

Respostas morfológicas ao alagamento em espécies arbóreas de florestas ribeirinhas subtropicais brasileiras

Ághata Comparin Artusi¹ , Heliur Alves de Almeida Delevaffi² , Crísthian dos Santos Teixeira¹ , Sílvia Vendruscolo Milesi¹ , Camila Kissmann³ , Tanise Luisa Sausen^{1,*} 

¹Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Departamento de Ciências Biológicas, Avenida Sete de Setembro, 1621, CEP 99709-910, Erechim, Rio Grande do Sul, Brasil

*Autor para correspondência: tsausen@uricer.edu.br

²Universidade Federal de Pelotas, Programa de Pós-graduação em Fisiologia Vegetal, Caixa Postal 354, CEP 96010-900, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil

³Universidade Estadual Paulista, Departamento de Botânica, Rua Prof. Dr. Antônio Celso Wagner Zanin, 250, Distrito de Rubião Junior, CEP 18618-689, Botucatu, São Paulo, Brasil

Recebido em 22.XI.2018

Aceito em 08.I.2020

DOI 10.21826/2446-82312020v75e2020001

RESUMO – No Sul do Brasil as inundações são de baixa magnitude e ocorrem com alta frequência ao longo do ano. O objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas ao alagamento em quatro espécies arbóreas nativas. As espécies *Eugenia uniflora* L., *Eugenia involucrata* DC., *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan e *Inga vera* Willd. foram distribuídas nos tratamentos controle (C), inundação parcial (IP) e total (IT) por 15 dias e avaliadas quanto ao crescimento e acúmulo de biomassa. Os resultados evidenciaram que *E. uniflora* e *P. rigida* apresentam uma redução no acúmulo de massa seca sob IT enquanto *I. vera* e *E. involucrata* não apresentaram diferença sob IP e IT. A IT acarretou efeito negativo para o comprimento da raiz em *P. rigida* e número de folhas em *E. uniflora*. As respostas observadas para as espécies estudadas evidenciaram diferentes estratégias morfológicas a períodos de inundação que ocorrem em florestas ribeirinhas subtropicais.

Palavras-chave: abscisão foliar, biomassa, inundação, raiz

ABSTRACT – Morphological responses to flooding in tree species of Brazilian subtropical riverine forests. In southern Brazil floods are of low magnitude and occur with high frequency throughout the year. The objective of this work was to evaluate the responses to flooding in four native tree species. The species *Eugenia uniflora* L., *Eugenia involucrata* DC., *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan and *Inga vera* Willd. were distributed in control (C), partial (PF) and total (TF) flooding for 15 days and evaluated for growth and biomass. The results highlight that *E. uniflora* and *P. rigida* showed a reduction in dry mass under TF while *I. vera* and *E. involucrata* showed no difference under PF and TF. TF has a negative effect on root length in *P. rigida* and leaf number in *E. uniflora*. The responses observed for the studied species showed different morphological strategies to flooding periods that occur in subtropical riparian forests.

Keywords: leaf abscission, biomass, flooding, root

INTRODUÇÃO

A frequência de inundações está associada com as variações climáticas e influencia a estrutura das comunidades vegetais (Wittmann *et al.* 2017). Nos trópicos, muitas destas comunidades são naturalmente expostas à inundação (Medri *et al.* 2012). Em alguns ecossistemas brasileiros, a inundação ocorre de maneira definida ao longo do ano devido a ocorrência das estações secas e chuvosas (Wittmann *et al.* 2017). Todavia, em outros ecossistemas como os que ocorrem na região Sul do Brasil, marcada por clima subtropical, os fenômenos de inundações conduzidos pelas variações topográficas são imprevisíveis e de baixa magnitude, ocorrendo com alta frequência ao longo de todo ano (Budke *et al.* 2010).

As espécies vegetais que ocorrem nestes ambientes apresentam diferentes estratégias de tolerância ou escape diante de situações de estresse hídrico (Lobo & Joly 1995).

A tolerância de certas espécies arbóreas à inundação é geralmente associada com mecanismos de tolerância ao estresse por hipóxia ou anoxia (Bartlett & James 1993, Luo *et al.* 2016), com respostas clássicas que envolvem o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas, aerênquima e raízes adventícias (Jackson & Armstrong 1999). As estratégias de tolerância à inundação podem ainda incluir modificações no crescimento da parte aérea (Garssen *et al.* 2015), na atividade metabólica (Qin *et al.* 2013), e degradação de compostos tóxicos que são formados durante a respiração anaeróbica (Ferreira *et al.* 2009, Garssen *et al.* 2015).

