

Neidiquele Maria Silveira, José Donizeti Alves, Sidnei Deuner, Sara Dousseau, Paôla de Castro Henrique

CRESCIMENTO E PARTIÇÃO DE CARBOIDRATOS EM PLANTAS DE *Sebastiania membranifolia* SUBMETIDAS AO ALAGAMENTO

Palavras chave:

Sarandi
Revegetação
Hipoxia
Biomassa
Açúcares

RESUMO: Neste trabalho, avaliou-se o crescimento e a partição de carboidratos em plantas jovens de *Sebastiania membranifolia* em resposta ao alagamento. Sementes foram germinadas em câmara tipo BOD a 25 °C, sobre papel *germitest* umedecido. As plântulas foram aclimatadas durante 20 dias em sala de crescimento e, em seguida, transplantadas para sacos de polipropileno, contendo substrato constituído de areia, esterco bovino e solo (1:1:1), e transferidas para casa de vegetação coberta com sombrite 50% de sombreamento, onde permaneceram durante 40 dias. Ao final desse período, foram estabelecidos três tratamentos: plantas não alagadas, com as raízes alagadas e totalmente alagadas. O alagamento foi realizado, colocando os sacos contendo as plantas, individualmente, em baldes com maior capacidade. As avaliações ocorreram com intervalo de 12 dias por um período total de 36 dias, sendo utilizadas quatro repetições para cada tratamento e período de avaliação. O número de folhas, ramificações, altura do caule e massa seca das partes, aumentou linearmente nas plantas não alagadas ao longo do período analisado. Nas plantas com as raízes alagadas, o mesmo incremento ocorreu somente até o 24º dia e, para as totalmente alagadas, de maneira geral, não houve crescimento significativo. Os teores de açúcares solúveis totais, redutores e amido foram significativamente inferiores nas plantas totalmente alagadas, tanto nas folhas quanto nas raízes, sendo que nas raízes também foi observada significativa redução nos teores de amido para as plantas com as raízes alagadas, igualando-se, na última avaliação, aos valores das plantas totalmente alagadas. Esses resultados sugerem que *S. membranifolia* pode ser uma espécie promissora para a revegetação de áreas de depleção sujeitas à inundações intermitente.

Histórico:

Recebido 05/06/2011
Aceito 21/07/2014

GROWTH AND CARBOHYDRATE PARTITION OF *Sebastiania membranifolia* PLANS SUBMITTED TO FLOODING

Keywords:

Sarandi
Revegetation
Hypoxia
Biomass
Sugars

ABSTRACT: The aim of this study was to evaluate the growth and carbohydrate partitioning in seedlings of *Sebastiania membranifolia* in response to flooding. Seeds were germinated in BOD type chamber at 25 °C, on moistened germitest paper. The seedlings were acclimatized for 20 days in a growth chamber and then transplanted into polypropylene bags containing substrate consisting of sand, manure and soil (1:1:1), and transferred to a greenhouse protected with 50% shading for 40 days. At the end of this period three treatments were established: control (well watered), root flooded and completely flooded. The flooding was accomplished by placing the bags containing the plants individually in buckets with greater capacity. The evaluations were conducted at intervals of 12 days for a total period of 36 days, with four replicates for each treatment and evaluation period. The number of leaves, branches, stem height and dry weight of these parts, increased linearly in control plants over the period analyzed. For the flooded roots treatment, these parameters increased only until the 24th day, and in completely flooded plants, in general, this stress did not allow the growth of plants. The content of total soluble sugars, reducing sugars and starch were significantly lower in completely flooded plants, both in the leaves and in the roots. Root flooded plants had significant starch reduction in the roots, with values of the last measurement equal to those observed in completely flooded plants. These results suggest that *S. membranifolia* may be a promising species for revegetation of depleted areas subject to intermittent flooding.

Correspondência:

sdeuner@yahoo.com.br

¹Instituto Agronômico de Campinas - Campinas, São Paulo, Brasil

²Universidade Federal de Lavras – Lavras, Minas Gerais, Brasil

³Universidade Federal de Pelotas – Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil

⁴Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural – Linhares, Espírito Santo, Brasil

DOI:

10.1590/01047760201521011257

INTRODUÇÃO

Um dos principais fatores a se considerar na recuperação de ecossistemas degradados refere-se à escolha das espécies que deverão ser plantadas. *Sebastiania membranifolia* Müll. Arg. (Euphorbiaceae), popularmente conhecida como sarandi, é uma espécie nativa do Brasil, cuja distribuição é evidente nos estados de Minas Gerais, Goiás, São Paulo, Mato Grosso do Sul e Paraná. Além do seu valor ecológico, pode ser empregada na composição de reflorestamentos mistos destinados à recomposição de áreas degradadas ao longo das margens dos rios e reservatórios, por ser, geralmente encontrada em terrenos de várzeas aluviais e beira de rios (LORENZI, 2000).

