



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

HUGO LIMA KIRSTEN

Resposta à inundação de plantas jovens de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart

Maringá
2022

HUGO LIMA KIRSTEN

Resposta à inundação de plantas jovens de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Luiz Antonio de Souza

Maringá
2022

"Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

K61r Kirsten, Hugo Lima, 1994-
Resposta à inundação de plantas jovens de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.)
Burkart / Hugo Lima Kirsten. -- Maringá, 2022.
37 f. : il. (algumas color.).
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2022.
Orientador: Prof. Dr. Luiz Antonio de Souza.
1. *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart (Fabaceae) "farinha seca" - Ecologia
- Aspectos ecomorfológicos e anatômicos - Planície de inundação. 2. Plantas aquáticas -
Ecologia - Planície de inundação. 3. Ecofisiologia vegetal. I. Universidade Estadual de
Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de
Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -583.741764

HUGO LIMA KIRSTEN

Resposta à inundação de plantas jovens de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título Mestre em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Luiz Antonio de Souza
PEA/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Danielle Katharine Petsch
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof.^a. Dr.^a Vanessa de Carvalho Harthman
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (UFMS)

Aprovada em: 27 de janeiro de 2022.

Local de defesa: Realizado em *home office*, via acesso remoto por videoconferência pelo aplicativo Google Meet, no endereço eletrônico meet.google.com/zzq-pyir-gbr, devido a situação do Covid-19

Dedicado à Vera Lucia Aparecida Lima
Kirsten e Ernesto Kirsten. Deus que nos
proteja e onde quer que estejam eu oro por
vocês.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais pelo amor, carinho e dedicação.

Aos meus irmãos e suas esposas aprendo todo dia amar vocês mais. À Janaína que me ensinou a ser forte durante o processo mais difícil na vida de uma pessoa, e ao meu primo Junior por ser meu companheiro pra todas as horas.

Ao meu orientador professor Dr. Luiz Antonio de Souza por todo acolhimento, apoio e empatia durante todo esse processo.

À todas as pessoas que passaram por minha vida na condição de professores, vocês merecem todo reconhecimento por exercerem essa profissão incrível.

Aos meus amigos João Otávio e Melissa pela construção do laço mais importante da vida, o amor.

Aos meus amigos, *roommates* e parceiros de jogos: Marcelo, Thaís e Wingly. Morar com vocês me ensinou muito.

À professora Dr.^a Lindamir Hernandez Pastorini, pela paciência e disponibilidade em me ajudar e também à professora Dr.^a Mariza pelo auxílio nas coletas e apoio.

À Universidade Estadual de Maringá, em especial, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) por tornar possível a realização do Mestrado, assim como os professores do programa que contribuíram para a minha formação. A todos os docentes e funcionários do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), em especial a Louize que me iluminou em meio ao caos em que estive. À Biblioteca Setorial do Nupélia, em especial à Maria Salete Ribelatto Arita e a João Fábio Hildebrandt que são pessoas incríveis no cumprimento de suas funções inspirando os alunos a serem profissionais dedicados.

À Elizabete Custódio da Silva por todo auxílio com a burocracia e com sua profissionalidade ensinando como ser eficaz é importante para todos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 –, pela concessão da bolsa de mestrado.

A todos os meus colegas do laboratório de Fisiologia vegetal e Anatomia vegetal pela estimada companhia e ajuda na realização dos experimentos, especialmente para: Kérolým, Larissa, Nara, Renata, Gabriel, Anderson.

A todos os membros da aliança Acerolas, (“Gorgonzola”, “Rulissa”, “Zoey”, “NOIa”, “Mundo”, “Dolla”, “Nupo”, “Joaquina” e “Monsera”) e à minha parceira de tribo Solange.

A todos que direta ou indiretamente fizeram parte deste trabalho, o meu muito obrigado!

Não entendo. Isso é tão vasto que ultrapassa qualquer entender. Entender é sempre limitado. Mas não entender pode não ter fronteiras. Sinto que sou muito mais completa quando não entendo. Não entender, do modo como falo, é um dom. Não entender, mas não como um simples estado de espírito. O bom é ser inteligente e não entender. É uma benção estranha, como ter loucura sem ser doida. É um desinteresse manso, é uma doçura de burrice. Só que de vez em quando vem a inquietação: quero entender um pouco. Não demais: mas pelo menos entender que não entendo.

(Clarice Lispector)

Resposta à inundação de plantas jovens de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart

RESUMO

Planícies de inundação fornecem um ambiente único devido as cheias periódicas que causam baixas taxas de difusão e solubilidade de oxigênio no solo e representam a principal restrição ao desenvolvimento da comunidade vegetal ripária. Entre as estratégias apresentadas pelas plantas que possibilitam-nas sobreviver a esses eventos de inundação estão ajustes morfofisiológicos e anatômicos, reduzindo o dano causado pela deficiência de oxigênio. Com o objetivo de observar experimentalmente as estratégias adaptativas de sobrevivência à inundação, plantas jovens de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart foram submetidas às condições de saturação hídrica. Os tratamentos consistiram em: alagado (somente o substrato submerso em água), totalmente submerso (planta inteiramente coberta por água) e o controle (mantido em capacidade de campo). Para avaliação morfológica coletou-se os dados de altura da parte aérea, comprimento da raiz e biomassa (folhas, caule e raiz). Para as análises anatômicas da raiz, mensurou-se o diâmetro do cilindro vascular da raiz e o diâmetro total da raiz. Por fim, obtivemos clorofila *a* e *b*, carotenoides e clorofila total. As análises foram realizadas 15, 30 e 60 dias após o início dos tratamentos. Os resultados foram comparados estatisticamente por testes de média (Anova, *Kruskal-wallis* e teste-t). De maneira geral, o grupo controle apresentou maiores médias de crescimento nos parâmetros altura da parte aérea, comprimento de raiz, biomassa das folhas e raiz, diâmetro do cilindro central da raiz e diâmetro total da raiz, comparado aos outros tratamentos, em todas os períodos. Os valores de clorofila *a*, *b* e total e de carotenoides apresentaram pouca variação aos 15 dias após o início dos tratamentos e somente aos 30 dias o grupo controle e alagado obtiveram maiores valores, comparados ao totalmente submerso, indicando alterações no metabolismo das plantas mantidas em submersão. Registrou-se pela análise anatômica, maior desenvolvimento no grupo controle, com raízes em avançado crescimento secundário dos tecidos e redução do diâmetro total da raiz nos tratamentos onde essa se encontrava em hipoxia. Observou-se a presença de lenticelas e raízes adventícias no tratamento alagado. Aos 60 dias após o início dos tratamentos, os indivíduos do tratamento submerso estavam mortos. A inundação representou um efeito negativo no crescimento dos indivíduos assim como o alagamento do substrato. A morte das plantas sob tratamento de submersão indica que *Albizia niopoides* não tolera grandes períodos de total submersão, enquanto as características morfoanatômicas desenvolvidas sugerem que a planta seja considerada tolerante ao estresse causado pelo alagamento do substrato.

Palavras-chave: Tolerância. Planície de inundação. Lenticela. Adaptações ecomorfológicas.

Responses to flooding of young plants of *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart

ABSTRACT

Floodplains provide a unique environment, periodic floods cause low rates of diffusion and solubility of oxygen in the soil and represent the main restriction to plant community development. Among the strategies presented by plants that allow them to survive these flooding events are morphophysiological and anatomical adjustments, reducing the damage caused by oxygen deficiency. This study was conducted with the objective of experimentally observing the adaptive strategies of survival to the flooding, thus, young plants of *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart were submitted to water saturation conditions. The following treatments were submitted to the plants: flooded (only the soil submerged in water), submersion (plants totally under the water) and the control group (maintained at field capacity). For morphological evaluation, we collected data from shoot height, root length, biomass (leaves, stem and root). For the anatomical analysis of the root, we measured the diameter of the vascular cylinder of the root and the total diameter of the root, in addition to data about chlorophyll a and b, carotenoids and total chlorophyll. Analyzes were performed 15, 30 and 60 days after the start of the treatments. Results were statistically compared by mean tests (ANOVA, Kruskal-wallis and t-test). In general, the control group presented higher growth averages in the parameters: shoot height, root length, biomass of leaves and root, diameter of the central cylinder of the root and total diameter of the root, compared to the other treatments, in all studied periods. The values of chlorophyll a, b and total and carotenoids showed little variation at 15 days after the beginning of treatments and only at 30 days the control and flooded groups obtained higher values, compared to the totally submerged, indicating changes in the metabolism of plants kept in submersion. Anatomical analysis showed greater development in the control group, with roots in advanced secondary tissue growth and reduced total root diameter in treatments when it was in hypoxia. We observed the presence of lenticels and adventitious roots in the flooded plants. At 60 days after the start of treatments, subjects in the submerged treatment were dead. Flooding represented a negative effect on the growth of individuals as well as substrate flooding. The death of plants under submersion treatment indicates that *Albizia niopoides* does not tolerate long periods of total submersion, while the morphoanatomical characteristics developed suggest that the plant is considered tolerant to the stress caused by the flooding of the substrate.

Keywords: Tolerance. Floodplain. Lenticels. Ecomorphological adaptations.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas de publicação científica da revista Aquatic Botany. Disponível em: <<https://www.elsevier.com/journals/aquaticbotany/0304-3770?generatepdf=true>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1	Coleta de material botânico	12
2.2	Delineamento experimental	13
2.3	Parâmetros de crescimento	16
2.4	Avaliação morfoanatômica	16
2.5	Quantificação dos pigmentos fotossintéticos	17
2.6	Análises estatísticas	17
3	RESULTADOS	17
3.1	Morfologia e crescimento	17
3.2	Estrutura anatômica da raiz primária	22
3.3	Teor de pigmentos fotossintéticos	25
4	DISCUSSÃO	28
5	CONCLUSÃO	31
	REFERÊNCIAS	32

1 INTRODUÇÃO

Zonas ripárias são caracterizadas pela transição entre o ambiente terrestre e aquático. São ambientes cruciais para a ciclagem de nutrientes. Apesar dessa importância, esses ambientes têm sido constantemente ameaçados por atividades antrópicas como a redução de sua área para utilização como terras agriculturáveis; a construção de usinas hidrelétricas, portos e etc (Azevedo-Santos et al., 2018). Em planícies de inundação, a dinâmica dos processos que regem o ciclo de vida dos organismos associados a esse bioma tem atraído a atenção de pesquisadores e promovido estudos de diferentes escalas (Lansac-Tôha et al., 2020; Grassel et al., 2021; Petsch et al., 2021). Nelas os pulsos de inundação naturais caracterizam o principal processo que determina o ciclo de vida dos organismos em zonas ripárias (Junk et al., 1989) e a dinâmica seca-cheia favorece o desenvolvimento de processos adaptativos, tanto dos organismos terrestres durante o período de cheias como dos aquáticos durante as águas baixas (Junk, 2001).

A inundação tem papel determinante na distribuição espacial e no crescimento das plantas nas zonas ripárias (Engels, 2011). A duração da inundação e a profundidade da inundação são os principais fatores que influenciam o estabelecimento das plântulas, ou seja, as plantas distribuídas em locais de elevação do relevo geralmente experimentam inundações rasas e temporárias, enquanto as plantas distribuídas em locais de baixa elevação do relevo frequentemente sofrem inundações profundas e de longa duração e, por essa razão, exibem diferentes estratégias adaptativas (Chen et al., 2019). O fluxo de água causado por esse processo de inundação restringe o crescimento de plantas nas margens (Luo et al., 2008), principalmente pela redução da disponibilidade de oxigênio, variando da deficiência (hipoxia) à ausência (anoxia) de oxigênio em solos altamente reduzidos (Vervuren et al., 2003). As estratégias das plantas para lidar com esse ambiente variam. Entre essas estratégias está a sincronização dos eventos reprodutivos (como a dispersão dos frutos e sementes) com a estação seca, mas também podem envolver plasticidade fenotípica, que é definida como a capacidade da espécie de exibir alterações em sua fisiologia e morfologia, em resposta às condições ambientais (Schlichting, 1986).