O sucesso no estabelecimento e produtividade das espécies em determinado ambiente pode ser associado com o desenvolvimento de determinadas características funcionais (Cornelissen *et al.* 2003), as quais compreendem estratégias morfofisiológicas que influenciam a capacidade de sobrevivência, reprodução e crescimento das espécies (Violle *et al.* 2007). Em florestas ribeirinhas tropicais e

subtropicais, caracterizadas por períodos de inundação associados com o clima, as principais características funcionais que auxiliam na sobrevivência das plantas envolvem o incremento em altura da parte aérea e o aumento da porosidade por meio da formação de aerênquima e de lenticelas hipertróficas (Kissmann *et al.* 2014, Garssen *et al.* 2015), abscisão foliar (Binotto *et al.* 2016), redução da capacidade fotossintética (Mielke & Schaffer 2010) e redução do comprimento da raiz (Medri *et al.* 2012).

Trabalhos desenvolvidos em florestas ribeirinhas subtropicais têm mostrado que a frequência e intensidade de inundações são variáveis preditoras da distribuição de espécies arbóreas (Budke *et al.* 2007, 2008), sendo utilizada como um critério para classificar a ocorrência das espécies de acordo com o gradiente de inundações (Budke *et al.* 2010). Projetos de restauração de florestas ribeirinhas devem considerar o uso de espécies que ocorrem nessas áreas, bem como as respostas morfofisiológicas a condições ambientais características destes ambientes (Binotto *et al.* 2016, Bender *et al.* 2017). As espécies selecionadas para este estudo apresentam padrões de ocorrência contrastante em florestas ribeirinhas do Sul do Brasil (Budke *et al.* 2010). As espécies *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae) e *Inga vera* Willd. (Fabaceae) ocorrem em áreas frequentemente inundáveis, enquanto *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan (Fabaceae) é associada a áreas ocasionalmente inundáveis e *Eugenia involucrata* DC. (Myrtaceae) ocorre em áreas com solo bem drenado e não é associada a áreas inundáveis (Budke *et al.* 2010).

Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi avaliar as respostas morfológicas ao alagamento apresentadas por espécies arbóreas nativas com ocorrência diferencial em florestas ribeirinhas subtropicais, a fim de fornecer subsídios para a recomendação de espécies arbóreas em projetos de restauração de florestas ribeirinhas.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta, germinação e crescimento inicial das plântulas

Os frutos de *Eugenia uniflora* L. e *Eugenia involucrata* DC. (Myrtaceae), *Inga vera* Willd. e *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan (Fabaceae) foram coletados em fragmentos florestais na região Norte do estado do Rio Grande do Sul e levados ao laboratório para retirada do pericarpo nas espécies com frutos carnosos (*E. uniflora*, *E. involucrata* e *I. vera*) e instalação dos experimentos de germinação. As sementes foram imersas em água para seleção das sementes viáveis, sendo as sementes sobrenadantes descartadas. As sementes viáveis foram desinfetadas em solução contendo água e hipoclorito de sódio 1 % (NaClO) por dois minutos. Posteriormente, as sementes foram lavadas em água corrente por aproximadamente cinco minutos. As sementes foram distribuídas, com distância aproximada de 3 cm entre elas, em bandejas contendo vermiculita fina e receberam irrigação até a capacidade de vaso a cada dois dias. Após a germinação, as plântulas com altura aproximada de 5 cm foram transferidas para tubetes de 100 cm³ preenchidos com

substrato comercial e vermiculita (3:1). Durante 120 dias, as plantas foram mantidas no laboratório para crescimento inicial, sendo irrigadas a cada dois dias até a capacidade de vaso. A temperatura e umidade relativa média do ar durante o período de crescimento inicial foram 21,88 °C ($\pm 2,83$) e 70,41 % ($\pm 10,55$), respectivamente, e a intensidade luminosa foi 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Preparação do experimento e delineamento experimental

Após o período de crescimento inicial, as plantas foram transferidas para casa de vegetação para condução dos experimentos de inundação. Plantas de *E. uniflora* (12,8 \pm 2,57 cm de altura da parte aérea), *I. vera* (11,36 \pm 2,00 cm de altura da parte aérea), *P. rigida* (12,30 \pm 2,65 cm de altura da parte aérea) e *E. involucrata* (16,3 \pm 2,64 cm de altura da parte aérea) foram distribuídas em três tratamentos hídricos: controle (C), contendo plantas não inundadas e com irrigação até a capacidade de vaso; inundação parcial (IP), com o nível de água três centímetros acima da superfície do solo e inundação total (IT), com plantas totalmente submersas na água. A inundação foi simulada em caixas d'água de 500 litros.