Diversas áreas, agricultáveis ou não, têm sido acometidas por alagamento, seja pelas catástrofes naturais causadas pelas alterações climáticas globais, ou mesmo pela criação de represas, acarretando em perda de biodiversidade e erosão (BUDKE et al., 2010). O alagamento do solo é um fenômeno generalizado que reduz drasticamente o crescimento e sobrevivência das plantas terrestres (VOESENEK et al., 2006).

A imersão do sistema radicular ou da planta inteira induz a uma série de alterações no ambiente de desenvolvimento das plantas. Um dos principais fatores se deve a baixa taxa de difusão e solubilidade do oxigênio (O_2) na água. Nas plantas submetidas à imersão parcial (sistema radicular), os gases são absorvidos pela parte aérea e podem difundir-se por meio de aerênquimas até as partes alagadas, enquanto que nas plantas totalmente imersas, o acesso direto aos gases atmosféricos é suprimido, restringindo-se aos produzidos pelos processos metabólicos ou pela agitação das águas (VOESENEK et al., 2006).

O percentual de O_2 , que vai desde baixas concentrações (hipoxia) até a completa ausência (anoxia), em plantas, tem sido associado a mudanças na expressão de genes relacionados ao metabolismo de carboidratos, lipídios, etileno, giberelinas, auxinas e vias de transdução de sinais mediada por cálcio e espécies reativas de oxigênio (LIU et al., 2005; LORETI et al., 2005). Dessa forma, a sobrevivência das plantas depende, dentre outros fatores, da sua capacidade de crescimento e distribuição de nutrientes inorgânicos, água e fitormônios para os ramos e outros drenos. Entretanto, o alagamento do solo pode causar redução na taxa de translocação de carboidratos das folhas para as raízes, diminuindo seu crescimento e suas atividades metabólicas, que passam a demandar menor quantidade

de carboidratos, acumulando os fotoassimilados nas folhas. Dessa forma, a maior disponibilidade de substrato respiratório, como a glicose, pode ser determinante na sobrevivência dos tecidos das raízes em ambientes anóxicos (DIAS-FILHO, 2006).

Aliado a essas possíveis alterações morfofisiológicas e por existir uma forte pressão ecológica, no intuito de revegetar áreas degradadas sujeitas a inundação com plantas nativas tolerantes ao alagamento (ZAMITH; SCARANO, 2010), objetivou-se, neste trabalho, avaliar as respostas ao crescimento e partição de carboidratos em plantas de *S. membranifolia*, submetidas ao alagamento.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido no Setor de Fisiologia Vegetal da Universidade Federal de Lavras - UFLA. Foram utilizadas sementes de *S. membranifolia* cedidas pela Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG). Em laboratório, os diásporos foram desinfestados com álcool 70%, durante 2 minutos, hipoclorito de sódio a 10% por 1 minuto e fungicida captan (1% p/v) por 8 minutos, para evitar a proliferação de fungos.

A germinação foi induzida, semeando-se os diásporos sobre papel *germitest* em placas de Petri, sendo alocadas em câmara de germinação tipo BOD 347 Fanem a 25 °C, com fotoperíodo de 12 horas e 80 ± 3% de umidade relativa. Depois de germinadas, as plântulas foram transplantadas para tubetes contendo substrato Plantmax® e mantidas em sala de crescimento por um período de 20 dias, a fim de aclimatá-las e obter plantas uniformes. Em seguida, foram transplantadas para sacos de polipropileno de 7 cm de diâmetro por 20 cm de altura, contendo como substrato areia, esterco bovino e solo na proporção de 1:1:1 e levadas para casa de vegetação coberta com telado de sombrite com 50% de interceptação da radiação solar para evitar a exposição direta das plantas a incidência da radiação, onde permaneceram por 40 dias.

Após esse período, as plantas com 10 a 15 cm de altura, foram submetidas a três diferentes tratamentos: Plantas não alagadas (Controle, plantas irrigadas diariamente mantendo o substrato próximo a capacidade de campo); Plantas com as raízes alagadas (plantas alocadas individualmente em baldes de 30 cm de diâmetro e 30 cm de profundidade, mantendo uma lâmina de água de aproximadamente 2 cm acima do substrato) e Plantas totalmente alagadas (plantas

totalmente submersas na água). O período de condução do experimento sob os três tratamentos foi de 36 dias, quando as plantas permaneceram na casa de vegetação e, em intervalos de 12 dias foram avaliadas quanto a parâmetros de crescimento e quantificação de carboidratos em folhas e raízes.