A aclimação morfofisiológica das plantas resultante do estresse anaeróbico está relacionada à realocação de biomassa, ao crescimento de aerênquima, à estrutura de raízes para difusão de oxigênio e liberação de gases tóxicos, à utilização do metabolismo fermentativo anaeróbico para síntese de ATP, à expressão gênica para síntese de enzimas

antioxidativas e regulação da acidificação e perda de eletrólitos (Kolb & Joly, 2010; Li et al., 2012; Marcílio et al., 2019).

Albizia niopoides (Spruce ex Benth.) Burkart, Fabaceae, popularmente conhecida como farinha seca, é comumente encontrada em zonas ripárias. É uma espécie nativa da Mata Atlântica muito utilizada para recuperação de áreas degradadas por ser uma espécie pioneira e capaz de auxiliar na regeneração de tais áreas (Lorenzi, 1992). *Albizia niopoides* é amplamente distribuída nas florestas semidecíduas, assim como em áreas sujeitas a alagamentos da planície de inundação do alto rio Paraná (Romagnolo & Souza, 2000). Os indivíduos estão distribuídos frequentemente colonizando pastagens, e também se estabelecem em clareiras, bordas de matas e áreas abertas. Em floresta primária, apenas indivíduos adultos são encontrados ocupando o dossel superior (Agostinho & Zalewski, 1996). Em virtude desses dados era esperado identificar estratégias adaptativas para sobrevivência nesses ambientes, sejam elas a presença de estruturas morfoanatômicas, como lenticelas, aerênquimas e raízes adventícias ou adaptações fisiológicas dos pigmentos fotosintetizantes ou do acúmulo e distribuição de massa.

Nesse cenário, com o objetivo de observar as estratégias adaptativas e limites de tolerância e sobrevivência à inundação, evento de natural ocorrência na planície de inundação do alto rio Paraná, conduziu-se um experimento em que plantas jovens de *Albizia niopoides* foram submetidas às condições de saturação hídrica semelhantes às condições que as plantas podem enfrentar na natureza.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Coleta de material botânico

Frutos de *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart, Fabaceae, foram coletados em setembro de 2019 em áreas adjacentes ao rio Paraná (22° 40' a 22° 55' S e 53°10' até 53°40' W), na região conhecida como planície de inundação do Alto rio Paraná localizada entre os estados do Paraná e Mato Grosso do Sul. O clima da região é classificado como Cfa, de acordo com critério de Köppen (Alvares et al., 2013). A cobertura vegetal encontra-se dentro do bioma Mata Atlântica, na região Fitoecológica da Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012) Os frutos foram levados ao Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Estadual de Maringá, onde foram processados para a obtenção das sementes.

2.2 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

O experimento foi conduzido em casa de vegetação no jardim didático do Departamento de Biologia (DBI) da Universidade Estadual de Maringá (UEM), entre os meses de setembro de 2019 a fevereiro de 2020. A preparação das amostras para os tratamentos consistiu em duas etapas: (i) a germinação e (ii) aclimação.

Para a germinação, as sementes foram semeadas em bandejas plásticas de 68 por 35 centímetros, contendo substrato constituído da mistura de areia com substrato comercial orgânico Provaso®, na proporção 2:1 baseado nas análises de solo, que demonstrou que essa composição é correlata com a do solo da área de coleta. As sementes foram irrigadas diariamente por 35 dias.

Após esse período, aproximadamente 200 mudas foram transplantadas individualmente para sacos plásticos pretos de 15 cm de largura por 30 cm de comprimento contendo a mesma mistura de substratos. As mudas foram irrigadas manualmente a cada dois dias por um período de 28 dias. Esse período corresponde a aclimação das amostras às condições de luminosidade, temperatura, entre outros fatores, da casa de vegetação. Ao final desse período, as amostras foram identificadas individualmente.

Após o vigésimo oitavo dia, cada amostra identificada por um número foi sorteada aleatoriamente para receber cada um dos tratamentos. Foram utilizadas 180 amostras as quais foram distribuídas aleatoriamente em 30 caixas plásticas brancas de 90 litros, sendo seis amostras para cada caixa (Fig. 1 e 2). 10 caixas e 60 amostras foram utilizadas para cada tratamento ao longo de todo o experimento.

Os tratamentos utilizados foram: Controle (ct), que consistiu de irrigação manual periódica mantendo em capacidade de campo; Alagado ao nível do substrato (al), onde as caixas eram mantidas com água suficiente para que todo o substrato estivesse imerso em água; e Submerso (sb), onde as amostras estiveram em total submersão em água, inclusive folhas e gema apical.

Aos quinze dias após o início dos tratamentos, 10 amostras foram utilizadas para análise dos parâmetros morfoanatômicos e 10 amostras utilizadas para a análise de pigmentos fotossintéticos. O mesmo procedimento foi repetido 30 e 60 dias após o início dos tratamentos, pois estudos em campo demonstraram a duração de cheias por esses períodos.

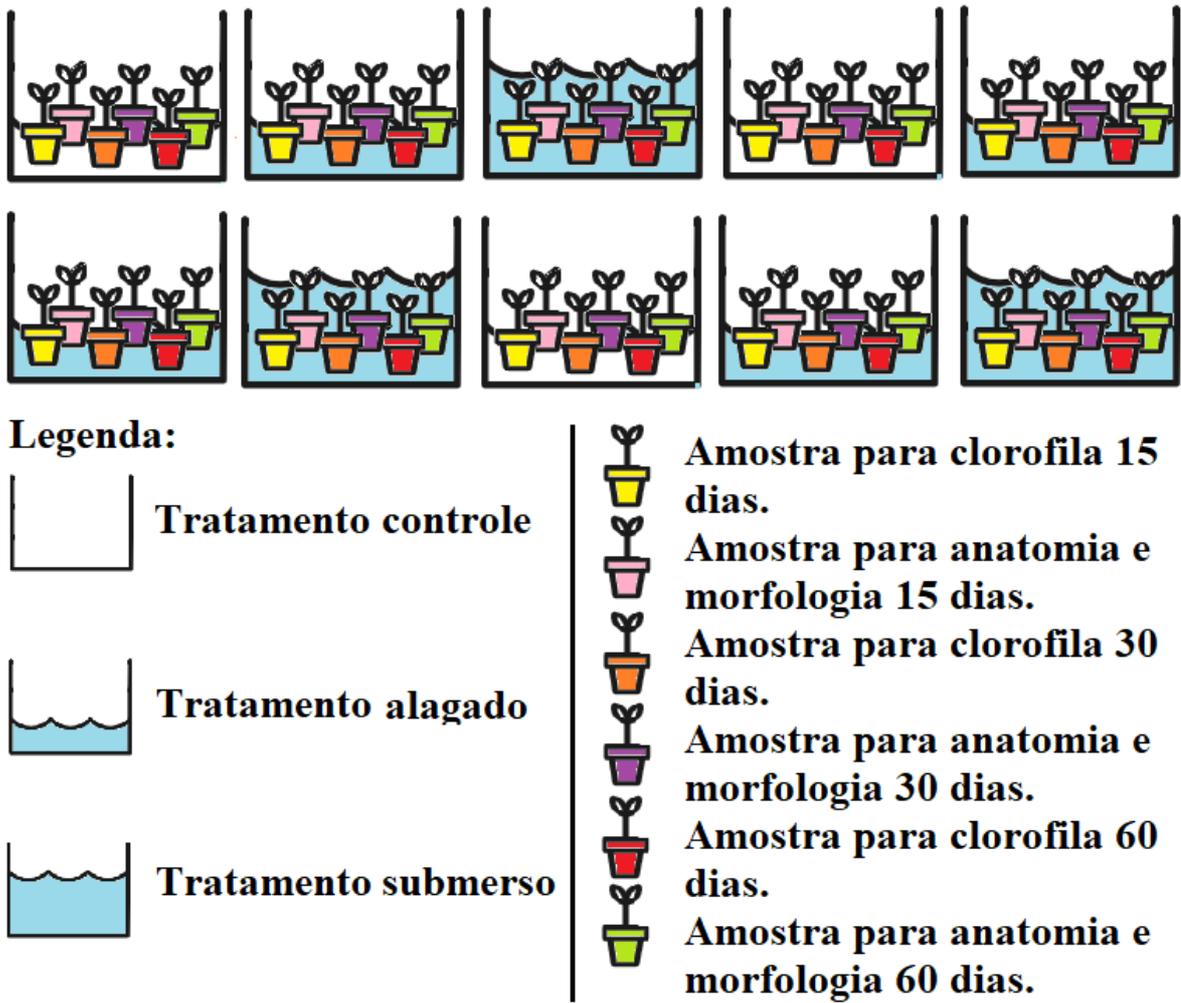


Figura 1. Diagrama esquemático representando o delineamento experimental, os tratamentos e a disposição das amostras nas caixas.

