



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA**  
**BIODIVERSIDADE**

**LAIZE QUEIROZ ALVES**

**ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS SUBMETIDAS AO**  
**ALAGAMENTO EM DIFERENTES TIPOS DE SOLO**

**ILHÉUS-BAHIA**

**2017**

**LAIZE QUEIROZ ALVES**

**ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS SUBMETIDAS AO  
ALAGAMENTO EM DIFERENTES TIPOS DE SOLO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia. Orientador: Prof.º Marcelo Schramm Mielke. Co-orientadora: Prof.<sup>a</sup> Ândrea Carla Dalmolin

**ILHÉUS-BAHIA**

**2017**

A474

Alves, Laize Queiroz.

Ecofisiologia de espécies arbóreas tropicais submetidas ao alagamento em diferentes tipos de solo / Laize Queiroz Alves. – Ilhéus, BA: UESC, 2017.

132f. : il.

Orientador: Marcelo Schramm Mielke.

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Inclui referência bibliográfica.

1. Florestas tropicais – Conservação. 2. Plantas – Efeito das inundações. 3. Solo – Uso. 4. Matas ripárias – Recuperação ecológica. 5. Agrossilvicultura. 6. Mata Atlântica. I. Título.

CDD 577.34

**ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS TROPICAIS SUBMETIDAS AO  
ALAGAMENTO EM DIFERENTES TIPOS DE SOLO**

**LAIZE QUEIROZ ALVES**

**Comissão examinadora:**

---

**DR. MARCELO SCHRAMM MIELKE**

Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC (Orientador)

---

**DR<sup>a</sup>. ÂNDREA CARLA DALMOLIN**

Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC (Co-orientadora)

---

**DR. DANIEL PIOTTO**

Universidade Federal do Sul da Bahia - UFSB

---

**DR. FRANCISCO DE ALMEIDA LOBO**

Universidade Federal do Mato Grosso - UFMT

---

**DR<sup>a</sup>. MARIA CRISTINA SANCHES**

Universidade Federal de Uberlândia – UFU

---

**DR. ROGÉRIO FERREIRA RIBAS**

Universidade Federal do Recôncavo da Bahia - UFRB

*“Não é sobre chegar no topo do mundo  
E saber que venceu  
É sobre escalar e sentir  
Que o caminho te fortaleceu  
É sobre ser abrigo  
E também ter morada em outros corações  
E assim ter amigos contigo  
Em todas as situações”*

*(Ana Vilela)*

## **AGRADECIMENTO**

A Universidade Estadual de Santa Cruz pela estrutura disponibilizada para realização da pesquisa.

A bolsa concedida pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB).

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade (PPGECB) pelo apoio, em especial as secretárias Iky e Amábile pelo auxílio com toda a parte burocrática, solução de problemas e pelas palavras de conforto e incentivo nos momentos que precisei.

Ao professor Marcelo Mielke pela orientação e por contribuir para meu crescimento profissional com seu conhecimento e experiência.

A Ândrea Dalmolin pela orientação, pela disponibilidade e pelos dias de sol e chuva no viveiro, mesmo em fins de semana e feriados. Obrigada pela acessibilidade de sempre!

Aos professores do PPGECB pela troca de conhecimento e partilha de experiências, em especial a Leandro Loguércio pela força e incentivo.

Aos professores Daniel Piotto, Francisco Lobo, Maria Cristina Sanches e Rogério Ribas por aceitarem o convite para compor a banca examinadora da minha tese e contribuírem para melhorar a qualidade do trabalho.

A Ronaldo Gomes por se mostrar disponível todas as vezes que precisei. Especialmente agradeço pela participação na coleta de solos. Muito obrigada!

Ao viveiro do Instituto Floresta Viva pela doação das mudas. Muita gratidão por todos do viveiro, inclusive os que não fazem mais parte do Instituto. Agradeço especialmente a Célio e Neto por auxiliarem nas coletas dos solos.

Ao professor Luciano Paganucci pela identificação da espécie de ingá.

A Seu Adelino, presença de todos os dias no viveiro. Agradeço muito pela alegria constante, pelos sorrisos, pelo cuidado e por ter sido prestativo em todos os momentos que precisei.

Adrielle, você fez mais do que um bom trabalho como bolsista. Sem dúvida alguma é uma grande amiga que contribuiu muito para tornar minha caminhada mais leve. Obrigada pelos puxões de orelha, por me fazer repensar atitudes e pela partilha de vida!

Amanda, mestre da informalidade e exemplo de como ser fofinha. Obrigada por me ajudar a ser menos durona, por tirar o franzido da minha testa e por trazer mais serenidade as minhas palavras.

Lu (Luciana), obrigada por ter me ajuda tanto, pelas conversas, pelas caronas, pela amizade, pela calma!

Nati, você foi a ic voluntária mais voluntária que eu já tive (risos). Obrigada por não existir tempo ruim em seu dicionário!

Polli, ainda bem que a primeira impressão não ficou. Sempre tive receio de sua pose de zangada, mas a verdade é que você tem um coração imenso. Obrigada pela disponibilidade também!

Elizangela e Karine, obrigada por terem feito parte desse projeto e contribuído com o melhor que vocês podiam oferecer! Karine, você é muito querida, que bom que nossa amizade foi além do convívio do viveiro.

Carol obrigada por ser o exemplo de positividade que eu precisei em vários momentos! Jamille você é um exemplo de força e de luta. Obrigada amarelas por não me deixarem desanimar, por me fazerem acreditar, por estarem ao meu lado! Amo vocês! Vocês alegram minha vida!

Agradeço a minha família, meus pais (Isabel e Enedino), meus irmãos (Elaine, Ismar, Gustavo e Priscyla), minhas sobrinhas (Janaina, Julia, Sadee, Clara e Cecília) e meu marido Roni que são a melhor parte de mim e que eu sei que sempre posso contar. Gratidão imensa por tê-los em minha vida. Amo vocês!

Gratidão a Deus pelas experiencias e aprendizados que me proporcionou em cada momento dessa etapa. Sou grata também pelos amigos que colocou no meu caminho.

Expresso aqui a minha gratidão a todos que tornaram minha caminhada mais significativa. Muito obrigada por terem feito o possível, o improvável e as vezes até o impossível para fazer dar certo junto comigo. Em meio as minhas agonias e correria sempre tinha um ou vários de vocês me ajudando. Vocês fizeram por mim mais do que eu seria capaz

de pedir. Obrigada por terem me oferecido tantas coisas boas. Espero que a experiência desse período sirva muito mais do que para a obtenção do tão sonhado título de doutora, porque o melhor caminho sempre será aquele que nos torna seres humanos melhores, e esse é o que eu escolho seguir.

## RESUMO

A floresta Atlântica apresenta com altos índices de desmatamento e fragmentação. Na maior parte das vezes, o processo de fragmentação e perda de cobertura florestal ocorre devido à substituição de parte da floresta por pastagens e atividades agrícolas como é o caso da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA) inserida na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil. Atualmente, as áreas de nascente e as áreas úmidas associadas a várzeas e planícies de inundação da BHRA são classificadas como de alta fragilidade ambiental decorrentes dos diferentes usos e ocupação do solo. Em contrapartida, as áreas com baixa fragilidade ambiental na BHRA estão associadas a uma maior porcentagem de cobertura florestal, bem como a presença de sistemas agroflorestais. Nesse contexto, esse estudo está dividido em cinco capítulos. No primeiro capítulo apresenta-se uma revisão de literatura com o objetivo de enfatizar a importância da aplicação de conhecimentos fisiológicos para auxiliar na tomada de decisão em projetos de conservação e restauração ecológica em florestas ripárias nos trópicos, utilizando como estudo de caso a Floresta Atlântica do sul da Bahia. O segundo, terceiro e quarto capítulos tratam sobre restauração de florestas ripárias na Floresta Atlântica considerando a diversidade de solos da BHRA. O objetivo desses capítulos foram avaliar as respostas fisiológicas de plantas jovens de *Cytharexylum myrianthum*, *Schinus terebinthifolius*, *Inga subnuda* Salzm. ex Benth. subsp. *subnuda* e *Tabebuia stenocalyx* quando submetidas ao alagamento em diferentes solos. O quinto capítulo se baseia na importância dos sistemas agroflorestais como forma de conciliar conservação de espécies nativas e produção agrícola bem como a ocorrência de agroflorestas em áreas sujeitas à alagamento ao longo da BHRA. Esse capítulo objetivou analisar as respostas da fotossíntese de plantas jovens de *Carpotroche brasiliensis* em relação a mudanças nas variáveis físico-químicas de solos alagados, e a possibilidade de cultivar esta espécie em sistemas agroflorestais implantados em locais propensos ao alagamento. A fisiologia é um indicador eficiente para entender a distribuição das espécies em florestas ripárias. As diferenças nas características físico-químicas de solos distintos em condição de alagamento acarretam diferenças significativas no potencial e oxidação-redução e pH dos solos. Além disso, as características físico-químicas dos solos alagados são pouco influenciadas pelas espécies vegetais presente neles. Em contrapartida, essas características dos solos alagados afetam de forma diferencial a plasticidade fisiológica de plantas. No presente estudo, as respostas fisiológicas e de crescimento de *C. myrianthum*, *S. terebinthifolius*, *I. subnuda* e *T. stenocalyx* variaram com os diferentes solos, apesar de nenhum dos solos ter limitado a sobrevivência das espécies. Portanto, as quatro espécies podem ser classificadas como tolerantes ao alagamento em Luvisolo, Argissolo e Espodosolo. A formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias foram fundamentais para o ajuste fisiológico das espécies. Assim, as quatro espécies estudadas podem ser utilizadas em projetos de restauração de florestas ripárias em diferentes solos da BHRA. *C. brasiliensis* pode ser considerada intolerante ao alagamento do solo, sendo indicada para plantio em sistemas agroflorestais apenas em áreas com solos bem drenados.

**Palavras-chave:** Restauração florestal, Floresta Atlântica, Floresta ripária

## ABSTRACT

The Atlantic Forest suffers from high rates of deforestation and forest fragmentation. In most cases, the process of fragmentation and loss of forest cover occurs due to the replacement of part of the forest by pastures and agricultural activities such as in the Almada River Watershed (ARW) inserted in the Atlantic Forest of the south of Bahia, Brazil. Currently, the river spring and wetland areas associated with ARW floodplains are classified as having high environmental fragility due to the different uses and occupation of the soil. In contrast, areas with low environmental fragility in the ARW are associated with a higher percentage of forest cover, as well as the presence of agroforestry systems. In this context, this study is divided into five chapters. The first chapter presents a literature review with the objective of emphasizing the importance of the application of physiological knowledge to help decision making in ecological conservation and restoration projects in riparian forests in the tropics, using as a case study the Atlantic Forest of South of Bahia, Brazil. The second, third and fourth chapters deal with the restoration of riparian forests in the Atlantic Forest and considering the diversity of ARW soils. The aim of these chapters was to evaluate the physiological responses of young plants of *Cytharexylum myrianthum*, *Schinus terebinthifolius*, *Inga subnuda* Salzm. ex Benth. subsp. *subnuda* and *Tabebuia stenocalyx* when submitted to flooding in different soils. The fifth chapter is based on the importance of agroforestry systems as a way to reconcile conservation of native species and agricultural production as well as the occurrence of agroforests in areas subject to flooding along the ARW. The objective of this chapter was to analyze the responses of photosynthesis of young plants of *Carpotroche brasiliensis* in relation to changes in the physicochemical variables of flooded soils and the possibility of cultivating this species in agroforestry systems located in places prone to flooding. Physiology is an efficient indicator to understand the distribution of species in riparian forests. The differences in the physical-chemical characteristics of different soils under flooding conditions lead to significant differences in the potential and oxidation-reduction and pH of the soils. In addition, the physicochemical characteristics of flooded soils are little influenced by the plant species present in them. In contrast, these characteristics of flooded soils differentially affect the physiological plasticity of plants. In the present study, the physiological and growth responses of *C. myrianthum*, *S. terebinthifolius*, *I. subnuda* and *T. stenocalyx* varied with the different soils, although none of the soils limited the survival of the species and, therefore, the four species can be classified as tolerant to flooding in Luvisol, Argisol and Spodosol. Morphological alterations such as formation of hypertrophied lenticels and adventitious roots were fundamental for the physiological adjustment of the species. Thus, the four species studied can be used in restoration projects of riparian forests in different soils of the ARW. *C. brasiliensis* can be considered intolerant to soil flooding and is indicated for planting in agroforestry systems only in areas with well drained soils.

**Keywords:** Restoration of forests, Atlantic Forest, Riparian forest

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
REFERÊNCIAS .....	4
CAPÍTULO 1 .....	7
Fisiologia da conservação e restauração de florestas ripárias: um estudo de caso da Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil .....	7
Resumo .....	7
Introdução .....	8
Características edáficas que restringem a distribuição e riqueza de espécies em florestas ripárias .....	10
Fisiologia de plantas alagadas: um indicador para entender o funcionamento de florestas ripárias .....	12
Status de conservação de florestas ripárias no Brasil sob a ótica do novo Código Florestal .....	16
Espécies nativas de florestas ripárias na Floresta Atlântica da Bahia .....	17
Considerações finais .....	20
Agradecimentos .....	20
Referências.....	20
CAPÍTULO 2 .....	37
Influência das características do solo nas respostas fisiológicas e de crescimento de <i>Cyatharexylum myrianthum</i> Cham. (Verbenaceae) submetidas a inundações .....	37
Resumo .....	37
Introdução .....	38
Material e métodos.....	41
Caracterização e análise dos solos .....	41
Material vegetal.....	43
Características físico-químicas do solo .....	44
Crescimento.....	44
Trocias gasosas foliares.....	45
Delineamento experimental e análise estatística .....	46
Resultados .....	46
Discussão .....	54
Conclusões .....	57
Agradecimentos .....	58
Referências.....	58
CAPÍTULO 3 .....	64

O alagamento afeta as características físico-químicas do solo e a plasticidade fisiológica de duas espécies arbóreas tropicais .....	64
Resumo .....	64
Introdução .....	65
Material e métodos.....	68
Solos .....	68
Material vegetal.....	69
Características físico-químicas dos solos .....	70
Trocas gasosas foliares.....	70
Avaliações do crescimento.....	71
Plasticidade Fenotípica.....	72
Delineamento experimental e análise de dados.....	72
Resultados .....	73
Discussão .....	84
Conclusões .....	86
Agradecimentos .....	86
Referências.....	87
CAPÍTULO 4 .....	93
Fotossíntese e crescimento de plantas jovens de <i>Tabebuia stenocalyx</i> submetidas ao alagamento em três solos componentes de uma bacia hidrográfica do sul da Bahia, Brasil ....	93
Resumo .....	93
Introdução .....	94
Material e métodos.....	97
Caracterização e análise dos solos .....	97
Material vegetal.....	99
Características físico-químicas do solo .....	99
Trocas gasosas foliares.....	99
Curva de resposta da fotossíntese a diferentes concentrações de CO <sub>2</sub> (Curva A/Cc).....	100
Crescimento.....	100
Análise de dados.....	101
Resultados .....	102
Discussão .....	109
Conclusões .....	112
Agradecimentos .....	112
Referências.....	112

CAPÍTULO 5 .....	118
O rápido declínio do potencial de oxidação-redução afeta a fotossíntese de plantas jovens de <i>Carpotroche brasiliensis</i> sob alagamento do solo.....	118
Resumo .....	118
Introdução .....	119
Material e métodos.....	120
Resultados e discussão.....	121
Agradecimentos .....	126
Referências.....	126
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	129

## INTRODUÇÃO

A floresta Atlântica apresenta altos índices de desmatamento e fragmentação florestal (Joly et al., 2014). Em virtude disso, restam atualmente cerca de 11 a 16% de sua área original, quando consideradas as florestas secundárias em estágios intermediários de regeneração (Ribeiro et al., 2009). Ainda assim, é considerada um dos biomas com maior biodiversidade global (Myers et al., 2000), apesar de ser composta, em sua maioria, de remanescentes florestais pequenos (Ribeiro et al., 2009).

O processo de fragmentação e perda de cobertura florestal pode levar ao isolamento dos remanescentes e comprometer as relações ecológicas (Moraes et al., 2012) e ocorre, na maioria das vezes, devido à substituição de parte da floresta por pastagens e atividades agrícolas (Carvalho et al., 2005; Franco et al., 2011a), como é o caso da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA) inserida na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil (Franco et al., 2011a).

Apesar de serem consideradas Áreas de Preservação Permanente (APP) pelo Código Florestal Brasileiro (Lei 12.727 de 2012), atualmente, as áreas de nascente e as áreas úmidas associadas a várzeas e planícies de inundação da BHRA são classificadas como de alta fragilidade ambiental decorrentes dos diferentes usos e ocupação do solo (Franco et al., 2011a; Gomes et al., 2013). Além disso, Moraes et al. (2012) afirmaram que muitos fragmentos de vegetação da BHRA estão ameaçados, principalmente pelo avanço da pecuária sobre as áreas florestadas. Em contrapartida, as áreas com baixa fragilidade ambiental na BHRA estão associadas a uma maior porcentagem de cobertura florestal, bem como ao sistema agroflorestal utilizado na região para plantação de cacau (denominado localmente de cabruca), o que evidencia a importância da conservação e restauração florestal para garantir uma melhor qualidade ambiental (Franco et al., 2011a).

As florestas ripárias são essenciais para manter o funcionamento hidrológico e ecológico das bacias hidrográficas (Uieda e Paleori, 2004). Quando bem preservadas, são referidas como zona tampão, contribuindo para a estabilização das margens dos rios, evitando a erosão, reduzindo o escoamento superficial; filtrando sedimentos, nutrientes e agrotóxicos; interceptando e absorvendo a radiação solar e reduzindo a temperatura da água, possibilitando com isso um maior armazenamento de oxigênio dissolvido (Marinho Filho e Reis, 1989; Gregory et al., 1991; Uieda e Paleori, 2004). Dessa forma, são fundamentais para assegurar a persistência dos serviços ecossistêmicos (Tabarelli et al., 2005; Metzger, 2010). Além disso,

funcionam como habitat para a vida silvestre, fornecendo abrigo e alimento para a fauna aquática e terrestre (Marinho Filho e Reis, 1989; Gregory et al., 1991; Uieda e Paleori, 2004) e desempenham papel importante na formação de corredores ecológicos, podendo interligar populações que foram separadas pelo processo de fragmentação e conseqüentemente contribuir para a manutenção da biodiversidade (Macedo et al., 1993; Kageyama e Gandara, 2001; Uieda e Paleori, 2004; Dietzsch et al., 2006).

Considerando a importância das florestas ripárias e a atual situação de fragilidade ambiental, ações urgentes de conservação e restauração são fundamentais para preservar os remanescentes florestais existentes na Floresta Atlântica e melhorar a conectividade da paisagem (Ribeiro et al., 2009). A restauração florestal visa restabelecer os processos que levam à construção de uma comunidade funcional através do resgate de sua biodiversidade, das relações ecológicas e da sua capacidade de autopropagação, recuperando assim, tanto a estrutura quanto a dinâmica da floresta (Kageyama e Gadera, 2000; Rodrigues e Gandolfi, 2000; Palmer et al., 2014). Para tanto, a escolha adequada das espécies vegetais que serão utilizadas para a recuperação de uma determinada área é uma das principais garantias de sucesso da restauração, devendo ser escolhidas de acordo com seu melhor ajuste ecofisiológico (Rodrigues e Gandolfi, 1996; Kageyama e Gadera, 2000; Rodrigues et al., 2007).

No que se refere a florestas ripárias, a localização próxima a cursos d'água implica na necessidade de adaptação da vegetação a eventuais inundações (Faria et al., 2001). O alagamento do solo é um fator importante na determinação da composição de espécies de ecossistemas de zonas úmidas (Kozlowski, 1997; Pezeshk e DeLaune, 1998; Pezeshk e DeLaune, 2012), pois, solos alagados apresentam uma redução progressiva do potencial de oxidação-redução (Eh) (Pezeshki e DeLaune, 1998; Mielke e Schaffer, 2010), que limita a quantidade de oxigênio disponível para as plantas (DeLaune et al., 1990), interferindo em suas funções fisiológicas (Rogge et al., 1998) e afetando sua sobrevivência e crescimento (Pereira e Kozlowski, 1977; Kozlowski, 1997; Pezeshk e DeLaune, 1998; Pezeshk e DeLaune, 2012). Assim, apenas espécies tolerantes ao alagamento conseguem sobreviver e crescer nessas condições.

O tipo de solo também é um fator importante na determinação da formação vegetal, pois solos diferentes apresentam composição florística diferente (Kotchetkoff-Henriques et al., 2005). Essa variação no padrão de distribuição das espécies ocorre principalmente por diferenças nas características como textura, drenagem e fertilidade dos solos (Tuomisto e

Ruokolainen, 1993; Dubuis et al., 2013). Por isso, em projetos de restauração, é necessário realizar a caracterização dos diferentes solos da área a ser recuperada (Brancalion et al., 2010).

Para restauração da BHRA é necessário considerar os diferentes solos das áreas com maior fragilidade ambiental, os de maior representatividade, bem como associar com uma vegetação que consiga crescer e se estabelecer nesses ambientes. NA BHRA, o Luvissole e o Espodossolo estão associados a áreas com alta fragilidade ambiental, sendo solos representativos da área da nascente (oeste da bacia) e próximo a foz do rio Almada (leste da bacia), respectivamente (Franco et al., 2011b). Já o Argissolo é o solo que apresenta maior expressão territorial (Franco et al., 2011b).

Este estudo está dividido em cinco capítulos. No primeiro capítulo apresenta-se uma revisão de literatura com o objetivo de enfatizar a importância da aplicação de conhecimentos fisiológicos para auxiliar na tomada de decisão em projetos de conservação e restauração ecológica em florestas ripárias nos trópicos, utilizando como estudo de caso a Floresta Atlântica do sul da Bahia. O segundo, terceiro e quarto capítulos foram realizados com foco na restauração de florestas ripárias na Floresta Atlântica e considerando a diversidade de solos da BHRA. Assim, o segundo capítulo teve como objetivo avaliar as respostas fisiológicas de plantas jovens de *Cyathorexylum myrianthum* quando submetidas ao alagamento em diferentes solos. As hipóteses foram: a) as características físico-químicas de solos distintos ocasionam diferenças nos valores de *Eh*, pH e *Ec* em condições de alagamento; e b) diferenças no *Eh*, pH e *Ec* são os principais fatores que induzem respostas fisiológicas contrastantes em plantas jovens de *C. myrianthum* submetidas ao alagamento em solos distintos. O terceiro capítulo teve como objetivo avaliar as respostas fisiológicas de plantas jovens de *Schinus terebinthifolius* e *Inga subnuda* Salzm. ex Benth. subsp. *subnuda* quando submetidas ao alagamento em diferentes solos da BHRA. As hipóteses foram: a) diferentes espécies podem influenciar de diferentes formas as características físico-químicas dos solos em condições de alagamento; e b) as características físico-químicas de diferentes solos alagados afetam de forma diferencial a plasticidade fisiológica das duas espécies estudadas. O quarto capítulo foi realizado considerando que *Tabebuia stenocalyx* é uma espécie muito frequente em áreas próximas da foz do rio Almada, onde predomina os solos do tipo Espodossolo, e é praticamente ausente nas áreas de nascentes, na qual predomina os solos do tipo Luvissole. Teve como objetivo avaliar a fotossíntese e o crescimento em plantas jovens da espécie quando submetida ao alagamento em três solos da BHRA. As hipóteses foram: a) as características físico-químicas dos diferentes solos afetam de forma diferenciada a fotossíntese e o crescimento de plantas

jovens de *T. stenocalyx* em condições de alagamento; e b) devido a sua distribuição ao longo da BHRA, plantas jovens de *T. stenocalyx* apresentam melhor atividade fotossintética e maior crescimento quando cultivadas em Espodossolo, tanto quando alagadas ou não alagadas.

Por fim, o quinto capítulo foi realizado considerando a importância dos sistemas agroflorestais como forma de conciliar conservação de espécies nativas e produção agrícola, bem como sua ocorrência em áreas sujeitas à alagamento ao longo da BHRA. Esse capítulo teve como o objetivo analisar as respostas da fotossíntese de plantas jovens de *Carpotroche brasiliensis* em relação a mudanças nas variáveis físico-químicas de solos alagados, e a possibilidade de cultivar essa espécie em sistemas agroflorestais implantados em locais propensos ao alagamento.

## REFERÊNCIAS

BRANCALION, P. H. S.; RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S.; KAGEYAMA, P. Y.; NAVE, A. G.; GANDARA, F. B.; BARBOSA, L. M.; TABARELLI, M. Instrumentos legais podem contribuir para a restauração de florestas tropicais biodiversas. **Revista Árvore**, 34(3): 455-470, 2010.

CARVALHO, D. A.; FILHO, A. T. O.; VILELA, E. A.; CURI, N.; BERG, E. V. D.; FONTES, M. A. L.; BOTEZELLI, L. A. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do Rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. **Rev. Bras. Bot.**, 28(2): 329-345, 2005.

DELAUNE, R. D.; PEZESHKI, S. R.; PARDUE, J. H. An oxidation-reduction buffer for evaluating the physiological response of plants to root oxygen stress. **Environ. Exp. Bot.**, 30(2): 243-247, 1990.

DIETZSCH, L.; REZENDE, A. V.; PINTO, J. R. R.; PEREIRA, B. A. S. Caracterização da flora arbórea de dois fragmentos de mata de galeria do Parque Canjerana, DF. **Cerne**, 12(3): 201-210, 2006.

DUBUIS, A.; GIOVANETTINA, S.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; GUIBAN, A. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. **J. Veg. Sci.** 24, 593-606, 2013.

FARIA, H. H.; SÉRIO, F. C.; GARRIDO, M. A. O. Reposição da vegetação ciliar integrada à conservação de microbacia. **IF Sér. Reg.**, 21: 1-13, 2001.

FRANCO, G. B.; MARQUES, E. A. G.; GOMES, R. L.; CHAGAS, C. S.; SOUZA, C. M. P.; BETIM, L. S. Fragilidade ambiental da Bacia Hidrográfica do Rio Almada – Bahia. **Revista de Geografia**, 28(2): 187-205, 2011a.

FRANCO, G. B.; SOUZA, C. M. P.; BETIM, L. S.; MARQUES, E. A. G.; GOMES, R. L.; SILVA CHAGAS, C. Diagnóstico ambiental da bacia hidrográfica do rio Almada (BA). **Geografia**, 20(3): 71-94, 2011b.

GOMES, R. L. Avaliação da fragilidade ambiental e vulnerabilidade natural à perda de solo da bacia hidrográfica do rio Almada. **Boletim de Geografia**, 31(3): 41-53, 2013.

GREGORY, S. V.; SWANSON, F. J.; McKEE, W. A.; CUMMINS, K. W. An ecosystem perspective of riparian zones. **BioScience**, 41 (8): 540-551, 1991.

JOLY, C. A.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**, 204(3): 459-473, 2014.

KAGEYAMA, P.; GANDARA, F. B. Recuperação de áreas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), **Matas Ciliares: Conservação e Recuperação**. Edusp, São Paulo, pp. 249-269, 2000.

KOTCHETKOFF-HENRIQUES, O.; JOLY, C. A.; BERNACCI, L. C. Relação entre o solo e a composição florística de remanescentes de vegetação natural no município de Ribeirão Preto, SP. **Rev. bras. Bot.**, 28(3): 541-562, 2005.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiol. Monogr.**, 1: 1-29, 1997.

MACEDO, A. C., KAGEYAMA, P. Y., COSTA, L. G. S. **Revegetação: matas ciliares e de proteção ambiental**. São Paulo: Fundação Florestal, 1993.

MARINHO FILHO, J. S.; REIS, M. L. A fauna de mamíferos associada às matas ciliares de galeria in: Anais do Simpósio sobre Mata Ciliar (L.M. Barbosa coord.). Campinas SP. Fundação Cargill, p. 43-60, 1989.

METZGER, J. P. O Código Florestal tem base científica? **Nat. Conserv.**, 8(1): 1-5, 2010.

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 Physiol.**, 30: 45-55, 2010.

MORAES, M. E. B.; GOMES, R. L.; THÉVENIN, J. M. R.; SILVA, G. S.; VIANA, W. C. C. Análise da paisagem da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (Ba) com base na fragmentação da vegetação. **RCG**, 13(41): 159-169, 2012.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, 403: 853-845, 2000.

PALMER, M. A.; HONDULA, K. L.; KOCH, B. J. Ecological restoration of streams and rivers: shifting strategies and shifting goals. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, 45: 247-269, 2014.

PEREIRA, J. S.; KOZLOWSKI, T. T. Variations among woody angiosperms in response to flooding. **Physiol. Plant.**, 41: 184-192. 1977.

PEZESHKI, S. R.; DELAUNE, R. D. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation–reduction conditions. **Environ. Exp. Bot.**, 40(2): 123-133, 1998.

PEZESHKI, S. R.; DELAUNE, R. D. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. **Biology**, 1(2): 196-221, 2012.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biol. Conserv.**, 142(6): 1141-1153, 2009.

RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), **Matas Ciliares: Conservação e Recuperação**. Edusp, São Paulo, pp. 235-247, 2000.

RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S.; NAVE, A. G.; ATTANASIO, C. M. Atividades de adequação ambiental e restauração florestal do LERF/ESALQ/USP. **Pesq. Flor. Bras.**, 55: 7-21, 2007.

RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S. Recomposição de Florestas Nativas: princípios gerais e subsídios para uma definição metodológica. **Rev. Bras. Hart. Om.**, 2(7):4-75, 1996.

ROGGE, G. D.; PIMENTA, J.A.; BIANCHINI, E.; MEDRI, M. E.; COLLI, S.; ALVES, L.M.T. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. **Rev. bras. Bot.**, 21: 153-158, 1998.

TABARELLI, M.; PINTO, L. P.; SILVA, J. M. C.; HIROTA, M. M.; BEDÊ, L. C. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic Forest. **Conserv. Biol.**, 19(3): 695-700, 2005.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an Edaphic Gradient in an Amazonian Rain Forest. **J. Veg. Sci.** 5, 25–34, 1993.

UIEDA, W.; PALEARI, L. M. **Flora e fauna: um dossiê ambiental**. São Paulo: Editora Unesp, 240 p., 2004.

## CAPÍTULO 1

### **Fisiologia da conservação e restauração de florestas ripárias: um estudo de caso da Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil<sup>1</sup>**

Laize Queiroz<sup>a</sup>, Ândrea Carla Dalmolin<sup>b</sup>, Marcelo Schramm Mielke<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA 45650-000, Brasil. E-mail: laizequeiroz@gmail.com

<sup>b</sup>Departamento de Ciências Biológicas, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. E-mail: andreacarlad@gmail.com, msmielke@uesc.br

#### **Resumo**

A restauração de florestas ripárias depende de critérios eficientes para a seleção de espécies com potencial para serem utilizadas nessas áreas, uma vez que estas estão sujeitas a grandes períodos de alagamento. O alagamento interrompe o fornecimento de O<sub>2</sub> acarretando mudanças físicas, químicas e biológicas no solo e, conseqüentemente provocando decréscimo no potencial de oxidação-redução do mesmo. Essa condição reduzida do solo afeta diferentes aspectos da fisiologia, morfologia e anatomia de plantas propiciando a distinção entre espécies tolerantes e intolerantes. Esta revisão tem como objetivo mostrar a importância da aplicação de conhecimentos de fisiologia de plantas para auxiliar na tomada de decisão em projetos de conservação e restauração ecológica em florestas ripárias em regiões tropicais. A maioria dos trabalhos publicados até o momento sobre os efeitos do alagamento do solo foram realizados com espécies de clima temperado, apesar da região tropical possuir uma maior quantidade de habitats naturalmente inundáveis. O desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas, e a produção de raízes adventícias pela maioria das espécies tropicais estudadas em condições de alagamento, evidenciam que estas características são importantes adaptações morfológicas às restrições de O<sub>2</sub> impostas pelo alagamento do solo. Dados de levantamentos florísticos sozinhos não são suficientes para seleção de espécies com potencial de serem utilizadas em projetos de restauração de florestas ripárias. Mais do que saber se as espécies sobrevivem ou crescem em

---

<sup>1</sup> Artigo de revisão em preparação para a revista Natureza & Conservação

ambientes alagados, a fisiologia permite o entendimento das causas que levam a essa tolerância. Assim, o conhecimento das características morfológicas, anatómicas e fisiológicas dessas espécies possibilitará associá-las a áreas com diferentes condições de saturação hídrica do solo de acordo com suas respectivas tolerâncias, favorecendo o sucesso de programas de restauração ecológica aplicados sobre o ponto de vista funcional da floresta.

**Palavras-chave:** Alagamento, florestas ripárias, tolerância.

## **Introdução**

As florestas ripárias são consideradas uma interface entre os ecossistemas terrestres e aquáticos, contribuindo para a manutenção do equilíbrio das bacias hidrográficas por permitir a continuidade dos processos hidrológicos e ecológicos (Uieda e Paleari, 2004). Além disso, essas florestas funcionam como habitat para a vida silvestre e desempenham papel importante na formação dos corredores de fluxo gênico, podendo interligar populações vegetais que foram separadas pelo processo de fragmentação (Macedo et al., 1993; Kageyama e Geara, 2000; Uieda e Paleari, 2004; Dietzsch et al., 2006).

A zona ripária está relacionada ao curso d'água e seus limites se estendem até o alcance da planície de inundação. Porém, é necessário considerar o padrão espacial e a dinâmica temporal ao estabelecer esses limites. Isso significa que a zona de saturação que margeia os cursos d'água e suas nascentes pode variar ao longo do tempo em função da precipitação e espacialmente a depender das características geomorfológicas do local (Gregory et al., 1991).

A vegetação localizada próxima dos cursos d'água necessita de adaptações para suportar o regime de inundações desse ambiente (Faria et al., 2001). As características físico-químicas específicas dos solos alagados e as transformações sofridas por estes em períodos de saturação hídrica tornam-se fatores importantes na determinação da composição de espécies de ecossistemas de zonas úmidas (Kozłowski, 1997; Lobo e Joly, 2000; Pezeshki e DeLaune, 1998; 2012). De maneira geral, quanto maior o tempo de inundação, mais seletivo é o ambiente (Silva et al., 2012). Além disso, há uma tendência de menor diversidade de espécies em locais onde as inundações são mais frequentes (Lobo e Joly, 2000). Áreas que apresentam inundações frequentes e de curta duração apresentarão maior diversidade que áreas com

inundações de longa duração, pois inundações prolongadas dificultam a colonização da área por espécies de formações vegetais vizinhas (Umetsu et al., 2011).

No Brasil, segundo Brancalion et al. (2010), a limitação de conhecimentos aplicados e específicos de restauração ecológica de florestas tropicais, a escassez de profissionais com capacitação nesse tema, e a intensa demanda por ações emergenciais de restauração, tem resultado nas últimas décadas, em iniciativas malsucedidas e pouco efetivas. Nesse sentido, as ferramentas e o conhecimento fisiológico têm muito a oferecer no campo da restauração ecológica, fornecendo informações necessárias para planejar, implementar e monitorar atividades de restauração (Cooke e Suski, 2008).

Quando a fisiologia passou a ser considerada em pesquisas voltadas para a conservação, surgiu uma nova área/linha de pesquisa denominada fisiologia da conservação, inicialmente descrita por Wikelski e Cooke (2006). A fisiologia da conservação é definida como a aplicação de ferramentas e abordagens fisiológicas para esclarecer e resolver os problemas de conservação. Seu objetivo é proporcionar um entendimento mecanístico de como as mudanças no ambiente e fatores de estresse influenciam as respostas fisiológicas e, conseqüentemente, a função ecológica, a persistência da população e a sobrevivência das espécies (Cooke et al., 2013).

O ponto forte da fisiologia da conservação é seu foco na fisiologia dos indivíduos, identificando as relações de causa e efeito, preferencialmente através de experimentação (Seebacher e Franklin, 2012; Cooke et al., 2013). Apesar dessa tendência da fisiologia em se concentrar em indivíduos, órgãos, células e moléculas, ela pode ser considerada em uma perspectiva de ecossistema, pois os padrões ecológicos podem ser influenciados pela tolerância das espécies que estruturam esse ecossistema. Portanto, a pesquisa fisiológica contribui para elucidar o funcionamento dos ecossistemas, bem como os fatores que influenciam sua estrutura (Cooke e Suski, 2008).

O objetivo que se tem com essa revisão é o de enfatizar a importância da aplicação de conhecimentos fisiológicos para auxiliar na tomada de decisão em projetos de conservação e restauração ecológica em florestas ripárias nos trópicos, utilizando como estudo de caso a Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil.

## **Características edáficas que restringem a distribuição e riqueza de espécies em florestas ripárias**

A distribuição e riqueza das espécies em florestas ripárias está intimamente associada à composição do solo, ao tempo de permanência da condição de alagamento, aos regimes de temperatura e luminosidade no interior das áreas, que são influenciadas diretamente pela orientação geográfica (Szaro 1990; Broszofske et al., 1997). Contudo, a literatura sugere que a hidrologia e suas interações com a geologia local são os fatores mais importante na distribuição de espécies em florestas ripárias (Tuomisto e Ruokolainen, 1993; Naimam e Decamps, 1997; Dubuis et al., 2013).

O alagamento altera uma série de características físicas, químicas e biológicas dos solos. Dentre as características físicas, está a restrição das trocas gasosas entre o solo e a atmosfera, que interrompe o fornecimento de  $O_2$  e provoca limitação do oxigênio disponível no solo para consumo tanto por plantas como por microrganismos (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki, 2001).

Biologicamente, solos alagados apresentam uma substituição dos organismos aeróbios típicos por organismos anaeróbios, o que contribui para o acúmulo de compostos tóxicos, produtos do metabolismo anaeróbio, como  $Fe^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $NH_4^+$  e  $S^{2-}$ . Além destes, outros compostos tóxicos, como etanol, ácido láctico e acetaldeído, são produzidos pelas raízes das plantas em condições de estresse por anoxia (Ponnamperuma, 1984; Kozlowski, 1997). Estes diminuem o potencial de oxidação-redução (Eh) do solo (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki e DeLaune, 1998; Pezeshki, 2001; Mielke e Schaffer, 2010). Quanto mais reduzido estiver o solo, maior será a demanda de oxigênio, o que resulta em um estresse adicional para as raízes das plantas (Pezeshki, 2001).

O Eh é uma excelente ferramenta de quantificação da presença ou ausência de oxigênio e o estado químico dos solos alagados (Pezeshki, 2001; Pezeshki e DeLaune, 2012). A quantificação do Eh do solo é particularmente vantajosa em solos periodicamente alagados, já que habitats com essas características apresentam uma variação do Eh muito mais ampla (entre -300 a 700 mV) que qualquer outro solo aerado ( $Eh > +400$  mV) ou permanentemente alagado ( $Eh < +350$  mV) (Pezeshki and DeLaune, 1998). O oxigênio do solo desaparece quando o Eh fica em torno de + 350 mV (Pezeshki e DeLaune, 1998).

Quanto maior a quantidade de matéria orgânica, maior a capacidade de redução, e assim, menor a quantidade de oxigênio disponível para as plantas (Ponnamperuma, 1984; Delaune et al., 1990; Pezeshki e DeLaune, 1998, Kashem e Singh, 2001). Dessa forma, as plantas podem

responder de maneira diferente em função das características de cada tipo de solo e, portanto, a heterogeneidade das florestas ripárias precisa ser melhor compreendida na gestão da paisagem (Kuglerová et al., 2014a).

Muitos pesquisadores relatam os sintomas de estresse que as plantas apresentam em resposta às alterações físico-químicas de solos alagados, porém a falta de quantificação do Eh do solo em muitos desses estudos faz com que a relação entre Eh do solo e funcionamento de plantas seja pouco compreendida (Pezeshki e DeLaune, 2012). Segundo Pezeshki (2001), a condição reduzida do solo em ecossistemas sujeitos a alagamento é o maior fator que influencia a sobrevivência, crescimento e produtividade das plantas. Portanto, a partir do ponto de vista da fisiologia ecológica, o conhecimento do Eh do solo representa uma indicação do status de vários componentes do solo tendo implicação crítica para o entendimento e interpretação das respostas das plantas de áreas úmidas (Pezeshki, 2001).

O alagamento do solo também provoca alterações do pH e na condutividade elétrica dos solos. Sob condições de alagamento, o pH dos solos tende a neutralidade. Assim, solos ácidos apresentam um aumento do pH, enquanto que solos alcalinos diminuição (Ponnamperuma, 1972; 1984; Camargo, 1999). Como consequência dessas alterações do pH, há uma mudança na solubilidade dos íons presentes no solo, interferindo na disponibilidade desses para as plantas (Ponnamperuma, 1984; Gobat et al., 2004). Além disso, Kuglerová et al. (2014b) observaram que a riqueza de espécies vegetais em florestas ripárias estava positivamente correlacionada com o pH do solo das áreas ribeirinhas, com o pH das áreas variando de 3,7 a 6,0; corroborando a importância do pH do solo na distribuição de plantas e florestas ripárias.

A condutividade elétrica de solos alagados, apresenta uma tendência a aumentar após inundação com posterior decréscimo e estabilização para valores próximos ao inicial (Ponnamperuma, 1984; Camargo et al., 1999). Mudanças na condutividade elétrica são controladas pelos íons presentes no solo. O aumento inicial na condutividade elétrica é resultado da produção de  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{RCOO}^-$ ,  $\text{Mn}^{2+}$  e  $\text{Fe}^{2+}$ , seguido pelo deslocamento de  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  e  $\text{Mg}^{2+}$  dos coloides do solo por  $\text{Mn}^{2+}$  e  $\text{Fe}^{2+}$ . Já o decréscimo é resultado da remoção de  $\text{HCO}_3^-$ , conversão de  $\text{RCOO}^-$  e  $\text{HCO}_3^-$  em  $\text{CH}_4$ , e pela precipitação de  $\text{Mn}^{2+}$  como  $\text{MnCO}_3$  e  $\text{Fe}^{2+}$  como  $\text{Fe}_3^-(\text{OH})_8$  (Ponnamperuma, 1984).

## **Fisiologia de plantas alagadas: um indicador para entender o funcionamento de florestas ripárias**

A restauração de florestas ripárias depende de critérios eficientes para a seleção de espécies com potencial para serem plantadas nessas áreas. Nesse contexto, o conhecimento da fisiologia pode auxiliar na determinação de quais espécies devem ser utilizadas, sendo esta uma ferramenta útil na conservação e gestão de ecossistemas (Cooke e Suski, 2008).

O alagamento do solo afeta diferentes aspectos da fisiologia, morfologia e anatomia de plantas (Kozlowski, 1997; Pezeshki e DeLaune, 1998), propiciando a distinção entre espécies tolerantes e intolerantes (Armstrong et al., 1994). Fisiologicamente, o alagamento do solo interfere na respiração aeróbia (Rogge et al., 1998; Kozlowski, 2002), no nível nutricional (Kozlowski, 2002; Alaoui-Sossé et al., 2005, Dalmolin et al., 2012) e na fotossíntese (Olivella et al., 2000; Davanso et al., 2002; Kozlowski, 2002; Lavinsky et al., 2007, Dalmolin et al., 2013), o que pode afetar sua sobrevivência e crescimento (Pereira e Kozlowski, 1977; Kozlowski, 1997; Pezeshki e DeLaune, 1998; 2012; Kozlowski, 2002). Além disso, o alagamento do solo muitas vezes provoca mudanças na alocação de fotoassimilados, influencia nas relações hídricas e no controle hormonal e promove mudanças compensatórias no metabolismo associadas à alocação diferencial de biomassa nas plantas (Kozlowski, 2002; Maurenza et al., 2009, Pezeshki e DeLaune, 2012).

Na ausência de  $O_2$ , o sistema radicular passa a respirar anaerobicamente (Kozlowski, 2002), essa estratégia metabólica pode ajudar as plantas a tolerarem o estresse por falta de  $O_2$  por um período relativamente curto (Blom e Voeselek, 1996). Além disso, a respiração anaeróbica resulta em um suprimento energético ineficiente para manter o crescimento da planta (Kozlowski, 2002; Colmer e Voeselek, 2009; Sasidharan e Voeselek, 2015). Para compensar esse baixo rendimento energético há uma aceleração da glicólise que, por sua vez, gera uma quantidade considerável de etanol e acetaldeído cujas concentrações podem atingir níveis intracelulares tóxicos (McManmoh e Crawford, 1971; Drew, 1997).