O crescimento das plantas foi avaliado por meio da contagem do número de folhas e formação de novos ramos, comprimento do caule a partir do coleto e determinação da massa seca das folhas, caule e raízes, obtida após a secagem dos tecidos em estufa de circulação forçada a 70 °C e pesagem em balança analítica de precisão de 0,1 mg, até peso constante.

A quantificação dos carboidratos foi realizada, a partir da massa seca de folhas e raízes. Os açúcares solúveis totais (AST) foram extraídos pela homogeneização de 50 mg de massa seca em 2 mL de água, seguido de banho-maria por 30 minutos a 40 °C. O homogenato foi centrifugado a 5.000 g por 15 minutos, coletando-se o sobrenadante. O processo foi repetido por duas vezes e os sobrenadantes combinados. Para a extração do amido, o precipitado da extração anterior foi ressuspenso em 8 mL do tampão acetato de potássio 200 mM, pH 4,8 e colocado em banho-maria (100 °C) por 5 minutos, sendo em seguida adicionados 2 mL de uma solução contendo a enzima amiloglucosidase de *Aspergillus niger* e, novamente, incubado em banho-maria a 40 °C por duas horas. Após a centrifugação a 5.000 g por 20 minutos, o sobrenadante foi coletado e o volume completado para 15 mL. Os AST e o amido foram quantificados pelo método da Antrona (DISCHE, 1962). A quantificação dos açúcares redutores (AR) seguiu o protocolo descrito por Miller (1959), pelo método do ácido dinitrosalicílico (DNS). A curva padrão para a determinação espectrofotométrica dos carboidratos foi preparada com D-glicose.

O delineamento utilizado foi o inteiramente casualizado (DIC), com quatro repetições por tratamento e período de coleta, sendo a unidade experimental composta por uma planta. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e analisados por comparação de médias pelo Teste de Tukey a 5% de significância por meio do programa WinStat (MACHADO; CONCEIÇÃO, 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

No presente estudo, as plantas não alagadas (controle) de *S. membranifolia*, apresentaram aumento contínuo no número de folhas e ramos, altura do caule e

produção de biomassa de caule, folhas e raízes ao longo do período experimental (Figura 1). Quando submetidas ao alagamento, somente das raízes, aos 12 dias da indução, o número de folhas (Figura 1A), altura do caule (Figura 1C) e suas respectivas massas secas (Figura 1D e 1E), foram significativamente superiores aos valores observados nas plantas controle. Para a massa seca do caule e das folhas (Figura 1D e 1E), esse comportamento se manteve até os 24 dias, porém, na avaliação subsequente, foi observada uma expressiva redução, apresentando valores médios de número de folhas, altura do caule e massa seca das folhas, significativamente inferiores nas plantas alagadas nas raízes em relação as controle. Já o número de ramos (Figura 1B) das plantas alagadas nas raízes foi inferior às médias observadas nas plantas controle aos 24 e 36 dias de estresse e a massa seca das raízes (Figura 1F) somente aos 36 dias.

Segundo Alves et al. (2013), o alagamento do solo induz significativas alterações morfo-anatômicas nas raízes de algumas espécies de plantas. Em estudo realizado por estes autores com plantas de *Sesbania virgata* submetidas ao alagamento, observaram que após 56 dias de submissão ao alagamento das raízes, estas plantas apresentaram extensa proliferação de raízes secundárias e adventícias, associado à hipertrofia de lenticelas no caule. Estas alterações podem contribuir para o aumento da biomassa total dos tecidos. Zanandrea et al. (2010), também estudando o efeito do alagamento em plantas de *Sesbania virgata*, observaram maior produção de massa seca de folhas e raízes quando submetidas ao alagamento das raízes em comparação as plantas não alagadas, resposta que corrobora com o observado no presente estudo para a produção de massa seca foliar (Figura 1E).

Por outro lado, as plantas totalmente alagadas apresentaram uma paralisação no crescimento com a indução do estresse, com tendência de redução ao final do período de avaliação, principalmente no número de folhas (Figura 1A) e ramos (Figura 1B), destacando que para este tratamento, os valores observados foram significativamente inferiores aos obtidos no tratamento controle a partir dos 12 dias de avaliação.

