES, J. F. L. D.; PEDRO, M. J. Reduction of sediment yield by riparian vegetation recovery at distinct levels of soil erosion in a tropical watershed. **Ciência e Agrotecnologia**, v.45, 2021.

MAURENZA, D.; MARENCO, R. A.; PIEDADE, M. T. F. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v.39, p.519-526, 2009. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672009000300005>.

MEDRI, C.; PIMENTA, J. A.; RUAS, E. A.; SOUZA, L. A.; MEDRI, P. S.; SAYHUN, S.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E. O alagamento do solo afeta a sobrevivência, o crescimento e o metabolismo de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae)? **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, v.33, p.123-134, 2012.

MIELKE, M. S.; ALMEIDA, A. F.; GOMES, F. P.; AGUIAR, M. A. G.; MANGABEIRA, P. A. O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environment and Experimental Botany**, v.50, p.221-231, 2003. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(03\)00036-4](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(03)00036-4).

MIELKE, M. S.; SCHAFFER, B. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and pigment indexes of *Eugenia uniflora* L. in response to changes in light intensity and soil flooding. **Tree Physiology**, v.30, p.45-55, 2009. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp095>.

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

MORAES, M. G.; ALVES, J. D.; OLIVEIRA, L. E. M.; VITORINO, P. F. P. G.; MAGALHÃES, M. M. Caracterização do crescimento e da atividade das desidrogenases alcoólica e lática em seis espécies herbáceas sob condições de hipoxia. **Ciência e Agrotecnologia**, v.25, p.86-95, 2001.

MORAES, M. G.; ALVES, J. D.; OLIVEIRA, L. E. M.; VITORINO, P. F. P. G.; MAGALHÃES, M. M. Caracterização do crescimento e da atividade das desidrogenases alcoólica e lática em seis espécies herbáceas sob condições de hipoxia. **Ciência e Agrotecnologia**, v.25, p.86-95, 2001.

NAUMANN, J. C.; YOUNG, D. R.; ANDERSON, J. E. Leaf chlorophyll fluorescence, reflectance, and physiological responses to freshwater and saltwater flooding in the evergreen shrub, *Myrica cerifera*. **Environmental and Experimental Botany** v.63, p.402-409, 2008.

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

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J. Gas exchange in young plants of *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae Juss.) subjected to flooding stress. **Revista Árvore**, v.40, p.39-49, 2016. <http://dx.doi.org/10.1590/0100-67622016000100005>.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J. Trocas gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Paratudo) submetidas a alagamento. **Ciência Florestal**, v.27, p.181-191, 2017. <https://doi.org/10.5902/1980509826457>.

OLIVEIRA, A. K. M.; GUALTIERI, S. C. J.; BOCCHESE, R. A. Gas exchange of potted *Tabebuia aurea* plants under hydric stress. **Acta Scientiarum Agronomy**, v.33, p.641-647, 2011.

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

OSMOND, C.; ZIEGLER, H. Physiological plant ecology II. In: OSMOND, C.; ZIEGLER, H. WATER (Ed.). Relations and carbon assimilation, New York: Verlag Berlin Heidelberg, p.5-33, 1980.

OU, L. J.; DAI, X. Z.; ZHANG, Z. Q.; ZOU, X. X. Responses of pepper to waterlogging stress. **Photosynthetic**. v.49, p.339–345, 2011.

PALLARDY, S. G. Crescimento vegetativo, em Fisiologia de plantas lenhosas, 3ª ed. San Diego: **Academic Press**, 2008.

PAROLIN, P. Auswirkungen periodischer Vernässung und Überflutung auf Phänologie, Photosynthese und Blattphysiologie von Baumarten unterschiedlicher Wachstumsstrategie in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. In: Junk, W.J.; Piedade, M.T.F.; Wittmann, F.; Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.), **Amazonian Floodplain Forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management**. Springer, Heidelberg / London / New York. p.615, 1997.

PASSOS, C. D.; PASSOS, E. E. M.; PRADO, C. H. B. A. de.; Comportamento sazonal do potencial hídrico e das trocas gasosas de quatro variedades de coqueiro-anão. **Revista Brasileira Fruticultura**, v.27, p.248-254, 2005

PEZESHKI, S. R.; DELAUNE, R. D.; KLUDZE, H. K.; CHOI, H. S. A comparative study of gas exchange characteristics of cattail (*Typha domingensis*) and sawgrass (*Cladium jamaicense*) to soil redox conditions. **Aquatic Botany** v.54, p.25-35, 1996b.

PEZESHKI, S. R.; PARDUE, J. H.; DELAUNE, R. D. Leaf gas exchange and growth of flood-tolerant and flood-sensitive tree species to soil oxygen deficiency. **Tree Physiology** v.16, p.453-458, 1996a.

QIN, X.; LI, F.; CHEN, X.; XIE, Y. Growth responses and non-structural carbohydrates in three wetland macrophyte species following submergence and de-submergence. **Acta Physiologiae Plantarum**. v.35, p.2069–2207, 2013.

RADAELLI, J. C.; GUOLLO, K.; NETO, C. K.; SILVA, M.; SIMÕES, F.; JUNIOR, A. W. Inundação em mudas de jabuticabeira. **Research, Society and Development**, v.9, p. 1-21, 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.33448/rsd-v9i11.10087>

REGGIANI, R.; NEBULONI, M.; MATTANA, M.; BRAMBILLA, I. Anaerobic Accumulation of amino acids in rice roots: role of the glutamine synthetase/glutamate synthase cycle. **Amino Acids**, v.18, p.207-217, 2000. <https://doi.org/10.1007/s007260050018>.

RENA, A. B.; MASCIOTTI, G. Z. The effect of dehydration on nitrogen metabolism and growth of bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.). *Revista Ceres*, v.23, p.288-301, 1976.