As condições anóxicas impostas pelo alagamento do solo acarretam em estresse oxidativo para a planta decorrente da formação de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Colmer e Voeselek 2009; Steffens et al. 2013). As ROS também são formadas após a reaeração da planta (Voeselek e Bailey-Serres, 2015). As plantas precisam controlar as ROS através da ativação de enzimas antioxidantes (Pociecha, 2013) e, quando esses mecanismos de ajustes não

são eficientes, podem ocorrer danos as membranas celulares e afetar a integridade celular (Voesenek e Bailey-Serres, 2015).

Espécies intolerantes ao alagamento do solo apresentam uma diminuição na absorção de macronutrientes, especialmente nitrogênio, fósforo e potássio. A absorção de nutrientes minerais envolve o transporte ativo de íons e a quantidade de energia liberada pela respiração anaeróbia de raízes em solo alagado geralmente não é suficiente para manter uma adequada absorção de macronutrientes para o crescimento da planta (Kozłowski, 1997; 2002; Pezeshki e DeLaune, 2012). Além da redução no metabolismo da raiz, a redução da absorção de macronutrientes também tem sido atribuída à mortalidade da raiz, perda de micorrizas, diminuição da transpiração e condutividade hidráulica da raiz (Kozłowski, 1997). Ao contrário do que ocorre com os macronutrientes, os micronutrientes tais como ferro e manganês são convertidos em formas solúveis (forma reduzida) tornando-se mais disponíveis para as plantas em solos alagados e, em alguns casos, podem atingir níveis tóxicos (Kozłowski, 1997; 2002; Cronk e Fennessy, 2001).

A atividade fotossintética também pode ser influenciada substancialmente pelas condições redutoras do solo (Pezeshki e DeLaune, 1998; 2012). A inundação do solo geralmente é seguida por um rápido decréscimo na taxa fotossintética que pode ser explicada inicialmente pelo fechamento dos estômatos, seguido pela diminuição da absorção de CO<sub>2</sub> pelas folhas.

Quando falta oxigênio na raiz, a capacidade de absorção e transporte de água diminui (Cronk e Fennessy, 2001) decorrente de distúrbios na condutividade hidráulica provocada por uma inibição da atividade da aquaporina (Kreuzwieser e Heinz Rennenberg, 2014; Srivastava et al., 2014; Maurel et al. 2015). Como consequência, os estômatos se fecham para diminuir a perda de água (Cronk e Fennessy, 2001). Entretanto, o alagamento do solo também pode induzir o fechamento dos estômatos sem mudanças detectáveis no potencial hídrico da folha (Pezeshki, 2001; Herrera, 2013). Nesse caso, o aumento na concentração de ácido abscísico (ABA) em folhas de plantas alagadas pode explicar o fechamento dos estômatos (Gomes e Kozłowski, 1980; Kozłowski, 1997; Herrera et al., 2010; 2013).

Com a persistência do alagamento, a taxa fotossintética pode ser reduzida também por alterações nas enzimas de carboxilação (ex. diminuição na atividade da ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase oxigenase - Rubisco), perda e ou degradação da clorofila e disfunção do fotossistema II (FSII) (Kozłowski, 1997; 2002; Pezeshki e DeLaune, 2012; Herrera, 2013).

Plantas tolerantes ao alagamento apresentam alterações rápidas em processos fisiológicos e mudanças nas características anatômicas e morfológicas que permitem que as mesmas sobrevivam longos períodos sob tais condições (Blom e Voesenek, 1996; Voesenek et al., 2016). Algumas espécies tolerantes ao alagamento utilizam uma rota metabólica alternativa que leva ao acúmulo de malato, produto não tóxico para a planta que pode ser armazenado sem danos até que as condições aeróbicas retornem (McManmorn e Crawford, 1971).

As principais modificações morfológicas e anatômicas que têm sido observadas em plantas tolerantes ao alagamento são formação de raízes adventícias (Pereira e Kozłowski, 1977; Wenkert et al., 1981; Tsukahara e Kozłowski, 1985; Kozłowski, 2002; Steffens et al., 2013), hipertrofia de lenticelas (Newsome et al., 1982; Topa e McLeod, 1986; Kozłowski, 2002; Mielke et al., 2003; Mielke et al., 2005a; 2005b) e formação de aerênquima na região cortical de caules e raízes (Kozłowski, 2002; Steffens et al., 2013), melhorando a troca gasosa entre as plantas e o ambiente (Armstrong, 1980). Porém, o desenvolvimento de tais características em resposta à inundação é dependente do tempo. Isso significa que mesmo quando as plantas tolerantes são submetidas ao alagamento, inicialmente a energia necessária para manter a sobrevivência da planta é obtida através de metabolismo anaeróbico (Pezeshki e DeLaune, 2012). Esse sistema de transporte de oxigênio tem sido considerado o maior mecanismo de tolerância das plantas à anaerobiose no solo (Gomes e Kozłowski, 1980; Drew, 1997).

Muitas plantas alagadas produzem raízes adventícias para compensar fisiologicamente a perda de partes do sistema radicular original após inundações (Kozłowski, 1997). A formação de raízes adventícias contribui para uma maior eficiência na absorção de água e pode estar correlacionada positivamente com reabertura dos estômatos em plantas alagadas (Gomes e Kozłowski, 1980), restabelecendo assim, a taxa fotossintética. Plantas que conseguem manter elevados valores de condutância estomática e, por consequência, uma elevada taxa fotossintética sob condições de alagamento apresentam uma elevada taxa de sobrevivência e crescimento (Mielke et al., 2005b).

A hipertrofia de lenticelas, além de melhorar o influxo de O<sub>2</sub>, tem sido associada com a liberação de compostos fitotóxicos voláteis tais como acetaldeído e etanol (Kozłowski, 1997). Já a formação de aerênquima permite que a planta transporte o oxigênio necessário para manter a respiração aeróbia e para oxidar compostos reduzidos na rizosfera, reestabelecendo o gradiente de disponibilidade de oxigênio no solo (Gomes e Kozłowski, 1980; Pezeshki e DeLaune, 2012; Sasidharan e Voesenek, 2015). Muitas vezes, o aerênquima é combinado com uma barreira que previne a fuga de oxigênio para o solo anaeróbico circundante, o que melhora

drasticamente a tolerância à inundação (Loreti et al., 2016). A oxidação da rizosfera contribui para aumentar a tolerância das plantas aos compostos tóxicos reduzidos que se acumulam em solos anaeróbicos (Armstrong, 1980). Entretanto, quanto mais intensa a redução do solo, maior será a perda de oxigênio da raiz para a rizosfera e, portanto, a formação de aerênquima pode não ser suficiente para manter a demanda por oxigênio da raiz (Pezeshki e DeLaune, 2012). Por isso, sinais de estresse por alagamento tais como inibição na inicialização de folhas, clorose ou abscisão foliar podem ser observados apesar de serem mais evidentes em plantas intolerantes ao alagamento (Kozlowski, 1997).

As espécies tolerantes ao alagamento do solo também apresentam alta eficiência da absorção de nutrientes. Isso pode ser atribuído às alterações morfológicas e anatômicas que ao melhorar o transporte de oxigênio (Kozlowski, 1997), favorecem o restabelecimento da respiração aeróbica na planta. A oxidação da rizosfera também contribui para a tolerância, pois evita a absorção em excesso de íons de ferro e manganês que quando oxidados, tornam-se insolúveis e se depositam na superfície das raízes (Lobo e Joly, 2000).

Os hormônios vegetais agem como intermediários entre os sinais ambientais e as respostas da planta a esses estímulos (Blom e Voesenek, 1996). Com a mortalidade de raízes ocasionada pelo alagamento do solo há uma redução na produção de citocininas (produzida na raiz), provocando um desequilíbrio hormonal entre as concentrações de auxinas (produzida na parte aérea) e citocininas (Grandis et al., 2010). Limiares de auxina induzem a formação de raízes adventícias (Blom e Voesenek, 1996; Cronk e Fennessy, 2001; Visser e Voesenek, 2004).

Assim, como a auxina o etileno também desempenha papel importante na aclimação de plantas a condições de estresse (Blom and Voesenek, 1996). A produção de etileno tem sido atribuída a várias respostas das plantas ao alagamento, como a abscisão foliar, epinastia de folhas, hipertrofia de lenticelas, formação de aerênquima, além de contribuir para a formação de raízes adventícias (Blom e Voesenek, 1996; Cronk e Fennessy, 2001; Kozlowski, 2002; Visser e Voesenek, 2004; Salehin e Estelle, 2015). Todas essas respostas são mediadas pelas ROS que são consideradas reguladores centrais da adaptação das plantas ao alagamento (Steffens et al., 2013).

Indicadores fisiológicos podem ser utilizados para entender o funcionamento dos ecossistemas de áreas úmidas bem como os fatores que influenciam sua estrutura. Esse conhecimento, por sua vez, pode contribuir para o desenvolvimento e implantação de estratégias eficientes para restauração (Cooke e Suski, 2008).

## **Status de conservação de florestas ripárias no Brasil sob a ótica do novo Código Florestal**

O Código Florestal, atualmente regido pela Lei n.º 12.727 de 2012, determina como deve ser feita a proteção da vegetação nativa no Brasil, dentre elas, as Áreas de Preservação Permanente (APPs). As APPs, de acordo com a legislação, são áreas protegidas “com a função de preservar os recursos hídricos, a paisagem, a estabilidade geológica e a biodiversidade, facilitar o fluxo gênico de fauna e flora, proteger o solo e assegurar o bem-estar das populações humanas”. De acordo com esses critérios, as florestas ripárias são classificadas como APP.

No que se refere às florestas ripárias, o novo Código Florestal, aprovado em 2012, que revogou a Lei n.º 4771/65, apresentou um retrocesso devido a mudança do critério de delimitação da APP. Anteriormente, com a Lei n.º 4771/65 os limites da APPs às margens dos cursos d’água eram contados a partir do seu leito maior, ou seja, os limites de proteção eram estabelecidos após a planície de inundação (várzea). Atualmente, esses limites são estabelecidos a partir do leito regular, o que significa que apenas “a calha por onde corre regularmente o curso d’água durante o ano” é considerado. Como consequência, tem-se uma redução da largura da área efetivamente protegida.

Ecologicamente, a redução da largura das APPs de cursos d’água acarreta em aumento do efeito de borda e redução de habitat (Galetti et al., 2010). Metzger (2010) afirma que a conservação da biodiversidade é um dos fatores mais limitantes para definir a largura mínima da APP e defende a ampliação dessas áreas para no mínimo 100 m. Já Less e Peres (2008) defendem uma ampliação para 200 m já que o efeito de borda, de maneira geral, é mais intenso nos 100 primeiros metros (Laurance, 1991).

As florestas ripárias funcionam como corredores ecológicos facilitando o fluxo de indivíduos ao longo da paisagem, porém a efetividade desses corredores ripários depende da largura da vegetação preservada, pois, esse fator afeta a qualidade do habitat e regula a área impactada pelo efeito de borda (Metzger, 2010). Os corredores ripários estreitos são mais suscetíveis ao efeito de borda e não apresentam habitat florestal núcleo, o que dificulta a persistência de algumas espécies sensíveis especialistas dessas áreas (Less e Peres, 2008). Além disso, o efeito de borda pode acarretar em mudanças marcantes na estrutura da floresta e do microclima, favorecendo o desenvolvimento de espécies generalistas, aumentando ainda mais o impacto da fragmentação sobre espécies do interior da floresta (Laurance, 1991).

A redução da área de APP ao longo de cursos d’água também implica em diminuição de habitat. Um dos princípios da teoria do equilíbrio de MacArthur e Wilson (1967) é a relação

espécie-área que determina que o número de espécies em uma área está diretamente relacionado com o tamanho dessa área. Portanto, essa perda de habitat poderá acarretar numa consequente diminuição da riqueza de espécies. Laurance et al. (2011) em um estudo de 32 anos nos fragmentos florestais da Amazônia, observaram que a riqueza de espécies diminuía com o aumento da fragmentação e esses efeitos eram intensificados pelo efeito de borda. Mudanças na qualidade das florestas ripárias afetam negativamente várias espécies de mamíferos (Less e Peres, 2008; Galetti et al., 2010), aves (Less e Peres, 2008; Develey e Pongiluppi, 2010) e répteis (Marques et al., 2010) associados a essas florestas.

Quando se comparam áreas situadas dentro e fora da APP de cursos d'água, nota-se uma enorme mudança na composição de espécies de fauna e flora em virtude das diferenças nas características geológicas, pedológicas e dinâmica hidro-morfológica dessas áreas. Isso significa que florestas ripárias protegem espécies diferentes de outras áreas protegidas (Metzger, 2010). Portanto, a atual largura estabelecida para APPs de cursos d'água não cumpre com todas as funções da APP definidas pela própria lei.

### **Espécies nativas de florestas ripárias na Floresta Atlântica da Bahia**

Utilizando o sistema da Lista de Espécies da Flora do Brasil, disponibilizado pelo Jardim Botânico do Rio de Janeiro, foi obtida uma lista de espécies arbóreas presentes na floresta ripária da Floresta Atlântica da Bahia. A lista consta de 404 espécies distribuídas em 74 famílias (Tabela 1). As famílias com maior riqueza florística foram Fabaceae com 64 espécies, Melastomataceae (29), Rubiaceae (27), Lauraceae (20), Sapindaceae (15), Meliaceae (12), Clusiaceae, Euphorbiaceae e Lamiaceae, com 10 espécies cada. Das 404 espécies, apenas 28 foram avaliadas quanto aos efeitos do alagamento do solo através de características morfológicas, anatômicas e/ou fisiológicas (Tabela 2). Segundo Medri et al. (2007), a maioria dos trabalhos publicados até o momento sobre os efeitos do alagamento do solo são com espécies de clima temperado, apesar da região tropical possuir maior quantidade de habitats naturalmente inundáveis.

Das 28 espécies citadas na Tabela 2, a maioria apresentou crescimento, taxa fotossintética e condutância estomática diminuídos em resposta ao alagamento do solo. Apenas *Annona glabra* L. (Mielke et al., 2005b) e *Croton urucurana* Baill (Casemiro et al., 2008) apresentaram crescimento maior em condição de alagamento quando comparadas com as não alagadas. O maior crescimento de *A. glabra* L. coincidiu com a manutenção de elevados valores

de condutância estomática que permitiu a manutenção da taxa fotossintética em mudas alagadas. A espécie *C. urucurana* Baill não foi avaliada quanto aos parâmetros fotossintéticos. As espécies *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Marques e Joly, 2000) e *Copaifera langsdorffii* Desf. (Oliveira, 2012) não apresentaram diferenças no crescimento entre mudas alagadas e não alagadas. Estas espécies, em virtude de sua alta tolerância a níveis diferentes de alagamento e a longos períodos, podem ser indicadas para plantio em áreas com maior influência do lençol freático.

O desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas e a produção de raízes adventícias pela maioria das espécies tropicais estudadas em condições de alagamento evidenciam que estas características são importantes adaptações morfológicas às restrições de O<sub>2</sub> impostas pelo alagamento do solo. A importância de tais estruturas pode ser evidenciada pela mortalidade de 100% da espécie *Piper aduncum* L. (Bettinardi, 2014) que quando submetidas ao alagamento do solo não desenvolveu lenticelas nem formou raízes adventícias. Porém, nem sempre essas adaptações morfológicas são suficientes para garantir a tolerância a períodos longos de saturação hídrica. Esse fato foi observado para a espécie *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Pilati e Souza, 2006) que após 82 dias de alagamento apresentou uma mortalidade de 100%, apesar de ter desenvolvido lenticelas hipertrofiadas. Os parâmetros fotossintéticos da espécie *C. iguanaea* (Jacq.) Sarg. não foram avaliados para explicar a possível causa da alta mortalidade. Por outro lado, a espécie *Copaifera langsdorffii* Desf. (Oliveira, 2012) apresentou alta tolerância ao alagamento de 30 dias, com 100% de sobrevivência, sem o desenvolvimento de alterações morfológicas. A alta mortalidade de *C. iguanaea* (Jacq.) Sarg. *Piper aduncum* L. e de *P. aduncum* L. (Bettinardi, 2014) evidenciam que, apesar de estarem relacionadas a áreas de florestas ripária, as espécies possuem baixa tolerância ao alagamento do solo. Possivelmente estas espécies estão relacionadas a áreas raramente alagadas ou alagadas por períodos curtos.

A variação no nível do lençol freático também pode influenciar o grau de tolerância das espécies. Bettinardi (2014) submeteu mudas de 10 espécies a 4 alturas da lâmina de água para simular condições de normoxia (sem lâmina de água), hipoxia (metade do substrato imerso em lâmina de água) e anoxia (todo o substrato imerso em lâmina de água e lâmina de água atingindo 2 cm acima do solo). Sob tais condições, apenas as espécies *C. urucurana* Baill, *C. brasiliense* Cambess. e *Inga marginata* Willd. apresentaram alta tolerância aos diferentes níveis de alagamento testados, sendo resistentes tanto a hipoxia quanto a anoxia. Já a espécie *M. umbellata* apresentou tolerância alta a condições de hipoxia e tolerância baixa a condições de anoxia.

Outro fator importante a ser considerado em restauração de florestas ripárias é a etapa de recuperação das mudas que estão em áreas sujeitas a alagamentos periódicos. Segundo Lopez e Kursar (1999), os efeitos do alagamento e do pós-alagamento determinam a composição de espécies de florestas tropicas sazonalmente inundadas. Poucos estudos têm sido realizados para avaliar as respostas das plantas ao período pós-alagamento. Oliveira (2011) observou que a espécie *A. triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. apresentou boa recuperação após a re-oxigenação do solo, já a espécie *Nectandra oppositifolia* Nees apresentou mortalidade de 100% após 7 dias de re-oxigenação do solo, que, segundo o autor, pode ter sido ocasionada por estresse oxidativo. A espécie *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Costa et al., 2006) também não apresentou boa recuperação após a re-oxigenação do solo.

Quando em condições de alagamento, algumas espécies tendem a produzir um sistema de raízes superficial como estratégia para minimizar o problema de escassez de oxigênio nas raízes já que a parte superficial do solo possui maior concentração de O<sub>2</sub> (Cronk e Fennessy, 2001). Espécies com raízes superficiais podem apresentar problemas em se manter em ambientes sazonalmente alagados quando vier o período de seca pois suas raízes não conseguirão atingir o lençol freático para obtenção de água. Portanto, espécies que conseguem manter um sistema radicular extenso e profundo conseguem adaptar-se a essa transição tornando-se competidoras mais eficientes na colonização e permanência desses habitats (Lopez e Kursar, 1999).

De maneira geral, pesquisas em fisiologia da conservação têm apresentado um aumento a partir de 2012. Porém, no que se refere a plantas, pouca integração tem sido feita entre fisiologia e conservação (Lennox e Cooke, 2014). Essa constatação torna evidente que as plantas necessitam de mais atenção no campo da fisiologia da conservação, pois, além de sua importância como produtores primários, 47% das espécies avaliadas pela Lista Vermelha da IUCN como globalmente ameaçadas são plantas ([http://cmsdocs.s3.amazonaws.com/summarystats/2014\\_3\\_Summary\\_Stats\\_Page\\_Documents/2014\\_3\\_RL\\_Stats\\_Table\\_1.pdf](http://cmsdocs.s3.amazonaws.com/summarystats/2014_3_Summary_Stats_Page_Documents/2014_3_RL_Stats_Table_1.pdf)). Além disso, das 404 espécies listadas anteriormente, 21 se enquadram em algum critério de ameaça de acordo com a IUCN (Tabela 3).

## **Considerações finais**

O conhecimento da fisiologia permite o reconhecimento do papel do habitat sobre o desempenho dos organismos podendo contribuir para o desenvolvimento e implantações de estratégias eficientes para restauração, auxiliando na determinação de quais espécies devem ser utilizadas (Cooke e Suski, 2008). As espécies presentes em florestas ripárias podem apresentar diferentes níveis de tolerância ao alagamento, por isso, para uma maior eficiência na seleção de espécies com potencial de serem utilizadas em ações de restauração nestes ambientes é fundamental associar os dados de levantamentos florísticos com o conhecimento fisiológico das espécies. Mais do que saber se as espécies sobrevivem ou crescem em ambientes alagados, somente por meio de estudos da fisiologia da conservação é que se pode obter o entendimento das causas que levam a essa tolerância. Nota-se por meio dos estudos já realizados que a fisiologia é um indicador eficiente para entender a distribuição das espécies em áreas sujeitas a alagamento com maior ou menor influencia da água, podendo levar em consideração também o tempo e a frequência do alagamento. Além disso, a tolerância das espécies pode variar de acordo com a idade da planta. Nesse sentido, estudos relacionando o alagamento em diferentes estágios de crescimento de espécies arbóreas são fundamentais para desvendar os processos relacionados a ocorrência destas espécies em florestas ripárias. Assim, o conhecimento das características morfológicas, anatômicas e/ou fisiológicas dessas espécies e em diferentes fases do ciclo de vida, possibilita associá-las a áreas com diferentes condições de saturação hídrica do solo de acordo com suas respectivas tolerâncias, favorecendo assim, o sucesso de programas de restauração ecológica aplicados.

## **Agradecimentos**

Laize Queiroz agradece a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia – FAPESB [LQA BOL0224/2014] pela bolsa de doutorado concedida e Marcelo S. Mielke agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq [MSM 306531/2015-1] pela bolsa de Produtividade em Pesquisa.

## **Referências**

Alaoui-Sossé, B., Gérard, B., Binet, P., Toussaint, M.-L., Badot, P.-M., 2005. Influence of

- flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Ann. For. Sci* 62, 593-600. doi:10.1051/forest:2005052
- Andrade, A.C.S., Ramos, F.N., Souza, A.F., Loureiro, M.B., Bastos, R., 1999. Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. *Rev. Bras. Bot.* 22, 281-285. doi:10.1590/S0100-84041999000500009
- Armstrong, W., 1980. Aeration in Higher Plants. in *Advances in Botanical Research* 7:225-332. doi:10.1016/S0065-2296(08)60089-0
- Armstrong, W., Brandle, R., Jackson, M.B., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43, 307-358. doi:10.1111/j.1438-8677.1994.tb00756.x
- Batista, C.U.N., Medri, M.E., Bianchini, E., Medri, C., Pimenta, J.A., 2008. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. *Acta Bot. Bras.* 22, 91–98. doi:10.1590/S0102-33062008000100012
- Bettinardi, M.L., 2014. Classificação de espécies arbóreas em função da tolerância ao alagamento e preparo de solo para restauração de florestas paludosas. PhD Thesis, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz da Universidade de São Paulo - USP, Piracicaba. doi:10.11606/D.11.2014.tde-29052014-172544
- Blom, C.W.P.M., Voeselek, L.A.C.J., 1996. Flooding: The survival strategies of plants. *Trends Ecol. Evol.* 11, 290–295. doi:10.1016/0169-5347(96)10034-3
- Brancalion, P.H.S., Rodrigues, R.R., Gandolfi, S., Kageyama, P.Y., Nave, A.G., Gandara, F.B., Barbosa, L.M., Tabarelli, M., 2010. Instrumentos legais podem contribuir para a restauração de Florestas Tropicais Biodiversas. *Rev. Árvore* 34, 455–470. doi:10.1590/S0100-67622010000300010
- Brosfokske, K.D., Chen, J., Naiman, R.J., Franklin, J.F., 1997. Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington. *Ecol. Appl.* 7, 1188–1200. doi:10.1890/1051-0761(1997)007[1188:HEOMGF]2.0.CO;2
- Camargo, F.A.D.O., Santos, G.D.A., Zonta, E., 1999. Alterações eletroquímicas em solos inundados. *Cienc. Rural* 29, 171–180. doi:10.1590/S0103-84781999000100032
- Carmo, W.S., 2013. Respostas morfoanatômicas e bioquímicas em plântulas de espécies de áreas alagáveis submetidas a longos períodos de submersão. Universidade de Brasília.
- Casemiro, E.L.N., Malavasi, U.C., Malavasi, M.M., 2008. Efeitos da saturação hídrica, idade e volume radicular no crescimento inicial de quatro espécies florestais. *Floresta e Ambient.* 15, 13–19.

- Cavalcante, T.R.M., Naves, R.V., Seraphin, J.C., Carvalho, G.D., 2008. Diferentes ambientes e substratos na formação de mudas de araticum. *Rev. Bras. Frutic.* 30, 235–240. doi:10.1590/S0100-29452008000100043
- Colmer, T.D., Voisenek, L.A.C.J., 2009. Flooding tolerance: Suites of plant traits in variable environments. *Funct. Plant Biol.* 36, 665–681. doi:10.1071/FP09144
- Cooke, S.J., Sack, L., Franklin, C.E., Farrell, A.P., Beardall, J., Wikelski, M., Chown, S.L., 2013. What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conserv. Physiol.* 1, 1–23. doi:10.1093/conphys/cot001
- Cooke, S.J., Suski, C.D., 2008. Ecological Restoration and Physiology: An Overdue Integration. *Bioscience* 58, 957. doi:10.1641/B581009
- Costa, A.M., Gobbi, E.L., Demuner, V.G., Hebling, S.A., 2006. O efeito da inundação do solo sobre o crescimento inicial de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, guapuruvu. *New Phytol.* 4, 7–13.
- Cronk, J.K., Fennessy, M.S., 2001. *Wetland plants: biology and ecology*, America.
- Dalmolin, Â.C., Dalmagro, H.J., Lobo, F. de A., Antunes Junior, M.Z., Ortíz, C.E.R., Vourlitis, G.L., 2012. 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 Physiol.* 24, 75–84. doi:10.1590/S1677-04202012000200001
- Dalmolin, A.C., Dalmagro, H.J., Lobo, F. de A., Antunes, M.Z., Ortíz, C.E.R., Vourlitis, G.L., 2013. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. *Photosynthetica* 51, 379–386. doi:10.1007/s11099-013-0034-1
- Davanso, V.M., De Souza, L.A., Medri, M.E., Pimenta, J.A., Bianchini, E., 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanadae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 45, 375–384.
- Delaune, R.D., Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., Rouge, B., 1990. An oxidation-reduction buffer for evaluating the physiological response of plants to root oxygen stress. *Environ. Exp. Bot.* 30, 243–247.
- Develey, P.F., Pongiluppi, T., 2010. Impactos potenciais na avifauna decorrentes das alterações propostas para o Código Florestal Brasileiro. *Biota Neotrop.* 10, 0–0. doi:10.1590/S1676-06032010000400005
- Dietzsch, L., Rezende, A.V., Pinto, J.R.R., Pereira, B.A. da S., 2006. Caracterização da flora arbórea de dois fragmentos de mata de Galeria do Parque Canjerana, DF. *CERNE* 12, 201–

- Drew, M.C., 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48, 223–250. doi:10.1146/annurev.arplant.48.1.223
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Guisan, A., 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *J. Veg. Sci.* 24, 593–606. doi:10.1111/jvs.12002
- Faria, H.H., Sérgio, F.C., Garrido, M.A.O., 2001. Reposição da vegetação ciliar integrada à conservação de microbacia. *IF Sér. Reg.* 21, 1-13.
- Ferreira, J.N., Ribeiro, J.F., Fonseca, C.E.L., 2001. Crescimento inicial de *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae, Mimosoideae) sob inundação em diferentes níveis de luminosidade. *Rev. Bras. Bot.* 24, 561–566. doi:10.1590/S0100-84042001000500011
- Galetti, M., Pardini, R., Duarte, J.M.B., Silva, V.M.F. da, Rossi, A., Peres, C.A., 2010. Mudanças no Código Florestal e seu impacto na ecologia e diversidade dos mamíferos no Brasil. *Biota Neotrop.* 10, 0–0. doi:10.1590/S1676-06032010000400006
- Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W. 2004. The living soil. *Fundamentals of soil science and soil biology.* Science Publishers, Enfield, NH, US.
- Gomes, A.R.S., Kozłowski, T.T., 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol* 66, 267–271.
- Grandis, A., Godoi, S., Buckeridge, M.S., 2010. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. *Rev. Bras. Bot.* 33, 1–12. doi:10.1590/S0100-84042010000100002
- Gregory, S. V, Swanson, F.J., Mckee, W.A., Cummins, K.W., 1991. An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience* 41, 540–555.
- Herrera, A., 2013. Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical tolerant trees of a black-water wetland. *Front. Plant Sci.* 4, 1-12. doi:10.3389/fpls.2013.00106
- Herrera, A., Rengifo, E., Tezara, W., 2010. Respuestas ecofisiológicas a la inundación en árboles tropicales tolerantes de un igapó. *Ecosistemas* 19, 37–51.
- Kageyama, P., Gandara, F.B., 2000. Recuperação de áreas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação E Recuperação.* Edusp, São Paulo, pp. 249-269.
- Kashem, M.A., Singh, B.R., 2001. Metal availability in contaminated soils: I. Effects of

- flooding and organic matter on changes in Eh, pH and solubility of Cd, Ni and Zn. *Nutr. Cycl. Agroecosys.* 61, 247–255. doi:10.1023/A:1013762204510
- Kozłowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monogr.* 1, 1-29.
- Kozłowski, T.T., 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands* 22, 550-561. doi:10.1672/0277-5212(2002)022[0550:PEIOFO]2.0.CO;2
- Kreuzwieser, J., Rennenberg, H., 2014. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. *Plant. Cell. Environ.* 37, 2245-2259. doi: 10.1111/pce.12310
- Kuglerová, L., Ågren, A., Jansson, R., Laudon, H., 2014a. Towards optimizing riparian buffer zones: Ecological and biogeochemical implications for forest management. *Forest Ecol. Manag.* 334, 74–84. doi:10.1016/j.foreco.2014.08.033
- Kuglerová, L., Jansson, R., Ågren, A., Laudon, H., Malm-Renöfält, B., 2014b. Groundwater discharge creates hotspots of riparian plant species richness in a boreal forest stream network. *Ecology* 95, 715–725. doi:10.1890/13-0363.1
- Laurance, W.F., 1991. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biol. Conserv.* 57, 205–219. doi:10.1016/0006-3207(91)90139-Z
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., Stouffer, P.C., Bruce Williamson, G., Benítez-Malvido, J., Vasconcelos, H.L., Van Houtan, K.S., Zartman, C.E., Boyle, S.A., Didham, R.K., Andrade, A., Lovejoy, T.E., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biol. Conserv.* 144, 56–67. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.021
- Lavinsky, A.O., Sant’Ana, C.S., Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., França, S., Silva, D.C., 2007. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New For.* 34, 41-50. doi:10.1007/s11056-006-9036-1
- Lennox, R., Cooke, S.J., 2014. State of the interface between conservation and physiology: A bibliometric analysis. *Conserv. Physiol.* 2, 1–9. doi:10.1093/conphys/cou003
- Less, A.C., Peres, C.A., 2008. Conservation Value of Remnant Riparian Forest Corridors of Varying Quality for Amazonian Birds and Mammals. *Conserv. Biol.* 22, 439–449. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00870.x
- Lira, J.M.S., Ferreira, R.A., Silva Junior, C.D., Santos Neto, E.M., Santana, W.S., 2013. Análise

- de crescimento e trocas gasosas de plantas de *Lonchocarpus sericeus* (Poir.) D.C. sob alagamento para uso na recuperação de matas de ciliares. *Cienc. Florest.* 23, 655-665. doi:10.5902/1980509812349
- Lobo, P.C., Joly, C.A., 2000. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação E Recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 143-157.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiol.* 19, 925–932. doi:10.1093/treephys/19.14.925
- Loreti, E., van Veen, H., Perata, P., 2016. Plant responses to flooding stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* 33, 64–71. doi:10.1016/j.pbi.2016.06.005
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Macedo, A.C., Kageyama, P.Y., Costa, L.G.S., 1993. *Revegetação: matas ciliares e de proteção ambiental*. São Paulo: Fundação Florestal.
- Marques, M.C.M., Joly, C.A., 2000. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. *Acta Bot. Bras.* 14, 113–120. doi:10.1590/S0102-33062000000100010
- Marques, O.A.V., Nogueira, C., Martins, M., Sawaya, R.J., 2010. Impactos potenciais das mudanças propostas no Código Florestal Brasileiro sobre os répteis brasileiros. *Biota Neotrop.* 10, 0–3. doi:10.1590/S1676-06032010000400004
- Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.T., Santoni, V., Shahzad, Z., Verdoucq, L., 2015. Aquaporins in Plants. *Physiol. Rev.* 95, 1321–58. doi:10.1152/physrev.00008.2015
- Maurenza, D., Marengo, R.A., Piedade, M.T.F., 2009. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. *Acta Amaz.*, 39, 519-526.
- McManmoh, M., Crawford, R.M.M., 1971. A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behaviour. *New Phytol.* doi:10.1111/j.1469-8137.1971.tb02529.x
- Medina, C.L., Sanches, M.C., Tucci, M.L.S., Sousa, C.A.F., Cuzzuol, G.R.F., Joly, C.A., 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Ann. Bot.* 104, 671–680. doi:10.1093/aob/mcp159
- Medri, M.E., Ferreira, A.C., Kolb, R.M., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Davanso-Fabro, V.M.,

- Medri, C., 2007 Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Sci. Biol. Sci.*, 29: 15-22.
- Metzger, J.P., 2010. O Código Florestal tem base científica? *Nat. Conserv.* 8, 1–5. doi:10.4322/natcon.00801017
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F. De, Gomes, F.P., Mangabeira, P.A.O., Costa Silva, D., 2005a. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New For.* 29, 161-168. doi:10.1007/s11056-005-0247-7
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Aguilar, A.G., Mangabeira, P.A.O., 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ Exp Bot.*, 50, 221-231.
- Mielke, M.S., Matos, E.M., Couto, V.B., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Mangabeira, P.A.O., 2005b Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. *Acta Bot. Bras.* 19: 905-911.
- Mielke, M.S., Schaffer, B., 2010. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and pigment indexes of *Eugenia uniflora* L. in response to changes in light intensity and soil flooding. *Tree Physiol.* 30, 45–55. doi:10.1093/treephys/tpp095
- Naiman, R.J., Decamps, H., 1997. The Ecology of Interfaces : Riparian Zones. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 28, 621–658.
- Newsome, R.D., Kozlowski, T.T., Tang, Z.C., 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Can. J. Bot.* 60, 1688-1695. doi:10.1139/b82-219
- Oliveira, A.S., 2012. Tolerância ao encharcamento, alterações morfológicas e anatômicas em algumas espécies lenhosas tropicais. PhD Dissertation, Universidade de Brasília.
- Oliveira, V.C., 2011. Sobrevivência, morfo-anatomia, crescimento e assimilação de carbono de seis espécies arbóreas neotropicais submetidas à saturação hídrica do solo. PhD Thesis, Universidade de Campinas, Biblioteca Digital da Unicamp.
- Olivella, C., Biel, C., Vendrell, M., Savé, R., 2000. Hormonal and physiological responses of *Gerbera jarnesonii* to flooding stress. *HortScience* 35, 222-225.
- Pereira, J.S., Kozlowski, T.T., 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiol. Plant* 41, 184-192. doi:10.1111/j.1399-3054.1977.tb05555.x
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46, 299-312. doi:10.1016/S0098-8472(01)00107-1
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 1998. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. *Environ. Exp. Bot.* 40, 123-133. doi:10.1016/S0098-

8472(98)00026-4

- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. *Biology* 1, 196-221. doi:10.3390/biology1020196
- Pilati, R., Souza, L.A., 2006. Morfo-anatomia do desenvolvimento de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae) submetida ao alagamento e à submersão. *Acta Cient. Venez.* 57, 28–35.
- Pociecha, E., 2013. Different physiological reactions at vegetative and generative stage of development of field bean plants exposed to flooding and undergoing recovery. *J. Agron. Crop Sci.* 199, 195–199. doi:10.1111/jac.12009
- Ponnamperuma, F.N., 1984. Effects of flooding on soils, flooding and plant growth, in: Kozlowski, T.T., *Flooding and Plant Growth*. Academic Press INC., pp. 9-45. doi:10.1016/B978-0-12-424120-6.50007-9
- Ponnamperuma, F.N., 1972. The Chemistry of Submerged Soils. *Adv. Agron.* 24, 29–96. doi:10.1016/S0065-2113(08)60633-1
- Rogge, G.D.D., Pimenta, J.A.A., Bianchini, E., Medri, M.E.E., Colli, S., Alves, L.M.T., 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. *Rev. Bras. Bot.* 21, 1-7. doi:10.1590/S0100-84041998000200007
- Salehin, M., Estelle, M. Ethylene Prunes Translation. *Cell* 163, 543-544. doi:10.1016/j.cell.2015.10.032
- Santiago, E.F., Paoli, A.A.S., 2003. O aumento em superfície em *Adelia membranifolia* (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm. e *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., em resposta ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. *Rev. Bras. Bot.* 26, 503–513. doi:10.1590/S0100-84042003000400009
- Santos, T.A., Mielke, M.S., Pereira, H.A.S., Gomes, F.P., Silva, D.C.S., 2012. Trocas gasosas foliares e crescimento de plantas jovens de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae) submetidas ao alagamento do solo em dois ambientes de luz. *Sci. For. Sci.* 40, 47-56.
- Sasidharan, R., Voesenek, L.A., 2015. Ethylene-mediated acclimations to flooding stress. *Plant physiol.* 169, 3-12. doi: http://dx.doi.org/10.1104/pp.15.00387
- Seebacher, F., Franklin, C.E., 2012. Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 367, 1607–1614. doi:10.1098/rstb.2012.0036
- Silva, A.C., Higuchi, P., Berg, E.V.D., Nunes, M.H., Carvalho, D.A. de, 2012. Florestas inundáveis: ecologia, florística e adaptações das espécies.

- Srivastava, A.K., Penna, S., Nguyen, D. Van, Tran, L.S.P., 2014. Multifaceted roles of aquaporins as molecular conduits in plant responses to abiotic stresses. *Crit. Rev. Biotechnol.* 1–10. doi:10.3109/07388551.2014.973367
- Steffens, B., Steffen-Heins, A., Sauter, M., 2013. Reactive oxygen species mediate growth and death in submerged plants. *Front. Plant Sci.* 4, 179. doi:10.3389/fpls.2013.00179
- Szaro, R.C., 1990. Southwestern riparian plant communities: Site characteristics, tree species distributions, and size-class structures. *Forest Ecol. Manag.* 33–34, 315–334. doi:10.1016/0378-1127(90)90201-L
- Topa, M.A., McLeod, K.W., 1986. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: A possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiol. Plant.* 68, 540–550. doi:10.1111/j.1399-3054.1986.tb03394.x
- Tsukahara, H., Kozłowski, T.T., 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant Soil* 88, 123-132. doi:10.1007/BF02140671
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., 1993. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an Edaphic Gradient in an Amazonian Rain Forest. *J. Veg. Sci.* 5, 25–34. doi:10.2307/3235634
- Uieda W, Paleari L.M., 2004. Flora e fauna: um dossiê ambiental. São Paulo: Editora Unesp.
- Umetsu, R.K., Girard, P., Matos, D.M. da S., Silva, C.J. da, 2011. Efeito da inundação lateral sobre a distribuição da vegetação ripária em um trecho do rio Cuiabá, MT. *Rev. Árvore* 35, 1077–1087. doi:10.1590/S0100-67622011000600014
- Visser, E.J.W., Voeselek, L.A.C.J., 2004. Acclimation to soil flooding-sensing and signal-transduction. *Plant Soil* 274, 197–214. doi:10.1007/s11104-004-1650-0
- Voeselek, L.A.C.J., Bailey-Serres, J., 2015. Flood adaptive traits and processes: an overview. *New Phytol.* 206, 57–73. doi:10.1111/nph.13209
- Voeselek, L.A.C.J., Sasidharan, R., Visser, E.J.W., Bailey-Serres, J., 2016. Flooding stress signaling through perturbations in oxygen, ethylene, nitric oxide and light. *New Phytol.* 209, 39–43. doi:10.1111/nph.13775
- Wenkert, W., Fausey, N.R., Watters, H.D., 1981. Flooding responses in *Zea mays* L. *Plant Soil* 62, 351–366. doi:10.1007/BF02374133
- Wikelski, M., Cooke, S.J., 2006. Conservation physiology. *Trends Ecol. Evol.* 21, 38–46. doi:10.1016/j.tree.2005.10.018

Tabela 1. Lista de espécies arbóreas presentes nas florestas ripárias da Floresta Atlântica da Bahia.

<b>Família/Espécie</b>	<b>Família/Espécie</b>
<b>ANACARDIACEAE</b> <i>Astronium graveolens</i> Jacq. <i>Lithrea molleoides</i> (Vell.) Engl. <i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão <i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi <i>Spondias mombin</i> L. <i>Tapirira guianensis</i> Aubl. <i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	<b>MALPIGHIACEAE</b> <i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth <i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth <i>Byrsonima japurensis</i> A.Juss. <i>Byrsonima sericea</i> DC.
<b>ANNONACEAE</b> <i>Annona glabra</i> L. <i>Guatteria sellowiana</i> Schldtl. <i>Xylopi emarginata</i> Mart. <i>Xylopi frutescens</i> Aubl. <i>Xylopi sericea</i> A.St.-Hil.	<b>MALVACEAE</b> <i>Apeiba tibourbou</i> Aubl. <i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc. <i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc. <i>Sterculia striata</i> A.St.-Hil. & Naudin
<b>APOCYNACEAE</b> <i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) Blake <i>Aspidosperma discolor</i> A.DC. <i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	<b>MELASTOMATAACEAE</b> <i>Graffenrieda intermedia</i> Triana <i>Huberia ovalifolia</i> DC. <i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn. <i>Leandra melastomoides</i> Raddi <i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC. <i>Miconia affinis</i> DC. <i>Miconia calvescens</i> DC. <i>Miconia chartacea</i> Triana <i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne <i>Miconia dodecandra</i> Cogn. <i>Miconia elegans</i> Cogn. <i>Miconia hirtella</i> Cogn. <i>Miconia holosericea</i> (L.) DC. <i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana <i>Miconia jucunda</i> (DC.) Triana <i>Miconia lepidota</i> DC. <i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC. <i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O.Williams <i>Miconia paniculata</i> (DC.) Naudin <i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC. <i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin <i>Miconia pyrifolia</i> Naudin <i>Miconia rimalis</i> Naudin <i>Miconia rufipila</i> Triana <i>Miconia theizans</i> (Bonpl.) Cogn. <i>Mouriri glazioviana</i> Cogn. <i>Mouriri guianensis</i> Aubl. <i>Ossaea angustifolia</i> (DC.) Triana <i>Tibouchina fissinervia</i> (Schränk & Mart. ex DC.) Cogn.
<b>AQUIFOLIACEAE</b> <i>Ilex affinis</i> Gardner <i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	
<b>ARALIACEAE</b> <i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch. <i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	
<b>GOCHNATIACEAE</b> <i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	
<b>VERNONIACEAE</b> <i>Eremanthus crotonoides</i> (DC.) Sch.Bip. <i>Eremanthus incanus</i> (Less.) Less. <i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	
<b>BIGNONIACEAE</b> <i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K.Schum.	
<b>BIXACEAE</b> <i>Bixa arborea</i> Huber  <i>Bixa orellana</i> L.	
<b>BORAGINACEAE</b> <i>Cordia nodosa</i> Lam. <i>Tournefortia bicolor</i> Sw.	
<b>BURSERACEAE</b> <i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand <i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	
<b>CACTACEAE</b> <i>Pereskia grandifolia</i> Haw.	<b>MELIACEAE</b> <i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart. <i>Cedrela odorata</i> L. <i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer <i>Guarea kunthiana</i> A.Juss. <i>Guarea macrophylla</i> Vahl <i>Trichilia casaretti</i> C.DC. <i>Trichilia catigua</i> A.Juss. <i>Trichilia elegans</i> A.Juss. <i>Trichilia hirta</i> L. <i>Trichilia martiana</i> C.DC.