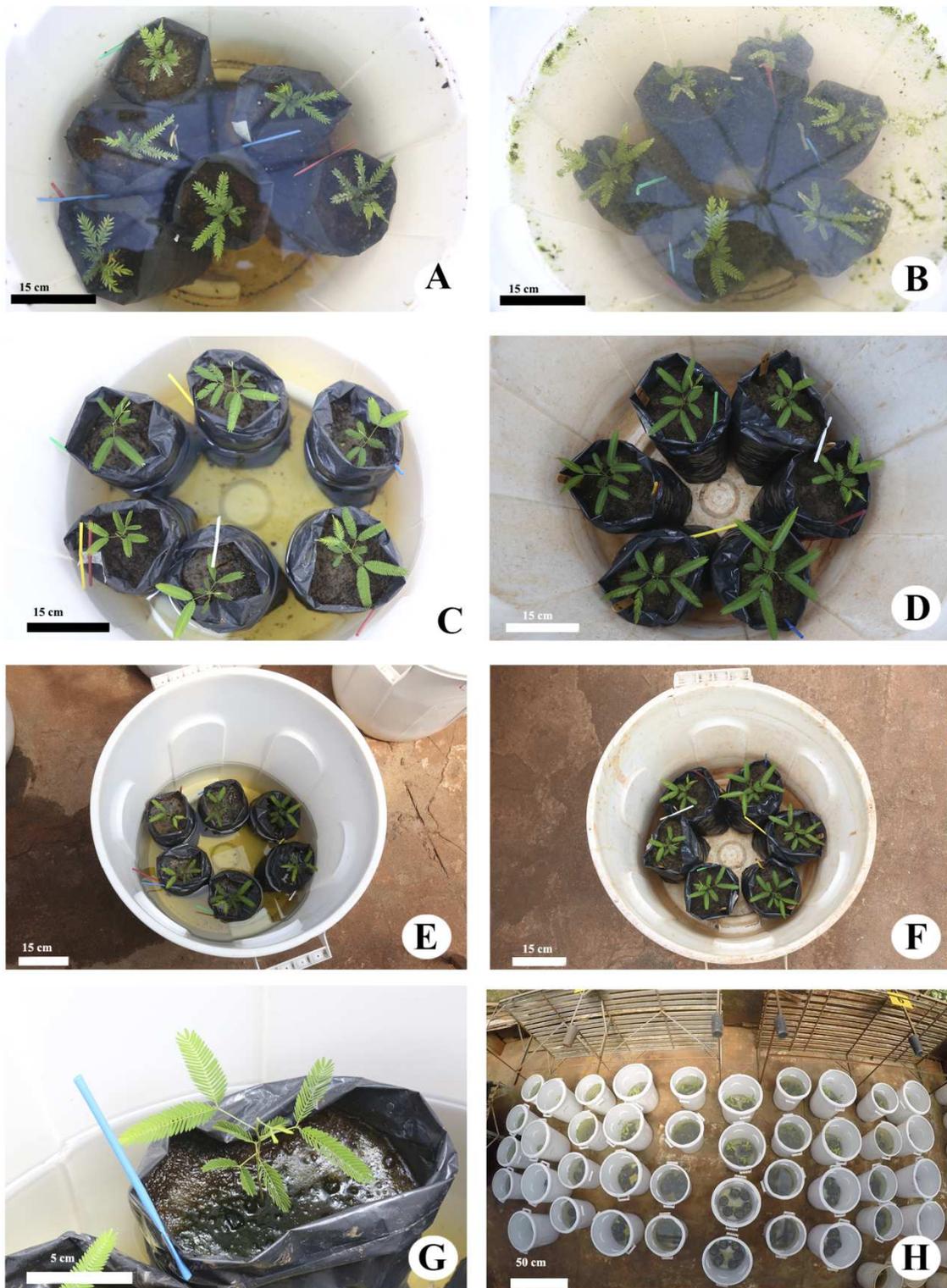


Figura 2. Delineamento experimental e crescimento de plantas jovens de *Albizia niopoides*. (A) plântulas submersas, (B) plântulas submersas e na superfície da água é possível notar primeiras folhas flutuantes resultantes da senescência, (C e E) tratamento alagado, (D e F) tratamento controle, (G) detalhe mostrando tratamento com substrato alagado e folhas livres e (H) visão geral do experimento.

2.3 Parâmetros de crescimento

10 vasos de cada tratamento foram retirados e levados ao laboratório de Ecofisiologia Vegetal para avaliação dos seguintes parâmetros: (i) Altura da parte aérea (cm), mensurada com auxílio de régua manual; (ii) Número de folhas (NF), contadas a olho nu e consideradas somente as que possuíam limbo totalmente expandido; (iii) Diâmetro do caule (mm), mensurado com auxílio de paquímetro manual; (iv) Comprimento da raiz (cm) tomado após a remoção do substrato mensurado com auxílio de régua; Biomassa seca da raiz (g); Biomassa seca do caule (g); e Biomassa seca das folhas (g). Para obtenção dos valores de biomassa seca, os órgãos foram submetidos à secagem em estufa a 60°C durante 48h. As determinações da massa seca foram obtidas em balança analítica de precisão, modelo MARK/M214Ai. Aos 15,30 e 60 dias após o início dos tratamentos, foram realizados esses procedimentos em diferentes conjunto de amostras, dos mesmos tratamentos.

2.4 Avaliação anatômica da raiz primária

Para a avaliação anatômica, foram coletados fragmentos da raiz primária de 10 plântulas dos diferentes tratamentos, localizados a 4 cm abaixo da região do coleto, que é identificado a olho nu pela diferença de coloração entre o hipocótilo verde e a raiz aclorofilada. Em seguida, os fragmentos foram submetidos à desidratação em série alcoólica etílica e emblocados em historesina Leica, conforme orientações especificadas no produto. Esses fragmentos foram cortados transversalmente em micrótomo de rotação, cujas secções obtidas foram coradas com azul de toluidina (O'Brien et al, 1964). As fotomicrografias foram obtidas em microscópio de luz Leica EZ4D com câmera digital e, posteriormente, processadas usando o software Leica Application Suite version 1.8. A partir das imagens obtidas foram realizadas as medidas descritas, através do uso do software Image-Pro® Plus 4.5 image analysis software (Media Cybernetics, Rockville, MD, USA).

Em cada período de retirada das amostras (isto é, 15, 30 e 60 dias) foram verificadas a ocorrência de características morfológicas, como presença de lenticelas e raízes adventícias nas plantas mantidas em cada tratamento.

2.5 Quantificação dos pigmentos fotossintéticos

O conteúdo de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b*, clorofila total (*a+b*) e carotenoides) foram mensurados em folhas totalmente expandidas de dez plantas de cada tratamento, procedimento repetido para cada retirada (isto é 15, 30 e 60 dias). Foram utilizadas amostras de aproximadamente 100 mg e a quantificação dos pigmentos ocorreu de acordo com metodologia descrita por Lichtenthaler (1987). Foram obtidas as absorvâncias à 470 nm (A470), 645nm (A645), 647 nm (A647) e 663 nm (A663), em espectrofotômetro Shimadzu UV-1201.

2.6 Análises estatísticas

As análises foram realizadas a partir dos dos parâmetros morfofisiológicos e anatômicos avaliados entre os três tratamentos (Controle, Alagado e Submerso). Para isto foi utilizada a análise de variância (ANOVA) unifatorial. Comparações *a posteriori* para determinar quais tratamentos diferem entre si foram realizadas pelo teste de *Tukey*. Para realização da ANOVA foram testados os pressupostos de independência (no delineamento experimental), de normalidade, com um teste de *ShapiroWilk*, e homocedasticidade utilizando o teste de *Levene*. Aos 30 dias, os parâmetros de massa seca da raiz, do caule e das folhas não atingiram o princípio da homocedasticidade e foram ajustados pelo método de *White* para Anova. Os resultados também foram explorados pela análise de *Kruskal-wallis* para comparação das significâncias estatísticas entre os tratamentos por diferentes testes. Nenhuma disparidade entre os resultados dos testes estatísticos foi observada e, por essa razão, foi mantida a Anova. A comparação das médias dos parâmetros aos 60 dias foi realizada utilizando-se teste t (n=20). Essas análises foram realizadas com o auxílio do software R versão 1.3.1056(R Core Team, 2020).

3 RESULTADOS

3.1 Crescimento e morfologia

Aos 15 dias após o início dos tratamentos, observamos que o grupo controle (ct) (Fig. 3) obteve valores maiores em relação aos tratamentos alagado (al) e submerso (ts) para o crescimento da raiz, diâmetro do caule, altura da parte aérea e massa seca da raiz. Observamos que os valores de massa seca do caule e das folhas foram maiores no controle e tratamento alagado que no tratamento submerso. Nesse período, não foi registrada alteração

morfológica significativa nas plantas jovens sob tratamento de submersão (Fig. 4) em relação ao estado prévio ao início do experimento. Porém, foi observada baixa taxa de crescimento e de desenvolvimento de órgãos vegetais, como novas folhas; e senescência foliar de três indivíduos (30%). Entretanto as plantas do tratamento alagado exibiram lenticelas e raízes adventícias na base do caule em quatro indivíduos (40%).

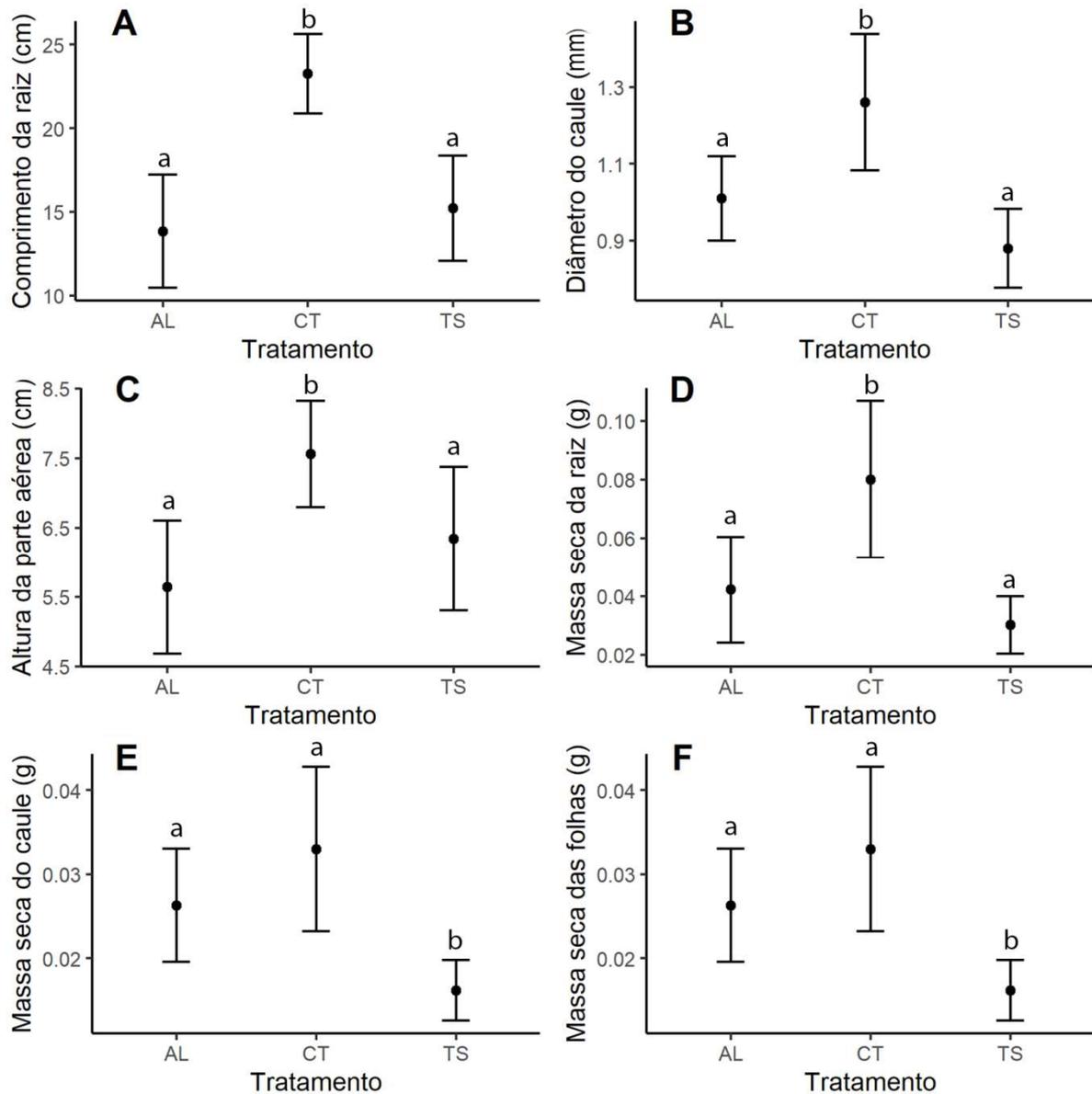


Figura 3. Parâmetros morfológicos mensurados de *Albizia niopoides* aos 15 dias após o início dos tratamentos de plantas alagadas (AL), totalmente submersas (TS) e controle (CT). (A) Comprimento da raiz, (B) Diâmetro do caule, (C) Altura da parte aérea, (D) Massa seca da raiz, (E) Massa seca do caule e (F) Massa seca das folhas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0,05$) (média \pm desvio padrão).