Os tratamentos de inundação parcial e total foram simulados na mesma caixa d'água e todas as plantas das quatro espécies avaliadas submetidas aos tratamentos hídricos foram mantidas sob as mesmas condições ambientais da casa de vegetação. As plantas do grupo controle foram mantidas em tubetes e irrigadas a cada dois dias até a capacidade de vaso, acondicionadas nas caixas d'água de 500 litros e mantidas nas mesmas condições ambientais que as plantas submetidas à inundação.

O delineamento estatístico foi de blocos casualizados, com cada bloco contendo as quatro espécies e os três tratamentos hídricos. Para cada tratamento hídrico foram utilizadas oito repetições, totalizando 24 unidades amostrais para cada espécie. A concentração de oxigênio dissolvido (OD) na água foi avaliada ao longo do experimento utilizando um medidor multiparâmetros portátil (Horiba@R U-50 mult-analyser). A concentração de OD ao longo do experimento foi de 4,6 \pm 0,3 mg L⁻¹. As plantas permaneceram sob IP e IT durante 15 dias, sendo este período escolhido por representar o tempo médio que as espécies permanecem inundadas em florestas ribeirinhas de clima subtropical (Binotto *et al.* 2016).

Parâmetros morfológicos

Após 15 dias sob inundação, as espécies foram avaliadas quanto aos parâmetros altura da parte aérea, diâmetro do caule, comprimento da raiz, número de folhas, massa seca da parte aérea e da raiz e massa seca total. A altura da parte aérea foi avaliada do colo até o meristema apical caulinar, e o comprimento da raiz da região do colo até o meristema apical radicular, ambos determinados com o auxílio de paquímetro digital. O diâmetro do caule foi mensurado a três centímetros acima da região do colo com auxílio de um paquímetro digital e o número de folhas foi

determinado por contagem manual. Após as medições de crescimento da parte aérea e da raiz, as plantas foram secas em estufa com temperatura de 60 °C até peso constante. Posteriormente, a massa seca da parte aérea e das raízes foi determinada para cada indivíduo por meio da pesagem em balança analítica de precisão.

Análise dos dados

Os valores foram transformados para $\log+1$ para normalização dos dados. Para avaliar o efeito dos tratamentos hídricos sobre os parâmetros de crescimento e acúmulo de massa seca foi realizada uma ANOVA *one-way*, seguida de teste de Tukey para cada uma das espécies avaliadas. O índice de resposta logarítmica (LnRR) foi calculado entre os tratamentos de submersão (IP e IT) em relação ao controle (C) para todos os parâmetros avaliados e analisados por meio de Teste *t* para cada uma das espécies avaliadas. Valores positivos mais elevados de LnRR indicam efeitos positivos da submersão para determinada característica, enquanto valores mais baixos de LnRR indicam efeitos negativos da submersão (Luo *et al.* 2016). As análises foram realizadas no Software R (R Core Team, 2017). O nível de significância considerado foi de $p \leq 0,05$.