---

**CALOPHYLLACEAE**

*Calophyllum brasiliense* Cambess.

*Caraipa densifolia* Mart.

*Kielmeyera lathrophyton* Saddi

**CANNABACEAE**

*Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm.

*Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.

*Celtis orthacanthos* Planch.

*Trema micrantha* (L.) Blume

**CAPPARACEAE**

*Crataeva tapia* L.

**CARDIOPTERIDACEAE**

*Citronella paniculata* (Mart.) R.A.Howard

**CARICACEAE**

*Jacaratia spinosa* (Aubl.) A.DC.

**CELASTRACEAE**

*Cheiloclinium cognatum* (Miers) A.C.Sm.

*Maytenus distichophylla* Mart. ex Reissek

*Maytenus floribunda* Reissek

*Maytenus gonoclada* Mart.

*Maytenus quadrangulata* (Schrad.) Loes.

*Peritassa laevigata* (Hoffmanns. ex Link) A.C.Sm.

*Salacia multiflora* (Lam.) DC.

*Tontelea mauritioides* (A.C.Sm.) A.C.Sm.

*Tontelea tenuicula* (Miers) A.C.Sm.

**CHLORANTHACEAE**

*Hedyosmum brasiliense* Mart. ex Miq.

**CHRYSOBALANACEAE**

*Hirtella gracilipes* (Hook.f.) Prance

*Hirtella martiana* Hook.f.

*Hirtella racemosa* Lam.

*Hirtella triandra* Sw.

*Licania canescens* Benoist

*Licania leptostachya* Benth.

*Licania octandra* (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.)

Kuntze

**CLUSIACEAE**

*Clusia criuva* Cambess.

*Clusia melchiorii* Gleason

*Garcinia gardneriana* (Planch. & Triana) Zappi

*Garcinia macrophylla* Mart.

*Garcinia madruno* (Kunth) Hammel

*Symphonia globulifera* L.f.

*Tovomita brevistaminea* Engl.

*Tovomita choisyana* Planch. & Triana

*Tovomita fructipendula* (Ruiz & Pav.) Cambess.

*Tovomita longifolia* (Rich.) Hochr.

**COMBRETACEAE**

*Combretum glaucocarpum* Mart.

*Combretum laxum* Jacq.

*Terminalia argentea* Mart.

*Terminalia glabrescens* Mart.

*Trichilia pallida* Sw.

*Trichilia quadrijuga* Kunth

**MONIMIACEAE**

*Macropelys ligustrinus* (Tul.) Perkins

*Mollinedia ovata* Ruiz & Pav.

**MORACEAE**

*Brosimum rubescens* Taub.

*Ficus adhatodifolia* Schott in Spreng.

*Ficus arpazusa* Casar.

*Ficus christianii* Carauta

*Ficus luschnathiana* (Miq.) Miq.

*Ficus obtusiuscula* (Miq.) Miq.

*Helicostylis tomentosa* (Poepp. & Endl.) Rusby

*Pseudolmedia laevigata* Trécul

**MYRISTICACEAE**

*Virola bicuhyba* (Schott ex Spreng.) Warb.

*Virola sebifera* Aubl.

**MYRTACEAE**

*Calyptanthes pulchella* DC.

*Myrceugenia alpigena* (DC.) Landrum

*Myrcia amazonica* DC.

*Myrcia palustris* DC.

*Myrcia splendens* (Sw.) DC.

*Myrcia tomentosa* (Aubl.) DC.

*Myrciaria floribunda* (H.West ex Willd.) O.Berg

**NYCTAGINACEAE**

*Guapira hirsuta* (Choisy) Lundell

*Guapira opposita* (Vell.) Reitz

**OCHNACEA**

*Ouratea castaneifolia* (DC.) Engl.

*Ouratea salicifolia* (A.St.-Hil. & Tul.) Engl.

**OLACACEAE**

*Heisteria ovata* Benth.

**OLEACEAE**

*Chionanthus crassifolius* (Mart.) P.S.Green

**ONAGRACEAE**

*Fuchsia regia* (Vell.) Munz

**OPILIACEAE**

*Agonandra brasiliensis* Miers ex Benth. & Hook.f.

*Agonandra excelsa* Griseb.

**PHYLLANTHACEAE**

*Hyeronima alchorneoides* Allemão

*Hyeronima oblonga* (Tul.) Müll.Arg.

*Phyllanthus acuminatus* Vahl

*Phyllanthus juglandifolius* Willd.

*Richeria grandis* Vahl

**PICRAMNIACEAE**

---

---

**CUNONIACEAE**

*Lamanonia grandistipularis* (Taub.) Taub.  
*Lamanonia ternata* Vell.

**DILLENACEAE**

*Curatella americana* L.

**EBENACEAE**

*Diospyros hispida* A.DC.

**ELAEOCARPACEAE**

*Sloanea filiformis* D.Sampaio e V.C.Souza  
*Sloanea garckeana* K.Schum.  
*Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth.  
*Sloanea obtusifolia* (Moric.) Schum.  
*Sloanea pubescens* Benth.  
*Sloanea retusa* Uittien

**ERICACEAE**

*Gaylussacia brasiliensis* (Spreng.) Meisn.

**ERYTHROXYLACEAE**

*Erythroxylum citrifolium* A.St.-Hil.  
*Erythroxylum daphnites* Mart.  
*Erythroxylum mucronatum* Benth.  
*Erythroxylum pelleterianum* A.St.-Hil.  
*Erythroxylum petrae-caballi* Plowman  
*Erythroxylum squamatum* Sw.  
*Erythroxylum subrotundum* A.St.-Hil.

**EUPHORBIACEAE**

*Actinostemon klotzschii* (Didr.) Pax  
*Alchornea glandulosa* Poepp. & Endl.  
*Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll.Arg.  
*Aparisthmium cordatum* (A.Juss.) Baill.  
*Brasiliocroton mamoninha* P.E.Berry & Cordeiro  
*Croton urucurana* Baill.  
*Gymnanthes klotzschiana* Müll.Arg.  
*Joannesia princeps* Vell.  
*Mabea piriri* Aubl.  
*Sapium glandulosum* (L.) Morong

**FABACEAE**

*Abarema jupunba* (Willd.) Britton & Killip

*Albizia inundata* (Mart.) Barneby & J.W.Grimes  
*Albizia polycephala* (Benth.) Killip ex Record  
*Anadenanthera peregrina* (L.) Speg.  
*Andira anthelmia* (Vell.) Benth.  
*Andira fraxinifolia* Benth.  
*Apuleia leiocarpa* (Vogel) J.F.Macbr.  
*Bauhinia longifolia* (Bong.) Steud.  
*Bauhinia unguolata* L.  
*Bowdichia virgilioides* Kunth  
*Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. ex DC.  
*Chamaecrista ensiformis* (Vell.) H.S.Irwin & Barneby  
*Clitoria fairchildiana* R.A.Howard  
*Copaifera langsdorffii* Desf.  
*Copaifera trapezifolia* Hayne

*Picramnia ramiflora* Planch.

**PIPERACEAE**

*Piper aduncum* L.

**BAMBUSOIDEAE**

*Aulonemia aristulata* (Döll) McClure  
*Chusquea meyeriana* Rupr. ex Döll  
*Chusquea urelytra* Hack.  
*Guadua paniculata* Munro  
*Guadua refracta* Munro  
*Guadua tagoara* (Nees) Kunth

**POLYGONACEAE**

*Coccoloba alnifolia* Casar.  
*Coccoloba declinata* (Vell.) Mart.  
*Coccoloba glaziovii* Lindau  
*Coccoloba marginata* Benth.  
*Coccoloba warmingii* Meisn.  
*Ruprechtia laxiflora* Meisn.  
*Triplaris gardneriana* Wedd.

**PRIMULACEAE**

*Myrsine umbellata* Mart.

**PROTEACEAE**

*Euplassa inaequalis* (Pohl) Engl.  
*Panopsis rubescens* (Pohl) Rusby  
*Roupala montana* Aubl.  
*Roupala paulensis* Sleumer

**RHAMNACEAE**

*Rhamnidium elaeocarpum* Reissek  
*Rhamnus sphaerosperma* Sw.

**RUBIACEAE**

*Alseis floribunda* Schott  
*Bathysa australis* (A.St.-Hil.) K.Schum.  
*Bathysa nicholsonii* K.Schum.  
*Chomelia obtusa* Cham. & Schltdl.  
*Coussarea hydrangeifolia* (Benth.) Müll.Arg.  
*Genipa americana* L.  
*Gonzalagunia dicocca* Cham. & Schltdl.  
*Hillia illustris* (Vell.) K.Schum.  
*Ladenbergia hexandra* (Pohl) Klotzsch  
*Machaonia brasiliensis* (Hoffmanns. ex Humb.)  
Cham. & Schltdl.  
*Palicourea guianensis* Aubl.  
*Posoqueria coriacea* Mart. & Galeotti  
*Posoqueria latifolia* (Rudge) Schult.  
*Posoqueria longiflora* Aubl.  
*Psychotria anceps* Kunth  
*Psychotria carthagenensis* Jacq.  
*Psychotria cupularis* (Müll.Arg.) Standl.  
*Psychotria jambosoides* Schltdl.  
*Psychotria lagoensis* Müll.Arg.  
*Psychotria subspathulata* (Müll.Arg.) C.M.Taylor  
*Psychotria vellosiana* Benth.  
*Randia armata* (Sw.) DC.  
*Rudgea nodosa* (Cham.) Benth.  
*Tocoyena brasiliensis* Mart.

<i>Dahlstedtia bahiana</i> (A.M.G. Azevedo) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltld.) K.Schum.
<i>Dalbergia glaucescens</i> (Mart. ex Benth.) Benth.	<i>Tocoyena longiflora</i> Aubl.
<i>Dalbergia villosa</i> (Benth.) Benth.	<i>Tocoyena sellowiana</i> (Cham. & Schltld.) K.Schum.
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	
<i>Enterolobium timbouva</i> Mart.	RUTACEAE
<i>Erythrina speciosa</i> Andrews	<i>Dictyoloma vandellianum</i> A.Juss.
<i>Inga blanchetiana</i> Benth.	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.
<i>Inga capitata</i> Desv.	<i>Galipea laxiflora</i> Engl.
<i>Inga cylindrica</i> (Vell.) Mart.	<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.
<i>Inga edulis</i> Mart.	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.
<i>Inga ingoides</i> (Rich.) Willd.	<i>Zanthoxylum petiolare</i> A.St.-Hil. & Tul.
<i>Inga marginata</i> Willd.	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.
<i>Inga nobilis</i> Willd.	
<i>Inga tenuis</i> (Vell.) Mart.	SALICACEAE
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	<i>Banara parviflora</i> (A.Gray) Benth.
<i>Inga vera</i> Willd.	<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.
<i>Inga vulpina</i> Mart. ex Benth.	<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	<i>Casearia decandra</i> Jacq.
<i>Lonchocarpus sericeus</i> (Poir.) Kunth ex DC.	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	<i>Prockia crucis</i> P.Browne ex L.
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	<i>Xylosma prockia</i> (Turcz.) Turcz.
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.	SAPINDACEAE
<i>Machaerium pedicellatum</i> Vogel	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.
	<i>Allophylus leucocladus</i> Radlk.
<i>Machaerium stipitatum</i> Vogel	<i>Allophylus puberulus</i> (Cambess.) Radlk.
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	<i>Allophylus racemosus</i> Sw.
<i>Ormosia fastigiata</i> Tul.	<i>Allophylus semidentatus</i> (Miq.) Radlk.
<i>Parapiptadenia blanchetii</i> (Benth.) Vaz & M.P.Lima	<i>Averrhoidium gardnerianum</i> Baill.
<i>Peltogyne confertiflora</i> (Mart. ex Hayne) Benth.	<i>Cupania rugosa</i> Radlk.
<i>Peltogyne pauciflora</i> Benth.	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	<i>Matayba intermedia</i> Radlk.
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth.	<i>Matayba juglandifolia</i> (Cambess.) Radlk.
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	<i>Sapindus saponaria</i> L.
<i>Poecilanthe grandiflora</i> Benth.	<i>Talisia cerasina</i> (Benth.) Radlk.
<i>Poeppegia procera</i> C.Presl	<i>Talisia esculenta</i> (Cambess.) Radlk.
<i>Poincianella pluviosa</i> (DC.) L.P.Queiroz	
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	SAPOTACEAE
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	<i>Chrysophyllum rufum</i> Mart.
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	<i>Pouteria cuspidata</i> (A.DC.) Baehni
<i>Senna bacillaris</i> (L.f.) H.S.Irwin & Barneby	<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni
<i>Senna cana</i> (Nees & Mart.) H.S.Irwin & Barneby	<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.
<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby	
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	<i>Pouteria macrophylla</i> (Lam.) Eyma
<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	<i>Pouteria procera</i> (Mart.) K.Hammer
<i>Senna quinquangulata</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	
<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma
HUMIRIACEAE	SIMAROUBACEAE
<i>Humiria balsamifera</i> (Aubl.) J.St.-Hil.	<i>Simarouba amara</i> Aubl.
HYPERICACEAE	SIPARUNACEAE
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.
<i>Vismia macrophylla</i> Kunth	
	SOLANACEAE

---

**ICACINACEAE**

*Leretic cordata* Vell.

**LAMIACEAE**

*Aegiphila integrifolia* (Jacq.) Moldenke

*Aegiphila mediterranea* Vell.

*Aegiphila verticillata* Vell.

*Aegiphila vitelliniflora* Walp.

*Hyptidendron asperrimum* (Spreng.) Harley

*Vitex cymosa* Bertero ex Spreng.

*Vitex megapotamica* (Spreng.) Moldenke

*Vitex orinocensis* Kunth

*Vitex polygama* Cham.

*Vitex rufescens* A.Juss.

**LAURACEAE**

*Cryptocarya moschata* Nees & Mart.

*Endlicheria paniculata* (Spreng.) J.F.Macbr.

*Mezilaurus synandra* (Mez) Kosterm.

*Nectandra cissiflora* Nees

*Nectandra hihua* (Ruiz & Pav.) Rohwer

*Nectandra membranacea* (Sw.) Griseb.

*Nectandra nitidula* Nees

*Nectandra oppositifolia* Nees

*Nectandra psammophila* Nees

*Nectandra reticulata* (Ruiz & Pav.) Mez

*Ocotea aciphylla* (Nees & Mart.) Mez

*Ocotea corymbosa* (Meisn.) Mez

*Ocotea fasciculata* (Nees) Mez

*Ocotea glaziovii* Mez

*Ocotea glomerata* (Nees) Mez

*Ocotea lancifolia* (Schott) Mez

*Ocotea puberula* (Rich.) Nees

*Ocotea sassafras* (Meisn.) Mez

*Persea aurata* Miq.

*Rhodostemonodaphne macrocalyx* (Meisn.) Rohwer ex Madriñán

**LECYTHIDACEAE**

*Gustavia augusta* L.

**LOGANIACEAE**

*Antonia ovata* Pohl

*Strychnos pseudoquina* A.St.-Hil.

*Aureliana fasciculata* (Vell.) Sendtn.

*Cestrum schlechtendalii* G.Don

*Cestrum strigilatum* Ruiz & Pav.

*Solanum decorum* Sendtn.

*Solanum granulosoleprosum* Dunal

**STYRACACEAE**

*Styrax camporum* Pohl

*Styrax glabratus* Schott

*Styrax latifolius* Pohl

*Styrax pallidus* A.DC.

**SYMPLOCACEAE**

*Symplocos celastrinea* Mart.

*Symplocos inopinata* Aranha

*Symplocos nitens* (Pohl) Benth.

*Symplocos oblongifolia* Casar.

**URTICACEAE**

*Cecropia pachystachya* Trécul

*Pourouma mollis* Trécul

*Pourouma velutina* Mart. ex Miq.

*Urera baccifera* (L.) Gaudich. ex Wedd.

*Urera caracasana* (Jacq.) Griseb.

**VERBENACEAE**

*Aloysia virgata* (Ruiz & Pav.) Juss.

*Citharexylum myrianthum* Cham.

*Lantana camara* L.

*Petrea volubilis* L.

**VIOLACEAE**

*Amphirrhox longifolia* (A.St.-Hil.) Spreng.

*Rinorea guianensis* Aubl.

**VOCHYSIACEAE**

*Callisthene fasciculata* Mart.

*Callisthene major* Mart. & Zucc.

*Vochysia acuminata* Bong.

*Vochysia laurifolia* Warm.

*Vochysia pyramidalis* Mart.

*Vochysia spathulata* Warm.

*Vochysia talmonii* M.C.Vianna et al.

**WINTERACEAE**

*Drimys brasiliensis* Miers

---

Tabela 2. Espécies presentes na floresta ripária da Floresta Atlântica da Bahia que apresentam estudos sobre os efeitos do alagamento do solo. (T: tempo de alagamento em dias; S: sobrevivência das espécies durante o alagamento; C: crescimento das plantas alagadas em relação ao controle; HL: formação de hipertrofia de lenticelas nas plantas alagadas; RA: formação de raízes adventícias; SVE: Sintomas visuais de estresse por alagamento; A: taxa fotossintética das plantas alagadas em relação ao controle; gs: condutância estomática das plantas alagadas em relação ao controle, ns: não significativo).

Família/ Espécie	Autor	T	S	C	HL	RA	SVE	A	gs
<b>ANACARDIACEAE</b>									
<i>Lithrea molleoides</i> (Vell.) Engl.	Medri <i>et al.</i> , 2007	35	-	↓	sim	não	não	-	-
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Oliveira, 2012	30	93%	↓	sim	não	não	-	-
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Mielke <i>et al.</i> , 2005a	56	100%		sim	não	sim	↓	↓
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Bettinardi, 2014	270	-	↓	sim	sim	-	-	-
<b>ANNONACEAE</b>									
<i>Annona glabra</i> L.	Mielke <i>et al.</i> , 2005b	56	100%	↑	sim	-	sim	ns	↑
<b>BURSERACEAE</b>									
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Santos <i>et al.</i> , 2012	38	-	↓	sim	-	-	↓	↓
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Marques and Joly, 2000	90	-	ns	sim	sim	-	-	-
	Bettinardi, 2014	270	-	-	sim	sim	-	-	-
<b>CANNABACEAE</b>									
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Pilati and Souza, 2006	82	0%	↓	sim	não	sim	-	-
<b>CAPPARACEAE</b>									
<i>Crataeva tapia</i> L.	Carmo, 2013	90	-	↓	não	não	não	-	-
<b>EUPHORBIACEAE</b>									
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	Bettinardi, 2014	270	-	↓	sim	sim	-	-	-
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Oliveira, 2011	180	100%	↓	sim	sim	sim	↓	↓
<i>Croton urucurana</i> Baill.	Casemiro <i>et al.</i> , 2008	60	-	↑	sim	sim	-	-	-
	Bettinardi, 2014	270	-	-	sim	sim		-	-
<b>FABACEAE</b>									
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Oliveira, 2012	30	100%	ns	não	não	não	-	-
<i>Erythrina speciosa</i> Andrews	Medina <i>et al.</i> , 2009	60	-	-	sim	sim		↓	↓
<i>Inga marginata</i> Willd.	Bettinardi, 2014	270	-	-	sim	sim		-	-
<i>Lonchocarpus sericeus</i> (Poir.) Kunth ex DC.	Lira <i>et al.</i> , 2013	90	-	↓	sim	sim		↓	↓
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Santiago and Paoli, 2003	180	-		sim	sim	-	-	-
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Ferreira <i>et al.</i> , 2001	60	-	↓	sim	não	não	-	-
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Costa <i>et al.</i> , 2006	90	~50%	↓	não	sim	sim	-	-
<b>LAURACEAE</b>									
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees	Oliveira, 2011	180	100%	↓	sim	não	sim	↓	↓

<b>MALVACEAE</b>										
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	Cavalcante <i>et al.</i> , 2008		-	↓	sim	sim	sim	-	-	
<b>MELIACEAE</b>										
<i>Cedrela odorata</i> L.	Bettinardi, 2014	270		↓	sim	sim		-	-	
<b>PIPERACEAE</b>										
<i>Piper aduncum</i> L.	Bettinardi, 2014	270	0%		não	não	sim	-	-	
<b>PRIMULACEAE</b>										
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Bettinardi, 2014	270	-	↓	sim	sim	-	-	-	
<b>RUBIACEAE</b>										
<i>Genipa americana</i> L.	Andrade <i>et al.</i> , 1999	90	100%	↓	sim	não	não	-	-	
	Mielke <i>et al.</i> , 2003	63	100%	↓	sim	não	sim	↓	↓	
<b>SAPOTACEAE</b>										
<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.	Maurenza <i>et al.</i> , 2009	180	100%	↓	-	-	sim	↓	-	
<b>URTICACEAE</b>										
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Bettinardi, 2014	270	-	↓	sim	sim	-	-	-	
	Batista <i>et al.</i> , 2008	30	-		sim	sim		↓	↓	
<b>VERBENACEAE</b>										
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Bettinardi, 2014	270	-	↓	sim	sim	-	-	-	

Tabela 3. Espécies presentes na floresta ripária da Floresta Atlântica da Bahia que se enquadram nos critérios de ameaça de acordo com a IUCN.

Família/Espécie	IUCN
AQUIFOLIACEAE	
<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	Quase ameaçada (NT)
CACTACEAE	
<i>Pereskia grandifolia</i> Haw.	Menos preocupante (LC)
EUPHORBIACEAE	
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	Menos preocupante (LC)
<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	Menos preocupante (LC)
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Menos preocupante (LC)
<i>Inga marginata</i> Willd.	Menos preocupante (LC)
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	Menos preocupante (LC)
<i>Ormosia fastigiata</i> Tul.	Menos preocupante (LC)
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	Menos preocupante (LC)
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Quase ameaçada (NT)
<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby	Menos preocupante (LC)
<i>Senna pendula</i> (Humb.& Bonpl.ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	Menos preocupante (LC)
LAURACEAE	
<i>Nectandra psammophila</i> Nees	Ameaçada (EN)
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	Menos preocupante (LC)
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Menos preocupante (LC)
MELIACEAE	
<i>Cedrela odorata</i> L.	Vulnerável (VU)
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	Vulnerável (VU)
MORACEAE	
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	Menos preocupante (LC)
SOLANACEAE	
<i>Aureliana fasciculata</i> (Vell.) Sendtn.	Menos preocupante (LC)

## CAPÍTULO 2

### **Influência das características do solo nas respostas fisiológicas e de crescimento de *Cytherexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae) submetidas a inundações<sup>2</sup>**

Laize Queiroz<sup>a</sup>, Karine Ferreira Pereira<sup>b</sup>, Elizangela de Jesus da Anunciação<sup>b</sup>, Adrielle Leal<sup>a,c</sup>,  
Ândrea Carla Dalmolin<sup>b</sup>, Ronaldo Lima Gomes<sup>d</sup>, Marcelo Schramm Mielke<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA 45650-000, Brasil. E-mail: laizequeiroz@gmail.com, adrielle\_leal@hotmail.com, msmielke@uesc.br

<sup>b</sup>Departamento de Ciências Biológicas, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. Email: karinee.2112@gmail.com, elizangela\_jesus18@hotmail.com, andreacarlad@gmail.com

<sup>c</sup>Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, UESC, UESC, Ilhéus, BA, Brasil.

<sup>d</sup>Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. Email: rlgomes.uesc@gmail.com

#### **Resumo**

Com o objetivo de avaliar as respostas fisiológicas de plantas jovens de *Cytherexylum myrianthum* em condição de alagamento em diferentes tipos de solo, mudas dessa espécie com seis meses de idade foram submetidas a alagamento durante 35 dias em três solos (Luvissole, Argissolo e Espodossolo) representativos da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA), localizada em área de Floresta Atlântica, no sul da Bahia, Brasil. Durante o experimento foram registrados no solo alagado o potencial de oxidação-redução (*Eh*), o pH e a condutividade elétrica (*Ec*), e nas plantas foram efetuadas medidas fisiológicas e de crescimento. Ao longo do experimento o *Eh* do Argissolo apresentou maior redução e o Espodossolo apresentou menor redução. Sabe-se que quanto mais reduzido o ambiente, maior o estresse para a planta. Apesar disso, apenas as plantas alagadas em Espodossolo apresentaram epinastia em 70% das plantas e morte de um indivíduo. Tanto a taxa fotossintética líquida (*A*) quanto a condutância estomática (*gs*) foram fortemente impactadas sete dias após alagamento, porém, passado esse período, com as mudanças morfológicas características de plantas tolerantes ao alagamento,

---

<sup>2</sup> Artigo em preparação para a Revista Environmental and Experimental Botany

como hipertrofia de lenticelas e formação de raízes adventícias, as plantas alagadas voltaram a apresentar valores de  $A$  e  $g_s$  próximos ao das plantas não alagadas. A taxa de crescimento relativo em biomassa ( $RGR_m$ ) e a taxa assimilatória líquida ( $NAR$ ) não diferiram entre plantas alagadas e não alagadas em Luvisolo e foram menores nas plantas alagadas quando em comparação com as plantas não alagadas em Argissolo e Espodossolo. Quando comparadas as plantas alagadas nos diferentes solos, as plantas em Espodossolo apresentaram menor  $RGR_m$ . O  $Eh$  isoladamente não explica as respostas apresentadas pelas plantas jovens de *C. myrianthum* quando alagadas em diferentes solos. Assim, as características físico-químicas dos solos presentes em bacias hidrográficas devem ser consideradas, pois uma mesma espécie pode ser tolerante às condições reduzidas do solo, mas diferir quanto a sua capacidade de aclimação em solos distintos. A recuperação dos valores de  $A$  e  $g_s$  em função dos ajustes morfológicos apresentados por plantas jovens de *C. myrianthum*, permitem classificá-la como tolerante a períodos de alagamento de até 35 dias nos Luvisolos, Argissolos e Espodossolos da BHRA e, portanto, essa espécie pode ser indicada para restauração de florestas ripárias nas áreas da BHRA associadas aos solos estudados.

**Palavras-chave:** Floresta Atlântica, restauração de floresta ripária, potencial de oxidação-redução do solo

## **Introdução**

As florestas ripárias têm diminuído com o processo de fragmentação e consequente perda de cobertura florestal, associado ao avanço da agricultura e pecuária extensiva, bem como pela exploração comercial de madeira (Rodrigues e Gandolfi, 2000, Carvalho et al., 2005; Tabarelli et al., 2005). Essas pressões antrópicas, juntamente com a crescente demanda por bens e serviços, ameaçam os ecossistemas ripários e podem comprometer o funcionamento hidrológico e ecológico das bacias hidrográficas (Uieda e Paleori, 2004). Além disso, esses efeitos negativos podem ser potencializados em função das mudanças climáticas (Capon et al., 2013), que favorecem eventos hidrológicos extremos (Tundisi, 2008). Tais eventos podem induzir variações na estrutura, padrão, processos e funções das áreas úmidas em virtude de modificações na temperatura, hidrologia, ciclos biogeoquímicos, evapotranspiração e mudanças na distribuição de espécies (Junk et al., 2013).

Ações de restauração em florestas ripárias degradadas são fundamentais para assegurar a persistência dos serviços ecossistêmicos e garantir a manutenção da biodiversidade (Tabarelli et al., 2005; Metzger, 2010). Junk et al. (2013) afirmaram que a manutenção e ou restauração de áreas alagadas, ou sujeitas ao alagamento, podem diminuir os impactos dos efeitos extremos das mudanças climáticas. Porém, a localização próxima a cursos d'água exige que as espécies em florestas ripárias sejam adaptadas a períodos de alagamento (Faria et al., 2001). Além disso, é importante considerar os diferentes solos que ocorrem ao longo de uma Bacia Hidrográfica (Jacomine, 2000; Brancalion et al., 2010). Entre os fatores que interferem na formação da paisagem, o solo desempenha papel fundamental (Rossi et al., 2005; Kotchetkoff-Henriques et al., 2005), fornecendo suporte mecânico e nutrientes para o estabelecimento e desenvolvimento das plantas (Rossi et al., 2005). As características do solo que mais influenciam o padrão de distribuição das espécies vegetais são textura, drenagem e fertilidade (Tuomisto e Ruokolainen, 1993; Dubuis et al., 2013). Jacomine (2000) recomenda que sejam desenvolvidos estudos que correlacionem os diferentes solos com as espécies vegetais, principalmente associadas a florestas ripárias a fim de contribuir com a tomada de decisão em ações de restauração florestal.

O alagamento reduz a disponibilidade de oxigênio no solo (Ponnamperuma, 1984; Kozlowski, 1997; Pezeshki, 2001) e, conseqüentemente, cria um ambiente hipóxico ou anóxico para as plantas (Lobo e Joly, 2000). Nessas condições, há uma substituição dos organismos aeróbios típicos por organismos anaeróbios que utilizam o nitrato, manganês, ferro e sulfato como aceptores de elétrons para manter sua respiração e, conseqüentemente causam desnitrificação e redução desses constituintes, contribuindo para o acúmulo de compostos tóxicos, produtos do metabolismo anaeróbio (Ponnamperuma, 1984; Kozlowski, 1997; Camargo et al., 1999; Pezeshki e DeLaune, 2012). Esses processos acarretam em uma redução progressiva do potencial de oxidação-redução (*Eh*) do solo (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki e DeLaune, 1998; Pezeshki, 2001) que, por sua vez, está positivamente correlacionado com a riqueza de espécies de plantas em áreas próximas a cursos d'água (Dwire et al., 2006).

O *Eh* também é influenciado pelas características do solo (Neue et al., 1997). Portanto, solos diferentes submetidos as mesmas condições de alagamento, podem diferir quanto aos valores de *Eh*. Assim, quando em condição de alagamento, a mesma espécie vegetal pode apresentar diferentes respostas em função das características do solo que se encontra. O conhecimento sobre o *Eh* do solo em florestas ripárias pode auxiliar na compreensão da ocupação do solo por diferentes espécies vegetais (Dwire et al., 2006), sendo considerado o fator mais importante na determinação da sobrevivência, crescimento e produtividade de

plantas em áreas sujeitas a alagamento (Pezeshki, 2001). Entretanto, a relação entre o Eh do solo e os processos fisiológicos de plantas ainda é pouco compreendida, em virtude da falta de quantificação desta variável em muitos estudos (Pezeshki e DeLaune, 2012). Solos alagados também apresentam alterações no pH e na condutividade elétrica (*Ec*). Solos ácidos sob condição de alagamento aumentam o pH enquanto que solos alcalinos diminuem, aproximando-se da neutralidade (Ponnamperuma, 1972, 1984; Camargo, 1999). Essas alterações do pH afetam a disponibilidade de nutrientes para as plantas promovendo a absorção excessiva e tóxica de vários micronutrientes (Ponnamperuma, 1984). Já a *Ec* do solo, apresenta uma tendência a aumentar após inundação com posterior decréscimo e estabilização para valores próximos ao inicial (Ponnamperuma, 1984; Camargo et al., 1999).

Condições reduzidas de solo, juntamente com a deficiência de O<sub>2</sub>, interferem na respiração aeróbia (Rogge et al., 1998; Kozlowski, 2002), no nível nutricional (Kozlowski, 2002; Alaoui-Sossé et al., 2005) e na taxa fotossintética de plantas (Olivella et al., 2000; Davanso et al., 2002; Kozlowski e Pallardy, 2002; Lavinsky et al., 2007), propiciando a distinção entre espécies tolerantes e intolerantes (Armstrong et al., 1994). Herrera (2013) afirma que a resposta fisiológica das plantas ao alagamento passa pela fase inibitória e pela fase de aclimatação, sendo esta última, característica de plantas tolerantes. Normalmente, espécies tolerantes apresentam modificações morfológicas e anatômicas, tais como hipertrofia de lenticelas, formação de raízes adventícias e aerênquima; que permite o ajuste fisiológico para a condição de alagamento (Kozlowski, 1997; Pezeshki e DeLaune, 1998). Os estudos ecofisiológicos com espécies nativas possibilitam o entendimento das estratégias de ocupação e sobrevivência dessas espécies no ambiente, contribuindo para a prática da conservação e ou manejo de fragmentos florestais (Lobo e Joly, 2000). Além disso, conhecer as relações das espécies vegetais com os diferentes solos, presentes em bacias hidrográficas, pode contribuir com a tomada de decisão em ações de restauração florestal.

*Cytharexylum myrianthum* Cham. é uma espécie arbórea que pertence a família Verbenaceae, popularmente conhecida como pau-de-viola e encontrada em áreas úmidas (Bueno e Leonhardt, 2011). É uma espécie considerada tolerante ao alagamento e indicada para restauração de florestas ripárias (Andrade et al., 1999). Além disso, é uma espécie pioneira, com rápido crescimento, que produz anualmente uma grande quantidade de frutos (Lorenzi, 2002) e potencial para atrair a avifauna (Bueno e Leonhardt, 2011; Amaral et al., 2013). Ocorre em toda a região nordeste, sudeste e sul do Brasil em domínios fitogeográficos da Caatinga, do Cerrado e da Floresta Atlântica (Thode e França, 2015).

Considerando que *C. myrianthum* é uma espécie tolerante ao alagamento e indicada para restauração de florestas ripárias, o objetivo desse estudo foi avaliar as respostas fisiológicas de plantas jovens dessa espécie quando submetidas ao alagamento em diferentes tipos de solo. Para isso, foram selecionados três solos representativos da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA), localizada em área de Floresta Atlântica, no sul da Bahia, Brasil (Franco et al., 2011). As hipóteses testadas foram: a) as características físico-químicas de solos distintos ocasionam diferenças nos valores de *Eh*, pH e *Ec* em condições de alagamento; e b) diferenças no *Eh*, pH e *Ec* são os principais fatores que induzem respostas fisiológicas contrastantes em plantas jovens de *C. myrianthum* submetidas ao alagamento em solos distintos.

## **Material e métodos**

### Caracterização e análise dos solos

A Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA) (Figura 1) está localizada na região Sul da Bahia, Brasil, abrangendo uma área de 1.575 km<sup>2</sup> e é parte integrante da Bacia do Atlântico Leste. Limita-se a Norte e a Oeste pela Bacia do Rio de Contas, a Sul pela Bacia do Rio Cachoeira e a Leste pelo Oceano Atlântico e engloba áreas dos municípios de Almadina, Coaraci, Ibicaraí, Barro Preto, Itajuípe, Itabuna, Ilhéus e Uruçuca (Franco et al., 2011).

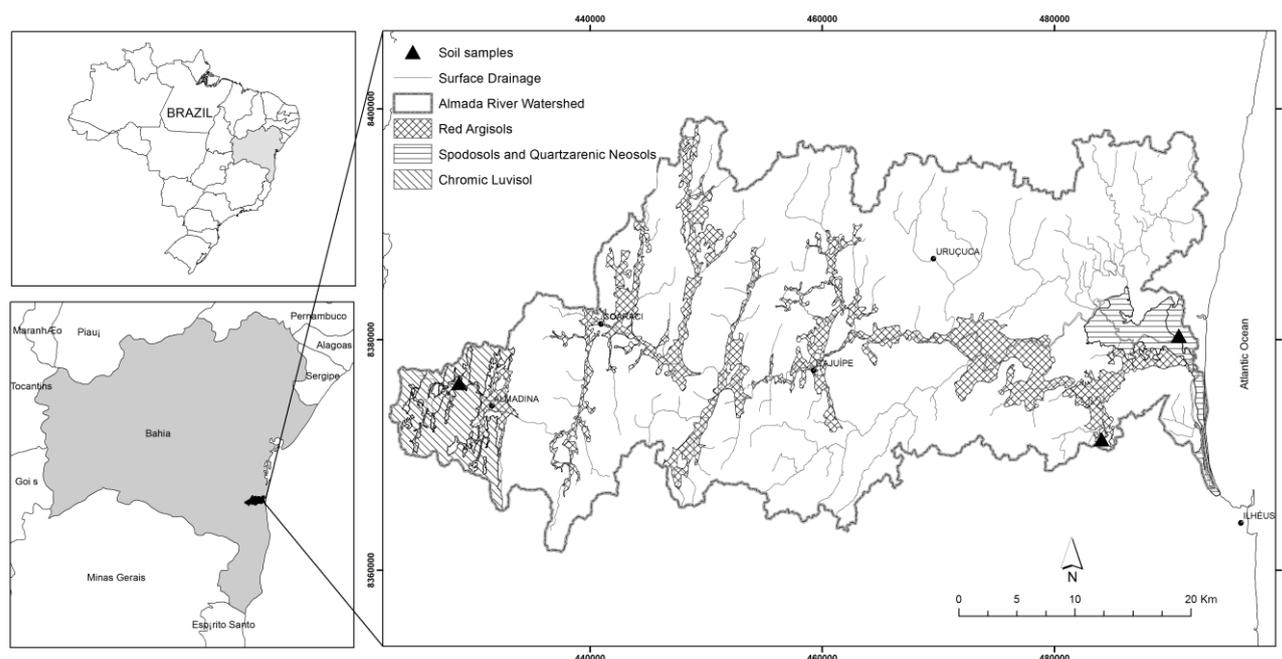


Figura 1. Mapa de solos da Bacia Hidrográfica do Rio Almada mostrando os pontos de coleta para os três solos.

A BHRA é constituída por uma diversidade de solos que, em termos de primeiro nível categórico, em ordem decrescente de expressão territorial são: Argissolos (48,73%), Latossolo (31,24%) Luvisolo (8,56%), Cambissolos (7,79%), Espodossolos (1,86%), Neossolos (0,8%), Organossolos (0,67%) e Gleissolos (0,35%) (Franco et al., 2011).

Os solos foram escolhidos para esse estudo em virtude de sua representatividade ou importância no contexto da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA), sul da Bahia, Brasil; sendo eles: Luvisolo, Argissolo e Espodossolo. O Luvisolo e o Espodossolo foram escolhidos por estarem associados a áreas com alta fragilidade ambiental, sendo solos representativos da área da nascente (oeste da bacia) e próximo a foz do rio Almada (leste da bacia), respectivamente (Franco et al., 2011). Já o Argissolo foi escolhido por ser o maior em termos de expressão territorial (Franco et al., 2011). A maior parte dos Luvisolos da BHRA está localizada a oeste da bacia (Franco et al., 2011). Os Argissolos estão associados a meia encosta e fundos de vale, áreas propensas ao alagamento e a deposição de partículas de solo removidas pelo processo de erosão das áreas mais elevadas, o que favorece sua fertilidade natural. Já os Espodossolos, em geral, são muito pobres em fertilidade, estando associados a ambientes de restingas (Embrapa, 2006). No que diz respeito a textura, o Luvisolo, Argissolo e Espodossolo possuem textura franco arenosa, franco argilosa arenosa e arenosa, respectivamente. O

Luvissolo e o Argissolo possuem características eutróficas com índice de saturação por bases de 91% e 58%, respectivamente. Em contrapartida, o Espodosolo possui característica distrófica com índice de saturação por base de 34%. A análise dos solos é apresentada na Tabela 1.

Tabela 1. Características físicas e químicas da amostra inicial dos três solos coletados ao longo da Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil. Abreviações: T - capacidade de troca catiônica a pH 7.0, t - capacidade de troca catiônica efetiva, V - índice de saturação por bases, Ec - condutividade elétrica.

Variável	Solo		
	Luvissolo	Argissolo	Espodosolo
Areia grossa (kg kg <sup>-1</sup> )	0.466	0.391	0.723
Areia fina (kg kg <sup>-1</sup> )	0.179	0.152	0.242
Silte (kg kg <sup>-1</sup> )	0.183	0.091	0.006
Argila (kg kg <sup>-1</sup> )	0.172	0.365	0.028
Matéria orgânica (dag Kg <sup>-1</sup> )	1.88	2.13	2.51
T (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	20.21	6.21	5.31
t (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	18.41	3.61	1.91
V (%)	91.1	58.1	34.1
P (mg dm <sup>-3</sup> )	80.2	1.5	0
K (mg dm <sup>-3</sup> )	41	27	15
Ca (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	7.4	2.5	1.5
Mg (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	10.87	1.04	0.31
S (mg dm <sup>-3</sup> )	14.1	21.1	21.8
Cu (mg dm <sup>-3</sup> )	1.43	0.79	0.31
Mn (mg dm <sup>-3</sup> )	62.8	10.4	4.5
Fe (mg dm <sup>-3</sup> )	58.1	66	13.4
Zn (mg dm <sup>-3</sup> )	3.81	4.34	1.30
pH H <sub>2</sub> O	6.4	4.8	4.5
Ec (μs cm <sup>-1</sup> )	113	228	106

## Material vegetal

As mudas de *C. myrianthum* foram produzidas no viveiro do Instituto Floresta Viva em Serra Grande, Uruguca, Bahia, por meio de semeadura direta em tubete contendo substrato comercial 100% HSFlorestal. Com cinco meses de idade e aproximadamente 15 cm de altura as mudas foram transferidas para o viveiro da Universidade Estadual de Santa Cruz onde foram

transplantadas para sacos plásticos com 1L de capacidade contendo os três diferentes solos coletados ao longo da BHRA. No transplante, o substrato aderido as raízes das plantas foi mantido, correspondendo a cerca de 20% da capacidade total do saco plástico. Posteriormente, as mudas passaram por um período de aclimação de 30 dias durante o qual foram realizadas duas adubações com intervalos de sete dias, sendo utilizados por muda 0.10 g dm<sup>-3</sup> de MAP purificado, 0.03 g dm<sup>-3</sup> de KCl vermelho e 0.07 g dm<sup>-3</sup> de uréia, diluídos em 50 mL de água, como fontes de fósforo, potássio e nitrogênio, respectivamente.

Passado o período de aclimação, iniciou-se o experimento com duas condições de água (alagado e não-alagado) em três solos e 10 repetições por tratamento, totalizando 60 mudas. Todas as mudas foram colocadas em tubos de PVC com 100 mm de diâmetro e tampa na parte inferior que contava com um orifício para drenagem de água. Para o alagamento, era impedida a saída de água na parte inferior do tubo fechando o orifício com uma rolha de borracha, mantendo uma lâmina de água 2 cm acima da superfície do solo. Já as plantas não alagadas foram irrigadas diariamente durante os 35 dias de experimento.

#### Características físico-químicas do solo

Durante o período experimental, em todas as mudas alagadas, foram registrados semanalmente o potencial de oxidação-redução do solo (*Eh*) e o pH utilizando um medidor modelo 8651 (AZ Instrument Corp., Taichung, Taiwan), e a condutividade elétrica (*Ec*) do solo utilizando um medidor portátil modelo TEC-4P-MP (Tecnal Equipamentos Científicos, Piracicaba, SP, Brasil).

#### Crescimento

Foram realizadas medidas de altura e diâmetro do caule no primeiro e último dia do experimento (35 dias), a partir dos quais foram calculados:

- a) taxa de crescimento relativo em altura

$$RGRH = \frac{\ln H_2 - \ln H_1}{t_2 - t_1}$$

- b) taxa de crescimento relativo em diâmetro

$$RGRD = \frac{\ln D_2 - \ln D_1}{t_2 - t_1}$$

( $RGRH = \ln H_2 - \ln H_1 / T$ ) e a taxa de crescimento relativo em diâmetro ( $RGRD = \ln D_2 - \ln D_1 / T$ ),

onde  $H$  é a altura,  $D$  é o diâmetro do caule, e  $t$  é o tempo decorrido entre as duas avaliações.