Resultados semelhantes foram obtidos por Henrique et al. (2009) nos quais, plantas de *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (Caesalpinioideae), submetidas ao alagamento total, apresentaram efeito negativo no crescimento, com uma queda de aproximadamente 41% na produção de biomassa seca aos 25 dias após a indução do estresse. Segundo esses autores, a redução na biomassa dessas plantas foi decorrente da intensa

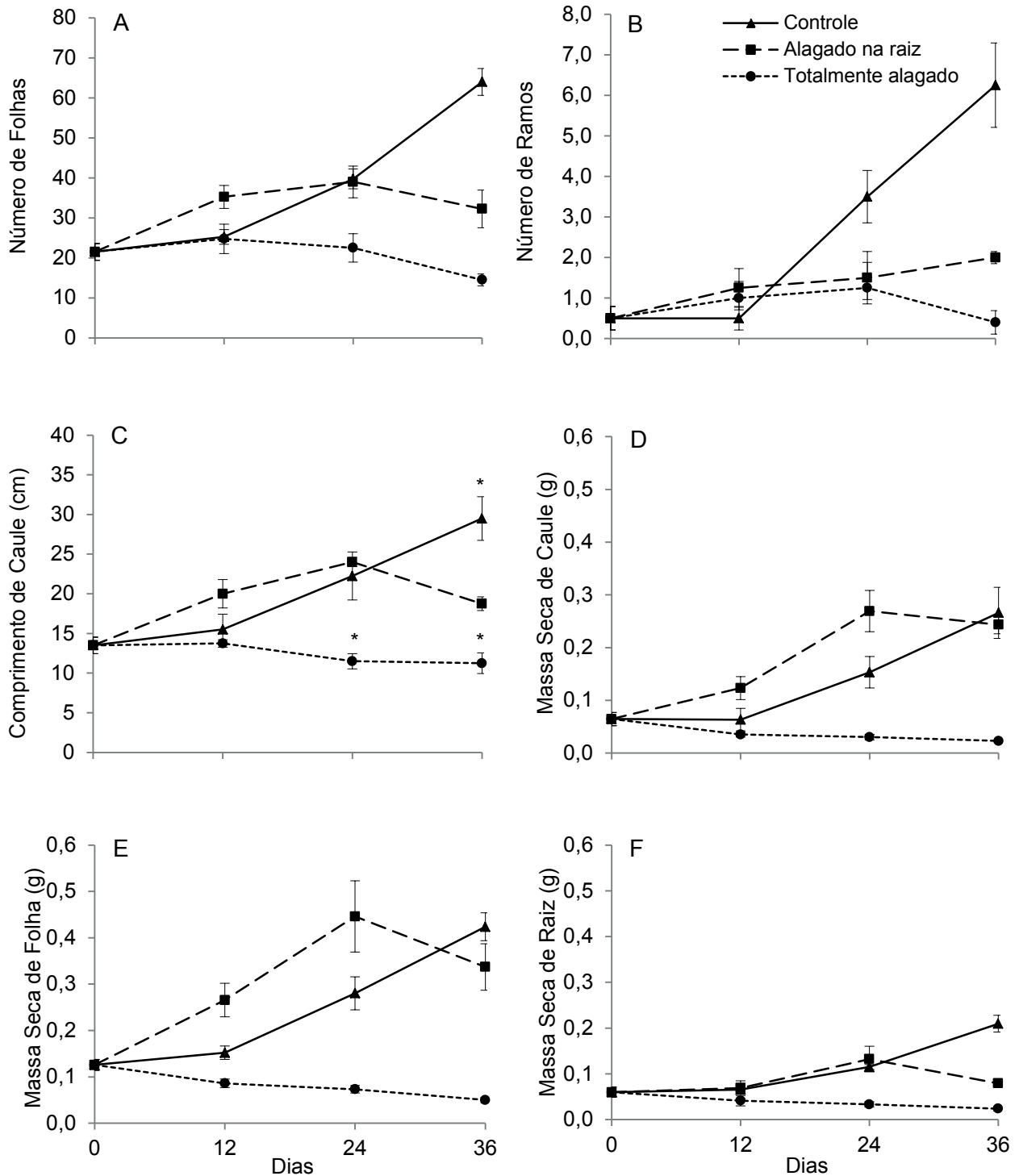


FIGURA I Número de folhas (A); número de ramos (B); altura do caule (C); massa seca do caule (D); massa seca de folhas (E) e massa seca das raízes (F) de plantas de *Sebastiania membranifolia* submetidas à hipoxia. Controle (—●—); raízes alagadas (—●—) e totalmente alagadas (····●····). As barras representam o erro padrão da média de quatro repetições. *Representa diferença significativa, comparando os tratamentos alagados ao controle, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

FIGURE I Number of leaves (A), number of branches (B), stem height (C), stem dry mass (D), leaf dry mass (E) and roots dry mass (F) of *Sebastiania membranifolia* plants submitted to hypoxia. Control (—●—), root flooded (—●—) and completely flooded (····●····). The bars represent the standard error of the mean of four replications. *Represents a significant difference, comparing the flooded treatments with control, at 5% probability by Tukey test.