RESULTADOS

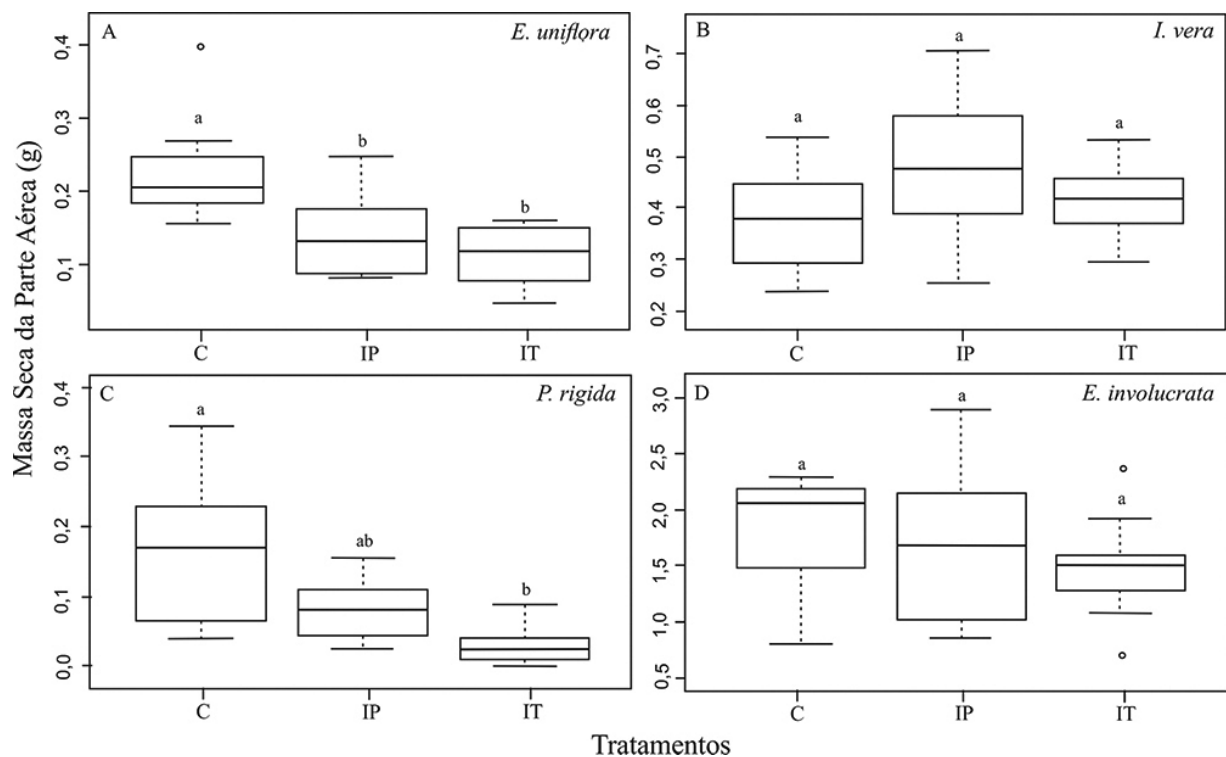
Ao final dos 15 dias de inunda o as esp cies *E. uniflora* e *P. rigida* apresentaram diferen a quanto aos par metros

relacionados ao ac mulo de massa seca, exceto para a massa seca de raiz das plantas de *E. uniflora* parcialmente inundadas, que n o diferiram das plantas controle ($p > 0,05$) (Figs. 1, 2 e 3).