Também foram obtidas medidas da massa seca de folhas ( $LDM$ ), caules ( $SDM$ ), raízes ( $RDM$ ) e total ( $TDM$ ), no início e ao final do experimento, sendo coletadas em cada período 10 e 20 mudas por solo, respectivamente. Para determinação da massa seca, as plantas foram separadas em raízes, caules e folhas e colocadas para secar em estufa de ventilação forçada a  $60^\circ\text{C}$  até massa constante e, posteriormente, mensuradas em balança de precisão. A partir desses dados foram calculadas segundo Hunt (2017):

c) razão de massa seca de raízes

$$RMR = \frac{RDM}{TDM}$$

d) razão de massa seca de caules

$$SMR = \frac{SDM}{TDM}$$

e) razão de massa seca de folhas

$$LMR = \frac{LDM}{TDM}$$

f) taxa de crescimento relativo em biomassa

$$RGRm = \frac{\ln TDM_2 - \ln TDM_1}{t_2 - t_1}$$

g) taxa assimilatória líquida

$$NAR = \frac{\ln TDM_2 - \ln TDM_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{t_2 - t_1}$$

#### Trocas gasosas foliares

As medidas da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) e condutância estomática ( $g_s$ ) foram realizadas logo após o alagamento em intervalos regulares de 7 dias, sempre entre 6 e 12 h, em uma folha madura e completamente expandida, em 5 mudas por tratamento. As medidas foram realizadas por meio de um analisador de gases por infravermelho, modelo LI6400 (Li-Cor Bioscience, Lincoln, NE, USA) ajustada a um fluxo de fótons fotossinteticamente ativos

(PPFD) de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , temperatura de  $28^{\circ}\text{C}$ , umidade relativa entre 60 e 65% e concentração ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $\pm 390$  ppm).

#### Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi montado em delineamento inteiramente casualizado. Os dados de crescimento (*RGRH*, *RGRD*, *RGRm*, *NAR*, *RMR*, *SMR* e *LMR*) e trocas gasosas (*A* e *gs*) em cada tempo foram submetidos ao teste F da análise de variância. Já as medidas de *Eh*, pH e *Ec* foram submetidas ao teste F da análise de variância em esquema de parcelas subdivididas no tempo. Nas parcelas foram testados os tratamentos e nas subparcelas os solos e os tempos. As médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de significância e para as médias dos tempos foram ajustados modelos de regressão linear. Todos os dados atenderam aos pressupostos da análise de variância.

#### Resultados

Aos sete dias após início do experimento o *Eh* do Argissolo apresentou maior diminuição em relação ao Luvissole e Espodossole, alcançando valores de até  $-230$  mV (Figura 2A, Tabela 2). Já o Espodossole foi o que apresentou menor diminuição nos valores de *Eh*. O pH do Luvissole e do Argissolo aumentaram ao longo do experimento, ao passo que o pH do Espodossole foi praticamente constante ao longo do experimento (Figura 2B, Tabela 2). Para os três solos observou-se um incremento nos valores da condutividade elétrica na primeira semana após o início do experimento (Figura 2C, Tabela 2). Após a segunda semana, os valores foram bem próximos aos valores medidos no momento em que os solos foram alagados. Entretanto, os valores de *Ec* não apresentaram diferença significativa entre os três solos.

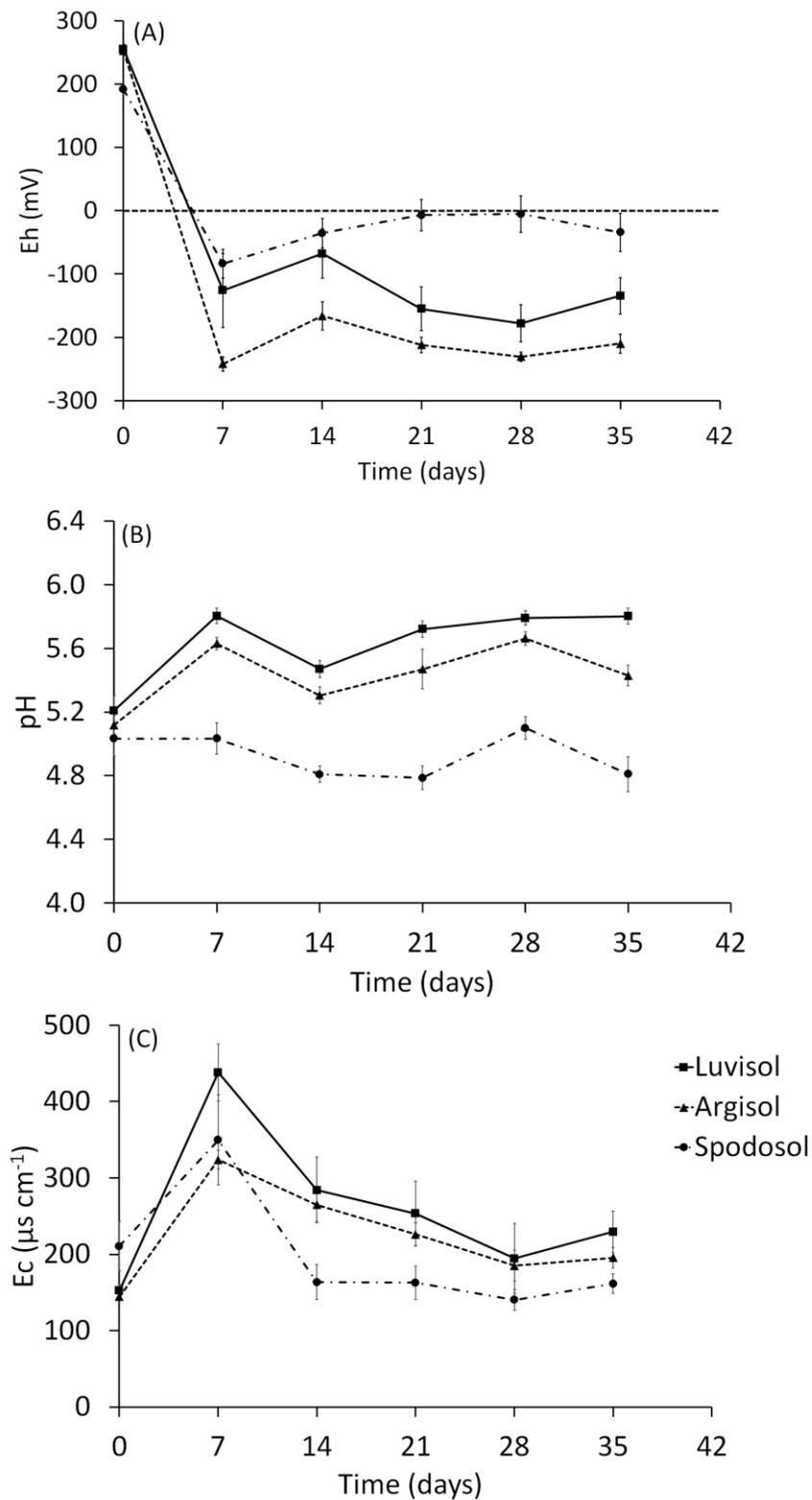


Figura 2. Potencial de oxidação-redução (*Eh*) (A), pH (B) e condutividade elétrica (*Ec*) (C) em três solos predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil, durante 35 dias de inundação. A média e o erro padrão são referentes a um total de 10 repetições.

Tabela 2. Potencial de oxidação-redução (*Eh*), pH e condutividade elétrica (*Ec*) de três solos predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil, durante 35 dias de inundação. A comparação entre os diferentes solos foi realizada através de uma ANOVA de medidas subdivididas no tempo. A média e erro padrão apresentados são referentes a um total de 10 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância.

Variável	Tempo	Solo		
		Luvissolo	Argissolo	Espodossolo
<i>Eh</i> (mV)	0	255 ± 7.76 a	252 ± 5.09 a	255 ± 8.44 a
	7	-125 ± 58.61 a	-241 ± 11.45 b	-111 ± 30.60 a
	35	-134 ± 29.11 ab	-209 ± 15.14 b	-45 ± 39.73 a
pH	0	5.21 ± 0.09 a	5.12 ± 0.06 a	5.03 ± 0.11 a
	7	5.80 ± 0.05 a	5.63 ± 0.04 a	5.03 ± 0.10 b
	35	5.80 ± 0.05 a	5.43 ± 0.06 b	5.81 ± 0.11 c
<i>Ec</i> (µs cm <sup>-1</sup> )	0	159 ± 10.19 a	144 ± 4.43 a	210 ± 31.93 a
	7	438.20 ± 37.48 a	323 ± 12.38 a	349 ± 59.15 a
	35	260 ± 40.29 a	195 ± 13.35 a	161 ± 12.54 a

As plantas de *C. myrianthum* submetidas ao alagamento em Luvissolo e Argissolo apresentaram 100% de sobrevivência ao longo dos 35 dias do experimento. Já as plantas alagadas em Espodossolo apresentaram uma taxa de mortalidade de 10% quatorze dias após o início do experimento. Do segundo ao décimo primeiro dia do início do experimento, 70% das plantas alagadas em Espodossolo apresentaram epinastia, sintoma esse não observado nas plantas alagadas em Luvissolo e Argissolo. Entretanto, ao longo de todo experimento foi observado abscisão foliar nas plantas alagadas nos três solos, principalmente na primeira semana após alagamento. Aos nove dias após o início do experimento foi observada a formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias em todas as plantas alagadas, exceto na planta alagada em Espodossolo que não sobreviveu.

Os valores médios de *A* e *gs* foram fortemente influenciados pelo alagamento do solo aos sete dias após início do experimento. Nesse momento, os valores de *A* e *gs* das plantas alagadas nos três solos também diferiram entre si. Tanto para *A* quanto para *gs* os maiores

valores foram observados nas plantas em Luvissole, seguido pelas plantas em Argissolo e Espodossolo. Entretanto, essa diferença não foi mais observada a partir do décimo quarto dia do experimento. O efeito negativo do alagamento para *A* permaneceu até o décimo quarto dia do experimento nas plantas em Luvissole e Argissolo, quando comparados com as plantas não alagadas. Já para *gs*, apenas o alagamento interferiu negativamente, não sendo observado efeito dos diferentes solos (Figura 3 A e B, Tabela 3). Além disso, os valores de *A* também foram influenciados pelo tempo, com reduções de 47,2% (luvissole), 39,36% (argissolo) e 54,35% (espodossolo) para as plantas não alagadas aos 35 dias de experimento.

Entre os 21 dias após o início do alagamento e o final do experimento, somente as mudas alagadas em Espodossolo apresentaram valores de *A* menores que as plantas não alagadas. Para *gs*, não houve efeito do alagamento e apenas as plantas em Argissolo apresentaram menores valores quando comparadas com as mudas em Luvissole e Espodossolo. Ao final do experimento, os valores de *A* foram menores nas plantas alagadas em relação as plantas não alagadas no Luvissole, e os valores de *gs* foram menores para as plantas alagadas em Luvissole e Argissolo. Além disso, as plantas alagadas em Espodossolo apresentaram maiores valores de *A* quando comparadas as plantas alagadas em Luvissole e Argissolo. Em contrapartida, para *gs*, as plantas não alagadas em Espodossolo apresentaram menores valores quando comparadas as plantas não alagadas em Luvissole e Argissolo (Figura 3 A e B, Tabela 3).

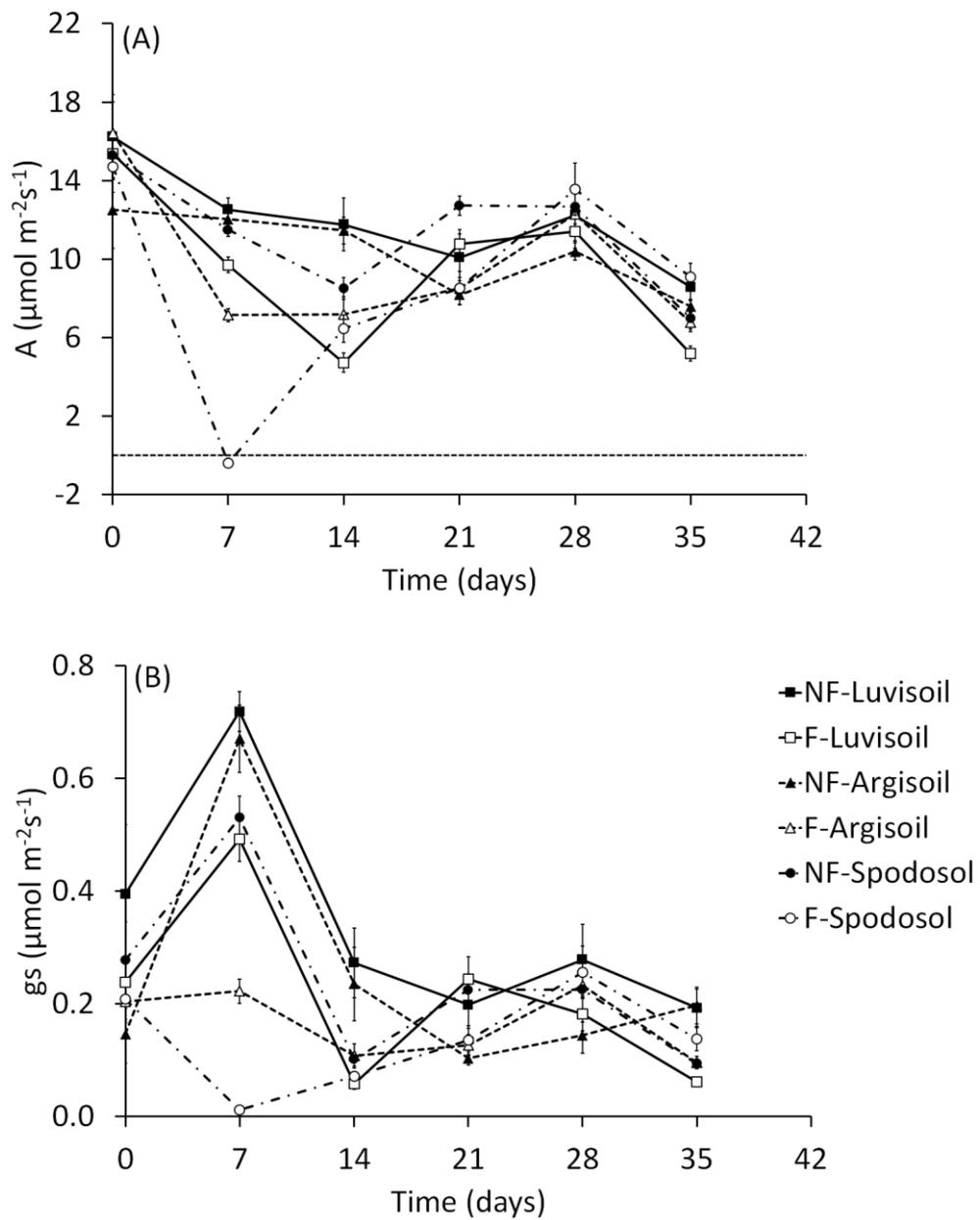


Figura 3. Taxa fotossintética líquida (A) e condutância estomática ( $g_s$ ) em plantas jovens não alagadas (NF) e alagadas (F) de *Cytharexylum myrianthum* submetidas ao alagamento em três diferentes solos predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil, por 35 dias. A média e erro padrão são referentes a um total de 5 repetições.

Tabela 3. Taxa fotossintética líquida ( $A$ ) e condutância estomática ( $gs$ ) em plantas não alagadas ( $NF$ ) e alagadas ( $F$ ) de *Cytharexylum myrianthum* submetidas a alagamento em três tipos de solo predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil, por 35 dias. A comparação entre os tratamentos e para os diferentes solos foi realizada através de uma ANOVA two-way para cada tempo. A média e erro padrão apresentados são referentes a um total de 10 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. Letras maiúsculas (colunas) representam comparação entre tratamentos e letras minúsculas (linhas) representam comparações entre os diferentes solos.

Variável	Tempo	Trat	Solo		
			Luvissolo	Argissolo	Espodossolo
$A$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0	NF	16.23 $\pm$ 2.14 Aa	12.50 $\pm$ 1.97 Aa	15.29 $\pm$ 1.25 Aa
		F	15.37 $\pm$ 1.19 Aa	16.42 $\pm$ 1.59 Aa	14.71 $\pm$ 1.33 Aa
	7	NF	12.53 $\pm$ 0.59 Aa	12.03 $\pm$ 0.39 Aa	11.49 $\pm$ 0.35 Aa
		F	9.70 $\pm$ 0.39 Ba	7.14 $\pm$ 0.33 Bb	-0.40 $\pm$ 0.24 Bc
	35	NF	8.57 $\pm$ 0.62 Aa	7.58 $\pm$ 0.30 Aa	6.98 $\pm$ 0.55 Aa
		F	5.18 $\pm$ 0.38 Bb	6.78 $\pm$ 0.50 Ab	9.10 $\pm$ 0.68 Aa
$gs$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0	NF	0.39 $\pm$ 0.12 Aa	0.15 $\pm$ 0.05 Aa	0.28 $\pm$ 0.07 Aa
		F	0.24 $\pm$ 0.05 Aa	0.20 $\pm$ 0.04 Aa	0.21 $\pm$ 0.04 Aa
	7	NF	0.72 $\pm$ 0.04 Aa	0.67 $\pm$ 0.06 Aab	0.53 $\pm$ 0.04 Ab
		F	0.49 $\pm$ 0.04 Ba	0.22 $\pm$ 0.02 Bb	0.01 $\pm$ 0.003 Bc
	35	NF	0.19 $\pm$ 0.03 Aa	0.20 $\pm$ 0.03 Aa	0.09 $\pm$ 0.01 Ab
		F	0.06 $\pm$ 0.01 Ba	0.10 $\pm$ 0.01 Ba	0.14 $\pm$ 0.02 Aa

Os diferentes solos não influenciaram a *RGRH* e a *RGRD* das plantas de *C. myrianthum*, porém a *RGRH* foi negativamente afetada pelo alagamento e a *RGRD* foi maior nas plantas alagadas do que nas plantas não alagadas (Tabela 4). Não foram verificadas diferenças significativas para *RGRm* e *NAR* entre plantas alagadas e não alagadas em Luvissole. Por outro lado, foram verificadas diferenças significativas entre *RGRm* e *NAR* nas plantas não alagadas e alagadas em Argissolo e Espodossolo. Comparando as plantas não alagadas nos diferentes solos, as plantas em Argissolo apresentaram a maior *RGRm*, e entre as plantas alagadas, a *RGRm* foi menor nas plantas em Espodossolo. Para a *NAR*, não houve diferença entre os solos para as plantas não alagadas. No entanto, as plantas alagadas em Espodossolo apresentaram menores valores de *NAR* em relação as plantas alagadas em Luvissole (Tabela 4). Os valores médios de *RMR* e *LMR* não diferiram significativamente entre as plantas alagadas e não alagadas nos três solos. Para essas variáveis, o tipo de solo foi mais importante do que a condição de alagamento. O maior valor médio de *RMR* e *LMR* foi observado nas plantas em Luvissole e o menor nas plantas em Espodossolo. A *SMR* foi maior nas plantas alagadas, não sendo observada diferença significativa entre os solos (Tabela 4).

Tabela 4. Taxa de crescimento relativo em altura (*RGRH*), taxa de crescimento relativo em diâmetro (*RGRD*), taxa de crescimento relativo em biomassa (*RGRm*), taxa assimilatória líquida (*NAR*), razão de massa de raiz (*RMR*), razão de massa de caule (*SMR*) e razão de massa foliar (*LMR*) em plantas não alagadas (*NF*) e alagadas (*F*) de *Cytharexylum myrianthum* submetidas a alagamento em três tipos de solo predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil, por 35 dias. A comparação entre os tratamentos e para os diferentes solos foi realizada através de uma ANOVA two-way. A média e erro padrão apresentados são referentes a um total de 10 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. Letras maiúsculas (colunas) representam comparação entre tratamentos e letras minúsculas (linhas) representam comparações entre os diferentes solos.

Variável	Trat	Solo		
		Luvissolo	Argissolo	Espodossolo
<i>RGRH</i> (mm m <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	NF	7.7 ± 0.7 Aa	12.5 ± 3.0 Aa	11.3 ± 3.8 Aa
	F	7.6 ± 2.0 Ba	6.0 ± 0.7 Ba	5.9 ± 0.7 Ba
<i>RGRD</i> (mm m <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	NF	12.3 ± 0.5 Ba	13.0 ± 0.6 Ba	10.5 ± 1.0 Ba
	F	14.4 ± 1.2 Aa	16.8 ± 0.7 Aa	14.7 ± 1.0 Aa
<i>RGRm</i> (mg g <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	NF	24.45 ± 2.76 Ab	34.32 ± 1.54 Aa	27.23 ± 1.06 Aab
	F	20.06 ± 2.23 Aa	21.12 ± 2.30 Ba	6.87 ± 2.72 Bb
<i>NAR</i> (mg cm <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	NF	0.66 ± 0.11 Aa	0.90 ± 0.07 Aa	0.70 ± 0.04 Aa
	F	0.48 ± 0.07 Aa	0.44 ± 0.06 Bab	0.14 ± 0.05 Bb
<i>RMR</i> (g g <sup>-1</sup> )	NF	0.43 ± 0.02 Aa	0.42 ± 0.02 Aab	0.34 ± 0.02 Ab
	F	0.43 ± 0.03 Aa	0.36 ± 0.02 Aab	0.34 ± 0.01 Ab
<i>SMR</i> (g g <sup>-1</sup> )	NF	0.22 ± 0.01 Ba	0.22 ± 0.01 Ba	0.23 ± 0.01 Ba
	F	0.23 ± 0.03 Aa	0.26 ± 0.01 Aa	0.26 ± 0.01 Aa
<i>LMR</i> (g g <sup>-1</sup> )	NF	0.35 ± 0.02 Aa	0.36 ± 0.02 Aab	0.44 ± 0.01 Ab
	F	0.34 ± 0.02 Aa	0.39 ± 0.02 Aab	0.40 ± 0.01 Ab

## Discussão

O Espodosolo foi o que apresentou o maior teor de matéria orgânica, apesar disso, teve os maiores valores de *Eh* quando submetido ao alagamento. O teor de matéria orgânica torna o ambiente mais suscetível à redução (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki e DeLaune, 1998; Delaune et al., 1990; Kashem e Singh, 2001). Entretanto, a capacidade de redução em solos também está relacionada a disponibilidade de elétrons aceitos pelos oxidantes presentes, oxigênio (O<sub>2</sub>), nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>), manganês (Mn<sup>4+</sup>), ferro (Fe<sup>3+</sup>) e sulfato (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>), para manter a respiração dos microrganismos ao decompor essa matéria orgânica (Pezeshki e DeLaune, 2012). Assim, o Espodosolo, em virtude da baixa quantidade de aceptores de elétrons como Mn e Fe, possivelmente não conseguiu manter a respiração dos microrganismos para reduzir o *Eh* do solo com maior intensidade. Em contrapartida, a redução mais intensa verificada no Argissolo pode estar relacionada a maior quantidade de Fe e S disponíveis para serem utilizados como aceptores de elétrons.

Em condições de alagamento a maioria dos solos apresenta a tendência de atingir a neutralidade, ou seja, solos ácidos aumentam e solos alcalinos diminuem o pH, respectivamente (Camargo et al., 1999). O aumento do pH em solos ácidos submetidos ao alagamento pode ser atribuído a reduções do ferro e do sulfato, além do acúmulo de amônio e metano (Ponnamperuma, 1972; Datta, 1981). Isso ocorre porque esses compostos são mais básicos sob condições reduzidas do que em suas formas oxidadas (Camargo et al., 1999). A baixa concentração de Fe no Espodosolo pode ter sido a causa da maior estabilidade do pH nesse solo, já que o ferro é o principal fator na determinação da mudança de pH em solos ácidos (Datta, 1981; Ponnamperuma, 1984).

O aumento inicial da *Ec* observado após alagamento nos três solos, com posterior decréscimo e estabilização para valores próximos ao inicial, seguiu o padrão geral esperado para solos alagados (Ponnamperuma, 1984; Camargo et al., 1999). Segundo Ponnamperuma (1984), os íons presentes no solo controlam as mudanças na *Ec*, o aumento inicial na *Ec* é resultado da produção de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, RCOO<sup>-</sup>, Mn<sup>2+</sup> e Fe<sup>2+</sup>, seguido pelo deslocamento de Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> e Mg<sup>2+</sup> dos coloides do solo por Mn<sup>2+</sup> e Fe<sup>2+</sup>. Já o decréscimo é resultado da remoção de HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, conversão de RCOO<sup>-</sup> e HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> em CH<sub>4</sub>, e pela precipitação de Mn<sup>2+</sup> como MnCO<sub>3</sub> e Fe<sup>2+</sup> como Fe<sub>3</sub>(OH)<sub>8</sub>.

Plantas jovens de *C. myrianthum* apresentaram epinastia foliar nas plantas alagadas em Espodosolo bem como, abscisão foliar induzida pelo alagamento nos três solos. A epinastia

foliar e a perda de folhas tem sido associada ao acúmulo de etileno (Kozłowski, 1984; Voeselek et al., 2015; Salehin e Estelle, 2015). O etileno também está envolvido na formação de raízes adventícias (Kozłowski, 2002; Voeselek et al., 2015) e aerênquimas (Voeselek et al., 2015). A formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias proporcionou a melhor aclimação das plantas quando em condições de alagamento para os três solos. Esses efeitos positivos foram notáveis, principalmente, nas plantas alagadas em Espodossolo. As plantas alagadas no Espodossolo apresentaram efeitos severos do estresse por alagamento, e, após a aclimação, apenas um indivíduo não se recuperou.

Lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias em plantas alagadas são consideradas alterações morfológicas para melhorar as trocas gasosas entre as plantas e a atmosfera (Armstrong, 1980) e, por isso, são características das plantas tolerantes ao alagamento (Pereira e Kozłowski, 1977; Wenkert et al., 1981; Tsukahara e Kozłowski, 1985; Kozłowski, 2002). Yamauchi et al. (2013) afirmaram que lenticelas hipertrofiadas acima da linha de água são os principais pontos de entrada de  $O_2$  em partes inundadas de plantas lenhosas. Além disso, essas estruturas propiciam a liberação de compostos fitotóxicos voláteis, tais como acetaldeído e etanol (Kozłowski, 1997) gerado pelo metabolismo anaeróbico em plantas quando em condições de deficiência de  $O_2$  (McManmon e Crawford, 1971; Drew, 1997). As raízes adventícias também desempenham um papel importante na oxidação da rizosfera, o que contribui para a transformação de toxinas provenientes do solo em produtos menos nocivos (Tsukahara e Kozłowski, 1985).

A queda na taxa fotossintética líquida observada nas plantas alagadas para os três solos pode ser explicada pela queda da condutância estomática. Decréscimos em  $A$  e  $g_s$  são comuns mesmo em espécies consideradas tolerantes ao alagamento do solo (Kozłowski, 1997) e tem sido demonstrado para muitas espécies (Mielke et al., 2005; Medina et al., 2009; Santos et al., 2012; Lira et al., 2013). Por outro lado, a reabertura dos estômatos, observada nas plantas alagadas em Espodossolo, pode estar relacionada às alterações morfológicas apresentadas pela espécie. A formação de raízes adventícias contribui para uma maior eficiência na absorção de água e pode estar correlacionada positivamente com reabertura dos estômatos em plantas alagadas (Gomes e Kozłowski, 1980; Kozłowski e Pallardy, 1984), restabelecendo assim, a assimilação do carbono. O restabelecimento de  $g_s$  para as plantas em Espodossolo foi fundamental para a aclimação da espécie nesse tipo de solo com condições mais limitantes. Apesar de ser o solo que provocou maior estresse, ao final do período experimental as plantas em Espodossolo apresentaram os maiores valores de  $A$  (ver tabela 3).

Comparativamente com as plantas não alagadas, a menor *RGRH* é comum em plantas submetidas ao alagamento do solo. Kozlowski (1984) afirmou que o alagamento influencia negativamente o crescimento em altura de plantas. Já Andrade et al. (1999) ao estudar o efeito do alagamento em plantas dessa mesma espécie, em solo de textura arenosa, observou que o crescimento foi estimulado quando em condições de alagamento, o que não foi observado nesse estudo para nenhum dos três solos testados. Já os maiores valores de *RGRD* das plantas alagadas em relação as plantas não alagadas podem ser explicadas pelo intumescimento da base do caule. O maior diâmetro em plantas alagadas dessa mesma espécie também foi observado por Andrade et al. (1999). Esse alargamento da base do caule pode ter sido provocado pela formação de aerênquima secundário. Esse tipo de aerênquima é composto de tecido branco e esponjoso (Yamauchi et al., 2013) de origem secundária, formado a partir do felogênio quando em condição de alagamento, apresentando morfologia e anatomia diferente do aerênquima cortical lisogênico ou esquizogênico (primário) (Shimamura et al., 2010). O desenvolvimento desse aerênquima secundário aumenta a formação de lenticelas hipertrofiadas que acarreta na exposição do aerênquima para a atmosfera (Yamauchi et al., 2013) facilitando assim, a entrada de O<sub>2</sub> (Jackson e Armstrong, 1999; Shimamura et al., 2010) e, por isso, é considerado uma estratégia importante de tolerância ao alagamento (Shimamura et al., 2014).

A ausência de diferenças significativas entre plantas alagadas e não alagadas nos três solos para *RMR* pode estar relacionada a formação de raízes adventícias que acaba compensando a mortalidade de parte do sistema radicular original após o alagamento (Kozlowski, 1997). Além disso, a formação de lenticelas hipertrofiadas pode ter contribuído para a manutenção do metabolismo radicular (Mielke et al., 2003).

As diferenças nas características intrínsecas dos diferentes solos acarretaram em diferenças significativas no *Eh* e pH quando em condição de alagamento (ver Tabela 2), e, essas diferenças afetaram de forma distinta o comportamento fisiológico de plantas jovens de *C. myrianthum*. Já o *Ec* não apresentou diferença significativa entre os solos. Pezeshki e DeLaune (2012) afirmaram que o *Eh* é o fator mais importante na determinação da sobrevivência e crescimento de plantas em condição de alagamento. Além disso, sabe-se que quanto mais reduzido o solo, maior será a demanda de O<sub>2</sub> desse solo, resultando num aumento do estresse para as plantas (Pezeshki, 2001). Portanto, seria esperado encontrar uma relação inversamente proporcional entre as respostas fisiológicas de plantas jovens de *C. myrianthum* com o *Eh*. No entanto, quando em condição de alagamento, o Espodossolo foi o que mais afetou o comportamento fisiológico de plantas jovens de *C. myrianthum*, evidenciado pela epinastia

verificada na primeira semana após o início do experimento para a maioria das plantas nesse solo. Nesse solo também foi observada a morte de um indivíduo, além dos menores valores médios de  $A$ ,  $g_s$  e  $RGR_m$ , apesar o Espodossolo ter apresentado condições menos reduzidas, com  $Eh$  médio de - 44.1 mV entre a segunda a quinta semana de alagamento. O maior estresse observado em Espodossolo quando em condição de alagamento pode estar associado com a sua baixa fertilidade natural e com o menor pH desse solo em relação aos demais. Baixos valores de pH aumentam a solubilidade de alguns nutrientes, os quais podem ser tóxicos para as plantas quando em excesso (Dubuis et al., 2013). As condições mais reduzidas encontradas no Argissolo,  $Eh$  médio de -211.5 mV e as condições intermediárias do Luvisso,  $Eh$  médio de -132.1 mV entre a segunda e quinta semana não ofereceram um estresse equivalente ao observado em Espodossolo para plantas jovens de *C. myrianthum*. Mais uma vez, o pH e a fertilidade podem ter influenciado esse padrão. O Luvisso e o Argissolo são mais férteis quando comparados ao Espodossolo (ver Tabela 1). A quantidade de argila que contribui para a determinação da textura do solo também melhora a capacidade de troca catiônica e favorece o desenvolvimento de raízes mais profundas, além de auxiliar na fertilidade (Gobat et al., 2004), o que pode ter contribuído para uma aclimação mais rápida e um melhor ajuste fisiológico da espécie nesses solos. Nesse sentido, a quantidade de argila é maior no Argissolo, seguida pelo Luvisso e baixa em Espodossolo (ver Tabela 1).

## Conclusões

As diferenças nas propriedades físico-químicas dos três solos estudados ocasionaram diferenças significativas nos valores de  $Eh$  e pH em condições de alagamento. O  $Eh$ , apesar de importante, isoladamente não explica as respostas apresentadas pelas plantas jovens de *C. myrianthum* quando alagadas em diferentes solos. Além dessa variável, as características físico-químicas dos solos presentes em bacias hidrográficas devem ser consideradas, pois, conforme resultados observados, uma mesma espécie pode ser tolerante às condições reduzidas de solo, mas diferir quanto a sua capacidade de aclimação em diferentes solos. O conhecimento das características físico-químicas intrínsecas de cada solo é fundamental para entender as respostas das plantas em áreas sujeitas a alagamento. A recuperação dos valores de  $A$  e  $g_s$  em função dos ajustes morfológicos apresentados por plantas jovens de *C. myrianthum*, permitem classificá-la como tolerante a períodos de alagamento de até 35 dias nos Luvissoles, Argissolos e Espodossolos da BHRA. Apesar das respostas fisiológicas e de crescimento terem variado em

função do solo, essa espécie pode ser indicada para restauração de florestas ripárias nas áreas da BHRA associadas aos solos estudados.

## **Agradecimentos**

Parte dessa pesquisa foi financiada pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Processo 561933/2010-3). Agradecemos a ONG Instituto Floresta Viva, pelo fornecimento das mudas utilizadas nessa pesquisa. Laize Queiroz agradece a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia – FAPESB [LQA BOL0224/2014] pela bolsa de doutorado concedida e Marcelo S. Mielke agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq [MSM 306531/2015-1] pela bolsa de Produtividade em Pesquisa do CNPq.

## **Referências**

- Alaoui-Sossé, B., Gérard, B., Binet, P., Toussaint, M.L., Badot, P.M., 2005. Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). Ann. For. Sci. 62, 593-600. doi:10.1051/forest:2005052
- Amaral, W.A.N., Antiqueira, L.M.O.R., Horbach, M.A., 2013. Frutification and germination ecology of *Citharexylum myrianthum* Cham (Verbenaceae). J. Biotec. Biodivers. 4, 207-215.
- Andrade, A.C.S., Ramos, F.N., Souza, A.F., Loureiro, M.B., Bastos, R., 1999. Flooding effects in seedlings of *Cytharexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. Rev. Bras. Bot. 22, 281-285. doi:10.1590/S0100-84041999000500009
- Armstrong, W., 1980. Aeration in Higher Plants. Adv. Bot. Res. 7, 225-332. doi:10.1016/S0065-2296(08)60089-0
- Armstrong, W., Brandle, R., Jackson, M.B., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. Acta Bot. Neerl. 43, 307-358. doi:10.1111/j.1438-8677.1994.tb00756.x
- Brancalion, P.H.S., Rodrigues, R.R., Gandolfi, S., Kageyama, P.Y., Nave, A.G., Gandara, F.B., Barbosa, L.M., Tabarelli, M., 2010. Instrumentos legais podem contribuir para a

- restauração de Florestas Tropicais Biodiversas. Rev. Árvore 34, 455-470. doi:10.1590/S0100-67622010000300010
- Bueno, O.L., Leonhardt, C., 2011. Distribuição e potencial paisagístico dos gêneros *Citharexylum* L. e *Verbenoxylum* Tronc. no Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia Ser. Bot. 66, 47-60.
- Camargo, F.A.D.O., Santos, G.D.A., Zonta, E., 1999. Alterações eletroquímicas em solos inundados. Cienc. Rural 29, 171-180. doi:10.1590/S0103-84781999000100032
- Capon, S.J., Chambers, L.E., Mac Nally, R., Naiman, R.J., Davies, P., Marshall, N., Pittock, J., Reid, M., Capon, T., Douglas, M., Catford, J., Baldwin, D.S., Stewardson, M., Roberts, J., Parsons, M., Williams, S.E., 2013. Riparian ecosystems in the 21st century: hotspots for climate change adaptation? Ecosystems 16, 359-381. doi:10.1007/s10021-013-9656-1
- Carvalho, P.E.R., Oliveira-Filho, A.T., Vilela, E.A., Curi, N., Berg, E.V.D., Fontes, M.A.L., Botezelli, L., 2005. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. Rev. Bras. Bot. 28, 329-345. doi:10.1590/S0100-84042005000200013
- Datta, J. 1981. Principles and practices of rice production. Int. Rice Res. Inst. Los Baños, Philipp. 1–5. doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2
- Davanzo, V.M., De Souza, L.A., Medri, M.E., Pimenta, J.A., Bianchini, E., 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellaneda* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. Braz. Arch. Biol. Technol. 45, 375–384.
- Delaune, R.D., Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., Rouge, B., 1990. An oxidation-reduction buffer for evaluating the physiological response of plants to root oxygen stress. Environ. Exp. Bot. 30, 243-247.
- Drew, M.C., 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48, 223-250. doi:10.1146/annurev.arplant.48.1.223
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Guisan, A., 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. J. Veg. Sci. 24, 593-606. doi:10.1111/jvs.12002
- Dwire, K.A., Kauffman, J.B., Baham, J.E., 2006. Plant species distribution in relation to water-table depth and soil redox potential in montane riparian meadows. Wetlands 26, 131-146. doi:10.1672/0277-5212(2006)26[131:PSDIRT]2.0.CO;2
- Embrapa, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. 2006. Sistema brasileiro de classificação de

- solos. 2. ed. Rio Janeiro, Embrapa Solos 306p. doi:ISBN 978-85-7035-198-2
- Faria, H.H., Sérgio, F.C., Garrido, M.A.O., 2001. Reposição da vegetação ciliar integrada à conservação de microbacia. IF Sér. Reg. 21, 1-13.
- Franco, G.B., Souza, C.M.P., Marques, E.A.G., Gomes, R.L., Chagas, C.S., 2011. Diagnóstico ambiental da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BA). Rev. Geogr. 20, 71-94.
- Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W., 2004. The living soil: fundamentals of soil science and soil biology. Science Publishers, Inc., ESA.
- Gomes, A.R.S., Kozłowski, T.T., 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. Plant Physiol. 66, 267-271.
- Herrera, A., 2013. Responses to flooding of plant water relations and leaf gas exchange in tropical tolerant trees of a black-water wetland. Front. Plant. Sci. 4, 1-12. doi:10.3389/fpls.2013.00106
- Hunt, T., 2017. Growth analysis, individual plants, in: Thomas, B., Murray, B.G., Murphy, D.J. (Eds.) Encyclopedia of Applied Plant Sciences, Second Edition, Volume 1, Plant physiology and development. Academic Press is an imprint Elsevier, pp. 421-429. doi:10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4
- Jackson, M.B., Armstrong, W., 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. Plant Biol. 1, 274-287. doi:10.1111/j.1438-8677.1999.tb00253.x
- Jacomine, P.K.T., 2000. Solos sob matas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), Matas Ciliares: Conservação e Recuperação. Edusp, São Paulo, pp. 27-31.
- Junk, W.J., An, S., Finlayson, C.M., Gopal, B., Květ, J., Mitchell, S.A., Mitsch, W.J., Robarts, R.D., 2013. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. Aquat. Sci. 75, 151-167. doi:10.1007/s00027-012-0278-z
- Kashem, M.A., Singh, B.R., 2001. Metal availability in contaminated soils: I. Effects of flooding and organic matter on changes in Eh, pH and solubility of Cd, Ni and Zn. Nutr. Cycl. Agroecosystems 61, 247-255. doi:10.1023/A:1013762204510
- Kotchetkoff-Henriques, O., Joly, C.A., Bernacci, L.C., 2005. Relação entre o solo e a composição florística de remanescentes de vegetação natural no Município de Ribeirão Preto, SP. Rev. Bras. Bot. 28, 541-562. doi:10.1590/S0100-84042005000300011
- Kozłowski, T.T., 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. Wetlands 22, 550-561. doi:10.1672/0277-

5212(2002)022[0550:PEIOFO]2.0.CO;2

- Kozłowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monogr.* 1, 1-29.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G., 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68, 270-334. doi:10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2
- Kozłowski, T.T., 1984. Responses of Woody Plants to Flooding, in: Kozłowski, T.T., *Flooding and Plant Growth*. Academic Press INC, pp. 129-163.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G., 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations, flooding and plant growth. Academic Press INC. doi:http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-424120-6.50010-9
- Lavinsky, A.O., Sant'Ana, C.S., Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., França, S., Silva, D.C., 2007. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New For.* 34, 41-50. doi:10.1007/s11056-006-9036-1
- Lira, J.M.S., Ferreira, R.A., Silva Junior, C.D., Santos Neto, E.M., Santana, W.S., 2013. 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 Flor.* 23, 655-665. doi:10.5902/1980509812349
- Lobo, P.C., Joly, C.A., 2000. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação e Recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 143-157.
- Lorenzi, H., 2002. *Árvores Brasileira: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*, Volume 1, 4ª ed, Nova Odessa, Instituto Plantarum.
- McManmoom, M., Crawford, R.M.M., 1971. A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behaviour. *New Phytol.* 70, 299-306. doi:10.1111/j.1469-8137.1971.tb02529.x
- Medina, C.L., Sanches, M.C., Tucci, M.L.S., Sousa, C.A.F., Cuzzuol, G.R.F., Joly, C.A., 2009. *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Ann. Bot.* 104, 671-680. doi:10.1093/aob/mcp159
- Metzger, J.P., 2010. O Código Florestal tem base científica? *Nat. Conserv.* 8, 1-5. doi:10.4322/natcon.00801017

- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Aguilar, A.G., Mangabeira, P.A.O., 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 50, 221-231.
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Mangabeira, P.A.O., Silva, D.C., 2005. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New For.* 29, 161-168. doi:10.1007/s11056-005-0247-7
- Neue, H.U., Gaunt, J.L., Wang, Z.P., Becker-Heidmann, P., Quijano, C., 1997. Carbon in tropical wetlands. *Geoderma* 79, 163–185. doi:10.1016/S0016-7061(97)00041-4
- Olivella, C., Biel, C., Vendrell, M., Savé, R., 2000. Hormonal and physiological responses of *Gerbera jarnesonii* to flooding stress. *HortScience* 35, 222-225.
- Pereira, J.S., Kozłowski, T.T., 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiol. Plant.* 41, 184-192. doi:10.1111/j.1399-3054.1977.tb05555.x
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46, 299–312. doi:10.1016/S0098-8472(01)00107-1
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. *Biology* 1, 196-221. doi:10.3390/biology1020196
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 1998. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. *Environ. Exp. Bot.* 40, 123-133. doi:10.1016/S0098-8472(98)00026-4
- Ponnamperuma, F.N., 1984. Effects of flooding on soils, flooding and plant growth. Academic Press, INC. doi:10.1016/B978-0-12-424120-6.50007-9
- Ponnamperuma, F.N., 1972. The Chemistry of Submerged Soils. *Adv. Agron.* 24, 29-96. doi:10.1016/S0065-2113(08)60633-1
- Rodrigues, R.R., Gandolfi, S., 2000. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação e Recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 235-247.
- Rogge, G.D.D., Pimenta, J.A.A., Bianchini, E., Medri, M.E.E., Colli, S., Alves, L.M.T., 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. *Rev. Bras. Bot.* 21, 1-7. doi:10.1590/S0100-84041998000200007
- Rossi, M., Mattos, I.F.A., Coelho, R.M., Menk, J.R.F., Rocha, F.T., Pfeifer, R.M., DeMaria, I.C., 2005. Relação solos/vegetação em área natural no Parque Estadual de Porto Ferreira, São Paulo. *Rev. Inst. Flor.* 17, 45-61.
- Santos, T.A., Mielke, M.S., Pereira, H.A.S., Gomes, F.P., Silva, D.C.S., 2012. Trocas gasosas

- foliares e crescimento de plantas jovens de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae) submetidas ao alagamento do solo em dois ambientes de luz. *Sci. For. Sci.* 40, 47-56.
- Shimamura, S., Yamamoto, R., Nakamura, T., Shimada, S., Komatsu, S., 2010. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Ann. Bot.* 106, 277-284. doi:10.1093/aob/mcq123
- Shimamura, S., Yoshioka, T., Yamamoto, R., Hiraga, S., Nakamura, T., Shimada, S., Komatsu, S., 2014. Role of abscisic acid in flood-induced secondary aerenchyma formation in soybean (*Glycine max*) hypocotyls. *Plant Prod. Sci.* 17, 131-137. doi:10.1626/pp.s.17.131
- Tabarelli, M., Pinto, L.P., Silva, J.M.C., Hirota, M.M., Bedê, L.C., 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade* 1, 132-138. doi:10.1590/S0102-05362005000400034
- Thode, V., França, F., 2015. *Citharexylum* in: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/FichaPublicaTaxonUC/FichaPublicaTaxonUC.do?id=FB15136> (Acessado 20.11.16).
- Tsukahara, H., Kozłowski, T.T., 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant Soil* 88, 123-132. doi:10.1007/BF02140671
- Tundisi, J.G., 2008. Recursos hídricos no futuro: problemas e soluções. *Estudos Avançados* 22, 7-16. doi:10.1590/S0103-40142008000200002
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., 1993. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an Edaphic Gradient in an Amazonian Rain Forest. *J. Veg. Sci.* 5, 25-34. doi:10.2307/3235634
- Uieda W, Paleari L.M., 2004. Flora e fauna: um dossiê ambiental. São Paulo: Editora Unesp.
- Voesenek, L.A.C.J., Pierik, R., Sasidharan, R., 2015. Plant life without ethylene. *Trends Plant Sci.* 20, 783-786. doi:10.1016/j.tplants.2015.10.016
- Wenkert, W., Fausey, N.R., Watters, H.D., 1981. Flooding responses in *Zea mays* L. *Plant Soil* 62, 351-366. doi:10.1007/BF02374133
- Yamauchi, T., Shimamura, S., Nakazono, M., Mochizuki, T., 2013. Aerenchyma formation in crop species: A review. *F. Crop. Res.* 152, 8-16. doi:10.1016/j.fcr.2012.12.008

## CAPÍTULO 3

### O alagamento afeta as características físico-químicas do solo e a plasticidade fisiológica de duas espécies arbóreas tropicais<sup>3</sup>

Laize Queiroz<sup>a</sup>, Karine Ferreira Pereira<sup>b</sup>, Elizangela de Jesus da Anunciação<sup>b</sup>, Adrielle Leal<sup>a,c</sup>,  
Ândrea Carla Dalmolin<sup>b</sup>, Ronaldo Lima Gomes<sup>d</sup>, Marcelo Schramm Mielke<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA 45650-000, Brasil. E-mail: laizequeiroz@gmail.com, adrielle\_leal@hotmail.com, msmielke@uesc.br

<sup>b</sup>Departamento de Ciências Biológicas, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. Email: karinee.2112@gmail.com, elizangela\_jesus18@hotmail.com, andreacarlad@gmail.com

<sup>c</sup>Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, UESC, UESC, Ilhéus, BA, Brasil.