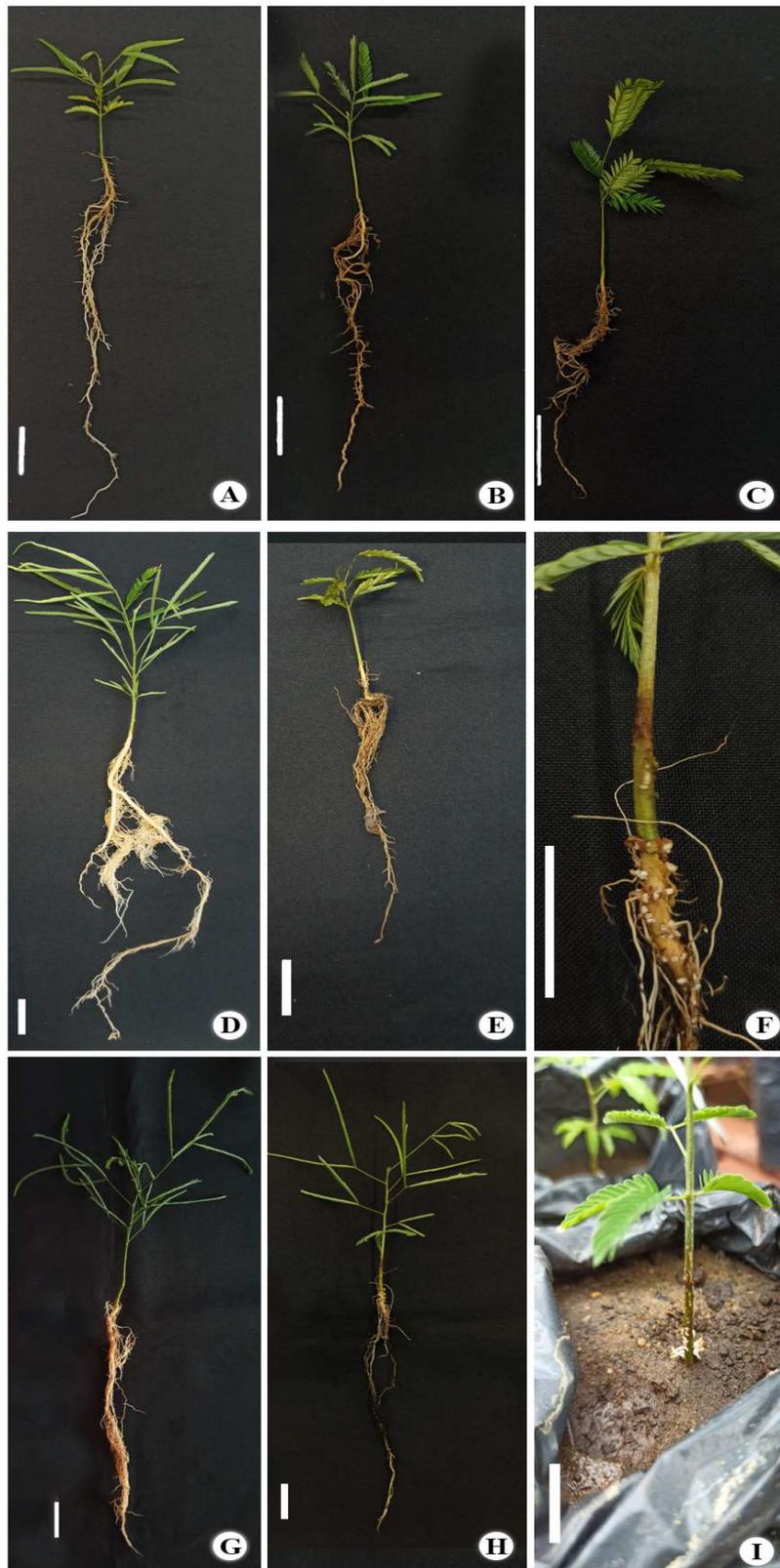


Figura 4. Plantas jovens de *Albizia niopoides*. A-C – Plantas 15 dias após tratamento: Planta-controle (A), Planta sob alagamento (B), Planta sob submersão (C). D-F,I – Plantas 30 dias após tratamento: Planta-controle (D), Planta sob alagamento (E,I), Planta sob submersão (F). G-H – Plantas 60 dias após o tratamento: Planta-controle (G), Planta sob alagamento (H). Note-se a formação de lenticelas hipertrofiadas (F) e raízes adventícias (I). Escalas: 3cm.

Para as plantas mantidas por 30 dias em cada tratamento, o diâmetro e a massa seca do caule foram menores no tratamento submerso em relação ao controle e alagado. No entanto, em relação o comprimento da raiz e altura da parte aérea o grupo controle exibiu maiores valores comparado ao tratamento alagado e submerso, apresentando, portanto, maior crescimento. Para as massas secas da raiz e das folhas, o tratamento controle apresentou maiores valores, seguido do tratamento alagado e, por último, o tratamento submerso. (Fig. 5). Enfatiza-se que nesse período, 80% das amostras do tratamento alagado apresentaram lenticelas hipertrofiadas (Fig. 4F) e 60% raízes adventícias, mas ressalta-se que essas raízes exibiram baixo crescimento e espessamento. Registra-se, também, que foi observada senescência foliar nas plantas sob tratamento submerso (Fig. 4E) em 70% das amostras.

Aos 60 dias após o início dos tratamentos, observamos a morte de todos os indivíduos do tratamento submerso. Os parâmetros diâmetro e massa seca do caule foram semelhantes entre os tratamentos alagado e controle. O comprimento da raiz, altura da parte aérea, biomassa seca da raiz e biomassa seca das folhas das plantas mantidas sob condição controle apresentaram maior valor comparado ao tratamento alagado (Fig. 6).

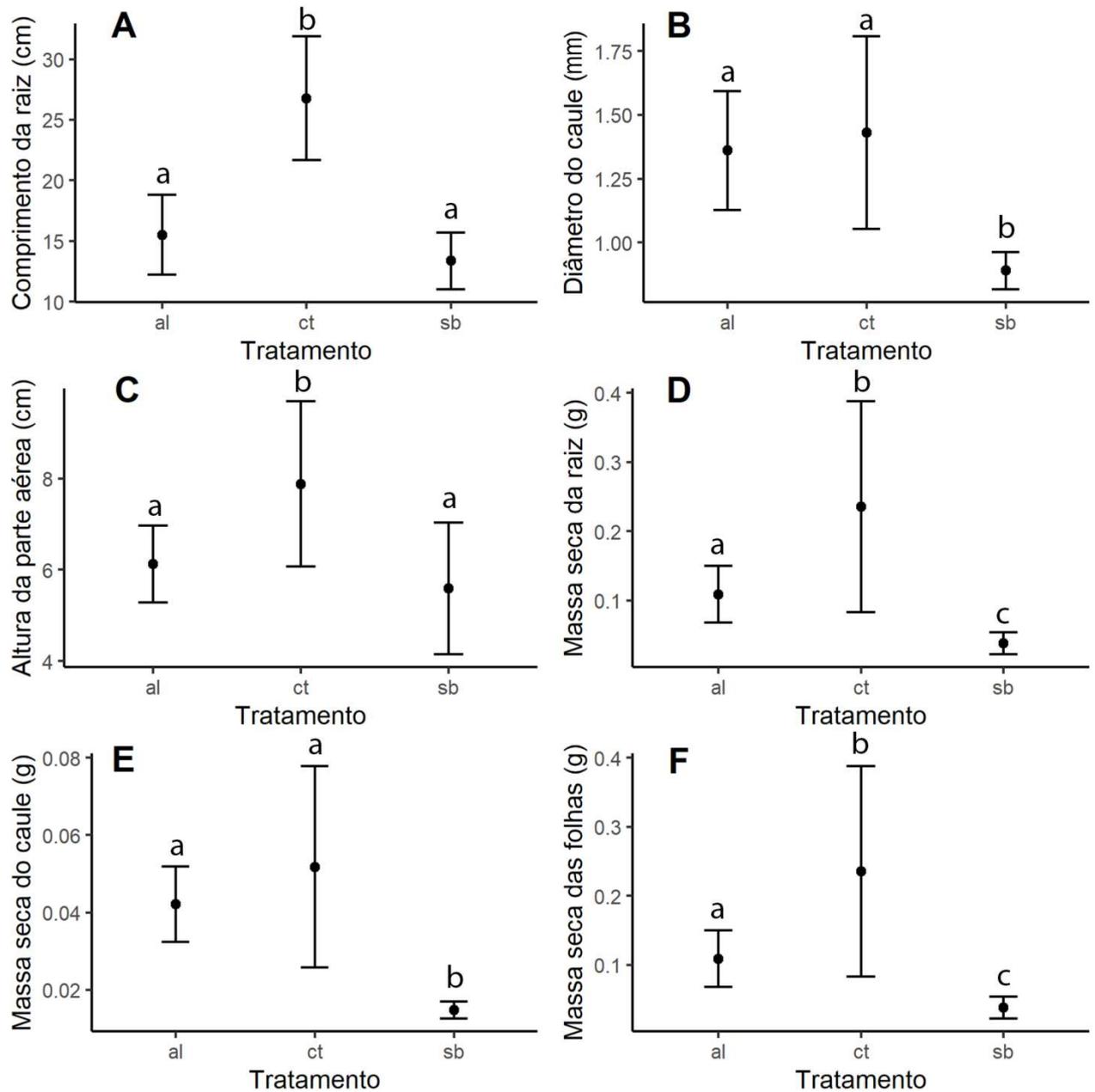


Figura 5. Parâmetros morfológicos mensurados de *Albizia niopoides* aos 30 dias após o início dos tratamentos de plantas alagadas (al), totalmente submersas (sb) e controle (ct). (A) Comprimento da raiz, (B) Diâmetro do caule, (C) Altura da parte aérea, (D) Massa seca da raiz, (E) Massa seca do caule e (F) Massa seca das folhas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0,05$) (média \pm desvio padrão).