queda de folhas já no início da indução do alagamento, interferindo diretamente na produção total de massa. Esses resultados corroboram com os observados no presente estudo, onde, para as plantas alagadas nas raízes houve uma redução no número de folhas a partir dos 24 dias de alagamento, o que justifica também a redução da massa seca desse tecido. Já, no tratamento totalmente alagado, os resultados demonstram um início de queda de folhas já aos 12 dias de estresse e redução do número de ramos a partir dos 24 dias. Segundo Bloom et al. (1993), o crescimento da parte aérea representa uma resposta adaptativa importante de algumas plantas tolerantes à hipoxia. Estratégias como a fuga por meio de alongamento do caule, resposta observada nas plantas do tratamento alagado nas raízes até 24 dias de estresse (Figura 1C), ou a permanência em repouso permitem as plantas lidar com o alagamento do solo (MANZUR et al., 2009).

Além de alterações no padrão de crescimento das plantas sob condições de alagamento, parcial ou total, também podem ocorrer diferentes respostas metabólicas a privação de O_2 , mediadas pela disponibilidade e mobilização de carboidratos (DONGEN et al., 2003). Liao e Lin (2001) afirmam que o alagamento do solo pode causar redução na taxa de translocação de carboidratos das folhas para as raízes, diminuição do crescimento e das atividades metabólicas que passam a demandar menor quantidade de carboidratos. Assim, tais transformações podem provocar acúmulo de fotoassimilados nas folhas, na forma de amido.

Nas plantas de *S. membranifolia* foi observado um comportamento distinto entre os tratamentos quanto aos teores de carboidratos nas folhas e raízes (Figura 2). Nas folhas, os teores de AST das plantas controle e alagadas nas raízes aumentaram de forma linear ao longo do período avaliado, ressaltando o tratamento alagado que apresentou valores significativamente superiores aos do controle no período de 12 e 36 dias de estresse (Figura 2A). Já, nas plantas totalmente alagadas, houve redução nos teores de AST, com valores significativamente inferiores ao controle já, a partir do 12º dia de avaliação. Nas raízes, os teores de AST também apresentaram ligeiro aumento para os tratamentos controle e alagado nas raízes ao longo do período de avaliação, entretanto, nas plantas alagadas nas raízes esses valores foram significativamente inferiores aos observados nas plantas controle (Figura 2B). E, assim como observado nas folhas, para as raízes do tratamento totalmente alagado também houve uma tendência de redução em AST, com valores significativamente inferiores aos demais tratamentos.

Quanto aos teores de AR, dentre os carboidratos analisados nas folhas, foram os que apresentaram maior aumento nas plantas controle e alagadas nas raízes (Figura 2C). No entanto, nas plantas controle, esse aumento foi linear até o final das avaliações e nas alagadas nas raízes seguiu até o 24º dia, onde, até esse ponto, os valores observados foram significativamente superiores aos das plantas controle, porém, para o último período, houve significativa queda, chegando a valores inferiores ao controle. No tratamento totalmente alagado, houve redução nos teores de AR ao longo do período em que as plantas foram submetidas ao estresse. Para as raízes, os AR apresentaram comportamento semelhante ao observado nas folhas, porém, o aumento para as plantas controle e alagadas nas raízes foi menos expressivo e, ainda, nas plantas alagadas nas raízes os valores observados iniciaram sua redução já, a partir do 12º dia de avaliação (Figura 2D). Para as plantas totalmente alagadas, houve expressiva redução em AR, chegando a valores próximos a zero na última avaliação.

Para o amido, nas folhas das plantas de *S. membranifolia* foi observada uma ligeira redução em seus teores até o 24º dia para os tratamentos controle e alagado nas raízes. No período subsequente, as plantas alagadas nas raízes mantiveram a mesma tendência, entretanto, as plantas controle apresentaram um expressivo aumento para o último período avaliado, caracterizando uma diferença significativa entre esses tratamentos (Figura 2E). Nas raízes, enquanto os teores de amido aumentaram linearmente nas plantas controle, nas alagadas nas raízes e totalmente alagadas, o comportamento foi contrário, diminuindo linearmente com o aumento do período de estresse, com diferença significativa em relação ao controle já, a partir da primeira avaliação. Destacando ainda que aos 36 dias, ambos os tratamentos alagados apresentaram os mesmos valores nos teores de amido (Figura 2F).