<sup>d</sup>Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. Email: rlgomes.uesc@gmail.com

#### Resumo

O objetivo que se teve com este estudo foi avaliar as respostas fisiológicas de *Schinus terebinthifolius* e *Inga subnuda* quando submetidas ao alagamento em três solos (Luvissole, Argissolo e Espodossolo) predominantes ao longo da bacia hidrográfica do Rio Almada (BHRA) inserida na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil. Durante os 42 dias de alagamento, foram registrados no solo alagado o potencial de oxidação-redução (*Eh*) e nas plantas foram efetuadas medidas fisiológicas e de crescimento. Além disso, também foi calculado a plasticidade fenotípica através do índice de plasticidade de distâncias relativas (*RDPI*). O *Eh* do Luvissole e Argissolo alcançou valores próximos a -200 mV, apresentando reduções significativas em relação ao Espodossolo, para ambas as espécies. Já os valores de pH e de *Ec* dos três solos aumentaram após o alagamento, exceto para *Ec* com plantas de *S. terebinthifolius*. Todas as plantas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* sobreviveram aos 42 dias de experimento. Como estratégia adaptativa as espécies apresentaram formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias. Apesar disso, os valores médios da taxa fotossintética

---

<sup>3</sup> Artigo em preparação para a Revista Forest Ecology and Management

líquida ( $A$ ) e da condutância estomática ( $g_s$ ) das plantas alagadas nos três solos diminuiram significativamente quando comparadas com as plantas não alagadas, para ambas as espécies. Como consequência, as plantas alagadas apresentaram menor crescimento. A diferença observada ao longo do tempo no  $Eh$  nos diferentes solos mostrou-se mais relacionada às características intrínsecas de cada solo do que com a espécie vegetal que cresce nele. Em contrapartida, as características físico-químicas dos diferentes solos alagados afetam de forma diferencial a plasticidade fisiológica de plantas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* evidenciando que o alagamento foi mais limitante para o desenvolvimento de *I. subnuda*. Apesar das reduções observadas em  $A$  e  $g_s$  e no crescimento de plantas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* quando em condição de alagamento, as adaptações morfológicas apresentadas bem como a taxa de 100% de sobrevivência das espécies possibilitam classificá-las como tolerantes a períodos de alagamento de até 42 dias nos Luvisolos, Argissolos e Espodosolos da BHRA.

**Palavras-chave:** Floresta Atlântica; florestas ripárias; *Schinus terebinthifolius* e *Inga subnuda*

## Introdução

As florestas ripárias são fundamentais para o equilíbrio das bacias hidrográficas, contribuindo para a manutenção da integridade dos processos hidrológicos, ecológicos (Uieda e Paleori, 2004) e serviços ecossistêmicos (Celentano et al., 2016). São consideradas uma interface entre os ecossistemas terrestres e aquáticos, funcionam como habitat para a vida silvestre, além de desempenhar papel importante na formação dos corredores de fluxo gênico (Macedo et al., 1993; Kageyama e Gandara, 2000; Uieda e Paleori, 2004; Dietzsch et al., 2006). Apesar de sua importância, as florestas ripárias têm diminuído com o processo de fragmentação e consequente perda de cobertura florestal, ocasionados principalmente pelos impactos da agricultura e pecuária (Rodrigues e Gandolfi, 2000; Carvalho et al., 2005; Tabarelli et al., 2005). Por isso, para garantir a manutenção da biodiversidade e os serviços ecossistêmicos é necessário que as florestas ripárias sejam recuperadas (Tabarelli et al., 2005; Metzger, 2010). Entretanto, ações de restauração em florestas ripárias podem fracassar pela escolha inadequada das espécies e procedimentos de plantio (González et al., 2015).

A diversidade florística em florestas ripárias é determinada pelas características do ambiente (Rodrigues, 2000). Além de adaptadas a períodos de alagamento (Faria et al., 2001), o estabelecimento de espécies vegetais nessas áreas é altamente correlacionado com o tipo de

solo (Bay e Sher, 2008). Solos alagados apresentam restrição nas trocas gasosas com a atmosfera, acarretando no esgotamento do oxigênio disponível para a respiração das raízes (Pezeshki, 2001). Na ausência de oxigênio, há uma substituição dos organismos aeróbios típicos por organismos anaeróbios que utilizam o nitrato, manganês, ferro e sulfato como aceptores de elétrons para manter sua respiração e, conseqüentemente causam desnitrificação e redução desses constituintes, contribuindo para o acúmulo de compostos tóxicos, produtos do metabolismo anaeróbio (Ponnamperuma, 1984; Kozłowski, 1997; Camargo et al., 1999; Pezeshki e DeLaune, 2012). Como consequência, há uma queda no potencial de oxidação-redução (Eh) do solo (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki e DeLaune, 1998; Pezeshki, 2001).

O Eh fornece informações referentes a condição de vários componentes do solo (Pezeshki, 2001) sendo, portanto, influenciado pelas características físico-químicas destes (Neue et al., 1997). No entanto, a relação entre o Eh do solo e os processos fisiológicos de plantas ainda é pouco compreendido, em virtude da falta de quantificação desta variável em muitos estudos (Pezeshki e DeLaune, 2012). Assim, o conhecimento sobre o Eh do solo em florestas ripárias pode auxiliar na compreensão da ocupação por diferentes espécies vegetais (Dwire et al., 2006).

Baixos valores de Eh têm implicações críticas para o funcionamento de plantas em áreas sujeitas ao alagamento (Pezeshki, 2001), podendo interferir nas trocas gasosas (Rogge et al. 1998; Olivella et al., 2000; Pezeshki, 2001; Davanso et al., 2002; Kozłowski, 2002; Kozłowski e Pallardy, 2002; Lavinsky et al., 2007), na partição de fotoassimilados, no balanço hormonal (Pezeshki, 2001), na nutrição mineral (Kozłowski, 2002; Alaoui-Sossé et al., 2005), no crescimento (Andrade et al., 1999; Mielke et al., 2003; Medri et al., 2007; Carvalho et al., 2008; Maurenza et al., 2009; Santos et al., 2012; Lira et al., 2013) e na produção de biomassa (Pezeshki, 2001). A partir dessas respostas, é possível classificar as espécies como tolerantes ou intolerantes ao alagamento (Armstrong et al., 1994).

Muitas espécies tolerantes formam raízes adventícias, aerênquima e desenvolvem lenticelas hipertrofiadas como estratégia para melhorar as trocas gasosas, contribuindo assim, para um melhor ajuste fisiológico para a condição de alagamento (Kozłowski, 1997; Pezeshki e DeLaune, 1998), favorecendo uma baixa plasticidade fenotípica entre plantas alagadas e não alagadas. Os estudos ecofisiológicos com espécies nativas possibilitam o entendimento das estratégias de ocupação e sobrevivência dessas espécies no ambiente, permitindo a prática da conservação e ou manejo de fragmentos florestais (Lobo e Joly, 2000). Além disso, conhecer

as relações das espécies vegetais com os diferentes solos, presentes em bacias hidrográficas, pode contribuir com a tomada de decisão em ações de restauração florestal.

*Schinus terebinthifolius* Raddi, popularmente conhecida como aroeira-vermelha, é uma espécie arbórea que pertence a família Anacardiaceae, originária da América do Sul, nativa do Brasil, Paraguai, Uruguai e leste da Argentina (Lorenzi, 2002). É amplamente distribuída no território brasileiro em domínios fitogeográficos do Cerrado e da Floresta Atlântica, estando associada à floresta ripária, floresta estacional semidecidual, floresta ombrófila, manguezal e restinga (Silva-Luz e Pirani, 2015). É uma espécie considerada tolerante ao alagamento e indicada para restauração de florestas ripárias (Mielke et al., 2005a). Além disso, é uma espécie pioneira, com rápido crescimento e seus frutos atraem a avifauna (Lorenzi, 2002). Em muitas áreas da região subtropical *S. terebinthifolius* foi introduzida como ornamental e, nos Estados Unidos, principalmente na Flórida, tornou-se uma das espécies invasoras mais difundidas (Ewel et al., 1982; Ferriter, 1997).

*Inga subnuda* Salzm. ex Benth. subsp. *subnuda* é uma espécie arbórea pertencente a família Leguminosae. É uma espécie endêmica do Brasil com ocorrência registrada nas regiões nordeste e sudeste, em domínios fitogeográficos da Floresta Atlântica (Garcia e Fernandes, 2015). É encontrada com frequência em áreas de restinga (Zamith e Scarano, 2004; Silva et al., 2016) e em Floresta Ombrófila (Ferraz e Rodal, 2006; Garcia e Fernandes, 2015), associada tanto a áreas sujeitas ao alagamento (floresta ripária) quanto em florestas não inundáveis (Rolim et al., 2006; Silva et al., 2012; Garcia e Fernandes, 2015, Peterle et al., 2015). É uma espécie pioneira, com rápido crescimento (Matos e Landim, 2016), além de atrair a avifauna (Piratelli, 1993).

Considerando a necessidade de estudos sobre as interações entre as características físico-químicas de solos e a plasticidade fisiológica de plantas submetidas ao alagamento do solo, além da importância de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* para restauração de florestas ripárias, o objetivo desse estudo foi avaliar as respostas fisiológicas dessas espécies quando submetidas ao alagamento em solos predominantes ao longo de uma bacia hidrográfica inserida na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil. As hipóteses testadas foram: a) espécies diferentes podem influenciar de diferentes formas as características físico-químicas dos solos em condições de alagamento; e b) as características físico-químicas de diferentes solos alagados afetam de forma diferencial a plasticidade fisiológica das duas espécies estudadas.

## Material e métodos

### Solos

A Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA) (Figura 1) está localizada na região Sul da Bahia, Brasil, abrangendo uma área de 1.575 km<sup>2</sup> e é parte integrante da Bacia do Atlântico Leste. Limita-se a Norte e a Oeste pela Bacia do Rio de Contas, a Sul pela Bacia do Rio Cachoeira e a Leste pelo Oceano Atlântico e engloba áreas dos municípios de Almadina, Coaraci, Ibicaraí, Barro Preto, Itajuípe, Itabuna, Ilhéus e Uruçuca (Franco et al., 2011).

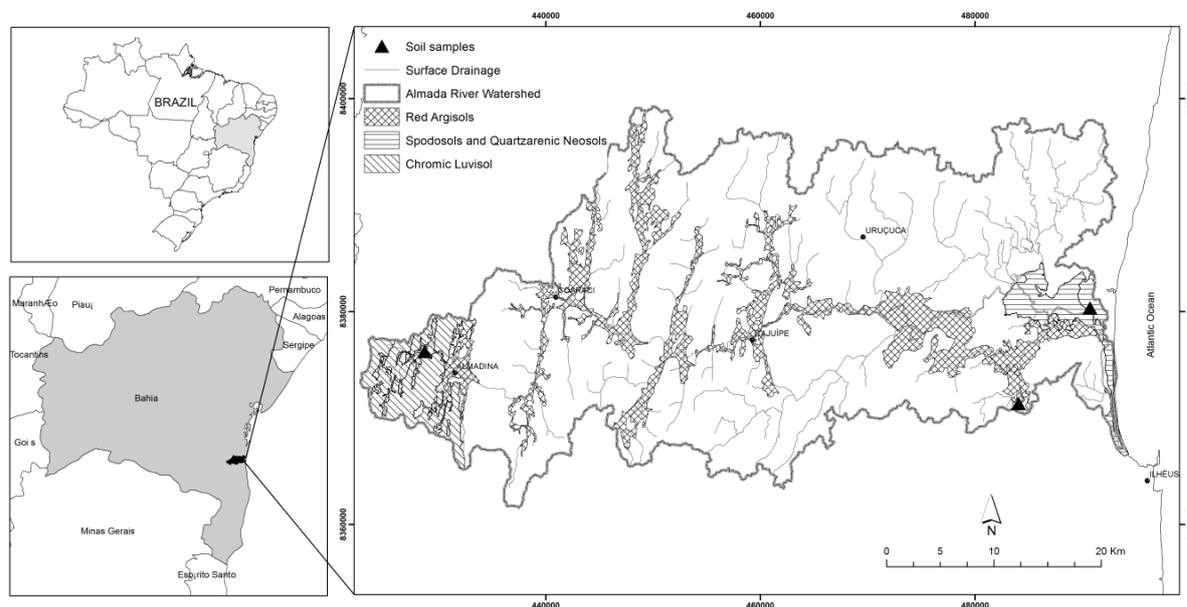


Figura 1. Mapa de solos da Bacia Hidrográfica do Rio Almada mostrando os pontos de coleta para os três solos.

A BHRA é constituída por uma diversidade de solos que, em termos de primeiro nível categórico, em ordem decrescente de expressão territorial são: Argissolos (48.73%), Latossolo (31.24%) Luvisolo (8.56%), Cambissolos (7.79%), Espodossolos (1.86%), Neossolos (0.8%), Organossolos (0.67%) e Gleissolos (0.35%) (Franco et al., 2011).

Os solos foram escolhidos devido a sua importância ou representatividade no contexto da BHRA, sendo eles: Luvisolo, Argissolo e Espodossolo. O Luvisolo e o Espodossolo foram utilizados por estarem associados a áreas com alta fragilidade ambiental, sendo solos representativos da área da nascente (oeste da bacia) e próximo a foz (leste da bacia),

respectivamente (Franco, 2011). Já o Argissolo foi escolhido por ser o solo com maior expressão territorial, representando 48,73% da bacia (Franco, 2011).

Os Luvisolos apresentam horizonte diagnóstico B textural com presença de argila de atividade alta, saturação por bases alta, imediatamente abaixo de horizonte A ou E, além de pedregosidade na parte superficial e pH moderadamente ácido (Embrapa, 2006). A maior parte dos Luvisolos da BHRA está localizado a oeste da bacia, onde a precipitação é menor e conseqüentemente menor a lixiviação, favorecendo altos valores de soma de bases e pouca profundidade (Franco, 2011). Além disso, o Luvisolo da área de estudo tem características eutróficas, possivelmente associada ao enriquecimento de nutrientes, principalmente fósforo, da área que é fortemente influenciada pela pecuária.

Os Argissolos possuem horizonte diagnóstico B textural apresentando argila de atividade baixa, saturação de bases baixa e com pH que varia de moderado a fortemente ácido (Embrapa, 2006). O Argissolo vermelho da área de estudo tem características eutróficas que pode estar associado à sua localização que favorece sua fertilidade natural. Ao longo da BHRA, os Argissolos vermelhos estão associados a meia encosta e fundos de vale que são áreas propensas ao alagamento e a deposição de partículas de solo removidas pelo processo de erosão das áreas mais elevadas (Figura 1). Os Espodosolos apresentam horizonte diagnóstico B espódico, caracterizado pelo processo de podzolização com eluviação de compostos de alumínio com ou sem ferro em presença de húmus ácido e conseqüente acumulação iluvial desses constituintes. São solos com pH que varia de moderado a fortemente ácido e que, em geral, são muito pobres em fertilidade, estando associados à ambientes de restingas (Embrapa, 2006).

## Material vegetal

As mudas das duas espécies foram produzidas no viveiro do Instituto Floresta Viva em Serra Grande, Uruçuca, Bahia, por meio de semeadura direta em tubete contendo substrato 100% HSFlorestal. Após germinação as mudas foram transferidas para o viveiro da Universidade Estadual de Santa Cruz onde foram transplantadas para sacos plásticos com 1L de capacidade contendo os três diferentes solos coletados ao longo da BHRA. Durante o transplante, o substrato aderido as raízes das plantas foi mantido correspondendo a cerca de 20% da capacidade total do saco plástico. As mudas passaram por um período de aclimação de 60 dias durante o qual foram realizadas duas adubações com intervalos de sete dias. Foram

utilizados por muda  $0.10 \text{ g dm}^{-3}$  de MAP purificado,  $0.03 \text{ g dm}^{-3}$  de KCl vermelho e  $0.07 \text{ g dm}^{-3}$  de uréia diluídos em 50 mL de água como fontes de fósforo, potássio e nitrogênio, respectivamente. Passado o período de aclimação, metade das plantas foram alagadas com água atingindo 2 cm acima do solo. Para o alagamento, as mudas, em sacos plásticos, foram colocadas em tubos de pvc com 100 mm de diâmetro com tampa na parte inferior. As mudas controle foram irrigadas diariamente durante os 42 dias de experimento. Os experimentos foram montados individualmente para cada espécie em esquema fatorial  $3 \times 2$ , com três tipos de solo, duas condições de água no solo e 9 repetições por tratamento, totalizando 54 mudas por espécie.

### Características físico-químicas dos solos

Durante o período de alagamento foram registrados semanalmente o potencial de oxidação-redução do solo (*Eh*) em todas as mudas alagadas utilizando um medidor modelo 8651 (AZ Instrument Corp., Taichung, Taiwan). As medidas foram feitas inicialmente em intervalos de 4 dias até o 17º dia, posteriormente passaram a ser realizadas semanalmente. Foram também realizadas análises químicas e físicas nas amostras de solo coletadas no local e ao final do experimento no solo das mudas controle e alagado para avaliar possíveis alterações em relação a amostra original e entre as diferentes condições do solo.

### Trocas gasosas foliares

Medidas de taxa fotossintética líquida (*A*) e condutância estomática (*gs*) foram realizadas a partir do primeiro dia de experimento, logo após o alagamento, por meio de um analisador de gases por infravermelho, modelo LI6400 (Li-Cor Bioscience, Lincoln, NE, USA) ajustada a um fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , temperatura de  $28^\circ\text{C}$ , e umidade relativa entre 60 e 65% e utilizando concentração ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $\pm 390$  ppm). Inicialmente as medidas foram realizadas em intervalos de 4 dias até o 17º dia, depois passaram a ser realizadas semanalmente, sempre entre 6 e 12 h em um folíolo de uma folha madura e completamente expandida, em cinco mudas por tratamento.

## Avaliações do crescimento

As avaliações do crescimento foram realizadas no tempo inicial, ao longo e ao final do período experimental. No início do experimento, 9 mudas de cada tipo de solo foram destruídas para análise de crescimento no tempo inicial. Os parâmetros avaliados ao longo do período experimental foram: diâmetro e altura do caule, número de folhas, área foliar total (*LA*), massa seca de folhas (*LDM*), caules (*SDM*), raízes (*RDM*) e total (*TDM*). A *LA* foi estimada através de um medidor automático de área foliar LI-3000 (Li-Cor Bioscience, Lincoln, NE, USA). Para determinação da massa seca, as plantas foram separadas em raízes, caules e folhas e as amostras colocadas para secar em estufa de ventilação forçada a 60°C até massa constante. Após esse período, as amostras foram mensuradas em balança de precisão. A partir dos dados de massa seca e *LA* foram calculadas segundo Hunt (2017):

- a) razão de massa seca de raízes

$$RMR = \frac{RDM}{TDM}$$

- b) razão de massa seca de caules

$$SMR = \frac{SDM}{TDM}$$

- c) razão de massa seca de folhas

$$LMR = \frac{LDM}{TDM}$$

- d) razão de massa seca de folhas

$$LAR = \frac{LA}{TDM}$$

- e) taxa de crescimento relativo em biomassa

$$RGR = \frac{\ln TDM_2 - \ln TDM_1}{t_2 - t_1}$$

- f) taxa assimilatória líquida

$$NAR = \frac{\ln TDM_2 - \ln TDM_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{t_2 - t_1}$$

## Plasticidade Fenotípica

Para o cálculo da plasticidade fenotípica foi utilizado o índice de plasticidade de distâncias relativas (*RDPI*) de acordo com Valladares et al. (2006). Esse índice, que varia de 0 (não plástico) a 1 (plasticidade máxima), foi calculado com base na distância fenotípica entre mudas sob diferentes condições (alagado e controle), para cada tipo de solo e para cada espécie. Dessa forma, foi obtido um *RDPI* para cada solo, e, portanto, três valores de *RDPI* por variável medida ao final do experimento, sendo elas: altura, diâmetro, *A*, *gs*, *RGR*, *NAR*, *RMR*, *SMR*, *LMR* e *LAR*. Para cálculo do *RDPI* utilizou-se da seguinte fórmula:

$$RDPI = \sum \frac{d_{ij} \rightarrow i'j'}{xi'j' + x_{ij}} \cdot \frac{1}{n}$$

onde *i* refere-se ao tratamento, *j* refere-se a repetição, *x* refere-se a variável e *n* referem-se ao número de distâncias. Para  $d_{ij} \rightarrow i'j'$ , foram calculadas as distâncias entre todos os pares de indivíduos pertencentes a tratamentos diferentes ( $i \neq i'$ ) com o valor absoluto obtido a partir da diferença ( $x_{i'j'} - x_{ij}$ ). Posteriormente, obteve-se as distâncias relativas dividindo essa diferença pela soma ( $x_{i'j'} + x_{ij}$ ). Finalmente, dividiu-se as distâncias relativas pelo número de distâncias para obter a média que é o valor final do *RDPI*.

## Delineamento experimental e análise de dados

O experimento foi montado em delineamento inteiramente casualizado com duas condições de água no solo (alagado e controle), três tipos de solos e 9 repetições por tratamento (exceto para trocas gasosas que o número de repetição foi 5 por tratamento). Os dados de crescimento obtidos ao final do experimento (*RGR*, *NAR*, *RMR*, *SMR*, *LMR* e *LAR*), os valores de *RDPI* e os dados de trocas gasosas em cada tempo (*A* e *gs*) foram submetidos ao teste F da análise de variância (ANOVA two-way). A comparação entre as espécies também foi realizada através da análise de variância. Já as variáveis de crescimento obtidas ao longo do tempo (diâmetro e altura) foram submetidas ao teste F da análise de variância em esquema de parcelas subdivididas no tempo. Nas parcelas foram testados os tratamentos e nas subparcelas os solos e os tempos. As médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de significância e para as médias dos tempos foram ajustados modelos de regressão linear. Todos os dados atenderam aos pressupostos da análise de variância.

## Resultados

O  $Eh$  variou em função dos diferentes tipos de solos testados ao longo de 42 dias de experimento tanto para *S. terebinthifolius* quanto para *I. subnuda*. Os valores de  $Eh$  do Luvisol e do Argissol chegaram a -200 mV, apresentando reduções significativas em relação ao Espodosol ao longo do experimento, tanto para *S. terebinthifolius* como para *I. subnuda* (Figura 2). Quando comparadas as espécies, foi observada diferença significativa para o  $Eh$  apenas no tempo inicial onde os valores foram mais negativos nos três solos para *I. subnuda* (Tabela 1).

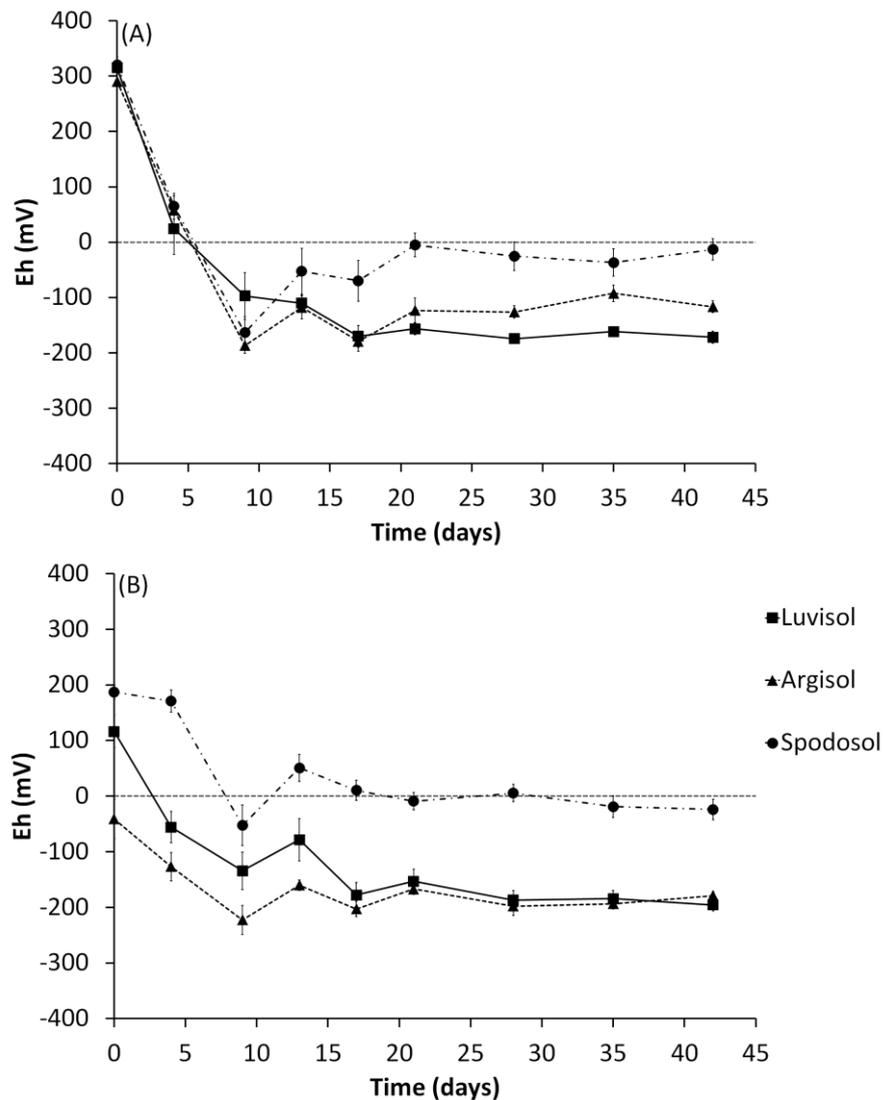


Figura 2. Efeitos do alagamento sobre o potencial de oxidação-redução (*Eh*) de três diferentes solos da BHRA para mudas de *Schinus terebinthifolius* (A) e *Inga subnuda* (B) durante 42 dias de experimento. A média e o erro são referentes a um total de 9 repetições.

Tabela 1. Potencial de oxidação-redução em três solos para *Schinus terebinthifolius* (*St*) e *Inga subnuda* (*Im*) no início, 9 dias após início e no final do experimento (42 dias). A média e o erro padrão são referentes a um total de 9 repetições. A comparação entre as espécies e para os diferentes solos em cada tempo foi realizada através de uma ANOVA two-way. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. Letras maiúsculas (colunas) representam comparação entre as espécies para cada tempo e letras minúsculas (linhas) representam comparações entre os diferentes solos para cada espécie e em cada tempo.

Tempo	Espécie	Luvisolo	Argissolo	Espodossolo
0	<i>St</i>	315 ± 6 Aa	290 ± 6 Aa	320 ± 15 Aa
	<i>Im</i>	116 ± 29 Ba	-40 ± 35 Bb	187 ± 12 Ba
9	<i>St</i>	-97 ± 42 Aa	-187 ± 14 Aa	-163 ± 29 Aa
	<i>Im</i>	-134 ± 37 Aab	-222 ± 26 Ab	-52 ± 37 Aa
42	<i>St</i>	-171 ± 10 Ab	-116 ± 10 Ab	-13 ± 19 Aa
	<i>Im</i>	-195 ± 10 Ab	-178 ± 7 Ab	-24 ± 18 Aa

As concentrações de Mn, Fe e Zn aumentaram para os três solos quando em condição de alagamento, exceto para Mn e Zn em Argissolo alagado com plantas de *S. terebinthifolius*. Já a concentração de S diminuiu nos três solos (Tabela 2). Quanto ao aspecto, foi observada uma mudança de coloração nos três solos para um tom mais escuro na condição de alagamento. Os valores de pH e de *Ec* dos três solos aumentaram após o alagamento, exceto para *Ec* com plantas de *S. terebinthifolius* (Tabela 2).

Tabela 2. Variação das características químicas e físicas dos três diferentes solos utilizados no experimento antes do plantio das mudas (BP), aos 42 dias após o plantio sem alagamento (NF) e com alagamento (F). Para NF e F a proporção solo:substrato foi de aproximadamente 8:2 para as duas espécies (*St* - *Schinus terebinthifolius*; *Im* - *Inga marginata*). Abreviações: OM - Matéria Orgânica (dag Kg<sup>-1</sup>); T - Capacidade de Troca Catiônica a pH 7.0 (cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>); SB - Soma de Bases Trocáveis (cmol<sub>c</sub> dm<sup>-3</sup>); Ec - condutividade elétrica (μs cm<sup>-1</sup>).

Variável	Espécie	Luvissolo			Argissolo			Espodossolo		
		BP	NF	F	BP	NF	F	BP	NF	F
OM	<i>St</i>	1.88	2.26	2.13	2.13	2.64	2.51	2.51	1.51	1.76
	<i>Im</i>		2.51	3.14		2.51	2.64		1.63	1.63
T	<i>St</i>	20.21	21.12	18.89	6.21	7.72	6.54	5.31	3.97	5.24
	<i>Im</i>		21.56	23.16		7.73	7.24		4.53	4.38
SB	<i>St</i>	18.41	18.32	17.09	3.61	3.42	3.04	1.81	1.37	1.94
	<i>Im</i>		18.96	20.56		3.43	4.14		1.43	1.88
P	<i>St</i>	80.2	120.2	65.8	1.5	18.4	10.8	0.0	9.0	32.4
	<i>Im</i>		35.0	35.0		17.3	7.7		6.1	18.5
K	<i>St</i>	41	40	36	27	14	25	15	7	12
	<i>Im</i>		35.0	35.0		17.3	7.7		6.1	15.0
S	<i>St</i>	14.1	13.9	2.9	21.1	44.7	20.0	21.8	18.1	13.9
	<i>Im</i>		18.7	4.6		24.0	13.4		13.9	13.5
Mn	<i>St</i>	62.8	133.3	297.7	10.4	13.8	12.0	4.5	2.9	4.4
	<i>Im</i>		166.5	371.8		9.8	16.6		2.3	4.8
Fe	<i>St</i>	58.1	118.5	310.9	66.0	123.9	162.4	13.4	20.2	46.1
	<i>Im</i>		142.7	301.5		113.5	400.2		22.5	52.0
Zn	<i>St</i>	3.81	5.97	6.52	4.34	3.05	2.22	1.30	1.35	1.55
	<i>Im</i>		6.02	8.26		2.56	2.97		0.95	1.47
pH H <sub>2</sub> O	<i>St</i>	6.44	6.22	6.86	4.8	4.86	5.18	4.52	4.44	4.70
	<i>Im</i>		6.12	6.65		5.12	5.57		4.25	5.44
Ec	<i>St</i>	113	74	100	228	131	95	106	62	75
	<i>Im</i>		94	108		80	112		60	64

Todas as plantas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* sobreviveram aos 42 dias de experimento, porém as plantas alagadas apresentaram sinais de clorose e epinastia. Além disso, plantas alagadas de *S. terebinthifolius* também apresentaram abscisão foliar e plantas alagadas de *I. subnuda* apresentaram retardo na formação de novas folhas. Lenticelas hipertrofiadas foram observadas 7 dias após início do experimento e a formação de raízes adventícias, intumescimento e fissuras na base do caule iniciou-se 28 dias após início do experimento nas mudas alagadas de ambas as espécies.

Tanto  $A$  como  $g_s$  foram mais afetadas pelo alagamento do que pelos diferentes tipos de solo. Os valores médios de  $A$  e  $g_s$  das plantas alagadas nos três diferentes solos diminuíram significativamente a partir do quarto dia do início do alagamento quando comparadas com as plantas não alagadas, para ambas as espécies. As plantas não alagadas nos diferentes solos não apresentaram diferenças significativas para  $A$  e  $g_s$ , para ambas as espécies. Já as plantas alagadas de *S. terebinthifolius* dos três solos diferiram entre si para  $A$  no quarto dia do início do alagamento, com os maiores valores apresentados pelas plantas em Argissolo e no décimo terceiro dia, com os maiores valores apresentados pelas plantas em Luvissolo e no décimo sétimo dia, com os menores valores sendo apresentados pelas plantas em Argissolo. Aos 21 dias do início do experimento, essa diferença entre as plantas alagadas não foi mais observada. Para  $g_s$ , a diferença entre as plantas alagadas foi observada apenas no quarto dia de alagamento, com os maiores valores apresentados pelas plantas em Argissolo. Após esse período, essa diferença entre as plantas alagadas não foi mais observada. As plantas alagadas de *I. subnuda* diferiram entre si para  $A$  do nono ao décimo sétimo dia do início do experimento com os menores valores apresentados pelas plantas crescendo em Espodossolo. As plantas alagadas não diferiram quanto aos valores médios de  $g_s$  nos diferentes solos (Figura 3).

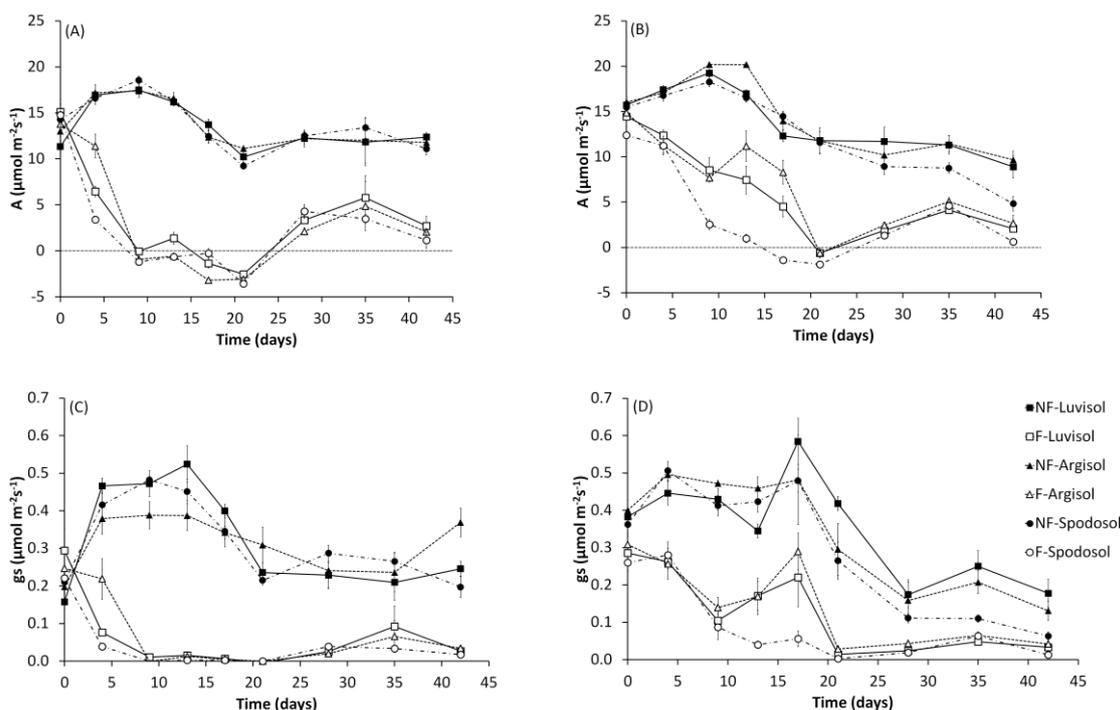


Figura 3. Efeitos do alagamento em três diferentes tipos de solo sobre a taxa fotossintética líquida (A) e a condutância estomática ( $gs$ ) em plantas jovens não alagadas (NF) e alagadas (F) de *Schinus terebinthifolius* (A e C) e *Inga subnuda* (B e D) durante 42 dias. A média e o erro padrão são referentes a um total de 9 repetições ( $n = 9$ ).

O crescimento em altura não diferiu entre as plantas alagadas e não alagadas para mudas de *S. terebinthifolius* em Argissolo. Já para Luvisolo e Espodossolo, as plantas alagadas foram negativamente afetadas em relação ao não-alagado, 28 e 21 dias após início do experimento, respectivamente. As plantas alagadas em Luvisolo apresentaram menor crescimento em altura quando comparadas com as plantas alagadas em Argissolo e Espodossolo. Já para as plantas que não foram alagadas, observou-se diferença significativa em altura para os três solos, sendo os maiores valores apresentados pelas plantas do Espodossolo, seguidas pelo Argissolo e Luvisolo (Figura 4A). Esses resultados indicam que o solo tem efeito significativo no crescimento em altura das plantas de *S. terebinthifolius*.

O crescimento em altura das plantas alagadas de *I. subnuda* em Luvisolo manteve-se abaixo das plantas não alagadas ao longo de todo experimento. Já para as plantas crescendo em Argissolo e Espodossolo, não houve diferença significativa entre os tratamentos alagado e não-alagado. O menor crescimento em altura das plantas alagadas no Luvisolo também foi significativo quando comparadas com as plantas alagadas em Argissolo e Espodossolo. O

contrário foi observado quando comparadas as plantas não alagadas, sendo as plantas crescendo em Luvisolo as que apresentaram maior crescimento em altura em relação as plantas não alagadas em Argissolo e Espodosolo (Figura 4B).

Os valores médios do diâmetro do caule das plantas alagadas de *S. terebinthifolius* também foram significativamente menores em relação as plantas não alagadas aos 7 dias e 21 dias após início do experimento para Luvisolo e Argissolo, respectivamente, e ao longo de todo o experimento para as plantas crescendo em Espodosolo. As plantas alagadas não diferiram entre si em relação ao diâmetro. Quando comparadas as plantas não alagadas nos diferentes solos, as plantas crescendo em Espodosolo apresentaram maior diâmetro em relação as plantas crescendo em Luvisolo e Argissolo (Figura 4C). Para as plantas alagadas de *I. subnuda* o diâmetro do caule também foi significativamente menor em relação as plantas não alagadas para os três solos (Figura 4D).

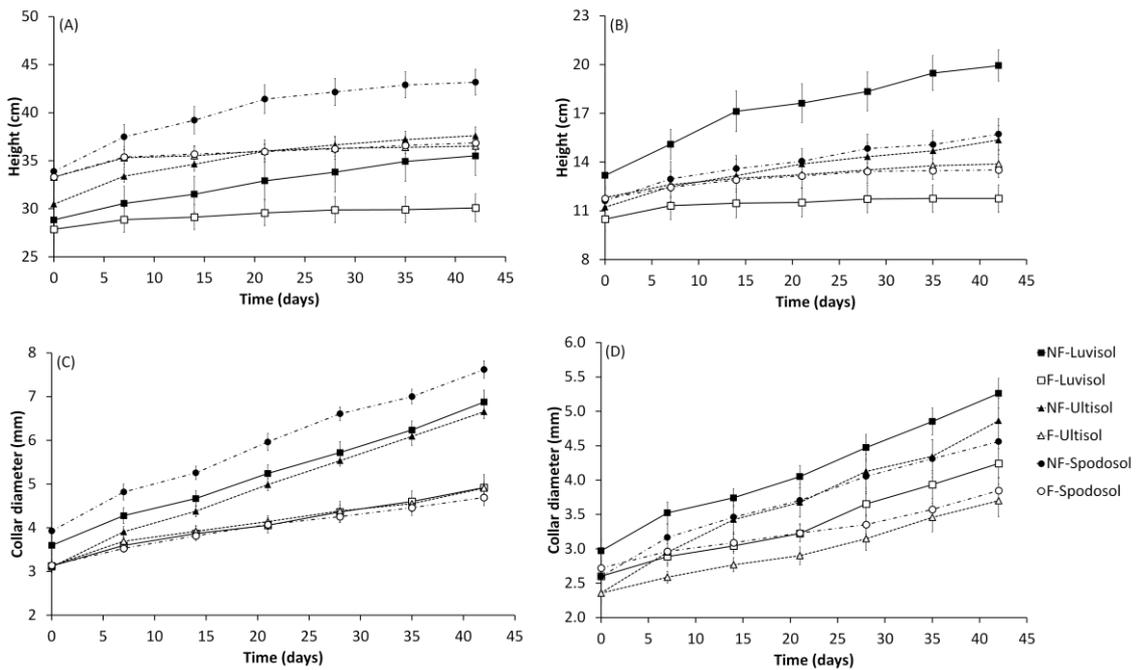


Figura 4. Efeitos do alagamento em três diferentes tipos de solo sobre a altura e o diâmetro do caule em plantas jovens não alagadas (NF) e alagadas (F) de *Schinus terebinthifolius* (A e C) e *Inga subnuda* (B e D) durante 42 dias. A média e o erro padrão são referentes a um total de 9 repetições (n = 9).

A *RGR* e a *NAR* apresentaram decréscimos significativos nas plantas alagadas em relação as plantas não alagadas nos três solos, para ambas as espécies. Para *S. terebinthifolius* a *RGR* foi observada diferença significativa entre as plantas não alagadas com os menores valores apresentados pelas plantas em Luvissole. Já para *I. subnuda*, os menores valores de *RGR* foram observados nas plantas em Espodossolo independente da condição de água no solo. Além disso, a *NAR* de *S. terebinthifolius* também foi menor nas plantas em Luvissole, independente da condição de água do solo (Figura 5). A *RMR* foi negativamente afetada pelo alagamento para as duas espécies (Figura 6A e 7A). A *SMR* não diferiu significativamente entre as plantas alagadas e não alagadas para *S. terebinthifolius* (Figura 6B), mas aumentou nas plantas alagadas em relação as plantas não alagadas para *I. subnuda* no Luvissole (Figura 7B). A *LMR* foi maior nas plantas alagadas em relação as plantas não alagadas para ambas as espécies (Figuras 6C e 7C), exceto para as plantas de *I. subnuda* no Espodossolo, onde não foi observado diferença significativa entre os tratamentos alagado e não-alagado. Para *S. terebinthifolius*, a *LAR* foi maior nas plantas alagadas em relação as plantas não alagadas (Figura 6D). Já para *I. subnuda* não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos (Figura 7D). Os diferentes tipos de solo não apresentaram efeito significativo para nenhuma das razões avaliadas (Figuras 6 e 7).