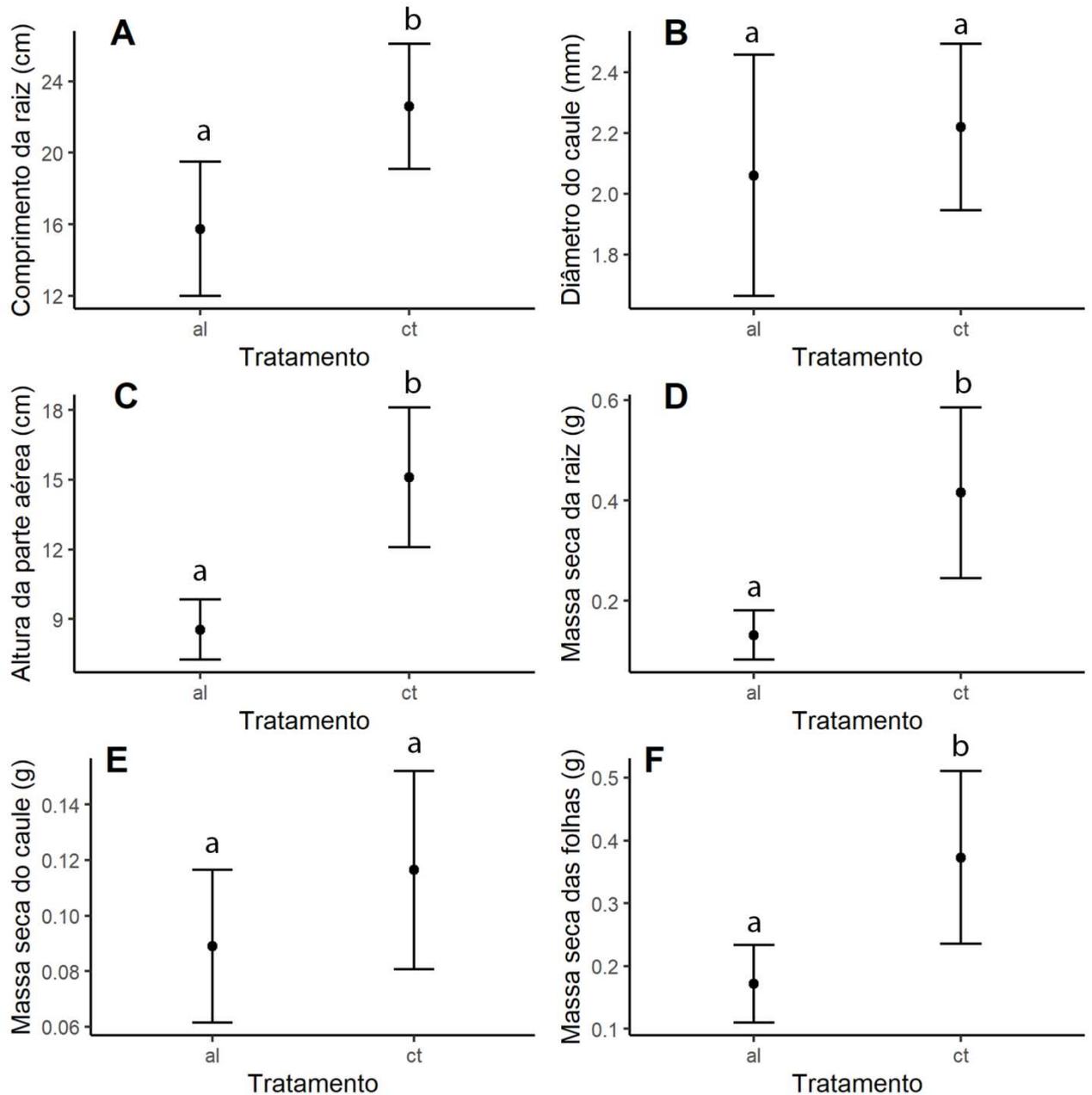


Figura 6. Parâmetros morfológicos mensurados de *Albizia niopoides* aos 60 dias após o início dos tratamentos de plantas alagadas (al) e controle (ct). (A) Comprimento da raiz, (B) Diâmetro do caule, (C) Altura da parte aérea, (D) Massa seca da raiz, (E) Massa seca do caule e (F) Massa seca das folhas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos (teste-t, $p < 0,05$) (média \pm desvio padrão).

3.2 Estrutura anatômica da raiz primária

A planta jovem exibe raiz primária ramificada, hipocótilo verde cilíndrico e eófilos compostos difoliolados pinados (Fig. 4); nessa fase os cotilédones haviam abscisado. As plantas jovens submetidas ao alagamento (30 dias) desenvolveram lenticelas hipertrofiadas e

algumas raízes superficiais adventícias (Fig. 4I). Plantas jovens submersas (60 dias) não sobreviveram.

A raiz primária da planta-controle, aos 15 dias após o início dos tratamentos, é tetrarca e possui crescimento secundário (Fig. 7A). Nessa fase, ela exibe periderme como tecido superficial, floema primário, floema secundário, câmbio, xilema secundário e xilema primário (com quatro arestas ou cordões de xilema primário). Na periderme notam-se restos de paredes espessadas da endoderme, o que indica origem pericíclica da periderme. Na periferia do floema secundário ocorrem grupos de fibras pericíclicas. O xilema secundário (Fig. 7A) exibe no sistema axial células parenquimáticas (algumas células com conteúdo, provavelmente amiláceo) e células esclerenquimáticas de paredes relativamente finas e outras fibras de paredes mais espessas. O xilema secundário é mais esclerificado ao redor do xilema primário. É possível distinguir na superfície da raiz restos de córtex e epiderme colapsados (Fig. 7A).

Nas raízes de plantas sob tratamento alagado (Fig. 7B,C) foi registrada redução do cilindro de xilema (xilemas secundário e primário), com córtex e epiderme eliminados, aos 15 dias (Fig. 7B), e íntegros aos 30 dias (Fig. 7C). No caso do tratamento submerso constatamos a presença de córtex e epiderme (Fig. 7D) ou sua eliminação parcial; no córtex preservado, as células mostraram-se pouco comprimidas no sentido tangencial e a periderme, presente nas raízes de plantas submersas, exibiu baixo desenvolvimento quando comparada com o controle e o tratamento alagado.

Nas raízes de plantas submersas (15 e 30 dias) houve instalação e atividade meristemática do câmbio, mas o xilema e floema secundários mostraram desenvolvimento reduzido (Fig. 7D).

Aos 30 dias após o início dos tratamentos, as raízes do controle mostraram-se estruturalmente semelhantes ao controle de 15 dias, porém apresentaram maior quantidade de tecidos secundários. As raízes do tratamento alagado mostraram redução grande dos tecidos, especialmente do xilema secundário. No caso do tratamento submerso houve maior redução da quantidade de tecidos, especialmente do xilema secundário, em comparação ao controle.

As plantas do controle apresentaram maior média para o diâmetro do cilindro vascular e diâmetro total da raiz primária aos 15 dias e 30 dias após o início dos tratamentos. Nesses dados merece destaque a diferença de valores dos parâmetros utilizados na análise dos tratamentos. As plantas-controle exibiram valores mais altos dos parâmetros investigados. Ressalta-se, também, que não houve incremento considerável nas médias dos tratamentos alagado e submerso, entre os tempos 15 e 30 dias, indicando baixa taxa de crescimento ao longo do tempo (Fig. 8).

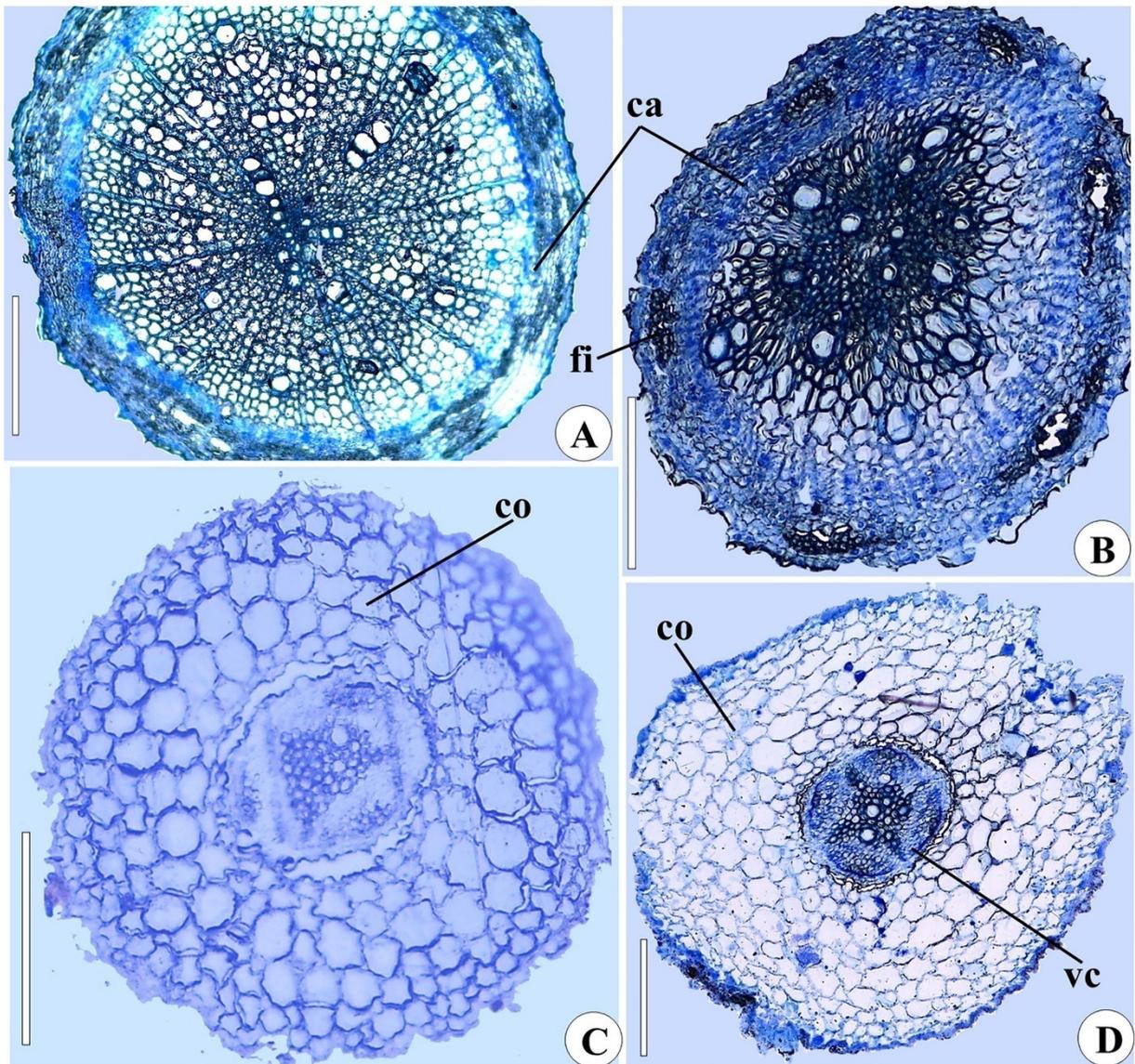


Figura 7. Estrutura da raiz de *Albizia niopoides* em seções transversais. A – Raiz da planta-control, em crescimento secundário. B,C – Raízes de plantas alagadas, 15 e 30 dias. D – Raiz de planta submersa, 15 dias. (ca=câmbio; co=córtex; fi=fibras perivasculares; vc=cilindro vascular). Escalas: 300µm (A), 200µm (B-D).