Analisando os resultados em conjunto é possível observar que as plantas totalmente alagadas consumiram suas reservas de carboidratos na tentativa de manter um maior período de tolerância ao estresse, já que estes não foram direcionados para o crescimento, conforme observado nos parâmetros de crescimento analisados. Assim, o menor crescimento destas plantas pode ser justificado pelo esgotamento de carboidratos e a falta de O_2 , em razão das baixas taxas de difusão dos gases na água, que podem levar à perda de biomassa e, eventualmente, a morte de plantas submersas (MOMMER; VISSER, 2005). Segundo Boamfa et al. (2005), um dos fatores que contribuem para as injúrias ocasionadas pelo alagamento

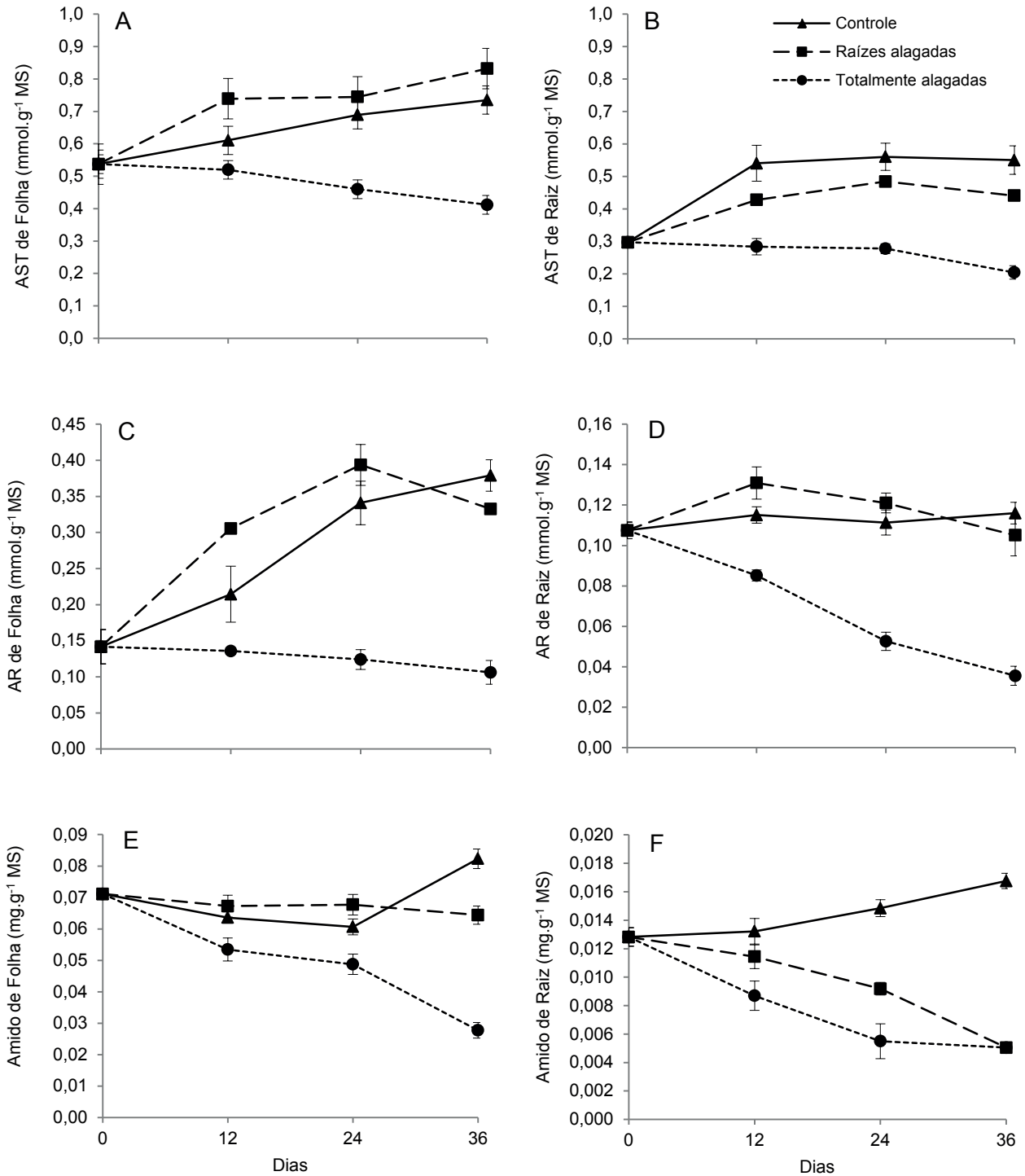


FIGURA 2 Teor de carboidratos em folhas (primeira coluna) e raízes (segunda coluna) de plantas de *Sebastiania membranifolia* submetidas à hipoxia. AST, açúcares solúveis totais (A e B); AR, açúcares redutores (C e D) e amido (E e F). Controle (—●—); raízes alagadas (—■—) e totalmente alagadas (—●—). As barras representam o erro padrão da média de quatro repetições. *Representa diferença significativa, comparando os tratamentos alagados ao controle, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