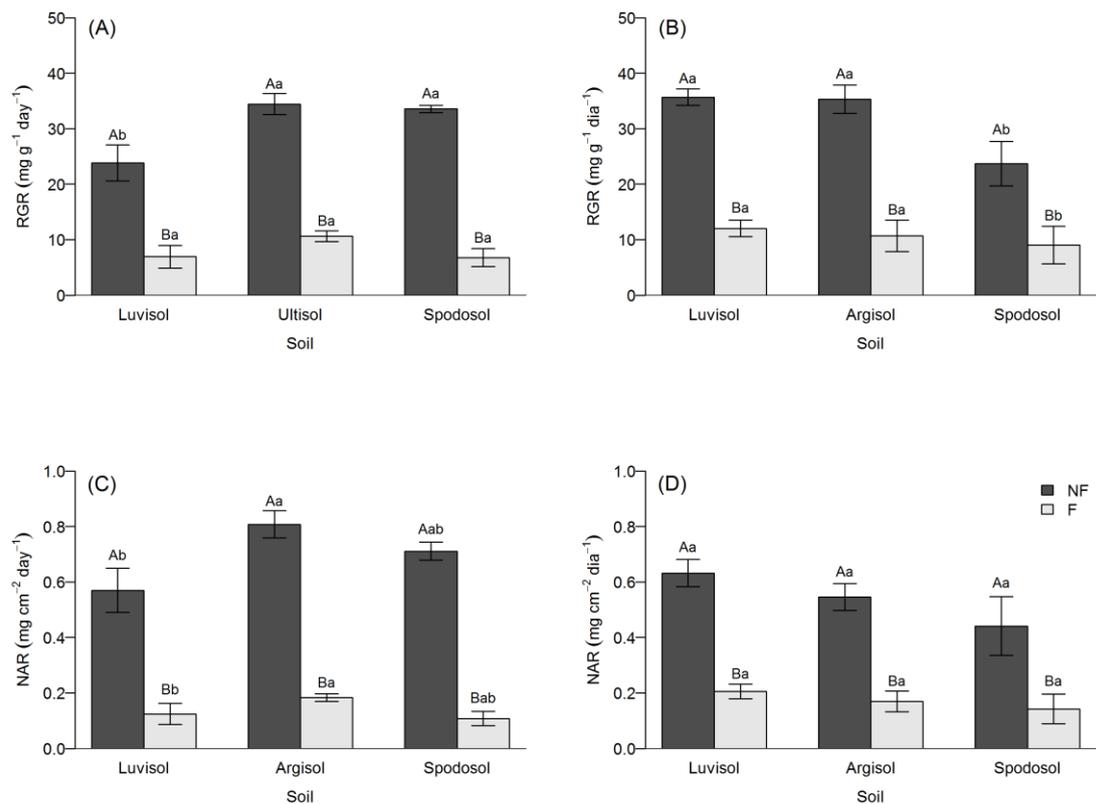


Figura 5. Efeitos do alagamento em três diferentes tipos de solo sobre a taxa de crescimento relativo (*RGR*) e taxa assimilatória líquida (*NAR*) em plantas jovens não alagadas (*NF*) e alagadas (*F*) de *Schinus terebinthifolius* (A e C) e *Inga subnuda* (B e D) durante 42 dias. A média e o erro padrão são referentes a um total de 9 repetições ( $n = 9$ ).

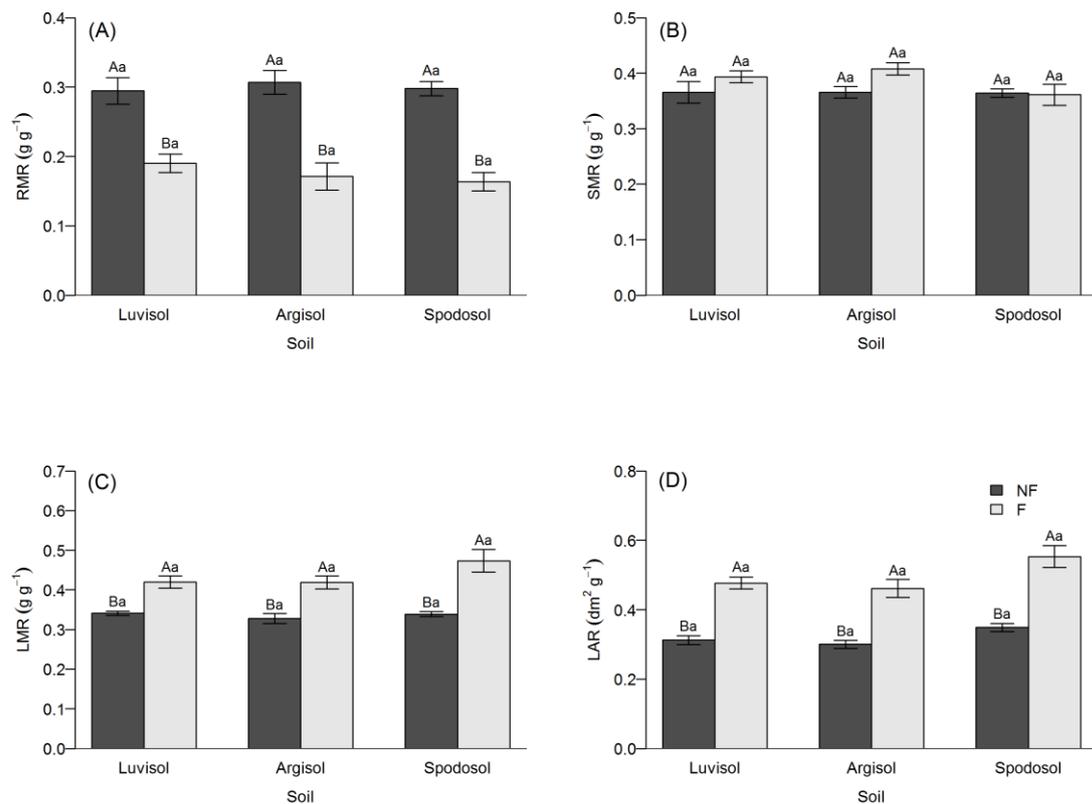


Figura 6. Efeitos do alagamento em três diferentes tipos de solo sobre a Razão de Massa de Raiz (RMR) (A), Razão de Massa de Caule (RMC) (B), Razão de Massa de Folha (RMF) (C) e Razão de Área Foliar (RAF) (D) em plantas jovens não alagadas (NF) e alagadas (F) de *Schinus terebinthifolius* após 42 dias de experimento. A média e o erro padrão são referentes a um total de 9 repetições (n = 9).

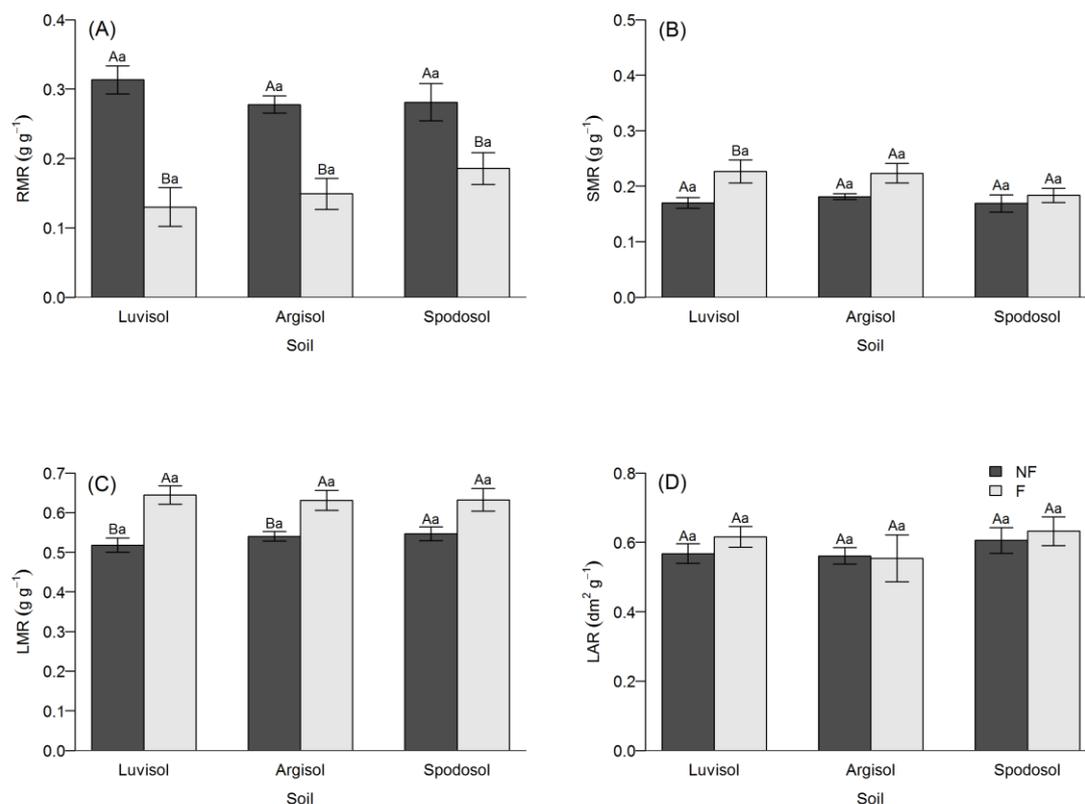


Figura 7. Efeitos do alagamento em três diferentes tipos de solo sobre a Razão de Massa de Raiz (*RMR*) (A), Razão de Massa de Caule (*RMC*) (B), Razão de Massa de Folha (*RMF*) (C) e Razão de Área Foliar (*RAF*) (D) em plantas jovens não alagadas (*NF*) e alagadas (*F*) de *Inga subnuda* após 42 dias de experimento. A média e o erro padrão são referentes a um total de 9 repetições ( $n = 9$ ).

De modo geral, a plasticidade fenotípica, expressa pelo *RDPI* para as plantas alagadas e não alagadas, foi mais acentuada para *A*, *gs*, *RGR* e *NAR*, e menos acentuada para altura, diâmetro, *SMR*, *LMR* e *LAR* (Tabela 3). Para *S. terebinthifolius*, os maiores valores de *RDPI* foram observados nas plantas crescidas em Espodosolo quando comparadas com as plantas crescidas em Luvisolo e Argissolo para o diâmetro, *RGR*, *NAR* e *LMR*. O *RDPI* não diferiu significativamente entre os solos para altura, *A*, *gs*, *RMR*, *SMR* e *LAR*. Para as plantas de *I. subnuda* os maiores valores de *RDPI* foram observados nas plantas crescidas em Luvisolo para altura, *RMR*, *SMR* e *LMR*. As plantas crescidas em Espodosolo apresentaram maiores valores de *RDPI* para *RGR* e *NAR*. Para o Argissolo, os maiores e menores valores de *RDPI* foram verificados para *LAR* e *gs*, respectivamente. O *RDPI* não diferiu significativamente entre os

solos para *A*. Quando comparadas as espécies, *S. terebinthifolius* apresentou maior plasticidade fenotípica para *gs*, *RGR* e *NAR* em todos os solos, para diâmetro no Luvissole, para *LMR* no Argissolo e Espodossolo e para *LAR* no Luvissole e Espodossolo. Já *I. subnuda* foi mais plástica para altura e *SMR* em todos os solos e para *RMR* em Luvissole. Os valores médios da plasticidade fenotípica para *A* não apresentaram diferenças de plasticidade entre as espécies para os diferentes solos.

Tabela 3. Índice de plasticidade fenotípica (*RDPI*) entre o não-alagado e o alagado para plantas jovens de *Schinus terebinthifolius* (*St*) e *Inga subnuda* (*Im*) em diferentes solos após 42 dias de experimento. A comparação entre as espécies e para os diferentes solos em cada tempo foi realizada através de uma ANOVA two-way. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. Letras maiúsculas (colunas) representam comparação entre as espécies para cada tempo e letras minúsculas (linhas) representam comparações entre os diferentes solos para cada espécie e em cada tempo.

Variável	Espécie	Solo		
		Luvissole	Argissolo	Espodossolo
Altura	<i>St</i>	0.11 Ba	0.05 Ba	0.08 Aa
	<i>Im</i>	0.26 Aa	0.10 Ab	0.10 Ab
Diâmetro	<i>St</i>	0.17 Ab	0.15 Ab	0.24 Aa
	<i>Im</i>	0.12 Bc	0.16 Ab	0.24 Aa
<i>A</i>	<i>St</i>	0.48 Aa	0.54 Aa	0.59 Aa
	<i>Im</i>	0.61 Aa	0.60 Aa	0.76 Aa
<i>gs</i>	<i>St</i>	0.81 Aa	0.83 Aa	0.85 Aa
	<i>Im</i>	0.64 Ba	0.48 Bb	0.65 Ba
<i>RGR</i>	<i>St</i>	0.61 Ab	0.53 Ab	0.67Aa
	<i>Im</i>	0.51 Bb	0.53 Bb	0.57 Ba
<i>NAR</i>	<i>St</i>	0.66 Ab	0.62 Ab	0.73 Aa
	<i>Im</i>	0.52 Bb	0.52 Bb	0.60 Ba
<i>RMR</i>	<i>St</i>	0.23 Ba	0.30 Aa	0.30 Aa
	<i>Im</i>	0.46 Aa	0.33 Ab	0.27 Ab
<i>SMR</i>	<i>St</i>	0.08 Ba	0.06 Ba	0.06 Ba
	<i>Im</i>	0.19 Aa	0.10 Ab	0.12 Ab
<i>LMR</i>	<i>St</i>	0.11 Ab	0.13 Ab	0.17 Aa
	<i>Im</i>	0.11 Aa	0.08 Bb	0.09 Bab
<i>LAR</i>	<i>St</i>	0.21 Aa	0.21 Aa	0.22 Aa
	<i>Im</i>	0.08 Bb	0.16 Aa	0.11 Bab

## Discussão

As condições mais reduzidas observadas no Luvissole e Argissolo quando em comparação ao Espodossolo, para ambas as espécies, podem ser explicadas pela maior quantidade de matéria orgânica (*OM*) desses solos quando em condição de alagamento, já que o teor de *OM* torna o ambiente mais suscetível à redução (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki e DeLaune, 1998; Delaune et al., 1990; Kashem e Singh, 2001). Além disso, a maior concentração de Mn e Fe nesses solos quando em comparação a concentração desses nutrientes em Espodossolo também desempenha papel fundamental no processo de redução. O Mn e o Fe estão relacionados com a capacidade de redução de solos alagados, pois são utilizados como aceptores de elétrons para manter a respiração dos microrganismos ao decompor a *OM*, na ausência de O<sub>2</sub> (Pezeshki e DeLaune, 2012). Durante a respiração anaeróbia a *OM* é oxidada e os componentes do solo são reduzidos (Ponnamperuma, 1972).

O aumento do pH dos três solos se deve as suas características ácidas. O alagamento do solo tende a aumentar o pH de solos ácido e a diminuir o pH de solos alcalinos (Ponnamperuma, 1972; Camargo et al., 1999). O aumento na concentração de Mn e Fe é comum em solos alagados e pode atingir níveis tóxicos para as plantas (Ponnamperuma, 1984; Camargo et al., 1999). Camargo et al. (1999) afirmam que a concentração de Zn diminui após alagamento do solo, entretanto esse padrão só foi observado para o Argissolo com plantas de *S. terebinthifolius*.

A diminuição da concentração de S nos três solos alagados é resultado da redução (Ponnamperuma, 1984). Já a mudança de coloração observada nos solos alagados é decorrente da redução do Fe<sup>3+</sup> para Fe<sup>2+</sup> (Ponnamperuma, 1984).

A formação de raízes adventícias e hipertrofia de lenticelas são características morfológicas importantes observadas em espécies tolerantes ao alagamento (Pereira e Kozlowski, 1977; Wenkert et al., 1981; Newsome et al., 1982; Tsukahara e Kozlowski, 1985; Topa e McLeod, 1986; Kozlowski, 2002; Mielke et al., 2003, Mielke et al., 2005a, 2005b). Tais características desenvolvidas por ambas as espécies quando em condição de alagamento tem por finalidade melhorar as trocas gasosas entre as plantas e o ambiente (Armstrong, 1980; Sauter, 2013).

O decréscimo na taxa fotossintética líquida observada nas mudas alagadas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* tem uma relação direta com o decréscimo na condutância estomática (Kozlowski, 1997; Kozlowski, 2002; Pezeshki e DeLaune, 2012) desencadeado pela redução do potencial de oxidação-redução do solo (Pezeshki e DeLaune, 1998; Pezeshki e

DeLaune, 2012). Essa redução pode ser considerada uma estratégia eficaz para reduzir a demanda metabólica durante períodos de estresse hídrico (Dalmagro et al., 2016).

O menor crescimento observado em plantas alagadas de ambas as espécies está relacionado com reduções na condutância estomática e conseqüentemente, na taxa fotossintética líquida. Reduções no crescimento são comuns em plantas submetidas ao alagamento (Kozłowski, 1984) e já foi relatada para outras espécies tropicais, mesmo as consideradas tolerantes (Andrade et al., 1999; Mielke et al., 2003; Medri et al., 2007; Carvalho et al., 2008; Maurenza et al., 2009; Santos et al., 2012; Lira et al., 2013). Medri et al. (2007) sugeriu que as espécies podem alocar menos recursos para crescimento e investir em alterações morfológicas para possibilitar a manutenção da respiração aeróbia para se aclimatar ao estresse por alagamento.

A menor *RMR* observada nas mudas alagadas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* ocorre devido a decréscimos na alocação de biomassa para raízes, podendo ainda, ser decorrente da mortalidade de raízes provocadas pelo alagamento. Nesse sentido, a formação de raízes adventícias após o alagamento, pode compensar fisiologicamente a perda de partes desse sistema radicular original (Kozłowski, 1997). Apesar da formação de raízes adventícias pelas plantas alagadas não ter sido suficiente para igualar a *RMR* com as plantas não alagadas, ainda assim, ela deve ser considerada uma característica importante no processo de aclimação das plantas a condição de alagamento. A maior *LMR* nas plantas alagadas em relação as plantas não alagadas, para ambas as espécies, pode estar relacionada com a abscisão foliar em plantas de *S. terebinthifolius* e a menor produção de folhas para plantas de *I. subnuda*. A mesma explicação pode ser dada para os maiores valores de *LAR* em plantas alagadas de *S. terebinthifolius*.

O *RDPI* é uma estimativa da plasticidade fenotípica com base nas distâncias fenotípicas entre indivíduos de uma dada espécie sob diferentes condições ambientais, permitindo assim, quantificar as mudanças fenotípicas induzidas pelo ambiente (Valladares et al., 2006). Para algumas variáveis, uma alta plasticidade fenotípica, expressa por altos valores de *RDPI*, representa efeitos positivos para o ajuste fisiológico de plantas, contudo, para outras variáveis, o melhor ajuste é representado por uma baixa plasticidade, ou seja, pela capacidade da planta em manter características semelhantes em ambientes variantes.

Para as variáveis estudadas (altura, diâmetro, *A*, *gs*, *RGR*, *NAR*, *RMR*, *SMR*, *LMR* e *LAR*), no que diz respeito ao alagamento do solo, quanto menor os valores de *RDPI*, mais favorável é para a planta, pois significa dizer que plantas crescendo em solos com diferentes características físico-químicas sob condições de alagamento, conseguem manter a plasticidade

fisiológica semelhantes as plantas não alagadas, contribuindo assim, para sua sobrevivência e desenvolvimento. Em contrapartida, se características morfológicas, tais como, formação de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas, fossem consideradas para a estimativa da plasticidade fenotípica, altos valores de *RDPI* seriam favoráveis para as espécies, pois as adaptações morfológicas favorecem a sobrevivência da espécie em condições de alagamento pela manutenção das características fisiológicas. Nesse sentido, a alta plasticidade fenotípica apresentada por plantas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* para *A*, *gs*, *RGR*, *NAR* e *RMR* indica que estas foram as variáveis mais afetadas pelo alagamento nos três solos. O *RDPI* sugere ainda que os efeitos do alagamento foram mais negativos para *gs*, *RGR* e *NAR* em plantas de *S. terebinthifolius* e para *RMR* em *I. subnuda*.

## **Conclusões**

As duas espécies pouco influenciam as características físico-químicas dos solos em condições de alagamento. Apesar da tendência inicial dos solos alagados com crescimento de *I. subnuda* serem mais reduzidos, a diferença observada ao longo do tempo no Eh nos diferentes solos mostrou-se mais relacionada às características intrínsecas de cada solo do que necessariamente a espécie vegetal que cresce nele.

As características físico-químicas dos três solos alagados afetam de forma diferencial a plasticidade fisiológica de plantas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* evidenciando que o alagamento foi mais limitante para o crescimento de *I. subnuda*. Entretanto, apesar das diminuições observadas na taxa fotossintética líquida, na condutância estomática e no crescimento de plantas de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda* quando em condição de alagamento, as alterações morfológicas apresentadas, bem como a taxa de 100% de sobrevivência das espécies, possibilitam classificá-las como tolerantes a períodos de alagamento de até 42 dias nos Luvisolos, Argissolos e Espodossolos da BHRA.

## **Agradecimentos**

Parte dessa pesquisa foi financiada pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Processo 561933/2010-3). Agradecemos a ONG Instituto Floresta Viva, pelo fornecimento das mudas utilizadas nessa pesquisa e ao professor Dr. Luciano Paganucci pela identificação da espécie de *Inga subnuda* Salzm. ex Benth. subsp.

*subnuda*. Laize Queiroz agradece a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia – FAPESB [LQA BOL0224/2014] pela bolsa de doutorado concedida e Marcelo S. Mielke agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq [MSM 306531/2015-1] pela bolsa de Produtividade em Pesquisa.

## Referências

- Alaoui-Sossé, B., Gérard, B., Binet, P., Toussaint, M.L., Badot, P.M., 2005. Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Ann. For. Sci.* 62, 593-600. doi:10.1051/forest:2005052
- Andrade, A.C.S., Ramos, F.N., Souza, A.F., Loureiro, M.B., Bastos, R., 1999. Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. *Rev. Bras. Bot.* 22, 281-285. doi:10.1590/S0100-84041999000500009
- Armstrong, W., 1980. Aeration in Higher Plants. in *Advances in Botanical Research* 7, 225-332. doi:10.1016/S0065-2296(08)60089-0
- Armstrong, W., Brandle, R., Jackson, M.B., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43, 307-358. doi:10.1111/j.1438-8677.1994.tb00756.x
- Bay, R.F., Sher, A.A., 2008. Success of active revegetation after *Tamarix* removal in riparian ecosystems of the Southwestern United States: A quantitative assessment of past restoration projects. *Restor. Ecol.* 16, 113–128. doi:10.1111/j.1526-100X.2007.00359.x
- Camargo, F.A.D.O., Santos, G.D.A., Zonta, E., 1999. Alterações eletroquímicas em solos inundados. *Cienc. Rural* 29, 171-180. doi:10.1590/S0103-84781999000100032
- Carvalho, M.C.C.G., Silva, D.C.G., Ruas, P.M., Medri, M.E., Ruas, E.A., Ruas, C.F., 2008. Flooding tolerance and genetic diversity in populations of *Luehea divaricata*. *Biol. Plant.* 52, 771-774.
- Carvalho, P.E.R., Oliveira-Filho, A.T., Vilela, E.A., Curi, N., Berg, E. Van Den, Fontes, M.A.L., Botezelli, L., 2005. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 28, 329–345. doi:10.1590/S0100-84042005000200013
- Celentano, D., Rousseau, G.X., Engel, V.L., Zelarayán, M., Oliveira, E.C., Araujo, A.C.M., de

- Moura, E.G., 2016. Degradation of riparian forest affects soil properties and ecosystem services provision in Eastern Amazon of Brazil. *L. Degrad. Dev.* 28, 482–493. doi:10.1002/ldr.2547
- Dalmagro, H.J., Lathuillière, M.J., Vourlitis, G.L., Campos, R.C., Pinto, O.B., Johnson, M.S., Ortíz, C.E.R., Lobo, F. de A., Couto, E.G., 2016. Physiological responses to extreme hydrological events in the Pantanal wetland: Heterogeneity of a plant community containing super-dominant species. *J. Veg. Sci.* 27, 568–577. doi:10.1111/jvs.12379
- Davanso, V.M., Souza, L.A., Medri, M.E., Pimenta, J.A., Bianchini, E., 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanadae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Brazilian Arch. Biol. Technol.* 45, 375–384.
- Delaune, R.D., Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., Rouge, B., 1990. An oxidation-reduction buffer for evaluating the physiological response of plants to root oxygen stress. *Environ. Exp. Bot.* 30, 243-247.
- Dietzsch, L., Rezende, A.V., Pinto, J.R.R., Pereira, B. A.S., 2006. Caracterização da flora arbórea de dois fragmentos de mata de galeria do Parque Canjerana, DF. *Cerne* 12, 201-210.
- Dwire, K.A., Kauffman, J.B., Baham, J.E., 2006. Plant species distribution in relation to water-table depth and soil redox potential in montane riparian meadows. *Wetlands* 26, 131–146. doi:10.1672/0277-5212(2006)26[131:PSDIRT]2.0.CO;2
- Embrapa, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. 2006. Sistema brasileiro de classificação de solos. 2. ed. Rio Janeiro, Embrapa Solos 306p. doi:ISBN 978-85-7035-198-2
- Ewel, J.J., Ojima, D.S., Karl, D.A., DeBusk, W.F., 1982. *Schinus* in Successional Ecosystems of Everglades National Park. South Florida Research Center Report N°. T-676. National Park Service, Everglades National Park, Homestead, FL.
- Faria, H.H., Sérgio, F.C., Garrido, M.A.O., 2001. Reposição da vegetação ciliar integrada à conservação de microbacia. *IF Sér. Reg.* 21, 1-13.
- Ferraz, E., Rodal, M., 2006. Caracterização fisionômica-estrutural de um remanescente de floresta ombrófila montana de Pernambuco, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 20, 911-926. doi:10.1590/S0102-33062006000400015
- Ferriter, A.[ed], 1997. Brazilian Pepper management plan for Florida. A report from the Brazilian Pepper Task Force. 26 p.
- Franco, G.B., Souza, C.M.P., Marques, E.A.G., Gomes, R.L.; Chagas, C.S., 2011. Diagnóstico ambiental da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BA). *Rev. Geogr.* 20, 71-94.

- Garcia, F.C.P.; Fernandes, J.M., 2015. Inga in: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB18673>>. (acesso em 12.02.17).
- González, E., Sher, A.A., Tabacchi, E., Masip, A., Poulin, M., 2015. Restoration of riparian vegetation: A global review of implementation and evaluation approaches in the international, peer-reviewed literature. *J. Environ. Manag.* 158, 85-94. doi:10.1016/j.jenvman.2015.04.033
- Hunt, T., 2017. Growth analysis, individual plants, in: Thomas, B., Murray, B.G., Murphy, D.J. (Eds.) *Encyclopedia of Applied Plant Sciences, Second Edition, Volume 1, Plant physiology and development*. Academic Press is an imprint Elsevier, pp. 421-429. doi:10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4
- Kageyama, P., Gandara, F.B., 2000. Recuperação de áreas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação E Recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 249-269.
- Kashem, M.A., Singh, B.R., 2001. Metal availability in contaminated soils: I. Effects of flooding and organic matter on changes in Eh, pH and solubility of Cd, Ni and Zn. *Nutr. Cycl. Agroecosystems* 61, 247–255. doi:10.1023/A:1013762204510
- Kozlowski, T.T., 1984. Responses of Woody Plants to Flooding, in: Kozlowski, T.T., *Flooding and Plant Growth*. Academic Press INC, pp. 129-163.
- Kozlowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monogr.* 1, 1-29.
- Kozlowski, T.T., 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands* 22, 550-561. doi:10.1672/0277-5212(2002)022[0550:PEIOFO]2.0.CO;2
- Kozlowski, T.T., Pallardy, S.G., 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68, 270-334. doi:10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2
- Lavinsky, A.O., Sant'Ana, C.S., Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., França, S., Silva, D.C., 2007. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New For.* 34, 41-50. doi:10.1007/s11056-006-9036-1
- Lira, J.M.S., Ferreira, R.A., Silva Junior, C.D., Santos Neto, E.M., Santana, W.S., 2013. 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 Flor.* 23, 655-665.  
doi:10.5902/1980509812349
- Lobo, P.C., Joly, C.A., 2000. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação e Recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 143-157.
- Lorenzi, H., 2002. *Árvores Brasileira: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*, Volume 1, 4ª ed, Nova Odessa, Instituto Plantarum.
- Macedo, A.C., Kageyama, P.Y., Costa, L.G.S., 1993. *Revegetação: matas ciliares e de proteção ambiental*. São Paulo: Fundação Florestal.
- Matos, I.S., Landim, M.F., 2016. Ecologia morfofuncional de plântulas de 15 espécies da Floresta Atlântica Sergipana. *Sci. Plena* 12, 1-15. doi:10.14808/sci.plena.2016.091003
- Maurenza, D., Marengo, R.A., Piedade, M.T.F., 2009. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. *Acta Amaz.* 39, 519-526.
- Medri, M.E., Ferreira, A.C., Kolb, R.M., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Davanso-Fabro, V.M., Medri, C., 2007 Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Sci. Biol. Sci.* 29, 15-22.
- Metzger, J.P., 2010. O Código Florestal tem base científica? *Nat. Conserv.* 8, 1-5. doi:10.4322/natcon.00801017
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Mangabeira, P.A.O., Silva, D.C., 2005a. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New For.* 29, 161-168. doi:10.1007/s11056-005-0247-7
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Aguilar, A.G., Mangabeira, P.A.O., 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 50, 221-231.
- Mielke, M.S., Matos, E.M., Couto, V.B., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Mangabeira, P.A.O., 2005b. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. *Acta Bot. Bras.* 19, 905-911.
- Neue, H.U., Gaunt, J.L., Wang, Z.P., Becker-Heidmann, P., Quijano, C., 1997. Carbon in tropical wetlands. *Geoderma* 79, 163-185. doi:10.1016/S0016-7061(97)00041-4
- Newsome, R.D., Kozlowski, T.T., Tang, Z.C., 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Can. J. Bot.* 60, 1688-1695. doi:10.1139/b82-219
- Olivella, C., Biel, C., Vendrell, M., Savé, R., 2000. Hormonal and physiological responses of

- Gerbera jarnesonii* to flooding stress. HortScience 35, 222-225.
- Pereira, J.S., Kozłowski, T.T., 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. Physiol. Plant. 41, 184-192. doi:10.1111/j.1399-3054.1977.tb05555.x
- Peterle, P.L., Chagas, A.P., Thomaz, L.D., Dutra, V.F., Valadares, R.T., 2015. Mimosoideae (Leguminosae) do Parque Estadual Paulo César Vinha, Espírito Santo, Brasil. Rodriguésia 66, 245-257. doi:10.1590/2175-7860201566115
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. Environ. Exp. Bot. 46, 299-312. doi:10.1016/S0098-8472(01)00107-1
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 1998. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. Environ. Exp. Bot. 40, 123-133. doi:10.1016/S0098-8472(98)00026-4
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. Biology 1, 196-221. doi:10.3390/biology1020196
- Piratelli, A.J., 1993. Comportamento alimentar de beija-flores em flores de *Inga spp.* (Leguminosae, Mimosoideae) e *Jacaratia spinosa* (Caricaceae) em um fragmento florestal do sudeste brasileiro. IPEF 46, 47-51.
- Ponnamperuma, F.N., 1972. The Chemistry of Submerged Soils. Adv. Agron. 24, 29-96. doi:10.1016/S0065-2113(08)60633-1
- Ponnamperuma, F.N., 1984. Effects of flooding on soils, Flooding and plant growth, in: Kozłowski, T.T., Flooding and Plant Growth. Academic Press INC. pp. 9-45. doi:10.1016/B978-0-12-424120-6.50007-9
- Rodrigues, R.R., 2000. Florestas Ciliares? Uma discussão nomenclatural das formações ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), Matas Ciliares: Conservação E Recuperação. Edusp, São Paulo, pp. 91-99.
- Rodrigues, R.R., Gandolfi, S., 2000. Conceitos, tendências e ações para a recuperação de florestas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), Matas Ciliares: Conservação E Recuperação. Edusp, São Paulo, pp. 235-247.
- Rogge, G.D.D., Pimenta, J.A.A., Bianchini, E., Medri, M.E.E., Colli, S., Alves, L.M.T., 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. Rev. Bras. Bot. 21, 1-7. doi:10.1590/S0100-84041998000200007
- Rolim, S.G., Ivanauskas, N.M., Rodrigues, R.R., Nascimento, M.T., Gomes, J.M.L., Folli, D.A., Couto, H.T.Z., 2006. Composição florística do estrato arbóreo da floresta estacional semidecidual na Planície Aluvial do rio Doce, Linhares, ES, Brasil. Acta Bot. Brasilica

- 20, 549-561. doi:10.1590/S0102-33062006000300005
- Sauter, M., 2013. Root responses to flooding. *Current Opinion in Plant Biol.* 16, 282-286. doi: 10.1016/j.pbi.2013.03.013
- Santos, T.A., Mielke, M.S., Pereira, H.A.S., Gomes, F.P., Silva, D.C.S., 2012. Trocas gasosas foliares e crescimento de plantas jovens de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae) submetidas ao alagamento do solo em dois ambientes de luz. *Sci. For. Sci.* 40, 47-56.
- Silva, E.D., Tozzil, A.M.G.A., Meireles, L.D., 2016. Leguminosae in an altitudinal gradient in the Atlantic Forest of Serra do Mar State Park, São Paulo, Brazil. *Biota Neotrop.*, 16, 1-15. doi: 10.1590/1676-0611-BN-2014-0130
- Silva, R.K.S., Feliciano, A.L.P., Marangon, L.C., Lima, R.B.D.A., Santos, W.B., 2012. Estrutura e síndromes de dispersão de espécies arbóreas em um trecho de mata ciliar, Sirinhaém, Pernambuco, Brasil. *Pesqui. Florest. Bras.* 32, 1-12. doi:10.4336/2012.pfb.32.69.01
- Silva-Luz, C.L., Pirani, J.R., 2015. Anacardiaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB4401> (acesso em 22.11.16).
- Tabarelli, M., Pinto, L.P., Silva, J.M.C., Hirota, M.M., Bedê, L.C., 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade* 1, 132-138. doi:10.1590/S0102-05362005000400034
- Topa, M.A., McLeod, K.W., 1986. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: A possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiol. Plant.* 68, 540-550. doi:10.1111/j.1399-3054.1986.tb03394.x
- Tsukahara, H., Kozłowski, T.T., 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant Soil* 88, 123-132. doi:10.1007/BF02140671
- Uieda, W., Paleari L.M., 2004. Flora e fauna: um dossiê ambiental. São Paulo: Editora Unesp.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* 94, 1103-1116. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x
- Wenkert, W., Fausey, N.R., Watters, H.D., 1981. Flooding responses in *Zea mays* L. *Plant Soil* 62, 351-366. doi:10.1007/BF02374133
- Zamith, L.R., Scarano, F.R., 2004. Produção de mudas de espécies das restingas do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 18, 161-176. doi:10.1590/S0102-33062004000100014

## CAPÍTULO 4

### Fotossíntese e crescimento de plantas jovens de *Tabebuia stenocalyx* submetidas ao alagamento em três solos componentes de uma bacia hidrográfica do sul da Bahia, Brasil<sup>4</sup>

Laize Queiroz<sup>a</sup>, Karine Ferreira Pereira<sup>b</sup>, Elizangela de Jesus da Anunciação<sup>b</sup>, Adrielle Leal<sup>a,c</sup>,  
Ândrea Carla Dalmolin<sup>b</sup>, Ronaldo Lima Gomes<sup>d</sup>, Marcelo Schramm Mielke<sup>a,b,c</sup>

<sup>a</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA 45650-000, Brasil. E-mail: laizequeiroz@gmail.com, adrielle\_leal@hotmail.com, msmielke@uesc.br

<sup>b</sup>Departamento de Ciências Biológicas, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. Email: karinee.2112@gmail.com, elizangela\_jesus18@hotmail.com, andreacarlad@gmail.com

<sup>c</sup>Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, UESC, UESC, Ilhéus, BA, Brasil.

<sup>d</sup>Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. Email: rlgomes.uesc@gmail.com

#### Resumo

O objetivo que se tem com este estudo foi de avaliar as respostas fisiológicas de *Tabebuia stenocalyx* quando submetida ao alagamento em três solos (Luvissole, Argissolo e Espodossolo) predominantes ao longo de uma bacia hidrográfica inserida na Floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil, visando ampliar a distribuição ecológica da espécie baseada em suas características fisiológicas. Durante o experimento foram registrados no solo alagado o potencial de oxidação-redução (*Eh*) e pH e, nas plantas, foram efetuadas avaliações fisiológicas e medidas de crescimento. Ao longo de todo período experimental, o *Eh* do Espodossolo foi o que apresentou menor redução, enquanto que o *Eh* do Luvissole e do Argissolo se manteve muito abaixo do Espodossolo, alcançando valores de até -270 mV. Já para o pH houve um decréscimo no Espodossolo e um aumento em Luvissole e Argissolo. A taxa fotossintética líquida foi negativamente afetada pelo alagamento nos três solos. Essa queda na fotossíntese pode ser explicada pelos baixos valores de condutância estomática nas plantas alagadas, bem como por limitações na etapa bioquímica da fotossíntese evidenciada por baixos valores de

---

<sup>4</sup> Artigo em preparação para a revista Acta Oecologica

carboxilação da Rubisco ( $V_{cmax}$ ), regeneração da RuBP ( $J_{max}$ ) e utilização da triose fosfato (TPU). Como consequência da baixa atividade fotossintética, o crescimento das plantas alagadas nos três solos ficou comprometido. As plantas jovens de *T. stenocalyx* são mais afetadas pelo alagamento do que pelas características físico-químicas dos diferentes solos. Entretanto, embora a espécie seja predominante em Espodossolo, a atividade fotossintética e o crescimento das plantas foi menor nesse solo independente da condição de água. Portanto, de acordo com o ajuste fisiológico da espécie é possível afirmar que o solo não é um fator limitante para a distribuição da mesma ao longo da BHRA. Além disso, apesar dos efeitos negativos apresentados para espécie, a taxa de 100% de sobrevivência juntamente com as adaptações morfológicas apresentadas pelas plantas alagadas nos três solos, indicam que a espécie pode ser considerada tolerante ao alagamento, e, portanto, pode ser utilizada em projetos de restauração de florestas ripárias em diferentes solos da BHRA.

**Palavras-chave:** Floresta Atlântica, Floresta ripária, Potencial de oxidação-redução do solo

## Introdução

A degradação das florestas ripárias tem comprometido o funcionamento hidrológico e ecológico das bacias hidrográficas (Uieda e Paleori, 2004). Nesse contexto, o processo de fragmentação e a consequente perda de cobertura florestal interfere na interceptação de água da chuva e na infiltração bem como aumenta o escoamento superficial e a erosão (Tambosi et al., 2015). Além disso, os impactos decorrentes da degradação de florestas ripárias podem ser potencializados pelo aumento da frequência de eventos climáticos extremos que acarretam em oscilações temporais na pluviosidade (Tundisi, 2008; Tundisi e Tundisi, 2010).

A restauração de florestas ripárias pode amenizar a variação do fluxo hídrico decorrentes de eventos climáticos extremos (Junk et al., 2013). Além disso, contribuem para reestabelecer corredores ecológicos essenciais para a manutenção da biodiversidade (Metzger et al., 1997; Tabarelli et al., 2005; Metzger, 2010), regular os ciclos hidrológicos e biogeoquímicos (Tundisi e Tundisi, 2010; Tambosi et al., 2015), bem como garantir os serviços ecossistêmicos e melhorar a qualidade de água com consequente diminuição dos gastos com tratamento para uso público (Tabarelli et al., 2005; Metzger, 2010; Tundisi e Tundisi, 2010; Tambosi et al., 2015).

A seleção de espécies para restauração de florestas ripárias deve ser baseada em características do solo da área (Jacomine, 2000; Brancalion et al., 2010), principalmente as características referentes a textura, drenagem e fertilidade, que são as que mais influenciam o padrão de distribuição das plantas (Tuomisto e Ruokolainen, 1993; Dubuis et al., 2013). Assim, as espécies vegetais precisam ser capazes de tolerar alagamentos periódicos inerentes dessas áreas (Faria et al., 2001). Em solos alagados, a disponibilidade de oxigênio diminui (Pezeshki, 2001), criando um ambiente hipóxico ou anóxico para as plantas (Lobo e Joly, 2000). Nessas condições, os organismos aeróbios típicos são substituídos por organismos anaeróbios e uma série de mudanças químicas no solo é iniciada, contribuindo para o acúmulo de compostos tóxicos provenientes do metabolismo anaeróbio (Ponnamperuma, 1984; Kozłowski, 1997; Camargo et al., 1999; Pezeshki e DeLaune, 2012). Como consequência, há uma redução progressiva do potencial de oxidação-redução (*Eh*) do solo (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki e DeLaune, 1998; Pezeshki, 2001).

O *Eh* pode auxiliar na compreensão da ocupação do solo por diferentes espécies vegetais (Dwire et al., 2006), pois é considerado o fator mais importante na determinação da sobrevivência, crescimento e produtividade de plantas em áreas sujeitas a alagamento (Pezeshki, 2001). Entretanto, o *Eh* também é influenciado pelas características do solo (Neue et al., 1997). Assim, os valores de *Eh* podem diferir em solos distintos submetidos as mesmas condições de alagamento. Em contrapartida, a planta também pode ser submetida a diferentes níveis de estresse a depender do solo que se encontra. O pH é outra característica do solo que pode ser alterada com o alagamento. Os solos alagados tendem a se aproximar da neutralidade, com aumento de pH em solos ácidos e diminuição do pH em solos alcalinos (Ponnamperuma, 1972, 1984; Camargo, 1999). Essas alterações no pH, provocam mudanças na fertilidade do solo, por exercer efeitos na concentração e absorção de nutrientes potencialmente tóxicos para as plantas (Ponnamperuma, 1984).

As condições reduzidas dos solos alagados podem interferir na respiração aeróbia (Rogge et al., 1998; Kozłowski, 2002), no nível nutricional (Kozłowski, 2002; Alaoui-Sossé et al., 2005) e na taxa fotossintética de plantas (Olivella et al., 2000; Davanso et al., 2002; Kozłowski, 2002; Lavinsky et al., 2007; Dalmolin et al., 2013) e, de acordo com a resposta da planta, estas podem ser classificadas como tolerantes ou intolerantes (Armstrong et al., 1994). Os estudos ecofisiológicos com espécies nativas possibilitam o entendimento das estratégias de ocupação e sobrevivência dessas espécies no ambiente, contribuindo para a prática da conservação e ou manejo de fragmentos florestais (Lobo e Joly, 2000). Além disso, conhecer

as relações das espécies vegetais com os diferentes solos, presentes em bacias hidrográficas, pode contribuir com a tomada de decisão em ações de restauração florestal.

A Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA) está inserida na floresta Atlântica do sul da Bahia, Brasil, abrangendo uma área de 1.575 km<sup>2</sup> e é parte integrante da Bacia do Atlântico Leste. Limita-se a Norte e a Oeste pela Bacia do Rio de Contas, a Sul pela Bacia do Rio Cachoeira e a Leste pelo Oceano Atlântico e engloba áreas dos municípios de Almadina, Coaraci, Ibicaraí, Barro Preto, Itajuípe, Itabuna, Ilhéus e Uruçuca (Franco et al., 2011).

A BHRA trata-se de uma importante fonte de abastecimento de água para a região e, apesar disso, como consequência da perda de cobertura florestal, tem ocorrido variações significativas na vazão com eventos de cheia e secas mais severas. Atualmente, as áreas de nascente e as áreas úmidas associadas a várzeas e planícies de inundação da BHRA são classificadas como de alta fragilidade ambiental decorrentes dos diferentes usos e ocupação do solo na região (Gomes et al., 2013). Assim, para restauração da BHRA é necessário considerar os diferentes solos das áreas com maior fragilidade ambiental, os que possuem maior representatividade, bem como associar com uma vegetação que consiga crescer e se estabelecer nesses ambientes.