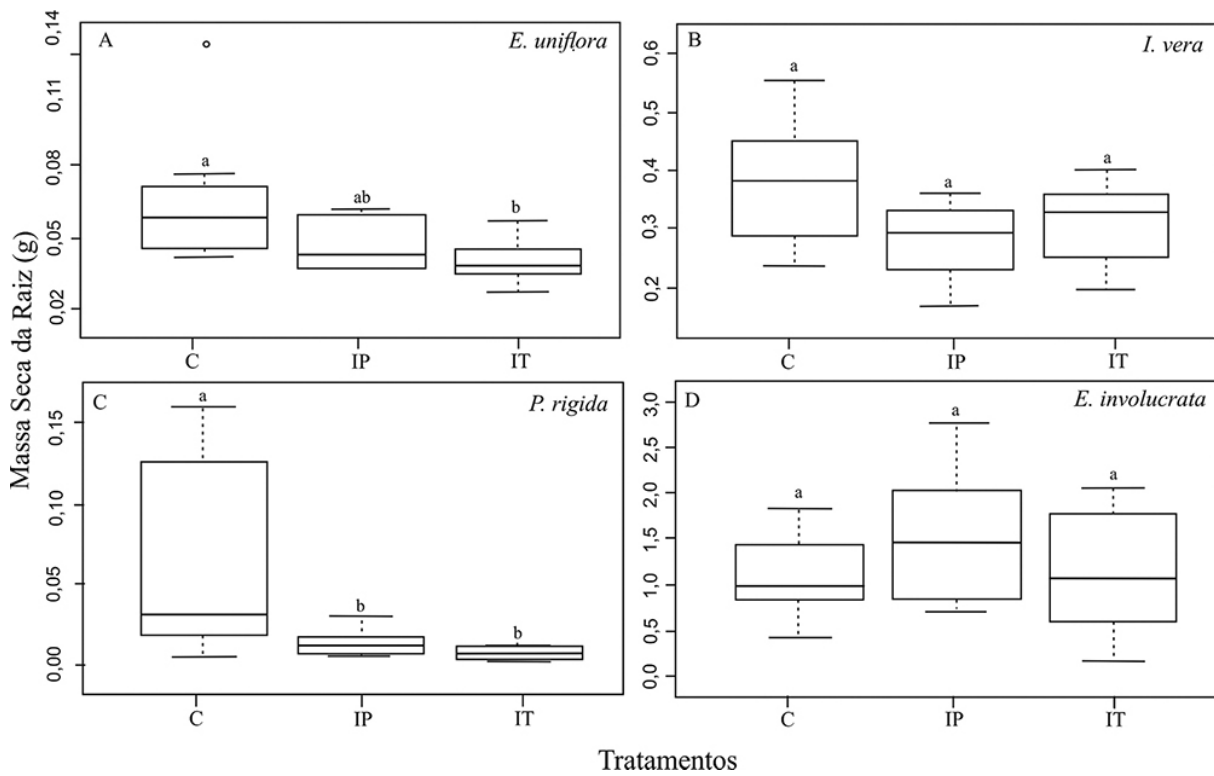
Eugenia involucrata e *I. vera* n o apresentaram diferen a em nenhum dos par metros avaliados (Tab. 1 e Figs. 1, 2 e 3). Para *E. uniflora* observou-se que a massa seca da parte a rea e total diferiram entre o controle e os tratamentos de IP e IT ($p < 0,05$) (Figs. 1A e 3A). Para a massa seca da raiz observou-se diferen a entre o tratamento controle em rela o   inunda o total ($p < 0,05$) (Tab. 1, Fig. 2A). Tamb m para esta esp cie, observou-se que as plantas C e IP apresentaram maior n mero de folhas em rela o a IT ($p < 0,05$) (Tab. 1).

As plantas de *P. rigida* apresentaram maior massa seca da raiz, parte a rea e total no grupo controle comparado com IP e IT ($p < 0,05$) (Figs. 1-3C). O di metro do caule foi maior no controle em rela o a IP e IT ($p < 0,05$) (Tab. 1). Para o comprimento da raiz, as plantas sob IT apresentaram menor crescimento em rela o a IP ($p > 0,05$), por m sem diferen a em rela o ao grupo controle (Tab. 1).