FIGURE 2 Carbohydrate content in leaves (first column) and roots (second column) of *Sebastiania membranifolia* plants submitted to hypoxia. TSS, total soluble sugars (A and B); RS, reducing sugars (C and D) and starch (E and F). Control (—●—), root flooded (—■—) and completely flooded (—●—). The bars represent the standard error of the mean of four replications. *Represents a significant difference, comparing the flooded treatments with control, at 5% probability by Tukey test.

total de plantas inclui a baixa quantidade de carboidratos de reserva e a ausência da formação interna de O₂, resultante da inibição da fotossíntese, pela diminuição da luz e CO₂. Embora as condições sob as águas sejam desfavoráveis no que diz respeito à disponibilidade de luz e CO₂, em algumas espécies, a fotossíntese subaquática pode aumentar a concentração de O₂ interno e o teor de carboidratos, resultando em continuação da respiração aeróbia (MOMMER; VISSER, 2005).

Reduções nos teores de carboidratos em folhas e raízes também foram observadas em plantas de *Potamogeton pectinatus* (DIXON et al., 2006); em *Caesalpinia peltophoroides* (HENRIQUE et al., 2009) e em *Sesbania virgata* (ZANANDREA et al., 2010), quando totalmente submersas em água. Quando as plantas são sujeitas a imersão parcial também há privação do O₂ no seu sistema radicular, levando a fermentação alcoólica, cuja eficiência para produção de energia (ATP) é baixa. As raízes podem compensar o baixo rendimento energético da fermentação de duas maneiras, ou diminuindo a demanda de energia por uma redução de processos dependentes de energia, tais como o crescimento da raiz e/ou absorção de nutrientes, ou consumindo mais carboidratos por unidade de tempo, a fim de gerar energia suficientemente equivalente (KREUZWIESER et al., 2004). Dentre essas estratégias, no presente estudo, as plantas de *S. membranifolia* aumentaram o consumo de carboidratos, expressos pelos maiores valores de AST na imersão parcial (Figura 2B) e degradação de amido (Figura 2F).

Kolb et al. (1998) estudando as respostas de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) ao alagamento, verificaram maior conteúdo de amido nas células parenquimáticas corticais nas plantas controle em relação às plantas mantidas alagadas por 60 dias. Os autores sugerem que a maior demanda de carbono nas plantas alagadas pode estar relacionada às alterações morfo-anatômicas como a formação de lenticelas hipertróficas e novas raízes.

Declínio nas taxas de fotossíntese e transpiração, bem como na condutância estomática, também podem ocorrer nas folhas de plantas sob imersão parcial (ELSE et al., 2009). No entanto, supõe-se que, pelo reduzido transporte do floema pode haver um acúmulo de carboidratos nas folhas das plantas inundadas, afetando negativamente sua oferta as raízes (KREUZWIESER et al., 2004). Esse comportamento foi observado nas plantas de *S. membranifolia* parcialmente alagadas para os teores de açúcares solúveis e redutores (Figuras 2A e 2C), com acúmulo máximo desses carboidratos aos

36 e 24 dias de indução do estresse, respectivamente. Entretanto, segundo Kreuzwieser et al. (2004), a principal característica de tolerância contra enchentes e alagamentos de árvores parece ser o fornecimento regular de carboidratos para as raízes, a fim de manter a fermentação alcoólica e, além disso, as raízes das árvores tolerantes parecem evitar o acúmulo de etanol derivado da fermentação e acetaldeído. Sendo assim, o acúmulo de açúcares solúveis em raízes de plantas sob alagamento do solo tem sido reportado como forma de tolerância a esse estresse (LIAO; LIN, 2001).

CONCLUSÕES

O alagamento somente das raízes, por um período de 24 dias, não afeta o crescimento das plantas de *S. membranifolia* mantido pelo metabolismo de carboidratos. Dessa forma, essa espécie é promissora para a revegetação de áreas sujeitas ao alagamento intermitente, uma vez que, apresenta boa tolerância ao alagamento das raízes, porém não ao alagamento total.