A BHRA é constituída por uma diversidade de solos que, em termos de primeiro nível categórico, em ordem decrescente de expressão territorial são: Argissolos (48,73%), Latossolo (31,24%) Luvisso (8,56%), Cambissolos (7,79%), Espodossolos (1,86%), Neossolos (0,8%), Organossolos (0,67%) e Gleissolos (0,35%) (Franco et al., 2011). O Luvisso e o Espodossolo estão associados a áreas com alta fragilidade ambiental, sendo solos representativos da área da nascente (oeste da bacia) e próximo a foz do rio Almada (leste da bacia), respectivamente. Já o Argissolo é o solo que apresenta maior expressão territorial (Franco et al., 2011).

*Tabebuia stenocalyx* Sprague & Stapf, popularmente conhecida como taipoca, é uma espécie arbórea pertencente a família Bignoniaceae. Ocorre na região nordeste e sudeste do Brasil em domínios fitogeográficos da Floresta Atlântica estando associada a floresta ombrófila (Lohmann, 2015) e restinga sazonalmente inundados (Fernandes e Queiroz, 2015). Na BHRA *T. stenocalyx* é muito frequente na porção leste, onde encontram-se áreas de restinga e predominância de solos do tipo Espodossolo, sendo raramente encontrada na porção oeste, com predominância de solos do tipo Luvisso.

Considerando que *T. stenocalyx* é muito frequente em áreas próximas da foz do rio Almada, onde predomina os solos do tipo Espodossolo, e é praticamente ausente nas áreas de nascentes, na qual predomina os solos do tipo Luvisso, o objetivo desse estudo foi avaliar

a fotossíntese e o crescimento dessa espécie quando submetida ao alagamento em três solos predominantes ao longo da BHRA. Para tal, as plantas foram cultivadas em solos coletados nas áreas de nascente (Luvissole) e da foz do rio Almada (Espodossolo), além do solo predominante ao longo de toda a área da bacia hidrográfica (Argissolo). As hipóteses foram: a) as características físico-químicas dos diferentes solos afetam de forma diferenciada a fotossíntese e o crescimento de plantas jovens de *T. stenocalyx* em condições de alagamento; e b) devido a sua distribuição ao longo da BHRA, plantas jovens de *T. stenocalyx* apresentam melhor atividade fotossintética e maior crescimento quando cultivadas em Espodossolo, tanto quando alagadas ou não alagadas.

## **Material e métodos**

### Caracterização e análise dos solos

Os solos foram escolhidos para esse estudo em virtude de sua representatividade ou importância no contexto da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BHRA), sul da Bahia, Brasil (Figura 1); sendo eles: Luvissole, Argissolo e Espodossolo. O Luvissole e o Espodossolo foram escolhidos por estarem associados a áreas com alta fragilidade ambiental, sendo solos representativos da área da nascente (oeste da bacia) e próximo a foz do rio Almada (leste da bacia), respectivamente (Franco et al., 2011). Já o Argissolo foi escolhido por ser o maior em termos de expressão territorial (Franco et al., 2011). Os Argissolos estão associados a meia encosta e fundos de vale que são áreas propensas ao alagamento e a deposição de partículas de solo removidas pelo processo de erosão das áreas mais elevadas, o que favorece sua fertilidade natural. Já os Espodossolos, em geral, são muito pobres em fertilidade, estando associados a ambientes de restingas (Embrapa, 2006). No que diz respeito a textura, o Luvissole, Argissolo e Espodossolo possuem textura franco arenosa, franco argilosa arenosa e arenosa, respectivamente. O Luvissole e o Argissolo possuem características eutróficas com índice de saturação por bases de 91% e 58%, respectivamente. Em contrapartida, o Espodossolo possui característica distrófica com índice de saturação por base de 34%. A análise dos solos é apresentada na tabela 1.

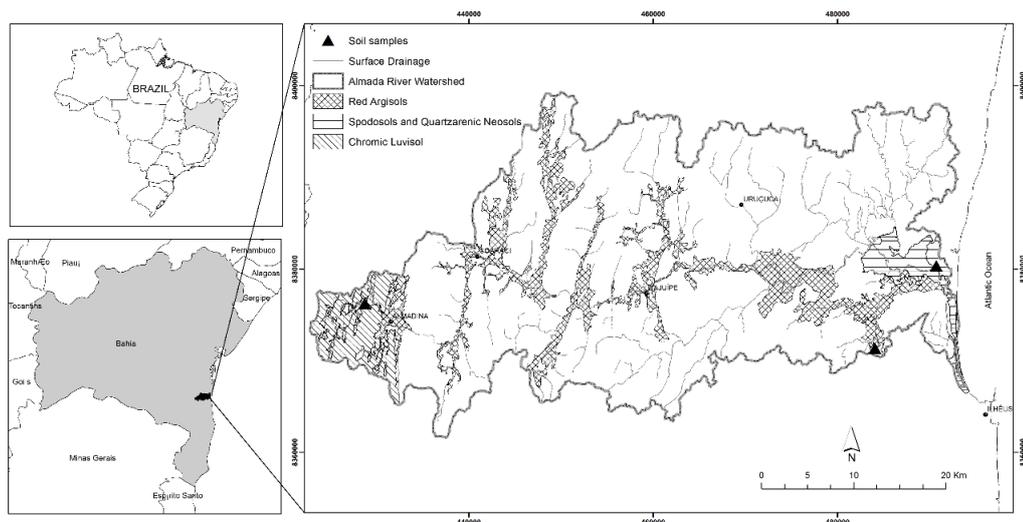


Figura 1. Mapa de solos da Bacia Hidrográfica do Rio Almada mostrando os pontos de coleta para os três solos.

Tabela 1. Características físicas e químicas da amostra inicial dos três solos coletados ao longo da Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil. Abreviações: T - capacidade de troca catiônica a pH 7.0, t - capacidade de troca catiônica efetiva, V - índice de saturação por bases, *Ec* - condutividade elétrica.

Variável	Solo		
	Luvisolo	Argisolo	Espodosolo
Areia grossa (kg kg <sup>-1</sup> )	0.466	0.391	0.723
Areia fina (kg kg <sup>-1</sup> )	0.179	0.152	0.242
Silte (kg kg <sup>-1</sup> )	0.183	0.091	0.006
Argila (kg kg <sup>-1</sup> )	0.172	0.365	0.028
Matéria orgânica (dag Kg <sup>-1</sup> )	1.88	2.13	2.51
T (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	20.21	6.21	5.31
t (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	18.41	3.61	1.91
V (%)	91.1	58.1	34.1
P (mg dm <sup>-3</sup> )	80.2	1.5	0
K (mg dm <sup>-3</sup> )	41	27	15
Ca (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	7.4	2.5	1.5
Mg (cmol <sub>c</sub> dm <sup>-3</sup> )	10.87	1.04	0.31
S (mg dm <sup>-3</sup> )	14.1	21.1	21.8
Cu (mg dm <sup>-3</sup> )	1.43	0.79	0.31
Mn (mg dm <sup>-3</sup> )	62.8	10.4	4.5
Fe (mg dm <sup>-3</sup> )	58.1	66	13.4
Zn (mg dm <sup>-3</sup> )	3.81	4.34	1.30
pH H <sub>2</sub> O	6.4	4.8	4.5
<i>Ec</i> (μs cm <sup>-1</sup> )	113	228	106

## Material vegetal

As mudas de *Tabebuia stenocalyx* foram coletadas no campo e levadas para viveiro do Instituto Floresta Viva em Serra Grande, Uruçuca, Bahia, colocadas em tubete contendo substrato comercial 100% HSFlorestal. Três meses após a repicagem, as mudas foram transferidas para o viveiro da Universidade Estadual de Santa Cruz onde foram transplantadas para sacos plásticos com 1L de capacidade contendo os três diferentes solos coletados ao longo da BHRA. No transplante, o substrato aderido as raízes das plantas foi mantido, correspondendo a cerca de 20% da capacidade total do saco plástico. Posteriormente, as mudas passaram por um período de aclimação de 30 dias durante o qual foram realizadas duas adubações com intervalos de sete dias, sendo utilizados MAP purificado, KCl vermelho e uréia, como fontes de fósforo, potássio e nitrogênio, respectivamente.

Passado o período de aclimação, quando as mudas alcançaram aproximadamente 10 cm de altura, iniciou-se o experimento com duas condições de água (alagado e não alagado) em três solos e 10 repetições por tratamento, totalizando 60 mudas. Todas as mudas foram colocadas em tubos de PVC com 100 mm de diâmetro e tampa na parte inferior. Para o alagamento, era impedido a saída de água na parte inferior do tubo, mantendo uma lâmina de água 2 cm acima da superfície do solo. Já o controle foi irrigado diariamente durante os 49 dias de experimento.

## Características físico-químicas do solo

Durante o período experimental, em todas as mudas alagadas, foram registrados semanalmente o potencial de oxidação-redução do solo ( $Eh$ ) e o pH utilizando um medidor modelo 8651 (AZ Instrument Corp., Taichung, Taiwan), e a condutividade elétrica ( $Ec$ ) do solo utilizando um medidor portátil modelo TEC-4P-MP (Tecnal Equipamentos Científicos, Piracicaba, SP, Brasil).

## Trocas gasosas foliares

Medidas da taxa fotossintética líquida ( $A$ ) e condutância estomática ( $gs$ ) foram realizadas logo após o alagamento em intervalos regulares de 7 dias, sempre entre 6 e 12 h, em uma folha madura e completamente expandida, em 5 mudas por tratamento. As medidas foram

realizadas por meio de um analisador de gases por infravermelho, modelo LI6400 (Li-Cor Bioscience, Lincoln, NE, USA) ajustada a um fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , temperatura de  $28^{\circ}\text{C}$ , umidade relativa entre 60 e 65% e concentração ambiente de  $\text{CO}_2$  ( $\pm 390$  ppm).

Curva de resposta da fotossíntese a diferentes concentrações de  $\text{CO}_2$  (Curva  $A/C_c$ )

Curvas de resposta da assimilação líquida de carbono ( $A$ ) à pressão parcial de  $\text{CO}_2$  (curva  $A/C_c$ ) foram realizadas no primeiro dia e 28 dias após início do experimento, nas mesmas folhas utilizadas para medição de trocas gasosas, em 3 mudas por tratamento, utilizando o analisador de gases por infravermelho. Para a curva  $A/C_c$ , a folha foi exposta a uma concentração de  $\text{CO}_2$  de  $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ , fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) de  $1000 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , com temperatura da câmara ajustada para  $28^{\circ}\text{C}$  e umidade relativa entre 60 e 65%. Após 15 minutos de aclimação, a concentração de  $\text{CO}_2$  foi ajustada na seguinte ordem: 400, 350, 300, 250, 200, 150, 100, 50, 400, 450, 500, 600, 700, 800, 1000 e  $1200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ , sendo os valores de fotossíntese gravados somente quando o coeficiente de variação se apresentasse menor que 0,3%. A partir desses valores foram calculados os parâmetros velocidade máxima de carboxilação da Rubisco ( $V_{cmax}$ ), taxa de transporte de elétrons em luz saturante ( $J_{max}$ ), taxa de utilização da triose fosfato (TPU) e taxa de respiração no escuro ( $R_d$ ). Para ajuste das curvas  $A/C_c$  e cálculo dos parâmetros foi utilizado o modelo proposto por Farquhar et al., (1980), implementado em planilha de Excell por Sharkey et al. (2007).

Crescimento

As avaliações do crescimento foram realizadas no tempo inicial, ao longo e ao final do período experimental. No início do experimento, 10 mudas crescendo em cada tipo de solo foram destruídas para análise de crescimento no tempo inicial. Os parâmetros avaliados ao longo do período experimental foram: diâmetro e altura do caule, número de folhas, área foliar total ( $LA$ ), massa seca de raízes ( $RDM$ ), caules ( $SDM$ ), folhas ( $LDM$ ) e total ( $TDM$ ). A área foliar ( $LA$ ) foi estimada através de um medidor automático de área foliar LI-3000 (Li-Cor Bioscience, Lincoln, NE, USA). Para determinação da massa seca, as plantas foram separadas em raízes, caules e folhas e as amostras colocadas para secar em estufa de ventilação forçada a

60°C até massa constante. Após esse período, as amostras foram mensuradas em balança de precisão. A partir dos dados de massa seca e *LA* foram calculadas segundo Hunt (2017):

g) razão de massa seca de raízes

$$RMR = \frac{RDM}{TDM}$$

h) razão de massa seca de caules

$$SMR = \frac{SDM}{TDM}$$

i) razão de massa seca de folhas

$$LMR = \frac{LDM}{TDM}$$

j) razão de massa seca de folhas

$$LAR = \frac{LA}{TDM}$$

k) taxa de crescimento relativo em biomassa

$$RGR = \frac{\ln TDM_2 - \ln TDM_1}{t_2 - t_1}$$

l) taxa assimilatória líquida

$$NAR = \frac{\ln TDM_2 - \ln TDM_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{t_2 - t_1}$$

#### Análise de dados

O experimento foi montado em delineamento inteiramente casualizado. Os dados de trocas gasosas (*A* e *gs*), Curva *A/Cc* (*Vcmax*, *Jmax*, *TPU* e *Rd*) em cada tempo e de crescimento (número de folhas, *RGR*, *NAR*, *RDM*, *SDM*, *LDM*, *TDM*, *RMR*, *SMR*, *LMR* e *LAR*) foram submetidos ao teste F da análise de variância. Já as medidas de *Eh*, pH, altura e diâmetro do caule foram submetidas ao teste F da análise de variância em esquema de parcelas subdivididas no tempo. Nas parcelas foram testados os tratamentos e nas subparcelas os solos e os tempos. As médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de significância e para as médias dos tempos foram ajustados modelos de regressão linear. Todos os dados atenderam aos pressupostos da análise de variância.

## Resultados

Ao longo de todo período experimental, o *Eh* do Espodossolo foi o que apresentou menor redução, enquanto que o *Eh* do Luvisolo e do Argissolo se manteve muito abaixo do Espodossolo, alcançando valores de até -277 mV (Figura 2A, Tabela 2). O inverso foi observado para o pH dos solos, com o Espodossolo apresentando menores valores de pH quando em comparação com o Luvisolo e Argissolo. Além disso, também pode ser observado que o pH do Espodossolo diminuiu ao longo do tempo, enquanto que o pH do Luvisolo e Argissolo aumentou (Figura 2B, Tabela 2).

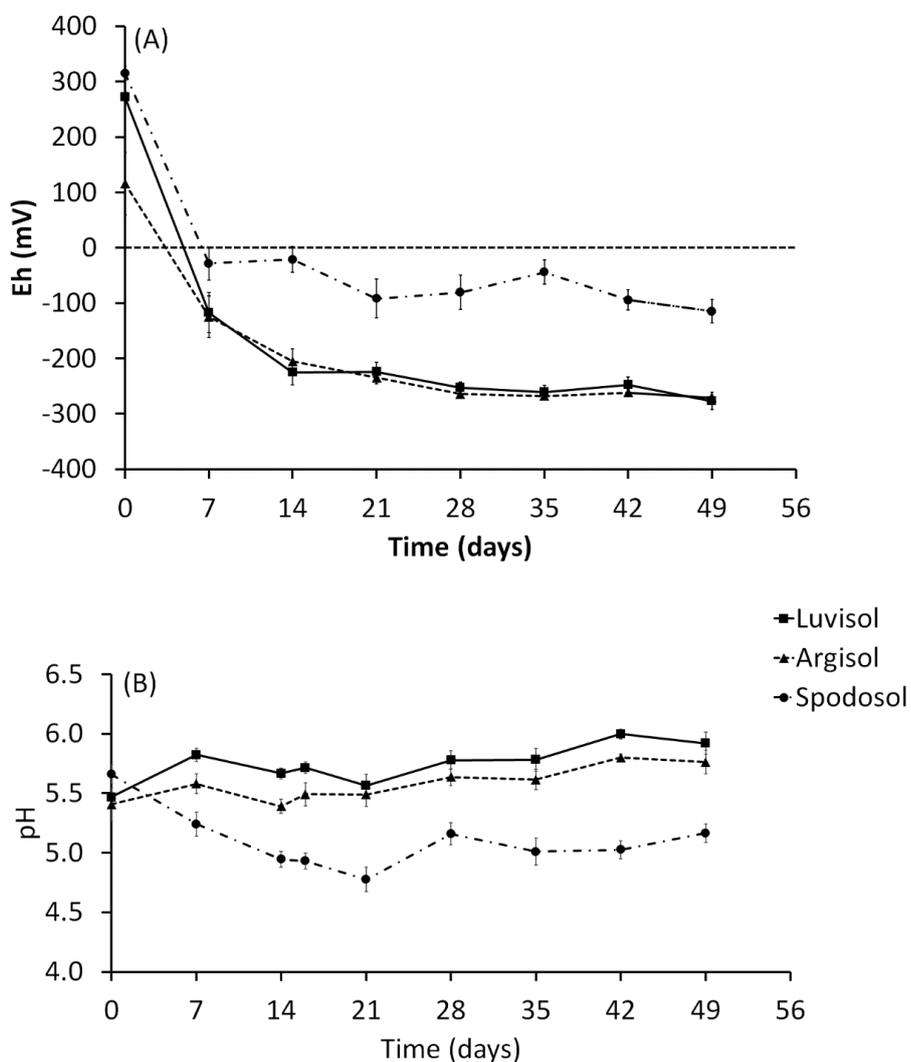


Figura 2. Potencial de oxidação-redução (*Eh*) (A) e pH (B) em três solos predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil, durante 49 dias de inundação. A média e o erro padrão são referentes a um total de 10 repetições.

Tabela 2. Potencial de oxidação-redução (*Eh*) e pH de três solos submetidos ao alagamento por 49 dias. A comparação entre os diferentes solos foi realizada através de uma ANOVA de medidas subdivididas no tempo. A média e erro padrão apresentados são referentes a um total de 10 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância.

Variável	Tempo	Solo		
		Luvissolo	Argissolo	Espodossolo
<i>Eh</i> (mV)	0	212 ± 10.29 b	116 ± 56.61 b	315 ± 12.76 a
	28	-253 ± 10.41 b	-264 ± 6.60 b	-80 ± 30.84 a
	49	-277 ± 15.86 b	-271 ± 2.48 b	-115 ± 21.21 a
pH	0	5.47 ± 0.04 a	5.41 ± 0.14 a	5.66 ± 0.08 b
	28	5.78 ± 0.08 a	5.64 ± 0.07 a	5.16 ± 0.09 b
	49	5.92 ± 0.09 a	5.76 ± 0.10 a	5.16 ± 0.08 b

As plantas de *T. stenocalyx* submetidas ao alagamento nos três solos apresentaram 100% de sobrevivência ao longo dos 49 dias do experimento. Após 30 dias em condição de alagamento, foi observado formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias.

As plantas alagadas em Espodossolo apresentaram uma queda nos valores médios de *A* logo após o alagamento do solo. Já em Luvissolo e Argissolo, os valores médios de *A* foram negativamente afetados a partir do sétimo dia do início do experimento. O efeito negativo do alagamento em *A* das plantas nos três solos foi mantido até o final do período experimental. As plantas em Espodossolo apresentaram os menores valores de *A* quando comparadas as plantas alagadas em Luvissolo e Argissolo até o final do experimento (Figura 3A, Tabela 3). Os valores médios de *gs* foram negativamente afetados pelo alagamento sete dias após início do alagamento e posteriormente 28 dias após início do alagamento, mantendo-se baixo até o final. O solo também exerceu influencia para *gs*, com os menores valores sendo apresentados para as plantas em Espodossolo (Figura 3B, Tabela 3).

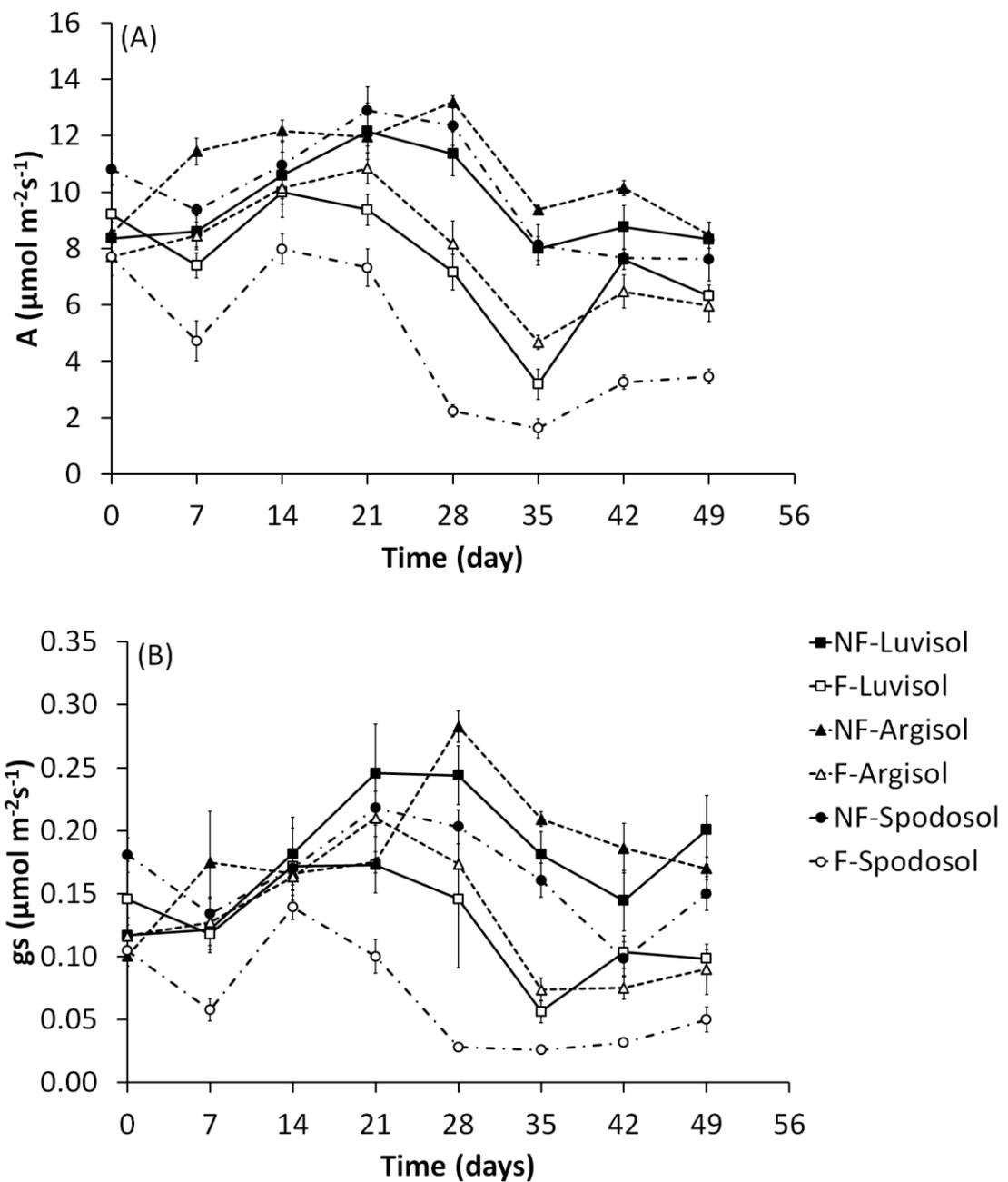


Figura 3. Efeitos do alagamento de três solos sobre a taxa fotossintética líquida (A) e a condutância estomática ( $g_s$ ) em plantas jovens não alagadas (NF) e alagadas (F) de *Tabebuia stenocalyx* durante 49 dias. A média e o erro são referentes a um total de 10 repetições ( $n = 10$ ).

Tabela 3. Taxa fotossintética líquida ( $A$ ) e condutância estomática ( $gs$ ) de plantas jovens não alagadas ( $NF$ ) e alagadas ( $F$ ) de *Tabebuia stenocalyx* submetidas a alagamento por 49 dias em três solos predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil. A comparação entre os tratamentos e para os diferentes solos foi realizada através de uma ANOVA two-way para cada tempo. A média e erro padrão apresentados são referentes a um total de 10 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. Letras maiúsculas (colunas) representam comparação entre tratamentos e letras minúsculas (linhas) representam comparações entre os diferentes solos.

Variável	Tempo	Trat	Solo		
			Luvissolo	Argissolo	Espodossolo
$A$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0	NF	8.35 $\pm$ 0.58 Aa	8.53 $\pm$ 0.76 Aa	10.81 $\pm$ 0.54 Aa
		F	9.21 $\pm$ 1.03 Aa	7.71 $\pm$ 0.67 Aa	7.70 $\pm$ 0.23 Ba
	28	NF	11.36 $\pm$ 0.78 Aa	13.20 $\pm$ 0.21 Aa	12.36 $\pm$ 0.70 Aa
		F	7.16 $\pm$ 0.63 Ba	8.16 $\pm$ 0.82 Ba	2.24 $\pm$ 0.22 Bb
	49	NF	8.32 $\pm$ 0.59 Aa	8.47 $\pm$ 0.47 Aa	7.62 $\pm$ 0.76 Ab
		F	6.32 $\pm$ 0.39 Ba	5.97 $\pm$ 0.55 Ba	3.46 $\pm$ 0.26 Bb
$gs$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0	NF	0.12 $\pm$ 0.01 Aab	0.10 $\pm$ 0.01 Ab	0.18 $\pm$ 0.01 Aa
		F	0.15 $\pm$ 0.03 Aab	0.12 $\pm$ 0.01 Ab	0.10 $\pm$ 0.01 Aa
	28	NF	0.24 $\pm$ 0.02 Aa	0.28 $\pm$ 0.01 Aa	0.20 $\pm$ 0.03 Ab
		F	0.15 $\pm$ 0.05 Ba	0.17 $\pm$ 0.03 Ba	0.03 $\pm$ 0.001 Bb
	49	NF	0.20 $\pm$ 0.03 A a	0.17 $\pm$ 0.01 Aab	0.15 $\pm$ 0.02 Ab
		F	0.10 $\pm$ 0.01Ba	0.09 $\pm$ 0.02 Bab	0.05 $\pm$ 0.01 Bb

No início do experimento, os valores de  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ ,  $TPU$  e  $Rd$  não diferiram entre plantas alagadas e não alagadas, porém, após 28 dias, as plantas alagadas apresentaram valores abaixo do controle para todas essas variáveis (Tabela 4).

Tabela 4. Curva  $A/C_c$  no tempo inicial e após 28 dias de experimento, em plantas jovens de *Tabebuia stenocalyx* submetidas a alagamento em três solos predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil. A comparação entre os tratamentos e para os diferentes solos foi realizada através de uma ANOVA para cada tempo. A média e erro padrão apresentados são referentes a um total de 3 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. Letras maiúsculas (colunas) representam comparação entre tratamentos e letras minúsculas (linhas) representam comparações entre os diferentes solos. Abreviações:  $V_{cmax}$  - velocidade máxima de carboxilação da Rubisco,  $J_{max}$  - taxa de transporte de elétrons em luz saturante, TPU - taxa de utilização da triose fosfato,  $R_d$  - taxa de respiração no escuro, NF – Não alagado, F - Alagado. A unidade de medida para todas as variáveis é  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Tempo	Variável	Trat	Solo			
			Luvissolo	Argissolo	Espodossolo	
0	$V_{cmax}$	NF	69.47 ± 4.88 Aa	101.69 ± 1.90 Aa	88.64 ± 19.84 Aa	
		F	65.10 ± 15.15 Aa	55.68 ± 18.57 Aa	76.63 ± 16.13 Aa	
	$J_{max}$	NF	66.69 ± 2.91 Aa	102.93 ± 6.19 Aa	84.69 ± 11.05 Aa	
		F	72.09 ± 8.88 Aa	63.92 ± 11.42 Aa	79.36 ± 8.35 Aa	
	TPU	NF	4.09 ± 0.06 Aa	6.41 ± 0.44 Aa	5.16 ± 0.77 Aa	
		F	4.88 ± 0.78 Aa	4.31 ± 0.83 Aa	4.50 ± 0.46 Aa	
	$R_d$	NF	2.11 ± 0.22 Aa	3.07 ± 0.43 Aa	2.73 ± 0.28 Aa	
		F	1.81 ± 0.50 Aa	2.03 ± 0.73 Aa	2.45 ± 0.58 Aa	
	28	$V_{cmax}$	NF	107.72 ± 6.70 Aa	108.89 ± 11.13 Aa	94.23 ± 6.35 Aa
			F	67.47 ± 8.82 Ba	57.82 ± 7.67 Ba	78.01 ± 29.43 Ba
$J_{max}$		NF	93.77 ± 5.52 Aa	106.05 ± 6.82 Aa	96.84 ± 5.80 Aa	
		F	56.93 ± 6.68 Ba	60.18 ± 5.08 Ba	77.02 ± 20.84 Ba	
TPU		NF	5.69 ± 0.34 Aa	5.96 ± 0.64 Aa	5.88 ± 0.86 Aa	
		F	3.90 ± 0.60 Ba	3.56 ± 0.34 Ba	4.94 ± 1.62 Ba	
$R_d$		NF	3.77 ± 0.54 Aa	3.55 ± 0.61 Aa	2.76 ± 0.60 Aa	
		F	2.00 ± 0.29 Ba	1.77 ± 0.16 Ba	2.96 ± 0.81 Ba	

Passados 28 dias do início do experimento, o crescimento em altura das plantas jovens de *T. stenocalyx* foi negativamente afetado pelo alagamento (Figura 4A). Já o diâmetro do caule foi maior nas plantas alagadas em relação as não alagadas 42 dias após alagamento (Figura 4B). Ao final do experimento, o número de folhas das plantas alagadas foi menor que as plantas não alagadas, aproximadamente 32, 41 e 35% das plantas não alagadas para Luvissolo, Argissolo e Espodossolo, respectivamente (Tabela 5).

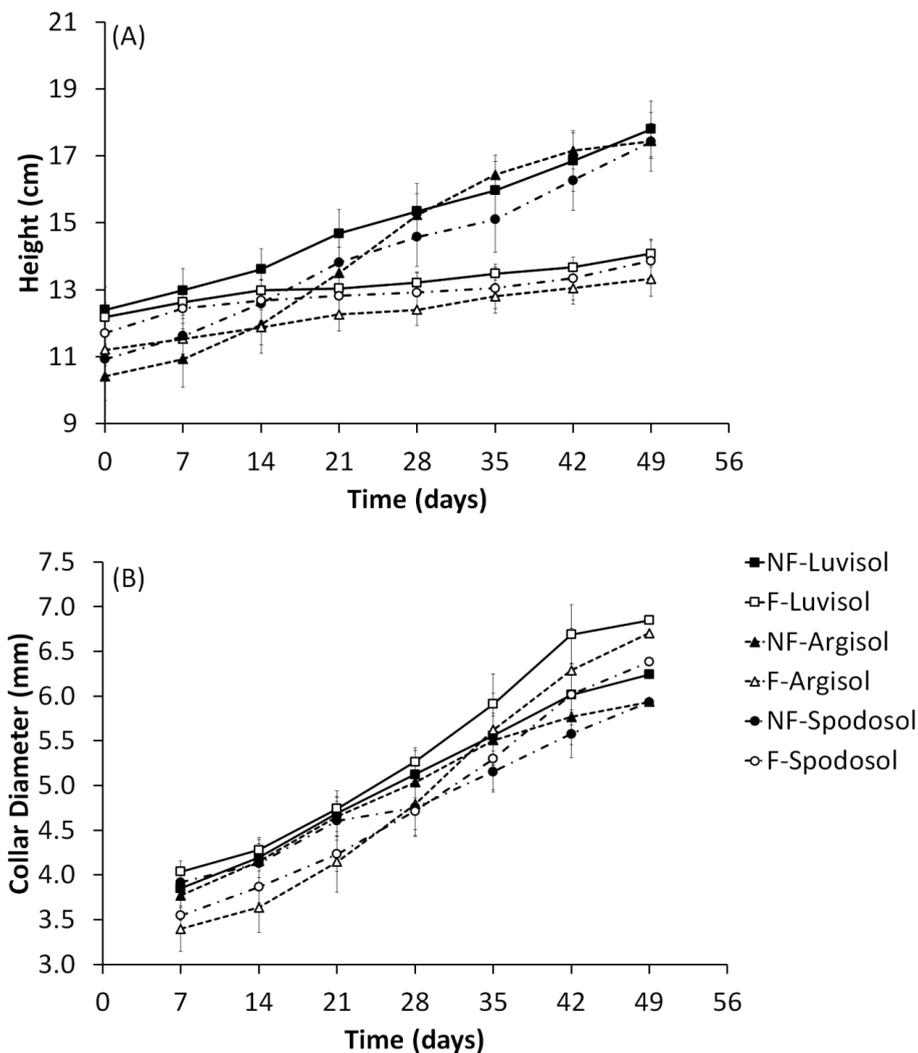


Figura 4. Efeitos do alagamento em três diferentes tipos de solo sobre a altura e o diâmetro do caule em plantas jovens não alagadas (NF) e alagadas (F) de *Tabebuia stenocalyx* durante 49 dias. A média e o erro são referentes a um total de 10 repetições (n = 10).

A *RGR* e *NAR* foram menores nas plantas alagadas quando comparadas com as plantas não alagadas, sendo estas as variáveis mais afetadas pelo alagamento. Os maiores valores de *RGR* foram apresentados pelas plantas em Luvisol e os menores valores foram apresentados pelas plantas em Espodosol, independente da condição de água do solo. Já *NAR* não apresentou diferença entre os solos. A massa seca de raiz, caule, folha e biomassa total das plantas alagadas também foram negativamente afetadas pelo alagamento. Já *RMR* e *SMR* foram maiores nas plantas alagadas. Em contrapartida, *LMR* e *LAR* foram maiores nas plantas não alagadas, independente do solo (Tabela 5).

Tabela 5. Medidas de crescimento de plantas jovens de *Tabebuia stenocalyx* submetidas ao alagamento em três solos predominantes na Bacia Hidrográfica do Rio Almada, sul da Bahia, Brasil, por 49 dias. A comparação entre os tratamentos e para os diferentes solos foi realizada através de uma ANOVA two-way. A média e erro padrão apresentados são referentes a um total de 10 repetições. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Tukey a 5% de significância. Letras maiúsculas (colunas) representam comparação entre tratamentos e letras minúsculas (linhas) representam comparações entre os diferentes solos. Abreviações: *RGR* - taxa de crescimento relativo em biomassa, *NAR* - taxa assimilatória líquida, *RDM* - massa seca de raiz, *SDM* - massa seca de caule, *LDM* - massa seca de folha, *TDM* - massa seca total, *RMR* - razão de massa de raiz, *SMR* - razão de massa de caule, *LMR* - razão de massa foliar, *LAR* - razão de área foliar, *NF* - Não-alagado, *F* - Alagado e porcentagem das alagadas em relação ao controle (%).

Variable	Trat	Solo		
		Luvissoilo	Argissolo	Espodossolo
Altura (cm)	NF	17.80 ± 0.83 Aa	17.44 ± 0.53 Aa	17.42 ± 0.88 Aa
	F	14.08 ± 0.40 Ba	13.33 ± 0.54 Ba	13.87 ± 0.65 Ba
	%	-20,9	-23.5	-20.4
Diâmetro do caule (mm)	NF	6.24 ± 0.29 Ba	5.94 ± 0.31 Ba	5.93 ± 0.27 Ba
	F	6.85 ± 0.33 Aa	6.70 ± 0.47 Aa	6.38 ± 0.35 Aa
	%	+9.7	+12.8	+7.6
Número de folhas	NF	13.90 ± 0.95 Aa	14.00 ± 0.47 Aa	12.90 ± 1.09 Aa
	F	9.40 ± 0.62 Ba	8.20 ± 0.49 Ba	8.30 ± 1.07 Ba
	%	-32.4	-41.4	-35.6
<i>RGR</i> (mg g <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	NF	25.15 ± 2.63 Aa	24.26 ± 1.83 Aab	20.11 ± 2.49 Ab
	F	17.05 ± 0.86 Ba	9.67 ± 1.89 Bab	6.66 ± 1.42 Bb
	%	-32.2	-60.1	-66.9
<i>NAR</i> (mg cm <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	NF	0.29 ± 0.04 Aa	0.30 ± 0.05 Aa	0.23 ± 0.04 Aa
	F	0.14 ± 0.01 Ba	0.08 ± 0.02 Ba	0.05 ± 0.01 Ba
	%	-51.7	-73.3	-78.3
<i>RDM</i> (g)	NF	1.91 ± 0.22 Aa	2.14 ± 0.28 Aa	1.82 ± 0.14 Aa
	F	1.31 ± 0.05 Ba	1.04 ± 0.09 Ba	1.10 ± 0.07 Ba
	%	-31.6	-51.4	-39.6
<i>SDM</i> (g)	NF	1.65 ± 0.21 Aa	1.63 ± 0.20 Aa	1.47 ± 0.16 Aa
	F	1.36 ± 0.09 Ba	1.09 ± 0.11 Ba	0.84 ± 0.08 Ba
	%	-17.6	-33.1	-42.8
<i>LDM</i> (g)	NF	2.67 ± 0.33 Aa	2.93 ± 0.26 Aa	2.49 ± 0.30 Aa
	F	1.28 ± 0.10 Ba	1.12 ± 0.08 Ba	0.95 ± 0.10 Ba
	%	-52.0	-61.8	-61.8
<i>TDM</i> (g)	NF	6.23 ± 0.64 Aa	6.70 ± 0.68 Aa	5.78 ± 0.53 Aa

	F	3.95 ± 0.15 Ba	3.26 ± 0.24 Ba	2.89 ± 0.20 Ba
	%	-36.6	-51.3	-50.0
<i>RMR</i> (g g <sup>-1</sup> )	NF	0.31 ± 0.01 Ba	0.32 ± 0.01 Ba	0.33 ± 0.02 Ba
	F	0.34 ± 0.01 Aa	0.32 ± 0.01 Aa	0.39 ± 0.02 Aa
	%	+9.7	0	+18.2
<i>SMR</i> (g g <sup>-1</sup> )	NF	0.27 ± 0.02 Ba	0.24 ± 0.01 Ba	0.25 ± 0.01 Ba
	F	0.34 ± 0.02 Aa	0.33 ± 0.02 Aa	0.29 ± 0.02 Aa
	%	+25.9	+37.5	+16.0
<i>LMR</i> (g g <sup>-1</sup> )	NF	0.43 ± 0.01 Aa	0.44 ± 0.01 Aa	0.42 ± 0.02 Aa
	F	0.32 ± 0.01 Ba	0.35 ± 0.01 Ba	0.32 ± 0.01 Ba
	%	-25.6	-20.4	-23.8
<i>LAR</i> (dm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	NF	0.40 ± 0.01 Aa	0.45 ± 0.02 Aa	0.44 ± 0.02 Aa
	F	0.28 ± 0.02 Ba	0.37 ± 0.06 Ba	0.29 ± 0.03 Ba
	%	-30.0	-17.8	-34.1

## Discussão

O *Eh* é influenciado pela quantidade de matéria orgânica disponível, pois quanto maior a quantidade de matéria orgânica mais suscetível é o solo a redução (Ponnamperuma, 1984; Pezeshki e DeLaune, 1998; Delaune et al., 1990; Kashem e Singh, 2001). Entretanto, para manter a respiração dos microrganismos ao decompor a matéria orgânica na ausência de oxigênio (O<sub>2</sub>), são necessários outros aceptores de elétrons tais como nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>), manganês (Mn<sup>4+</sup>), ferro (Fe<sup>3+</sup>) e sulfato (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) (Pezeshki e DeLaune, 2012). Assim, o Espodossolo, apesar da quantidade ligeiramente maior de matéria orgânica, em decorrência da baixa quantidade de aceptores de elétrons como Mn e Fe (ver Tabela 1), apresentou um potencial de oxidação-redução maior. Em contrapartida, o Luvisolo e o Argissolo, apresentaram uma maior concentração de Mn e Fe e, embora com uma quantidade de matéria orgânica ligeiramente menor que o Espodossolo, obtiveram condições mais reduzidas. Assim, o maior estresse para as plantas alagadas proveniente de baixos valores de potencial de oxidação-redução foi apresentado pelo Luvisolo e Argissolo.

O pH em solos alagados tende a atingir a neutralidade, com o aumento do pH em solos ácidos e diminuição em solos alcalinos (Camargo et al., 1999). O aumento do pH em solos ácidos, como os utilizados nesse estudo, em condição de alagamento pode ser atribuído a reduções do ferro e do sulfato, além do acúmulo de amônio e metano (Ponnamperuma, 1972; Datta, 1981). Esses compostos são mais básicos sob condições reduzidas do que em suas formas

oxidadas (Camargo et al., 1999). O Fe desempenha papel fundamental no aumento do pH em solos ácidos (Datta, 1981; Ponnampuruma, 1984; Camargo et al., 1999) e, portanto, a baixa concentração desse nutriente no Espodossolo pode ser a possível explicação para a queda do pH nesse solo.

A formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias observada em plantas alagadas de *T. stenocalyx* é considerada uma característica importante para tolerância ao alagamento (Pereira e Kozlowski, 1977; Wenkert et al., 1981; Newsome et al., 1982; Tsukahara e Kozlowski, 1985; Topa e McLeod, 1986; Kozlowski, 2002; Mielke et al., 2003, Mielke et al., 2005a, 2005b). Essas adaptações morfológicas, tem por finalidade melhorar as trocas gasosas entre as plantas e o ambiente (Armstrong, 1980; Sauter, 2013). As raízes adventícias também atuam na oxidação da rizosfera, o que contribui para a transformação de toxinas provenientes do solo em produtos menos nocivos para a planta (Tsukahara e Kozlowski, 1985). Esse fato pode ser evidenciado pelo escurecimento do solo no entorno da rizosfera da planta como consequência da oxidação de compostos de ferro, tornando-o assim, menos disponível para a planta do que sua forma reduzida (Lambers et al., 2008).

A queda na taxa fotossintética líquida das plantas alagadas é decorrente da diminuição da condutância estomática (Kozlowski, 1997; Kozlowski, 2002; Pezeshki e DeLaune, 2012). O decréscimo na condutância estomática em plantas alagadas é considerado uma estratégia eficiente de sobrevivência, pois assim, há uma redução da demanda metabólica durante o período de estresse (Dalmolin et al., 2013; Dalmagro et al., 2016). Portanto, esse decréscimo é comum mesmo em espécies classificadas como tolerantes ao alagamento (Kozlowski, 1997) como observado em *Schinus terebinthifolius*, *Rapanea ferruginea* (Mielke et al., 2005a), *Protium heptaphyllum* (Santos et al., 2012) e *Lonchocarpus sericeus* (Lira et al., 2013). A queda na taxa fotossintética líquida após 28 dias de alagamento, também coincidiu com quedas na velocidade máxima de carboxilação da Ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase - Rubisco ( $V_{cmax}$ ), regeneração da Ribulose 1,5 bisfosfato - RuBP (expressa pelos valores de  $J_{max}$ ), na taxa de utilização da triose fosfato ( $TPU$ ) e na taxa de respiração no escuro ( $Rd$ ), evidenciando que além da diminuição da condutância estomática, as plantas alagadas de *T. stenocalyx* apresentam uma limitação bioquímica da fotossíntese. Em baixas concentrações de  $CO_2$ , a taxa fotossintética pode ser limitada por efeitos inibitórios na etapa de carboxilação ocasionados por diminuição na atividade da Rubisco. A medida que a concentração de  $CO_2$  aumenta, a fotossíntese também pode ser limitada pela taxa de regeneração da RuBP relacionada a limitação de outras enzimas do ciclo de Calvin (Sharkey et al., 2007). Quando a

foto-síntese não responde ao aumento de CO<sub>2</sub> pode ocorrer uma limitação relacionada a utilização da triose fosfato que ocorre quando a produção de triose fosfato no cloroplasto é maior do que a capacidade de uso pela folha (Sharkey et al., 2007).

O baixo crescimento apresentado pelas plantas alagadas nos três solos está relacionado a quedas na condutância estomática e conseqüentemente na taxa fotossintética líquida. Quedas no crescimento são comuns em plantas submetidas ao alagamento (Kozlowski, 1984) e podem estar relacionadas a um maior investimento energético em adaptações morfológicas. Essa estratégia possibilita um melhor ajuste fisiológico a condição de estresse por alagamento ao invés de investir em crescimento (Medri et al., 2007). Entretanto, a menor alocação de biomassa em raiz apresentada pelas plantas alagadas evidencia que a formação de raízes adventícias não foi suficiente para suprir a mortalidade do sistema radicular original, embora a formação dessas novas raízes tenha sido muito importante para a sobrevivência da espécie sob condições de estresse por alagamento.