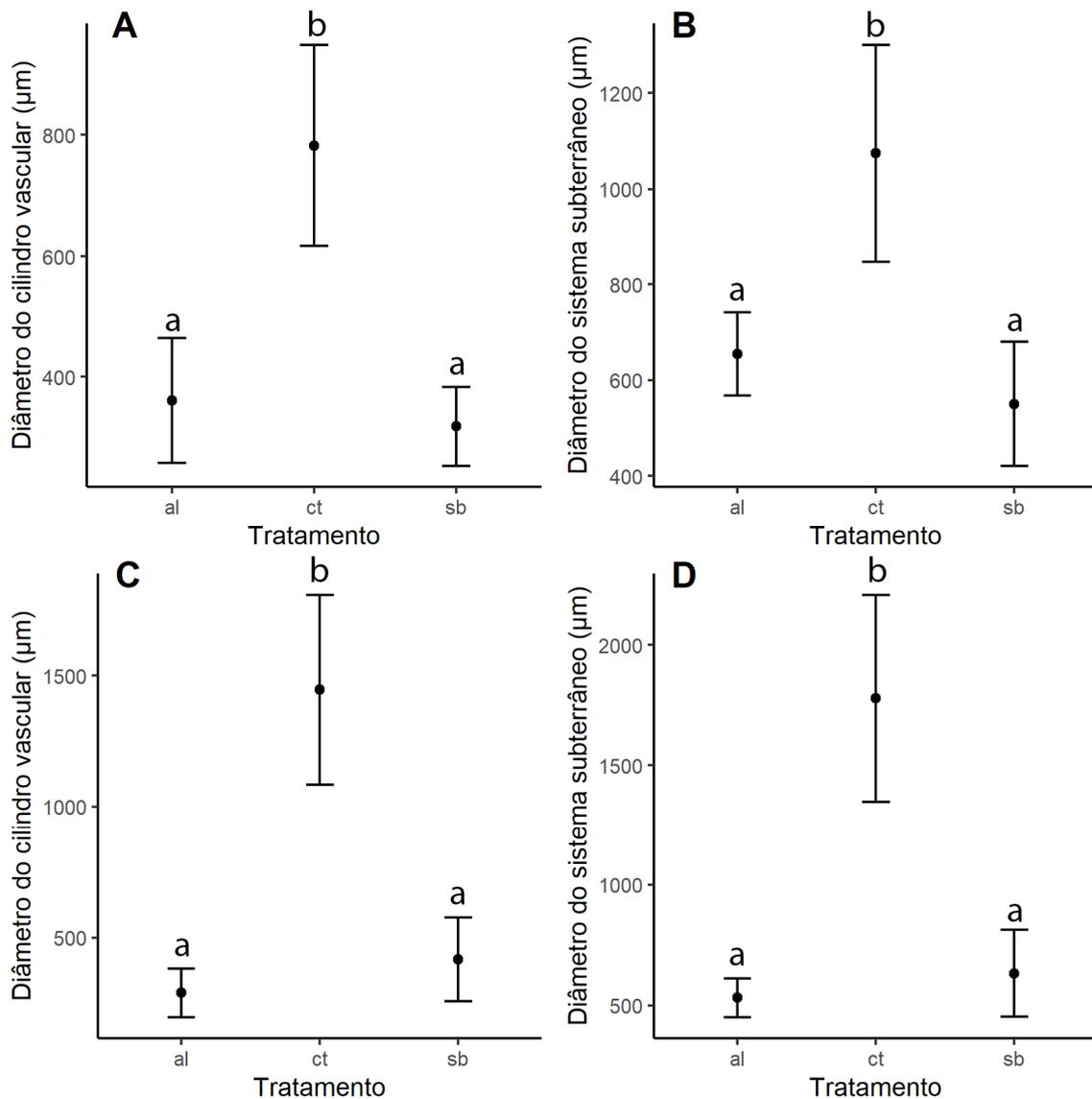


Figura 8. Parâmetros anatômicos mensurados do sistema subterrâneo *Albizia niopoides* de plantas alagadas (al), totalmente submersas (sb) e controle (ct). (A) diâmetro do cilindro vascular, (B) Diâmetro do sistema subterrâneo; (A - B) 15 dias após o início dos tratamentos, (C) diâmetro do cilindro vascular, (D) Diâmetro do sistema subterrâneo; (C - D) 30 dias após o início dos tratamentos. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0,05$) (média \pm desvio padrão).

3.3 Teor de pigmentos fotossintéticos

Nos indivíduos do tratamento controle, referente a 15 dias após o início dos tratamentos, foram encontrados valores maiores de teor de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total quando comparado aos tratamentos alagado e submerso. Entre os tratamentos alagado e submerso não houve diferenças significativas. (Fig. 9).

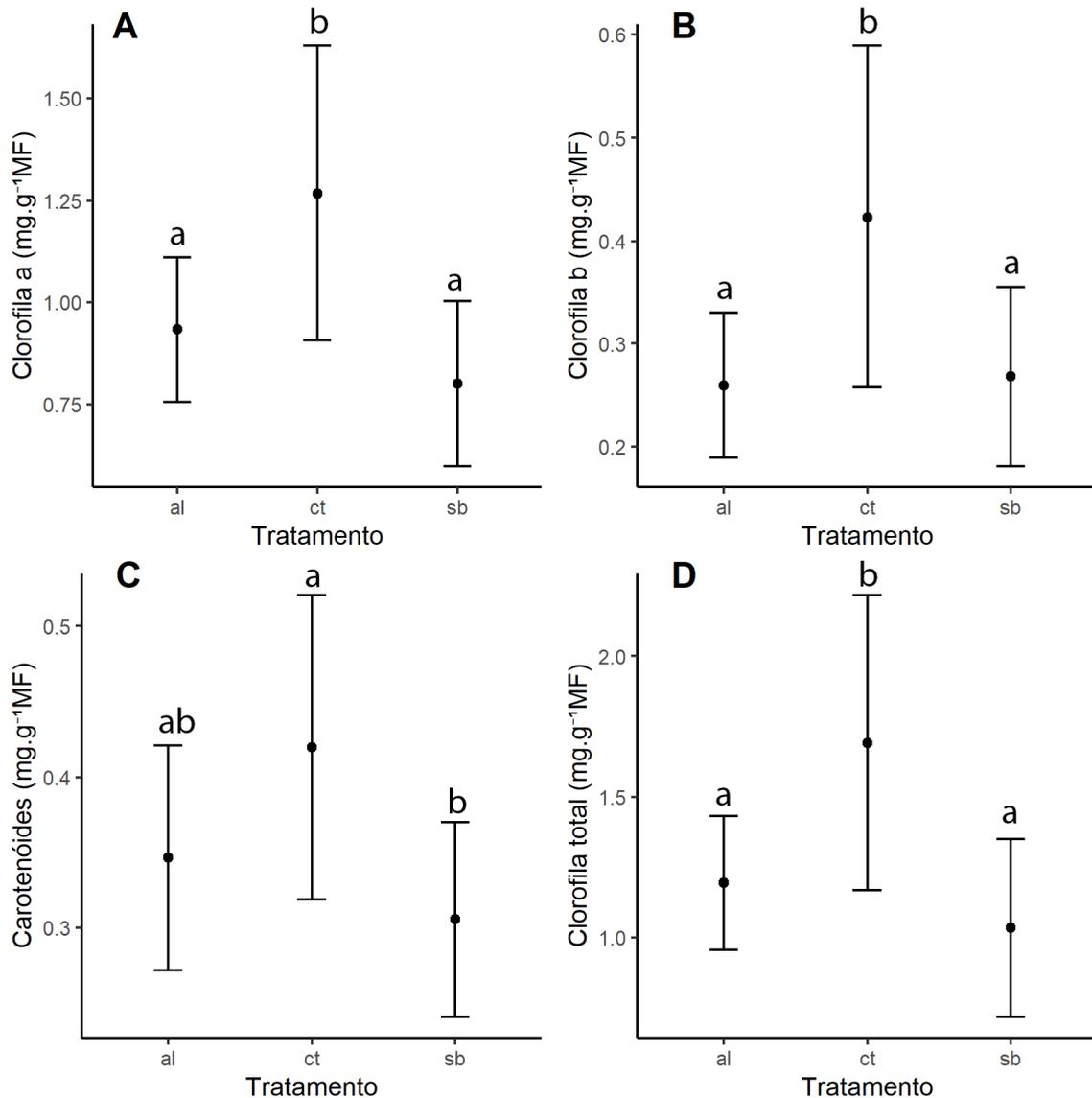


Figura 9. Teor de pigmentos fotossintéticos mensurados de *Albizia niopoides* 15 dias após o início dos tratamentos de plantas alagadas (al), totalmente submersas (sb) e controle (ct). (A) Clorofila a, (B) Clorofila b, (C) Carotenóides e (D) Clorofila total. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0,05$) (média \pm desvio padrão).

O tratamento controle, aos 30 dias após o início dos tratamentos, apresentou maiores valores comparado com o tratamento alagado e submerso para o parâmetro clorofila *a*. Entre alagado e submerso não houve diferenças significativas. Analisando o teor de clorofila *b* e clorofila total, o tratamento submerso apresentou menor valor, quando comparado com os demais tratamentos; no entanto, entre o controle e o alagado não houve diferenças significativas para ambos os parâmetros (Fig. 10). Em relação ao teor de carotenóides, não se observou diferenças significativas entre os tratamentos.

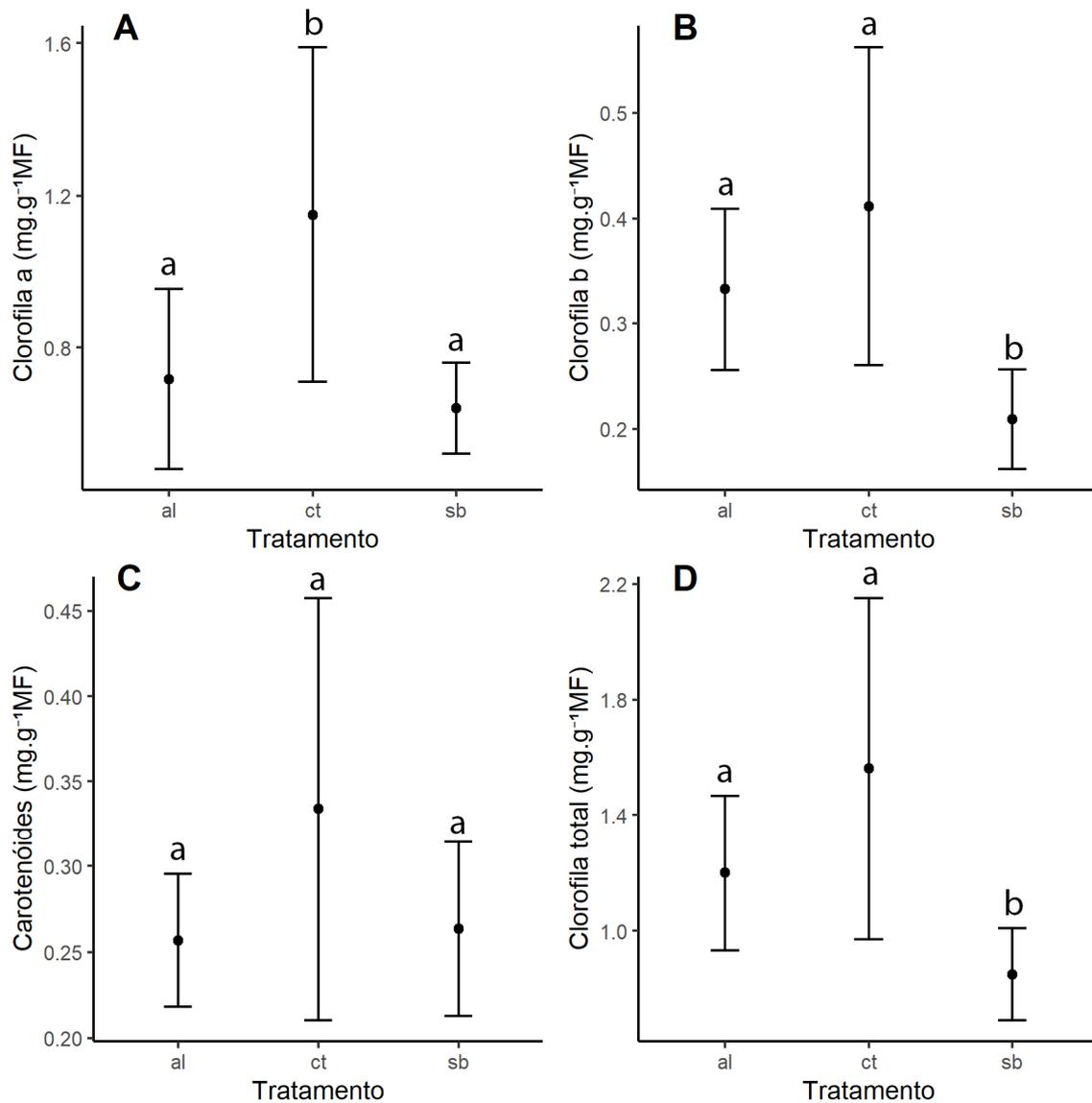


Figura 10. Teor de pigmentos fotossintéticos mensurados de *Albizia niopoides* 30 dias após o início dos tratamentos de plantas alagadas (al), totalmente submersas (sb) e controle (ct). (A) Clorofila a, (B) Clorofila b, (C) Carotenóides e (D) Clorofila total. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0,05$) (média \pm desvio padrão).