ROSA, D. B. C. J. **Estresse hídrico no crescimento e trocas gasosas em mudas de copaifera langsdorffii desf.** Tese (Doutorado em Agronomia – Produção Vegetal) - Universidade Federal da Grande Dourados – MS, p. 88, 2017.

SÁ, F. V. S.; ARAUJO, J. L.; NOVAES, M. C. de.; SILVA, A. P.; PEREIRA, F. H. F.; LOPES, K. P. Crescimento inicial de arbóreas nativas em solo salino-sódico do nordeste brasileiro tratado com corretivos. **Revista Ceres**, v.60, p. 388-396, 2013.

SALES, C. R. G.; RIBEIRO, R. V.; SILVEIRA, J. A. G.; MACHADO, E. C.; MARTINS, M. O. LAGÔA, A. M. M. A. Superoxide dismutase and ascorbate peroxidase improve the recovery of photosynthesis in sugarcane plants subjected to water deficit and low substrate temperature. **Plant Physiology and Biochemistry**, v.73, p.326-336, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.012>.

SANCHES, R. F. E. **Relações hídricas e respostas ao deficit hídrico da species Bauhinia forficata Link: mecanismos de manutenção do status hídrico.** Dissertação - Universidade de São Paulo – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Dissertação de Mestrado, 2012.

SANTOS, L. M. J.; SILVA, E. C.; SILVA JUNIOR, C. D. Avaliação comparativa da ecofisiologia do juazeiro (*Ziziphus joazeiro* Martius) em duas ecorregiões do estado de Sergipe em resposta à sazonalidade. **Revista de Biologia Neotropical**, v.12, p.8-19, 2015. <https://doi.org/10.5216/rbn.v1i1.27951>.

SCALON, S. P. Q.; KODAMA, F. M.; DRESCH, D. M.; MUSSURY, R. M.; PEREIRA, Z. V. Gas exchange and photosynthetic activity in *Hancornia speciosa* Gomes seedlings under water deficit conditions and during rehydration. **Bioscience Journal**, v.31, p.1124-1132, 2015.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D.; BRITO, J. Z.; CABRAL, E. L. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia-Série Botânica**. v.59, p.201-205, 2004.

SMETHURST, C. F.; SHABALA, S. Screening methods for waterlogging tolerance in lucerne: comparative analysis of waterlogging effects on chlorophyll fluorescence, photosynthesis, biomass and chlorophyll content. **Functional Plant Biology**. v.30, p.335-343, 2003.

SOLTANI, A.; MAFIMOGHADDAM, S.; OLADZAD-ABBASABADI, A.; WALTER, K.; KEARNS, P. J.; VASQUEZ-GUZMAN, J.; OSORNO, J. M. Genetic analysis of flooding tolerance in an Andean diversity panel of dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Frontiers in plant science**, v.9, p.767, 2018.

SOUZA, S. A.; ABREU, S. C.; SILVA, C. M.; SANTOS, J. X.; REIS, A. R. S. Desenvolvimento inicial de plântulas de tamboril [*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong] em diferentes níveis de intensidade luminosa. **Informativo ABRATES**, v.23, p.32-36, 2013.

TEWARI, S.; MISHRA, A. (2018). Flooding stress in plants and approaches to overcome. In Plant metabolites and regulation under environmental stress. **Academic Press**, p.355-366, 2018.

TURNER, N. C. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, v.58, p.339-366, 1981.

VIDAL, D. B.; ANDRADE, I. L. M. M.; DALMOLIN, Â.; MIELKE, M. Photosynthesis and growth of Copaiba seedlings subjected to soil flooding. **Floresta Ambiente**, v.26, p.1-8, 2019. <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.056916>.

VOESENEK, L. A. C. J.; RIJNDERS, J. H. G. M.; PEETERS, A. J. M.; VAN DE STEEG, H. M.; KROON, H. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. **Ecology**, v.85, p.16-27, 2004.

WALDHOFF, D.; FURCH, B.; JUNK, W. J. Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicator for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. **Environmental and Experimental Botany**, v.48, p.225-235, 2002.

WITTMANN, F.; MARQUES, M. C.; JÚNIOR, G. D.; BUDKE, J. C.; PIEDADE, M.T.; WITTMANN, A. O.; MONTERO, J. C.; ASSIS, R. L.; TARGHETTA, N.; PAROLIN, P.; JUNK, W. J.; HOUSEHOLDER, J. E. The Brazilian freshwater wetscape: Changes in tree community diversity and composition on climatic and geographic gradients. *PloS One*, v.12, p.1-18, 2017.

WRIGHT, J. S.; SOBEL, A. H.; SCHMIDT, G. A. Influence of condensate evaporation on water vapor and its stable isotopes in a GCM. *Geophysical Research Letters.*, v.36, 2009. <http://doi:10.1029/2009GL038091>.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C.; RICKETTS, R. E. The Determination of Amino Acids with Ninhydrin. *The Analyst*, v.80, p.209-213, 1955.

YORDANOVA, R.Y.; POPOVA, L. P. Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants. **Acta Physiologiae Plantarum** v.29, p.535-541, 2007.

ZAIDI, P. H.; RAFIQUE, S.; RAI, P. K.; SINGH, N. N.; SRINIVASAN, G. Tolerance to excess moisture in maize (*Zea mays* L): susceptible crop growth stage and identification of tolerant genotypes. **Field Crops Research**, v.90, p.189- 202, 2004. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2004.03.002>.

CAPÍTULO II

Arquivo Suplementar

Apêndice 1. Curva de resposta à luz e ao CO₂, realizadas nas plantas antes do início do experimento, utilizando-se do sistema de fotossíntese portátil (modelo LI 6400 XT, LiCor), IRGA.