O menor número de folhas observado nas plantas alagadas não foi resultado de abscisão foliar, mas sim, da falta de produção de novas folhas. Apesar das plantas alagadas apresentarem biomassa menor que as plantas não alagadas, nota-se que as estratégias de partição de recursos de plantas alagadas e não alagadas foi diferente. Como pode ser evidenciado pela *RMR*, *SMR*, *LMR* e *LAR*, as plantas alagadas investiram mais em crescimento de caule e raiz do que em novas folhas.

Os menores valores de taxa fotossintética líquida, condutância estomática e taxa de crescimento relativo apresentado pelas plantas em Espodossolo podem estar relacionados a sua baixa fertilidade natural. Apesar do Luvisolo e Argissolo terem apresentado condições mais reduzidas de solo, a baixa fertilidade do Espodossolo pode ser relevante na determinação da atividade fisiológica e de crescimento das plantas jovens de *T. stenocalyx*. Assim, mesmo quando a queda no potencial de oxidação-redução do solo não é tão proeminente, o efeito sinérgico dessa variável com a baixa fertilidade pode submeter a planta a uma condição de estresse equivalente ou maior do que a provocada por uma queda mais intensa no potencial de oxidação-redução quando isolado.

## Conclusões

As plantas jovens de *T. stenocalyx* são mais afetadas pelo alagamento do que pelas características físico-químicas dos diferentes solos. Entretanto, embora a espécie seja predominante em Espodossolo, a atividade fotossintética e o crescimento das plantas foi menor nesse solo independente da condição de alagamento. Portanto, de acordo com o ajuste fisiológico da espécie é possível afirmar que o solo não é um fator limitante para a distribuição da mesma ao longo da BHRA. Além disso, apesar dos efeitos negativos apresentados para espécie, a taxa de 100% de sobrevivência juntamente com as adaptações morfológicas apresentadas pelas plantas alagadas nos três solos, indicam que a espécie pode ser considerada tolerante ao alagamento, e, portanto, pode ser utilizada em projetos de restauração de florestas ripárias em diferentes solos da BHRA.

## Agradecimentos

Parte dessa pesquisa foi financiada pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Processo 561933/2010-3). Agradecemos a ONG Instituto Floresta Viva, pelo fornecimento das mudas utilizadas nessa pesquisa. Laize Queiroz agradece a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia – FAPESB [LQA BOL0224/2014] pela bolsa de doutorado concedida e Marcelo S. Mielke agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq [MSM 306531/2015-1] pela bolsa de Produtividade em Pesquisa.

## Referências

- Alaoui-Sossé, B., Gérard, B., Binet, P., Toussaint, M.L., Badot, P.M., 2005. Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). *Ann. For. Sci.* 62, 593–600. doi:10.1051/forest:2005052
- Armstrong, W., 1980. Aeration in Higher Plants. in *Advances in Botanical Research* 7:225-332. doi:10.1016/S0065-2296(08)60089-0
- Armstrong, W., Brandle, R., Jackson, M.B., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43, 307–358. doi:10.1111/j.1438-8677.1994.tb00756.x

- Brancalion, P.H.S., Rodrigues, R.R., Gandolfi, S., Kageyama, P.Y., Nave, A.G., Gandara, F.B., Barbosa, L.M., Tabarelli, M., 2010. Instrumentos legais podem contribuir para a restauração de Florestas Tropicais Biodiversas. *Rev. Árvore* 34, 455–470. doi:10.1590/S0100-67622010000300010
- Camargo, F.A.D.O., Santos, G.D.A., Zonta, E., 1999. Alterações eletroquímicas em solos inundados. *Cienc. Rural* 29, 171–180. doi:10.1590/S0103-84781999000100032
- Dalmagro, H.J., Lathuillière, M.J., Vourlitis, G.L., Campos, R.C., Pinto, O.B., Johnson, M.S., Ortíz, C.E.R., Lobo, F. de A., Couto, E.G., 2016. Physiological responses to extreme hydrological events in the Pantanal wetland: Heterogeneity of a plant community containing super-dominant species. *J. Veg. Sci.* 27, 568–577. doi:10.1111/jvs.12379
- Dalmolin, A.C., Dalmagro, H.J., Lobo, F. de A., Antunes, M.Z., Ortíz, C.E.R., Vourlitis, G.L., 2013. Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. *Photosynthetica* 51, 379–386. doi:10.1007/s11099-013-0034-1
- Datta, J. 1981. Principles and practices of rice production. *Int. Rice Res. Inst. Los Baños, Philipp.* 1–5. doi:10.1007/s13398-014-0173-7.2
- Davanso, V.M., De Souza, L.A., Medri, M.E., Pimenta, J.A., Bianchini, E., 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellaneda* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 45, 375–384.
- Delaune, R.D., Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., Rouge, B., 1990. An oxidation-reduction buffer for evaluating the physiological response of plants to root oxygen stress. *Environ. Exp. Bot.* 30, 243–247.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Guisan, A., 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *J. Veg. Sci.* 24, 593–606. doi:10.1111/jvs.12002
- Dwire, K.A., Kauffman, J.B., Baham, J.E., 2006. Plant species distribution in relation to water-table depth and soil redox potential in montane riparian meadows. *Wetlands* 26, 131–146. doi:10.1672/0277-5212(2006)26[131:PSDIRT]2.0.CO;2
- Embrapa, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. 2006. Sistema brasileiro de classificação de solos. 2. ed. Rio Janeiro, Embrapa Solos 306p. doi:ISBN 978-85-7035-198-2
- Faria, H.H., Sérgio, F.C., Garrido, M.A.O., 2001. Reposição da vegetação ciliar integrada à conservação de microbacia. *IF Sér. Reg.* 21, 1–13.
- Farquhar, G.V., Caemmerer, S.V., Berry, J. A., 1980. A biochemical model of photosynthetic

- CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149, 78-90. doi: 10.1007/BF00386231
- Fernandes, M.F., Paganucci De Queiroz, L., 2015. Floristic surveys of Restinga Forests in southern Bahia, Brazil, reveal the effects of geography on community composition. *Rodriguésia* 66, 51–73. doi:10.1590/2175-7860201566104
- Franco, G.B., Souza, C.M.P. De, Marques, E.A.G., Gomes, Ronaldo Lima; Chagas, C. da S., 2011. Diagnóstico ambiental da Bacia Hidrográfica do Rio Almada (BA). *Rev. Geogr.* 20, 71–94.
- Gomes, R.L., 2013. Avaliação da fragilidade ambiental e vulnerabilidade natural à perda de solo da bacia hidrográfica do rio Almada. *Boletim de Geografia*, 31: 41-53.
- Hunt, R., 2017. Growth Analysis, Individual Plants, in: *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*. pp. 421–429. doi:10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4
- Jacomine, P.K.T., 2000. Solos sob matas ciliares, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação E Recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 27–31.
- Junk, W.J., An, S., Finlayson, C.M., Gopal, B., Květ, J., Mitchell, S.A., Mitsch, W.J., Robarts, R.D., 2013. Current state of knowledge regarding the world’s wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquat. Sci.* 75, 151–167. doi:10.1007/s00027-012-0278-z
- Kashem, M.A., Singh, B.R., 2001. Metal availability in contaminated soils: I. Effects of flooding and organic matter on changes in Eh, pH and solubility of Cd, Ni and Zn. *Nutr. Cycl. Agroecosystems* 61, 247–255. doi:10.1023/A:1013762204510
- Kozłowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monogr.* 1, 1–29.
- Kozłowski, T.T., 1984. Responses of Woody Plants to Flooding, in: Kozłowski, T.T., *Flooding and Plant Growth*. Academic Press INC., pp. 129-163.
- Kozłowski, T.T., 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands* 22, 550-561. doi:10.1672/0277-5212(2002)022[0550:PEIOFO]2.0.CO;2
- Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L., 2008 *Plant Physiological Ecology*. Second Edition. Springer Science & Business Media. doi: 10.1007/978-0-387-78341-3
- Lavinsky, A.O., Sant’Ana, C.S., Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., França, S., Silva, D.C., 2007. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New For.* 34, 41–50. doi:10.1007/s11056-006-9036-1

- Lira, J.M.S., Ferreira, R.A., Silva Junior, C.D., Santos Neto, E.M., Santana, W.S., 2013. Análise de crescimento e trocas gasosas de plantas de *Lonchocarpus sericeus* (Poir.) D.C. sob alagamento para uso na recuperação de matas de ciliares. *Cienc. Flor.* 23, 655–665. doi:10.5902/1980509812349
- Lobo, P.C., Joly, C.A., 2000. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil, in: Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. (Eds.), *Matas Ciliares: Conservação E Recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 143-157.
- Lohmann, L.G., 2015. *Bignoniaceae* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB114346>>. (Acesso February 13, 2017).
- Medri, M.E., Ferreira, A.C., Kolb, R.M., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Davanso-Fabro, V.M., Medri, C., 2007 Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Sci. Biol. Sci.*, 29: 15-22.
- Metzger, J.P., 2010. O Código Florestal tem base científica? *Nat. Conserv.* 8, 1–5. doi:10.4322/natcon.00801017
- Metzger, J.P., Bernacci, L.C., Goldenberg, R., 1997. Pattern of tree species diversity in Riparian Forest fragments of different widths (SE Brazil). *Plant Ecol.* 133, 135–152. doi:10.2307/20050551
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F. De, Gomes, F.P., Mangabeira, P.A.O., Costa Silva, D., 2005a. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New For.* 29, 161-168. doi:10.1007/s11056-005-0247-7
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Aguilar, A.G., Mangabeira, P.A.O., 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.*, 50, 221-231.
- Mielke, M.S., Matos, E.M., Couto, V.B., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Mangabeira, P.A.O., 2005b. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding. *Acta Bot. Bras.*, 19: 905-911.
- Neue, H.U., Gaunt, J.L., Wang, Z.P., Becker-Heidmann, P., Quijano, C., 1997. Carbon in tropical wetlands. *Geoderma* 79, 163–185. doi:10.1016/S0016-7061(97)00041-4
- Newsome, R.D., Kozlowski, T.T., Tang, Z.C., 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Can. J. Bot.* 60, 1688-1695. doi:10.1139/b82-219
- Olivella, C., Biel, C., Vendrell, M., Savé, R., 2000. Hormonal and physiological responses of

- Gerbera jarnesonii* to flooding stress. HortScience 35, 222–225.
- Pereira, J.S., Kozłowski, T.T., 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. Physiol. Plant. 41, 184–192. doi:10.1111/j.1399-3054.1977.tb05555.x
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. Environ. Exp. Bot. 46, 299–312. doi:10.1016/S0098-8472(01)00107-1
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 1998. Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. Environ. Exp. Bot. 40, 123–133. doi:10.1016/S0098-8472(98)00026-4
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. Biology 1, 196–221. doi:10.3390/biology1020196
- Ponnamperuma, F.N., 1972. The Chemistry of Submerged Soils. Adv. Agron. 24, 29–96. doi:10.1016/S0065-2113(08)60633-1
- Ponnamperuma, F.N., 1984. Effects of flooding on soils, Flooding and plant growth. Academic Press, INC. doi:10.1016/B978-0-12-424120-6.50007-9
- Rogge, G.D.D., Pimenta, J.A.A., Bianchini, E., Medri, M.E.E., Colli, S., Alves, L.M.T., 1998. Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. Rev. Bras. Bot. 21, 1–7. doi:10.1590/S0100-84041998000200007
- Santos, T.A., Mielke, M.S., Pereira, H.A.S., Gomes, F.P., Silva, D.C.S., 2012. Trocas gasosas foliares e crescimento de plantas jovens de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae) submetidas ao alagamento do solo em dois ambientes de luz. Sci. For. Sci. 40, 47-56.
- Sauter, M., 2013. Root responses to flooding. Current Opinion in Plant Biol. 16, 282-286. doi: 10.1016/j.pbi.2013.03.013
- Sharkey, T.D., Bernacchi, C.J., Farquhar, G.D., Singaas, E.L., 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. Plant, Cell Environ. 30, 1035–1040. doi:10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x
- Tabarelli, M., Pinto, L.P., Silva, J.M.C., Hirota, M.M., Bedê, L.C., 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. Megadiversidade 1, 132–138. doi:10.1590/S0102-05362005000400034
- Tambosi, L.R., Vidal, M.M., Ferraz, S.F.B., Tzger, J.P., 2015. Funções eco-hidrológicas das florestas nativas e o Código Florestal. Estudos Avançados 29, 155-162. doi:10.1590/S0103-40142015000200010
- Topa, M.A., McLeod, K.W., 1986. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: A possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. Physiol. Plant. 68, 540-550.

doi:10.1111/j.1399-3054.1986.tb03394.x

- Tsukahara, H., Kozłowski, T.T., 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant Soil* 88, 123–132. doi:10.1007/BF02140671
- Tundisi, J.G., 2008. Recursos hídricos no futuro: problemas e soluções. *Estudos Avançados* 22, 7–16. doi:10.1590/S0103-40142008000200002
- Tundisi, J.G., Tundisi, T.M., 2010. Impactos potenciais das alterações do Código Florestal nos recursos hídricos. *Biota Neotrop.* 10, 67-76.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., 1993. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an Edaphic Gradient in an Amazonian Rain Forest. *J. Veg. Sci.* 5, 25–34. doi:10.2307/3235634
- Uieda, W., Paleari, L.M., 2004. *Flora e fauna: um dossiê ambiental*. São Paulo: Editora Unesp.
- Wenkert, W., Fausey, N.R., Watters, H.D., 1981. Flooding responses in *Zea mays* L. *Plant Soil* 62, 351–366. doi:10.1007/BF02374133

## CAPÍTULO 5

### O rápido declínio do potencial de oxidação-redução afeta a fotossíntese de plantas jovens de *Carpotroche brasiliensis* sob alagamento do solo<sup>5</sup>

Laize Queiroz<sup>a</sup>, Adrielle Leal<sup>b</sup>, Ândrea Carla Dalmolin<sup>c</sup>, Marcelo Schramm Mielke<sup>b,c</sup>

<sup>a</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA 45650-000, Brasil. E-mail: laizequeiroz@gmail.com

<sup>b</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Ecologia Aplicada, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Rodovia Ilhéus/Itabuna km 16, Ilhéus, BA 45650-000, Brasil. E-mail: adrielle\_leal@hotmail.com, msmielke@uesc.br

<sup>c</sup>Departamento de Ciências Biológicas, UESC, Ilhéus, BA, Brasil. Email: andreacarlad@gmail.com

#### Resumo

O objetivo com este estudo foi o de analisar as respostas da fotossíntese de plantas jovens de *Carpotroche brasiliensis* em relação a mudanças nas variáveis físico-químicas de solos alagados, e a possibilidade de cultivar essa espécie em locais propensos ao alagamento. Mudas de *C. brasiliensis* foram submetidas ao alagamento por 21 dias durante os quais foram feitas medidas do potencial de oxidação-redução ( $Eh$ ), pH e condutividade elétrica ( $Ec$ ) no solo alagado e medidas de taxa fotossintética líquida ( $A$ ), condutância estomática ( $gs$ ) e rendimento quântico potencial do fotossistema II ( $Fv/Fm$ ) nas plantas. Após 21 dias as plantas foram retiradas da condição de alagamento para avaliação da sobrevivência após o término do estresse. Foram observadas quedas no  $Eh$  e pH após o início do alagamento com efeito negativo em  $A$  e  $gs$  aos sete dias após início do alagamento e na razão  $Fv/Fm$  aos 21 dias após início do alagamento. Verificou-se a formação de lenticelas hipertrofiadas nas plantas alagadas, o que não foi suficiente para impedir os sinais severos de estresse nem restabelecer os valores de  $A$  e  $gs$ . Além disso, 90% das plantas alagadas morreram 17 dias após o término do alagamento do solo. Assim, a espécie *C. brasiliensis* pode ser considerada intolerante ao alagamento do solo

---

<sup>5</sup> Nota Técnica em preparação para a revista Agroforestry Systems.

sendo indicada para plantio em sistemas agroflorestais apenas em áreas com solos bem drenados.

**Keywords:** Floresta Atlântica, Sistema agroflorestral, taxa fotossintética líquida

## Introdução

*Carpotroche brasiliensis* Endl. (Achariaceae) é uma espécie arbórea nativa da Floresta Atlântica brasileira (Lorenzi e Matos 2002; Lima et al. 2005). É uma espécie perene ou semi-decídua com folhas simples e alternadas. Os indivíduos desta espécie podem ser dióicos, com flores diclinas em indivíduos diferentes, ou monoicos, com flores monoclinas no mesmo indivíduo. O óleo chaulmugra é extraído de suas sementes e usado na medicina popular e na indústria farmacêutica como anti-inflamatório e analgésico (Lima et al. 2005; Oliveira et al. 2009). É uma espécie de médio porte, com grande potencial para o cultivo em sistemas agroflorestais (Brito-Rocha et al. 2016).

O cultivo de plantas nativas em sistemas agroflorestais é uma forma de manter a elevada biodiversidade em florestas tropicais, associando o desenvolvimento econômico e a conservação da natureza (Shulz et al. 1994). A manutenção da produção agrícola em áreas onde ocorrem inundações periódicas do solo requer a identificação de culturas tolerantes a inundações, incluindo árvores frutíferas com potencial econômico (Schaffer 1998), bem como práticas agrícolas para aliviar os efeitos adversos das inundações do solo sobre a assimilação líquida de carbono e a produtividade.

Solos alagados apresentam uma redução progressiva do potencial de oxidação-redução (Eh), além de alterações no pH e condutividade elétrica (Ec) (Camargo 1999; Pezeshki e DeLaune 2012). As plantas, por sua vez, podem responder às mudanças físico-químicas do solo alagado com grande variedade de sintomas. O alagamento do solo interfere nas funções fisiológicas das plantas provocando variação da respiração aeróbia das raízes (Rogge et al. 1998) no nível nutricional (Alaoui-Sossé et al. 2005) e na fotossíntese (Lavinsky et al. 2007; Dalmolin et al. 2013) o que pode afetar sua sobrevivência e o crescimento (Kozłowski 1997). Elevadas taxas de sobrevivência e crescimento de plantas submetidas ao alagamento do solo estão relacionadas com a capacidade em manter valores de condutância estomática e da taxa fotossintética líquida em níveis que permitam a sobrevivência e o crescimento quando as raízes

estão sob disponibilidade limitada de oxigênio (Lopez e Kursar 1999; Mielke et al. 2003; Medina et al. 2009; Oliveira e Joly 2010; Li et al. 2015). Assim, a avaliação das respostas da fotossíntese de diferentes espécies em função de variações no pH, Ec e Eh é uma importante estratégia para a avaliação da tolerância ao alagamento do solo e para a elaboração de estratégias de cultivo de espécies arbóreas em sistemas agroflorestais localizados em ambiente tropical úmido.

Neste estudo, plantas jovens de *C. brasiliensis* foram cultivadas em ambiente de viveiro e submetidas ao alagamento do solo por aproximadamente 20 dias. Durante o alagamento, foram avaliados o pH, a Ec e o Eh do solo, além de variáveis associadas com a fotossíntese com o objetivo de analisar as respostas da fotossíntese de plantas jovens de *C. brasiliensis* em relação a mudanças nas variáveis físico-químicas de solos alagados, e a possibilidade de cultivar essa espécie em sistemas agroflorestais implantados em locais propensos ao alagamento.

## **Material e métodos**

Mudas de *C. brasiliensis* foram produzidas no Viveiro do Instituto Floresta Viva, localizado em Serra Grande, Uruçuca, BA e transportadas para o viveiro da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus, BA. Foram utilizadas 20 mudas com aproximadamente seis meses de idade que, após passarem por um período de aclimação, foram submetidas a dois tratamentos: controle (rega diária) e alagamento (com água atingindo 20 mm acima do solo) por 21 dias. O Eh, o pH e a Ec foram medidos em intervalos de três dias em oito plantas por tratamento. O Eh e pH foram medidos utilizando um medidor de modelo 8651 (AZ Instrument Corp., Taichung, Taiwan) e a Ec foi medida utilizando um medidor portátil modelo TEC-4P-MP (Tecnal Equipamentos Científicos, Piracicaba, SP, Brasil). As medidas de trocas gasosas foliares, fluorescência da clorofila a, e clorofila total foram feitas em uma folha madura e completamente expandida em cinco plantas por tratamento, nos dias 0, 7 e 21 após alagamento, sempre entre 8:00 e 12:00 horas. As medidas de trocas gasosas foram realizadas por meio de um analisador de gases por infravermelho, modelo LI6400 (Li-Cor Bioscience, Lincoln, NE, USA) ajustado a um fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (PPFD) de 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , temperatura de 28°C, umidade relativa entre 60 e 65% e concentração ambiente de CO<sub>2</sub> ( $\pm$  390 ppm). O rendimento quântico potencial do fotossistema II (Fv/Fm) foi medido, após 20 min. de aclimação ao escuro, por meio de um fluorômetro portátil Pocket PEA Chlorophyll Fluorimeter (Hansatech Instruments, UK). Já o índice de clorofila Falker (FCI) foi

obtido através do medidor portátil de clorofila ClorofiLog (Falker, Porto Alegre, RS, Brasil). A partir do FCI foi estimado o teor de clorofila total através da equação: Clorofila total = 0,3121 FCI<sup>1.3846</sup> ( $r^2 = 0,83$ ;  $n = 172$ ). Após 21 dias do experimento, as plantas foram retiradas da condição de alagamento para avaliar a etapa de recuperação. Foi adotado delineamento experimental inteiramente casualizado, com duas condições de água no solo (alagado e controle) e 10 repetições por tratamento. As médias obtidas nos tratamentos controle e alagado foram comparadas entre si por meio do teste-t.

## **Resultados e discussão**

Foram observadas quedas lineares no *Eh* após o início do alagamento (Figura 1A). Logo após o início do alagamento, os valores de *Eh* caíram abaixo de 350 mV, chegando a próximo de -250 mV ao final do experimento. Valores de *Eh* do solo variando de 400 a 700 mV são característicos de solos bem drenados (DeLaune et al. 1990). Em contraste, poucos dias após o alagamento o *Eh* pode atingir valores que variam de 400 a -300 mV; sendo que 350 mV representa o valor aproximado em que o oxigênio começa a desaparecer no solo alagado (Pezeshki e Delaune 1998). O pH do solo apresentou uma queda até o sexto dia após alagamento, a partir do qual houve uma tendência a se manter estável em torno de 5,7 (Figura 1B). A maioria dos solos alagados tendem a atingir a neutralidade com o aumento do pH em solos ácidos e diminuição em solos alcalinos (Ponnamperuma 1972; Camargo et al. 1999). O solo utilizado neste estudo apresentou-se levemente ácido e não foi observado o padrão esperado. Para que ocorra um aumento do pH em solos ácidos, além de um baixo *Eh*, é necessário a presença suficiente de ferro reduzido, pois os compostos ferrosos são mais básicos em suas formas reduzidas do que em forma oxidada (Camargo et al. 1999). Assim, é provável que o solo utilizado não apresente ferro suficiente para que o pH atingisse valores próximos à neutralidade. Além disso, a diminuição do pH observada pode ser explicada pelo acúmulo de CO<sub>2</sub> produzido pela respiração das bactérias anaeróbias em solos alagados (Ponnamperuma 1972). Já a *Ec* do solo apresentou uma queda logo após alagamento com posterior aumento para valores maiores que os iniciais (Figura 1C).

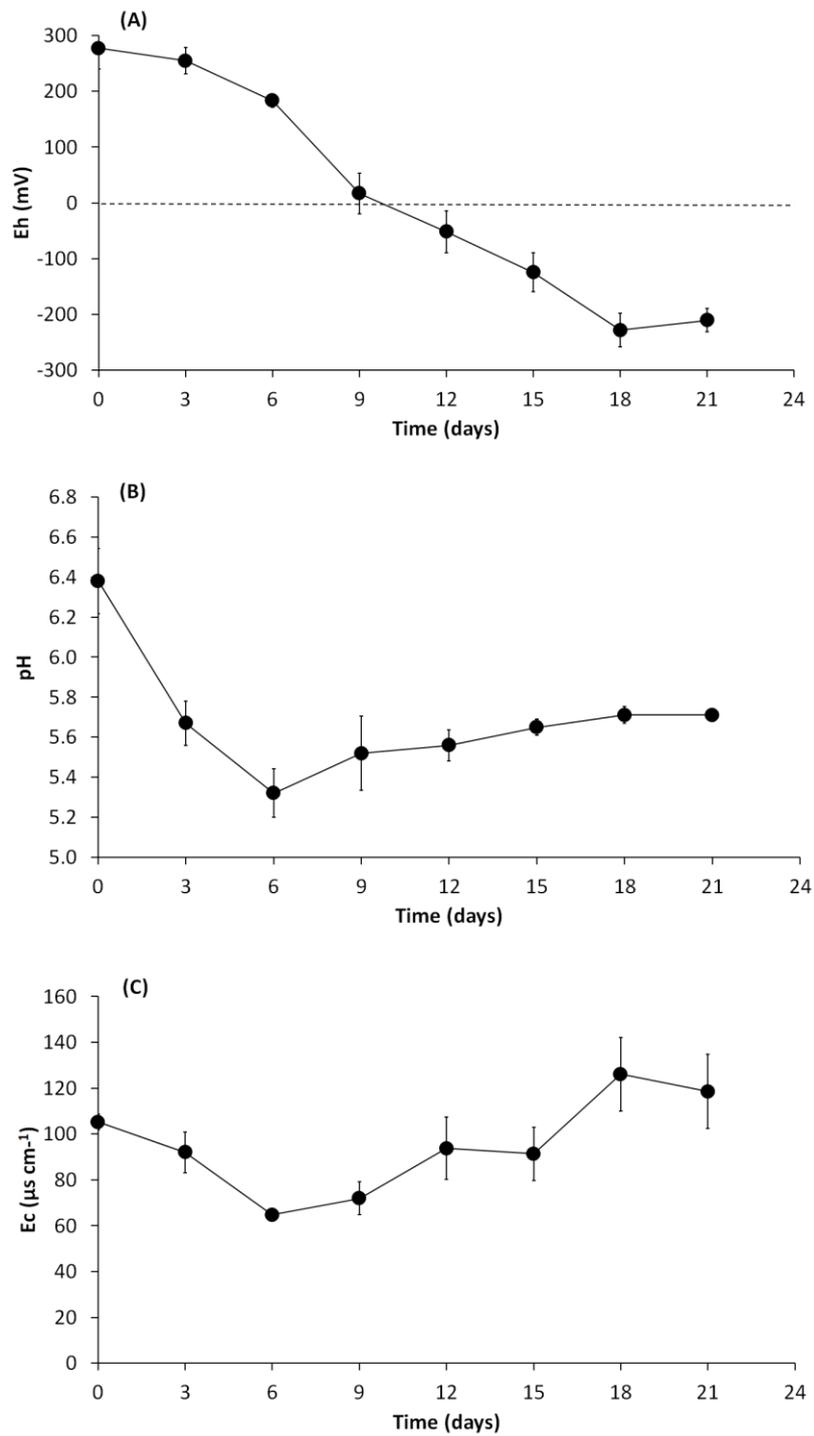


Figura 1. Efeitos do alagamento do solo no potencial de oxidação-redução ( $Eh$ ), pH e condutividade elétrica ( $Ec$ ) durante 21 dias. A média e o erro são referentes a um total de 8 repetições.

O alagamento do solo afetou negativamente  $A$  e  $g_s$  das plantas alagadas sete dias após início do experimento, cujos valores médios mantiveram-se abaixo das plantas controle até o final do experimento (Tabela 1). Já a razão  $F_v/F_m$  só apresentou efeito negativo nas plantas após 21 dias sob condições de alagamento (Tabela 1). Em condição de alagamento, há um decréscimo na taxa fotossintética líquida ocasionada pelo fechamento dos estômatos que consequentemente diminui a absorção de  $\text{CO}_2$  pelas folhas. Decréscimos na taxa fotossintética líquida também pode ser consequência de efeitos inibitórios sobre o processo fotossintético como alterações de enzimas de carboxilação (ex. diminuição na atividade da RUBISCO), perda e ou degradação da clorofila e disfunção do fotossistema II (FSII) (Kozlowski, 1997; Pezeshk e DeLaune, 2012). Portanto, a queda em  $A$  observada em plantas jovens de *C. brasiliensis* pode ser explicada por diminuições em  $g_s$  e por disfunção do FSII evidenciada pela queda na razão  $F_v/F_m$  (Tabela 1). Não houve diferença para o teor de clorofila total entre as plantas controle e alagadas apesar da tendência das plantas alagadas apresentarem valores abaixo das plantas controle (Tabela 1).

Tabela 1. Taxa fotossintética líquida ( $A$ ), condutância estomática ao vapor de água ( $g_s$ ), eficiência quântica do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) e teor de clorofila total em folhas de plantas jovens de *Carpotroche brasiliensis* submetidas ao alagamento do solo. A média e o erro padrão são referentes a um total de 5 repetições. Letras maiúsculas (linhas) representam comparação entre tratamentos e letras minúsculas (colunas) representam comparações ao longo do tempo.

Variável	Dias após o alagamento do solo	Controle	Alagado	% do controle
$A$ (mmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0	7.92 ± 0.56 A	6.78 ± 0.40 A	-14
	7	9.91 ± 0.58 A	4.69 ± 0.59 B	-52
	21	6.43 ± 0.44 A	1.66 ± 0.50 B	-74
$g_s$ (mol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0	0.11 ± 0.02 A	0.08 ± 0.01 A	-27
	7	0.25 ± 0.04 A	0.05 ± 0.02 B	-80
	21	0.16 ± 0.02 A	0.02 ± 0.01 B	-87
$F_v/F_m$	0	0.70 ± 0.01 A	0.69 ± 0.02 A	-1
	7	0.74 ± 0.01 A	0.74 ± 0.02 A	0
	21	0.70 ± 0.02 A	0.57 ± 0.05 B	-18
Clorofila total (µg cm <sup>-2</sup> )	0	64.38 ± 3.72 A	59.60 ± 1.85 A	-7
	7	55.49 ± 5.63 A	50.16 ± 3.47 A	-9
	21	50.51 ± 3.50 A	43.14 ± 5.39 A	-14

O  $E_h$  do solo apresentou uma relação direta com a taxa fotossintética líquida das plantas alagadas, sendo o responsável por grande parte dos efeitos negativos apresentados pela espécie quando em condição de alagamento ( $R^2 = 0,69$ ) (Figura 2). Entretanto, também deve ser considerado as características do solo tais como fertilidade e quantidade de matéria orgânica, bem como o pH do solo, pois estes exercem influência na disponibilidade de nutrientes minerais para as plantas (Ponnamperuma 1972).

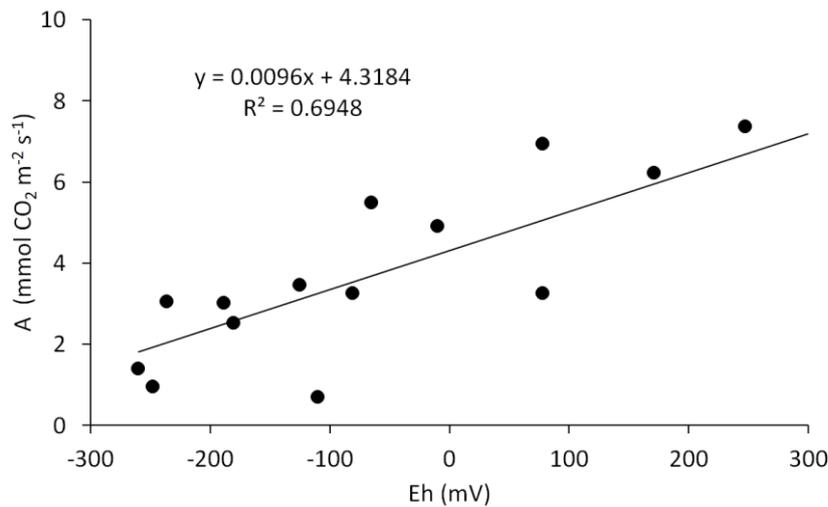


Figura 2. Relação entre o potencial de oxidação-redução do solo ( $Eh$ ) e a taxa fotossintética líquida ( $A$ ) de plantas jovens de *Carpotroche brasiliensis* submetidas ao alagamento do solo por 21 dias.

As plantas jovens de *C. brasiliensis* em condição de alagamento desenvolveram lenticelas hipertrofiadas doze dias após início do experimento. A hipertrofia de lenticelas tem por finalidade melhorar a troca gasosa entre a planta e o ambiente (Armstrong, 1980). No entanto, essa característica adaptativa ao alagamento não foi suficiente para evitar sinais severos de estresse nas plantas alagadas como epinastia, senescência, necrose, abscisão foliar e morte de um indivíduo. Esses sintomas são característicos de plantas intolerantes ao alagamento (Kozłowski, 1997). Além disso, a formação de lenticelas hipertrofiadas também não foi suficiente para proporcionar o reestabelecimento de  $A$  e  $g_s$  e garantir a sobrevivência e crescimento da espécie quando em condição de alagamento.

Durante a etapa de recuperação, as plantas que foram retiradas da condição de alagamento não conseguiram se recuperar, sendo incapazes de retomar o crescimento. Quatro dias após início da etapa de recuperação, 50% das mudas murcharam e após seis dias morreram. Passados 17 dias, 90% das plantas retiradas da condição de alagamento morreram. Quando o alagamento cessa, para que haja um bom ajuste fisiológico da planta, é necessário a ativação de enzimas antioxidantes para controlar as espécies reativas de oxigênio (ROS) formadas pela reoxigenação (Pociecha 2013; Voeselek e Bailey-Serres 2015). Quando esses mecanismos de ajustes não são eficientes, podem ocorrer danos às membranas celulares que afetam a integridade celular (Voeselek e Bailey-Serres 2015). Além disso, o alagamento pode provocar

danos irreversíveis aos estômatos (Kozłowski e Pallardy 1979) o que pode inviabilizar a recuperação da atividade fotossintética (Voeselek e Bailey-Serres 2015).

Os efeitos de estresse observados nas plantas alagadas bem como diminuições da taxa fotossintética líquida e da condutância estomática impossibilitaram a manutenção do crescimento e da sobrevivência de plantas de *C. brasiliensis* mesmo após ser retirada da condição de alagamento. Assim, a espécie pode ser considerada intolerante ao alagamento do solo sendo indicada para plantio em sistemas agroflorestais apenas em áreas com solos bem drenados.

### **Agradecimentos**

Parte dessa pesquisa foi financiada pela Natura Inovação e Tecnologia de Produtos LTDA e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – Processo 561933/2010-3). Agradecemos a ONG Instituto Floresta Viva, pelo fornecimento das mudas utilizadas nessa pesquisa. Laize Queiroz agradece a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia – FAPESB [LQA BOL0224/2014] pela bolsa de doutorado concedida e Marcelo S. Mielke agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq [MSM 306531/2015-1] pela bolsa de Produtividade em Pesquisa.

### **Referências**

- Alaoui-Sossé B, Gérard B, Binet P, Toussaint ML, Badot PM (2005) Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur* L.). Ann. For. Sci 62, 593–600. doi:10.1051/forest:2005052
- Armstrong W (1980) Aeration in Higher Plants. in Advances in Botanical Research 7:225-332. doi:10.1016/S0065-2296(08)60089-0
- Brito-Rocha E, dos Anjos L, Schilling AC, Dalmolin AC, Mielke MS (2016) Individual leaf area estimations of a dioecious tropical tree species *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) A. Gray, Achariaceae. Agroforest Syst doi: 10.1007/s10457-016-9927-x
- Camargo FADO, Santos GDA, Zonta E (1999) Alterações eletroquímicas em solos inundados. Cienc. Rural 29, 171–180. doi:10.1590/S0103-84781999000100032

- Dalmolin AC, Dalmagro HJ, Lobo FA, Antunes MZ, Ortíz CER, Vourlitis GL (2013) Photosynthetic light and carbon dioxide response of the invasive tree, *Vochysia divergens* Pohl, to experimental flooding and shading. *Photosynthetica* 51:379-386.
- Delaune RD, Pezeshki SR, Pardue JH, Rouge B (1990) An oxidation-reduction buffer for evaluating the physiological response of plants to root oxygen stress. *Environ. Exp. Bot.* 30, 243–247.
- Kozłowski TT (1997) Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol. Monogr.* 1, 1–29.
- kozłowski TT, Pallardy S (1979) Stomatal responses of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings during and after flooding. *Physiol Plant* 46: 155-158 doi: 10.1111/j.1399-3054.1979.tb06549.x
- Lavinsky AO, Sant’Ana CS, Mielke MS, Almeida AAF, Gomes FP, França S, Silva DC (2007) Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New Forests* 34: 41-50.
- Li M, López R, Venturas M, Pita P, Gordaliza GG, Gil L, Rodríguez-Calcerrada J (2015) Greater resistance to flooding of seedlings of *Ulmus laevis* than *Ulmus minor* is related to the maintenance of a more positive carbon balance *Trees* 29: 835-848.
- Lima JA, Oliveira AS, Miranda ALP, Rezende CM, Pinto AC (2005) Anti-inflammatory and antinociceptive activities of an acid fraction of the seeds of *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) (Flacourtiaceae). *Braz J Med Biol Res* 38:1095–1103.
- Lopez OR, Kursar TA (1999) Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiol* 19: 925-932.
- Lorenzi H, Matos FJA (2002) Plantas medicinais no Brasil: Nativas e Exóticas. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Medina CL, Sanches MC, Tucci MLS, Sousa CAF, Cuzzuol GRF, Joly CA (2009) *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. *Annals of Botany* 104: 671-680.
- Mielke MS, Almeida AAF, Gomes FP, Aguillar AG, Mangabeira PAO (2003) Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environ Exp Bot* 50:221-231.
- Oliveira VC, Joly CA (2010) Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. *Annals of Botany* 24:185-193.

- Oliveira AS, Lima JA, Rezende CM, Pinto AC (2009) Ácidos ciclopentênicos do óleo da sapucainha (*Carpotroche brasiliensis* Endl, Flacourtiaceae): o primeiro antileprótico usado no Brasil. *Quim Nova* 32:139–145
- Pezeshki SR, DeLaune RD (2012) Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. *Biology* 1, 196–221. doi:10.3390/biology1020196
- Pezeshki SR, DeLaune RD (1998) Responses of seedlings of selected woody species to soil oxidation-reduction conditions. *Environ. Exp. Bot.* 40, 123–133. doi:10.1016/S0098-8472(98)00026-4
- Pociecha E (2013) Different physiological reactions at vegetative and generative stage of development of field bean plants exposed to flooding and undergoing recovery. *J Agron Crop Sci.* 199, 195–199. doi: 10.1111/jac.12009
- Ponnamperuma FN (1972) The Chemistry of Submerged Soils. *Adv. Agron.* 24, 29–96. doi:10.1016/S0065-2113(08)60633-1
- Rogge GDD, Pimenta JAA, Bianchini E, Medri MEE, Colli S, Alves LMT (1998) Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. *Rev. Bras. Bot.* 21, 1–7. doi:10.1590/S0100-84041998000200007
- Schaffer, B (1998) Flooding responses and water-use efficiency of Subtropical and Tropical fruit trees in an environmentally-sensitive Wetland. *Ann. Bot.* 81: 475-481.
- Shulz B, Becker B, Götsch E (1994) Indigenous knowledge in a ‘modern’ sustainable agroforestry system - a case study from eastern Brazil. *Agrofor Syst* 25:59–69.
- Voesenek L, Bailey-Serres J (2015) Flood adaptive traits and processes: an overview. *New Phytol.* 206: 57-73. doi: 10.1111/nph.13209

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies presentes em florestas ripárias podem apresentar diferentes níveis de tolerância ao alagamento, por isso, para uma maior eficiência na seleção de espécies com potencial de serem utilizadas em ações de restauração nestes ambientes é fundamental associar os dados de levantamentos florísticos com o conhecimento fisiológico das espécies. Mais do que saber se as espécies sobrevivem ou crescem em ambientes alagados, somente por meio de estudos da fisiologia da conservação é que se pode obter o entendimento das causas que levam a essa tolerância. Nota-se por meio dos estudos já realizados que a fisiologia é um indicador eficiente para entender a distribuição das espécies em áreas sujeitas a alagamento. Assim, o conhecimento das características morfológicas, anatômicas e/ou fisiológicas dessas espécies e em diferentes fases do ciclo de vida, possibilita associá-las a áreas com diferentes condições de saturação hídrica do solo de acordo com suas respectivas tolerâncias, favorecendo assim, o sucesso de programas de restauração ecológica aplicados.

As diferenças nas características físico-químicas de solos distintos em condição de alagamento, ocasionaram diferenças significativas no *Eh* e pH dos solos. Assim, o *Eh* sozinho pode não ser suficiente para explicar a resposta das plantas ao alagamento. No presente estudo, o *Eh*, apesar de importante, isoladamente não explicou as respostas apresentadas por *C. myrianthum*, *S. terebinthifolius*, *I. subnuda* e *T. stenocalyx* quando submetidas ao alagamento nos diferentes solos. O conhecimento das características físico-químicas intrínsecas de cada solo é fundamental para entender as respostas das plantas em áreas sujeitas a alagamento, e, portanto, deve ser considerado em ações de restauração florestal.

As características físico-químicas dos solos alagados são pouco influenciadas pelas espécies vegetais presente neles. Essa afirmação foi baseada em comparações feitas entre os solos alagados com presença de *S. terebinthifolius* e *I. subnuda*. Apesar da tendência inicial dos solos alagados com crescimento de *I. subnuda* serem mais reduzidos, a diferença observada ao longo do tempo no *Eh* nos diferentes solos mostrou-se mais relacionada às características intrínsecas de cada solo do que necessariamente a espécie vegetal que cresce nele. Em contrapartida, as características físico-químicas de diferentes solos alagados afetam de forma diferencial a plasticidade fisiológica de plantas. Quando comparadas as espécies *S. terebinthifolius* e *I. subnuda*, o alagamento foi mais limitante para o crescimento de *I. subnuda*.

No presente estudo, as respostas fisiológicas e de crescimento das espécies variaram com os diferentes solos, apesar de nenhum solo ter sido limitante para a sobrevivência das

espécies. As quatro espécies podem ser classificadas como tolerantes ao alagamento em Luvissole, Argissolo e Espodossolo presentes na BHRA. As alterações morfológicas como formação de lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias foram fundamentais para o ajuste fisiológico das quatro espécies. Essas alterações possibilitaram a recuperação da taxa fotossintética líquida e condutância estomática em *C. myrianthum* e uma taxa de 100% de sobrevivência para *S. terebinthifolius*, *I. subnuda* e *T. stenocalyx*, apesar dos efeitos negativos sobre as variáveis fisiológicas e de crescimento. Já no caso da espécie *T. stenocalyx*, embora seja predominante em Espodossolo, sua atividade fotossintética e de crescimento foram inferiores nesse solo, independente da condição hídrica do solo. Portanto, de acordo com o ajuste fisiológico da espécie é possível afirmar que o solo não é um fator limitante para a distribuição da mesma. Assim, as quatro espécies estudadas podem ser utilizadas em projetos de restauração de florestas ripárias em diferentes solos da BHRA.

A introdução de espécies nativas em sistemas agroflorestais sujeitos a alagamentos periódicos, como forma de conciliar ações de conservação e produção agrícola, deve ser feito através da utilização de espécies tolerantes a esse tipo de estresse. Nesse sentido, a espécie *C. brasiliensis*, em virtude dos efeitos de estresse observados nas plantas alagadas, bem como diminuições da taxa fotossintética líquida e da condutância estomática, não conseguiu manter a sobrevivência e crescimento, mesmo após ser retirada da condição de alagamento. Dessa maneira, a espécie pode ser considerada intolerante ao alagamento do solo sendo indicada para plantio em sistemas agroflorestais apenas em áreas com solos bem drenados.