Aos 60 dias após o início dos tratamentos, o tratamento controle apresentou os maiores teores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e carotenoides comparado com o tratamento alagado (Fig. 11).

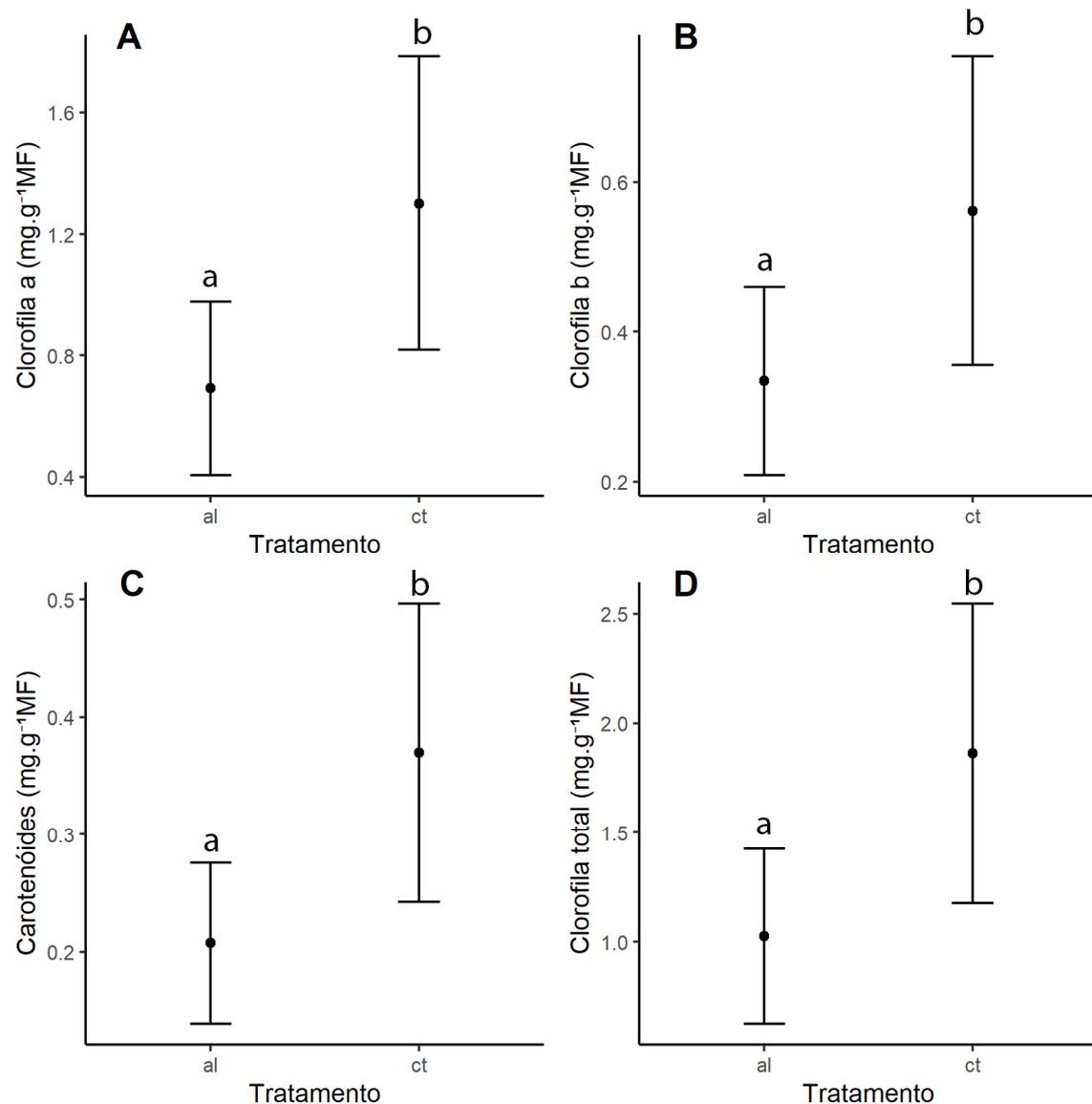


Figura 11. Teor de pigmentos fotossintéticos mensurados de *Albizia niopoides* 60 dias após o início dos tratamentos de plantas alagadas (al) e controle (ct). (A) Clorofila a, (B) Clorofila b, (C) Carotenóides e (D) Clorofila total. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($p < 0,05$) (média \pm desvio padrão).

4 DISCUSSÃO

Plantas de *A. niopoides* sob alagamento mostraram desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas e raízes superficiais adventícias. Essas alterações morfológicas são comuns em plantas que estão sujeitas às condições de saturação hídrica do solo (Bona & Souza, 2009). Nas plantas de *A. niopoides*, sob tratamento submerso, não foi observada presença de lenticelas ou raízes adventícias, mas foi registrada senescência foliar proeminente, a partir dos

30 dias após o início dos tratamentos, e crescimento reduzido. A total submersão em água, incluindo a porção aérea das plantas, condiciona as plantas a um ambiente ainda mais estressante e nesta condição há redução da difusão de oxigênio para respiração celular e de gás carbônico para fotossíntese. As estratégias utilizadas para sobrevivência da planta nessas condições incluem concentrar energia e promover o rápido crescimento vegetativo para chegar à superfície da água (Baumberger et al, 2012); economia energética promovendo a redução respiratória e conseqüente redução na produção de produtos tóxicos, como o etanol e o ácido láctico; e utilização do metabolismo anaeróbico e consumo de reservas como o amido (Li et al., 2012; Pissichio et al., 2010). Não somente esses fatores, mas a própria água limita a chegada de luz às folhas (Spilling et al., 2015). Apesar da sobrevivência das amostras de *A. niopoides* até os 30 dias após o início dos tratamentos, não foram registradas estratégias morfológicas suficientes para a sobrevivência até o final do experimento. No nosso estudo, aos 60 dias após o início dos tratamentos, todos os indivíduos de *A. niopoides* do tratamento submerso estavam mortos. Isso sugere que essa espécie deve manter seu metabolismo reduzido e processo de economia energética durante certo tempo, retomando possivelmente seu crescimento nas condições ambientais mais favoráveis com a redução no pulso de inundação.

O desenvolvimento de lenticelas em plantas submetidas ao alagamento pode funcionar como locais de entrada de ar, que contribuem para o aumento de trocas gasosas entre a atmosfera e a planta (Lobo & Joly, 1995) ou como locais por onde são eliminados metabólitos tóxicos, resultantes da respiração anaeróbica (Hook & Sholtens, 1978). A formação de raízes adventícias, por sua vez, pode ser considerada como adaptação que pode aumentar a capacidade de absorção de água e nutrientes e auxiliar a oxigenação da rizosfera (Hook, 1984).

O surgimento de lenticelas no tratamento alagado aos 15 dias após o início dos tratamentos sugere rápida adaptação dos indivíduos de *A. niopoides* ao estresse provocado pelo alagamento do solo. A indução na produção de lenticelas é uma resposta comum em árvores tropicais (Pimenta et al., 1998), indicando sua atuação como entrada direta de oxigênio atmosférico para as raízes submersas. A formação de lenticelas em plantas sob alagamento pode ocorrer mesmo naquelas espécies não tolerantes à inundação (Andersen et al., 1984; Bianchini et al., 2000; Larson, 1991). A condição de alagamento induz a síntese de etileno e esse hormônio tem papel direto na hipertrofia das lenticelas (Jackson, 1985). Em condições de baixa oxigenação, um precursor do etileno (ACC) é acumulado nas raízes, transportado para as partes aéreas via xilema e então convertido em etileno (Bradford &

Yang, 1980). Investigações com outras espécies de Fabaceae/Leguminosae sob alagamento indicaram formação de lenticelas hipertrofiadas em *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub (Pimenta et al., 1998) e de grandes fissuras peridérmicas em *Sesbania virgata* (Cav.) Pers., com funções semelhantes às lenticelas hipertrofiadas (Medri et al., 2002).

As novas raízes adventícias que surgiram em *A. niopoides* podem ocorrer em plantas sujeitas à hipoxia (*sensu* Medri et al., 2011), que é condição típica de alagamento. Em *P. dubium*, a produção de raízes superficiais foi nula ou baixa, em plantas cultivadas em solo alagado, embora a espécie tenha sobrevivido sob alagamento (Medri et al., 1998). Como referido para as lenticelas hipertrofiadas, o etileno, juntamente com a ação de outros hormônios, está envolvido na formação de raízes superficiais, epinastia e abscisão foliar (Kozlowski, 1984; Cao & Conner, 1999).

As plantas de *A. niopoides*, sob tratamento alagado ou submerso, mostraram redução na quantidade dos tecidos vasculares secundários, especialmente do xilema. Redução no processo de lignificação e menor atividade cambial foram reportadas por Pisicchio et al. (2010) para plantas alagadas de *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae). É provável que tenha ocorrido também redução da ação cambial nas raízes de *A. niopoides*, sob estresse hídrico. De acordo com Pisicchio et al. (2010), a diminuição da atividade cambial deve estar relacionada à economia energética durante o período de estresse causado por alagamento.

Os teores de pigmentos fotossintéticos de *A. niopoides* foram, em geral, maiores para o controle aos 15 dias após o início dos tratamentos, não se registrando diferenças entre os tratamentos alagado e submerso. Esse período corresponde ao momento em que os principais efeitos do estresse hídrico estão sendo atenuados e a reserva de carbono e energia podem ser direcionadas para manutenção do metabolismo e construção de alterações morfoanatômicas (Medri et al., 2007). Ao atingir 30 dias após o início dos tratamentos, o tratamento alagado não apresentou diferenças significativas comparado com o controle, indicando a aclimação dos indivíduos frente ao estresse hídrico. Os baixos valores médios de clorofila para o tratamento submerso nesse período contrastam com o de outros autores que identificaram que em tratamentos submersos as plantas tenderam a aumentar a área superficial foliar, em função da redução da radiação luminosa incidente no ambiente submerso (Mommer & Visser, 2005). O incremento na densidade de pigmentos em espécies mantidas sob sombreamento geralmente resultam no aumento da capacidade de absorção de luz de diferentes comprimentos de onda (Taiz & Zeiger, 2009; Tang et al., 2015). Maiores valores de clorofila b são observados em plantas sob sombreamento ou sob baixa intensidade luminosa (Barbeiro et al., 2018), porém, em condições submersas a baixa taxa de dióxido de carbono também atua

como fator limitante. Diante disto, *Albizia niopoides* apresentou menores valores de massa seca das folhas e do teor de pigmentos fotossintéticos no tratamento submerso, indicando redução metabólica e danos ao sistema fotossintético devido à condição de submersão.

Plantas de *A. niopoides* desenvolveram alguns caracteres morfológicos que são típicos de plantas tolerantes ao alagamento, como lenticelas hipertrofiadas e raízes superficiais adventícias. Caracteres estruturais em plantas dessa espécie sob alagamento, como menor atividade cambial e diminuição do teor de amido em células parenquimáticas do xilema da raiz, também indicam reação de tolerância sob estresse hídrico. As plantas dessa espécie, por outro lado, não suportaram tratamento prolongado de submersão em água. Esse comportamento da espécie de tolerância ao alagamento parece ser compreensível, considerando-se que ela tem ampla distribuição nas diversas formações vegetacionais que ocorrem na planície de inundação do alto rio Paraná.