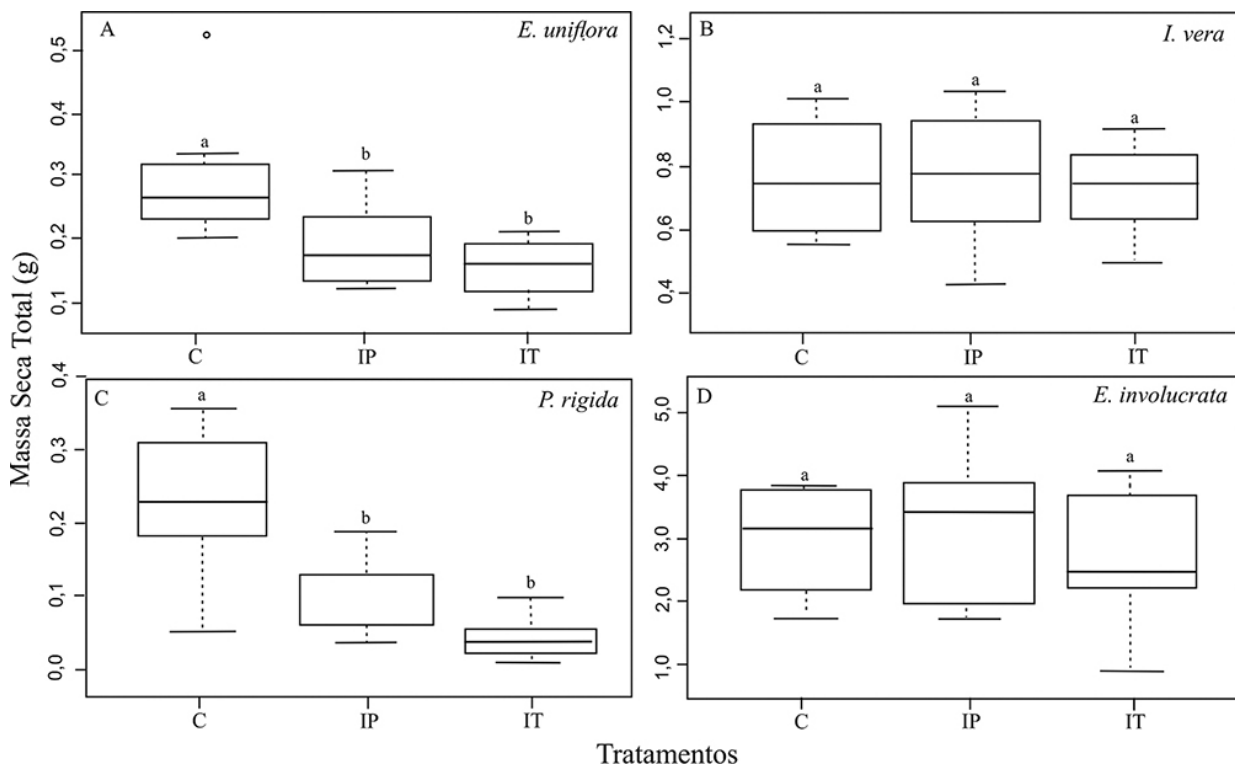
Os valores de LnRR evidenciaram que o comprimento da raiz e o n mero de folhas para as esp cies *P. rigida* e *E. uniflora*, respectivamente, apresentaram diferen a entre os grupos de inunda o (Tab. 2). O tratamento IT acarreta efeito negativo para o comprimento da raiz em *P. rigida* (-0,41) e n mero de folhas em *E. uniflora* (-0,33).



Figs. 1. A-D. Massa Seca da Parte A rea nas esp cies arb reas submetidas aos tratamentos controle (C), inunda o parcial (IP) e inunda o total (IT) durante 15 dias. **A.** *Eugenia uniflora*; **B.** *Inga vera*; **C.** *Parapiptadenia rigida*; **D.** *Eugenia involucrata*. Letras diferentes indicam diferen a entre os tratamentos h dricos ($p < 0,05$).



Figs. 2. A-D. Massa Seca da Raiz nas espécies arbóreas submetidas aos tratamentos controle (C), inunda o parcial (IP) e inunda o total (IT) durante 15 dias. **A.** *Eugenia uniflora*; **B.** *Inga vera*; **C.** *Parapiptadenia rigida*; **D.** *Eugenia involucrata*. Letras diferentes indicam diferen a entre os tratamentos h dricos ($p < 0,05$).



Figs. 3. A-D. Massa Seca Total nas esp cies arb reas submetidas aos tratamentos controle (C), inunda o parcial (IP) e inunda o total (IT) durante 15 dias. **A.** *Eugenia uniflora*; **B.** *Inga vera*; **C.** *Parapiptadenia rigida*; **D.** *Eugenia involucrata*. Letras diferentes indicam diferen a entre os tratamentos h dricos ($p < 0,05$).

Tabela 1. Resultados da ANOVA *one way* para os parâmetros de crescimento para as espécies arbóreas entre os tratamentos hídricos, controle (C), inundação parcial (IP) e total (IT) durante 15 dias. *Eugenia uniflora* (E. uni), *Inga vera* (I. ver), *Parapiptadenia rigida* (P. rig) e *Eugenia involucrata* (E. inv).