REFERÊNCIAS

- ALVES, J. D.; ZANANDREA, I.; DEUNER, S.; GOULART, P. de F. P.; SOUZA, K. R. D. de; SANTOS, M. de O. Antioxidative responses and morpho-anatomical adaptations to waterlogging in *Sesbania virgata*. **Trees**, Berlin, v. 27, p. 717-728, 2013.
- BLOOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J.; SMAN, A. J. M. van der. Responses to total submergence in tolerant and intolerant riverside species. In: JACKSON, M. B.; BLACK, C. R. (Ed.). **Interacting stresses on plants in a changing climatic**. Berlin: Springer-Verlag, 1993. p. 243-266.
- BOAMFA, E. I.; ERES, A. H.; RAM, P. C.; JACKSON, M. B.; REUSS, J.; HARREN, J. M. Kinetics of ethanol and acetaldehyde release suggest a role for acetaldehyde production in tolerance of rice seedlings to micro-aerobic conditions. **Annals of Botany**, Oxford, v. 96, p. 727-736, 2005.
- BUDKE, J. C.; JARENKOW, J. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine Forest of southern Brazil. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 19, n. 8, p. 2371-2387, 2010.
- DIAS-FILHO, M. B. Respostas morfofisiológicas de *Brachiariaspp.* ao alagamento do solo e a síndrome da morte do capim marandu. In: BARBOSA, R. A. (Ed.). **Morte de pastos debraquiárias**. Campo Grande: EMBRAPA Gado de Corte, 2006. p. 83-101.

- DISCHE, Z. General color reactions. In: WHISTLER, R. L.; WOLFRAM, M. L. (Ed.). **Carbohydrate chemistry**. New York: Academic, 1962. p. 477-520.
- DIXON, M. H.; HILL, S. A.; JACKSON, M. B.; RATCLIFFE, R. G.; SWEETLOVE, L. J. Physiological and metabolic adaptations of *Potamogeton pectinatus* L. tubers support rapid elongation of stem tissue in the absence of oxygen. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 47, n. 1, p. 128-140, 2006.
- DONGEN, J. T. van; SCHURR, U.; PFISTER, M.; GEIGENBERGER, P. Phloem metabolism and function have to cope with low internal oxygen. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 131, p. 1529-1543, 2003.
- ELSE, M. A.; JANOWIAK, F.; ATKINSON, C. J.; JACKSON, M. B. Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll a fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. **Annals of Botany**, Bristol, v. 103, n. 2, p. 313-323, 2009.
- HENRIQUE, P. de 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**, Santa Maria, v. 40, n. 1, p. 70-76, jan. 2009.
- KOLB, R. M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; GILONI, P. C.; CORREA, G. T. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira Botânica**, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 305-312, 1998.
- KREUZWIESER, J.; PAPADOPOULOU, E.; RENNENBERG, H. Interaction of flooding with carbon metabolism of forest trees. **Plant Biology**, New York, v. 6, p. 299-306, 2004.
- LIAO, C. T.; LIN, C. H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceeding National Science Council**, Taipei, v. 25, n. 3, p. 148-157, 2001.
- LIU, F.; VANTOAI, T.; MOY, L. P.; BOCK, G.; LINFORD, L. D.; QUACKENBUSH, J. Global transcription profiling reveals comprehensive insights into hypoxia response in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 137, p. 1115-1129, 2005.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2000. v. 2.
- LORETI, E.; POGGI, A.; NOVI, G.; ALPI, A.; PERATA, P. A genome-wide analysis of the effects of sucrose on gene expression in *Arabidopsis* seedlings under anoxia. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 137, p. 1130-1138, 2005.
- MACHADO, A. A.; CONCEICAO, A. R. **WinStat - Sistema de Análise Estatística para Windows**. Versão 1.0. Pelotas: UFPel, 2007.
- MANZUR, M. E.; GRIMOLDI, A. A.; INSAUSTI, P.; STRIKER, G. G. Escape from water or remain quiescent?: *Lotus tenuis* changes its strategy depending on depth of submergence. **Annals of Botany**, Oxford, v. 104, n. 6, p. 1163-1169, 2009.
- MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Chemistry**, Washington, v. 31, n. 3, p. 426-428, 1959.
- MOMMER, L.; VISSER, E. J. W. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. **Annals of Botany**, Oxford, v. 96, p. 581-589, 2005.
- VOESENEK, L. A. C. J.; COLMER, T. D.; PIERIK, R.; MILLENAAR, F. F.; PEETERS, A. J. M. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist**, Crawley, v. 170, p. 213-226, 2006.
- ZAMITH, L. R.; SCARANO, F. R. Restoration of a coastal swamp forest in southeast Brazil. **Wetlands Ecology and Management**, Wageningen, v. 18, p. 435-448, 2010.
- ZANANDREA, I.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; HENRIQUE, P. de C.; SILVEIRA, N. M. Tolerance of *Sesbania virgata* plants to flooding. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 57, p. 661-669, 2010.