Por fim, eventos fenológicos de *A. niopoides*, particularmente sua floração, frutificação e dispersão de sementes, merecem alguma atenção, sendo que na região da planície de inundação do alto rio Paraná esta espécie floresce de junho a novembro, e seu frutos amadurecem de agosto a dezembro (Romagnolo & Souza, 2000). A dispersão das sementes parece estar sincronizada com o período de redução da saturação hídrica, porém o crescimento das plantas jovens logo após germinarem ocorre no verão em pleno período em que se observa aumento no nível da água. A ação antrópica tem direta relação com a alteração do regime hidrológico natural na planície de inundação, dentre elas está a construção da usina Hidrelétrica de Porto Primavera que reduziu parte da área original da planície em um ambiente lântico onde não ocorre o pulso de inundação (Agostinho et al., 2002). Ademais disso, alterações climáticas também resultam na variação do regime e do nível de água na planície influenciando a dinâmica da comunidade aquática e ripária (Alves et al., 2021).

5 CONCLUSÃO

A redução dos eventos de alagamento do pulso de inundação, a diminuição de áreas alagáveis e eventos climáticos de seca favorecem a viabilidade da população de *A. niopoides* que não tolera períodos prolongados de cheia.

A presença de estruturas morfológicas como raízes adventícias e lenticelas aos 60 dias após o início dos tratamentos são estratégias de natureza morfológica que permitiram a sobrevivência da espécie sob tratamento alagado e exibiu plena capacidade adaptativa e tolerância ao alagamento. Os resultados obtidos indicam o crescimento das plantas sob

estresse hídrico, por alagamento ou submersão e corroboram a interpretação que *A. niopoides* tolera durante breve período de tempo situações extremas de total submersão em água, mas pode sobreviver por período prolongado à situação de alagamento do substrato.

REFERÊNCIAS

Agostinho, A.A., Zalewski, M. 1996. A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação. EDUEM, Maringá. v. 1.

Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Nakatani, K. 2002. A planície de inundação do alto Rio Paraná. In: Seeliger, U., Cordazzo, C., Barbosa, F. (Eds.), Os sites e o Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa duração. UFMG, Belo Horizonte, pp. 101-124.

Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift. v. 22, n. 6, p. 711–728.

Alves, J.C., Andreotti, G.F., Agostinho, A.A. Gomes, L.C. 2021. Effects of the El Niño Southern Oscillation (ENSO) on fish assemblages in a Neotropical floodplain. Hydrobiologia. v. 848, p. 1811–1823.

Andersen, P.C., Lombard, P.B., Westwood, M.N. 1984. Effect of root anaerobiosis on the water relations of several *Pyrus* species. Physiologia Plantarum. v. 62, n. 2, p. 245-252.

Azevedo Santos, V.M., Frederico, R.G., Fagundes, C.K., Pompeu, P.S., Pelicice, F.M., Padial, A.A., Nogueira, M.G., Fearnside, P.M., Lima, L.B., Daga, V.S., Oliveira, F.J.M., Vitule, J.R.S., Callisto, M., Agostinho, A.A., Esteves, F.A., Lima-Junior, D.P., Magalhães, A.L.B., Sabino, J. Mormul, R.P., Grasel, D., Zuanon, J., Vilella, F.S., Henry, R. 2018. Protected areas: A focus on Brazilian freshwater biodiversity. Diversity and Distributions. v. 25, p.442-448.

Barbeiro, C., Romagnolo, M.B., Pastorini, L.H. 2018. *Lonchocarpus cultratus* (Vell.) A.V.G. Azevedo & H.C. Lima (Fabaceae) growth under different shade and water availability conditions. Revista Ceres. v. 65, n. 6, p. 491-499.

Baumberger, T., Mesléard, F., Croze, T., Affre, L. 2012. Effects of experimental submersion on survival, growth, and dry biomass allocation of the rare salt marsh plant *Limonium girardianum*. *Aquatic Botany*. v. 102. P. 65-70.

Bianchini, E., Medri, M.E., Pimenta, J.A., Giloni, P.C., Kolb, R.M., Correa, G.T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorosia speciosa* A. ST.-HIL. Submitted to flooding. *Interciencia*. v. 25, n. 9, p. 436-441.

Bona, C., Souza, L.A. 2009. Morfologia e anatomia de plântulas e tirodendros submetidos aos estresses ambientais. In: Souza, L.A. (Org.), Sementes e plântulas – germinação, estrutura e adaptação. Editora UEPG, Ponta Grossa, pp. 253-279.

Bradford, K.J., Yang, S.F. 1980. Xylem transport of 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic Acid, an Ethylene Precursor, in Waterlogged Tomato Plants. *Plant Physiology*. v. 65, n. 2, p. 322-326.

Cao, F.L., Conner, W.H. 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. *Forest Ecology and Management*. v. 117, p. 211-220.

Chen, X.S., Li, Y.F., Cai, Y.H., Xie, Y.H., Deng, Z.M., Li, F., Hou, Z.Y. 2019. Differential Strategies to Tolerate Flooding in *Polygonum hydropiper* Plants Originating From Low- and High-Elevation Habitats. *Frontiers in Plant Science*. v. 9, n. 1970.

Engels J.G., Rink, F., Jensen, K. 2011. Stress tolerance and biotic interactions determine plant zonation patterns in estuarine marshes during seedling emergence and early establishment. *Journal of Ecology*. v. 99, n. 1, p. 277–287.

Grasel, D., Giehl, E L. H., Wittmann, F., Jarenkow, J. A. 2021. Patterns of Plant Diversity and Composition in Wetlands Across a Subtropical Landscape: Comparisons Among Ponds, Streambanks and Riverbanks. *Wetlands*. v. 41, n. 90.

Hook, D.D., Scholtens, J.R. 1978. Adaptations and flood tolerance of tree species. In: Hook, D.D., Crawford, R.M.M. (Eds.), *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor, Ann Arbor Science Publishers, pp. 299-331.

Hook, D.D. 1984. Adaptations to flooding with fresh water. In: Kozlowsky, T.T. (Ed.), *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando, pp. 265-294.

Jackson, M.B. 1985. Ethylene and Responses of Plants to Soil Waterlogging and Submergence. *Annual Review of Plant Physiology*. v. 36, n. 1, p. 145–174.

Junk, W.J. 2001. The flood pulse concept of large rivers: learning from the tropics. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*. v. 27, n. 7, p. 3950-3953.

Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. v. 106, p. 110-127.

Kolb, R.M., Joly, C.A. 2010. Germination and anaerobic metabolism of seeds of *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC subjected to flooding and anoxia. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. v. 205, n. 2, p. 112–117.

Kozlowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In: Kozlowsky, T.T. (Ed.), *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando, pp. 129-163.

Lansac-Tôha, F.M., Bini, L.M., Heino, J., Meira, B.R., Segovia, B.T., Pavanelli, C.S., Bonecker, C.C., Deus, C.P., Benedito, E., Alves, G.M., Manetta, G.L., Dias, Vieira, L.C.G., Rodrigues, L., Roberto, M.C., Mercer, B.R., Lemke, M.J., Tessler, M., DeSalle, R., Mormul, R., Amadio, S., Lolis, S., Jati, S., Siqueira, T., Silva, W.M., Higuti, J., Lansac-Tôha, F.A., Martens, K., Velho, L.F.M. 2020. Scale-dependent patterns of metacommunity structuring in aquatic organisms across floodplain systems. *Journal of Biogeography*. p. 1-14.

Larson, K.D., Graetz, D.A., Schaffer, B. 1991. Flood-induced chemical transformations in calcareous agricultural soils of South Florida. *Soil science*. v. 152, n. 1, p. 33-40.

Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Plant Cell Membranes*. v. 148, p. 350–382.

Li, F., Qin, X., Xie, Y., Chen, X., Hu, J., Liu, Y., Hou, Z. 2012. Physiological mechanisms for plant distribution pattern: responses to flooding and drought in three wetland plants from Dongting Lake, China. *Limnology*. v. 14, n. 1, p. 71–76.

Lobo, P.C., Joly, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hill. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. *Revista Brasileira de Botânica*. v. 18, n.2, p. 177-183.

Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. *Plantarum, Nova Odessa*. v. 1, p. 170.

Luo, W.B., Song, F.B., Xie Y.H. 2008. Trade-off between tolerance to drought and tolerance to flooding in three wetland plants. *Wetlands*. v.28, p. 866–873.

Marcílio, T., Barbeiro, C., Firmino, T.P., Romagnolo, M.B., de Souza, L.A., Pastorini, L.H. 2019. Flooding and submersion-induced morphological and physiological adaptive strategies in *Lonchocarpus cultratus*. *Aquatic Botany*. v. 159, n. 103146.

Medri, M.E., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Delgado, M.T., Correa, G.T. 1998. 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.

Medri, M.E., Ferreira, A.C. Kolb, R.M., Bianchini, E., Pimenta, J.A. Fabro, V.M.D., Medri, C. 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. *Scientiarum Biological Sciences*. v. 29, n. 1, p 15-22.

Medri, C., Medri, M.E., Ruas, E.A., Souza, L.A., Medri, P.S., Sayhum, S., Bianchini, E., Pimenta, J.A. 2011. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. *Acta Botânica Brasilica*. v. 25, p. 445-454.

Mommer, L., Visser, E.J. 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Annals of Botany*, v. 96, n. 4, p. 581-589.

O'Brien, T.P., Feder, N., Mccully, M.E.O. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. *Protoplasma*. v.59, n. 2, p. 368-373.

Petsch, D.K., Cottenie, K., Padial, A.A., Dias, J.D., Bonecker, C.C., Thomaz, S.M., Melo, A.S. 2021. Floods homogenize aquatic communities across time but not across space in a Neotropical floodplain. *Aquatic sciences*, v. 83, n. 19.

Pimenta J.A., Bianchini E., Medri M.E. 1998. Adaptation to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. In: Scarano F.R., Franco A.C. (Eds.), *Oecologia Brasiliensis Series, Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. v. 4, PPGEUFRJ, Rio de Janeiro, pp. 157-176.

Pisicchio, C.M., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Sert, M.A., Davanso-Fabro, V.M., Medri, M.E. 2010. *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato? *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. v. 32, n. 2, p. 201-209.

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Romagnolo, M.B., Souza, M.C. 2000. Análise florística e estrutural de florestas ripárias do Alto Rio Paraná, Taquaruçu, MS. *Acta Botanica Brasilica*. v. 14, n. 2, p. 163-174.

Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual review of ecology and systematics*. v. 17, n. 1, p. 667-693.

Spilling, K., Ylostalo, P., Simis, S., Seppala, J. 2015. Interaction effects of light, temperature and nutrient limitations (N, P and Si) on growth, stoichiometry and photosynthetic parameters of the Cold-Water Diatom *Chaetoceros wighamii*. *Plos One*. v. 10, n. 5.

Taiz, L., Zeiger, E. 2009. *Fisiologia Vegetal*. Artmed, Porto Alegre. 4 ed.

Tang, H., Hu, Y.Y., Yu, W-W., Song, L.L., Wu, J-S. 2015. Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. *Trees*. v. 29, p. 1011- 1022.

Vervuren, P.J.A., Blom, C.W.P.M., de Kroon, H. 2003. Extreme flooding events on the Rhine and the survival and distribution of riparian plant species. *Journal of Ecology* v. 91, n. 1, p. 135–146.