Parâmetros	Trat.	C	IP	IT	F	p
Altura (cm)	E. uni	16,42 ± 2,68a	15,15 ± 3,25a	13,40 ± 1,83a	2.46	0,11
	I. ver	13,68 ± 0,67a	14,77 ± 1,95a	15,50 ± 2,06a	1.65	0,22
	P. rig	13,83 ± 2,55a	11,85 ± 2,67a	10,62 ± 2,97a	3.05	0,07
	E. inv	14,30 ± 2,28a	15,40 ± 3,67a	15,90 ± 3,02a	0.58	0,57
Diâmetro do caule (mm)	E. uni	0,78 ± 0,34a	0,89 ± 0,19a	0,69 ± 0,22a	1.29	0,29
	I. ver	2,25 ± 0,45a	2,17 ± 0,43a	2,20 ± 0,26a	0.07	0,93
	P. rig	0,93 ± 0,34a	0,58 ± 0,25b	0,53 ± 0,14b	5.37	0,01*
	E. inv	3,30 ± 0,56a	3,30 ± 0,75a	3,40 ± 0,34a	0.05	0,96
Comp. da raiz (cm)	E. uni	17,50 ± 2,43a	15,58 ± 2,86a	12,82 ± 5,72a	3.08	0,07
	I. ver	17,87 ± 2,79a	17,08 ± 3,58a	17,67 ± 5,38a	0.12	0,89
	P. rig	11,46 ± 2,62ab	14,01 ± 2,71a	8,66 ± 2,04b	4.29	0,03*
	E. inv	14,40 ± 3,12a	17,72 ± 4,88a	15,58 ± 1,98a	2.25	0,13
Número de folhas	E. uni	12,62 ± 1,92a	12,87 ± 1,24a	9,50 ± 3,66b	5.52	0,01*
	I. ver	4,75 ± 1,58a	5,75 ± 1,03a	6,00 ± 1,69a	1.99	0,16
	P. rig	8,50 ± 3,85a	8,25 ± 1,28a	6,62 ± 1,18a	0.33	0,72
	E. inv	43,20 ± 15,31a	32,00 ± 13,35a	31,90 ± 12,51a	2.22	0,13

* Indica diferença entre os tratamentos hídricos ($p \leq 0,05$). Letras diferentes indicam diferença entre os tratamentos hídricos para cada uma das espécies avaliadas.

Tabela 2. Resultados do Teste t para o índice de resposta logarítmica (LnRR) para os parâmetros de crescimento e acúmulo de massa seca nas espécies estudadas entre os tratamentos de inundação parcial e total. * Indica diferença entre IP e IT ($p \leq 0,05$).

Parâmetros	Espécies	df	t	p
Altura	<i>E. uniflora</i>	10.80	1.22	0.25
	<i>I. vera</i>	13.86	-0.53	0.61
	<i>P. rigida</i>	12.17	0.93	0.37
	<i>E. involucrata</i>	17.93	-0.27	0.79
Diâm. do Caule	<i>E. uniflora</i>	13.99	1.17	0.26
	<i>I. vera</i>	12.77	-0.16	0.87
	<i>P. rigida</i>	13.82	0.15	0.88
	<i>E. involucrata</i>	14.14	-0.20	0.84
Comp. da Raiz	<i>E. uniflora</i>	10.261	1.39	0.19
	<i>I. vera</i>	12.549	-0.09	0.93
	<i>P. rigida</i>	2.387	10.92	0.04*
	<i>E. involucrata</i>	16.311	0.71	0.48
Nº de Folhas	<i>E. uniflora</i>	13.006	2.76	0.01*
	<i>I. vera</i>	12.772	-0.15	0.88
	<i>P. rigida</i>	11.035	1.68	0.12
	<i>E. involucrata</i>	17.956	-0.07	0.95
MS PA	<i>E. uniflora</i>	13.991	0.81	0.43
	<i>I. vera</i>	11.575	0.55	0.59
	<i>P. rigida</i>	12.778	1.81	0.09
	<i>E. involucrata</i>	17.349	0.27	0.79
MS Raiz	<i>E. uniflora</i>	9.943	0.83	0.43
	<i>I. vera</i>	9.37	-0.06	0.56
	<i>P. rigida</i>	13.388	0.98	0.34
	<i>E. involucrata</i>	17.985	0.98	0.34
MS Total	<i>E. uniflora</i>	13.481	0.79	0.44
	<i>I. vera</i>	0.182	10.63	0.86
	<i>P. rigida</i>	12.865	2.03	0.06
	<i>E. involucrata</i>	17.699	0.68	0.50

DISCUSSÃO

As quatro espécies estudadas sobreviveram aos 15 dias de inundação, indicando que as espécies avaliadas podem ser consideradas tolerantes a um evento de inundação, apesar de apresentarem uma redução no crescimento ou acúmulo de biomassa em relação as plantas mantidas em condições controle. Todavia, as espécies avaliadas apresentam diferentes estratégias morfológicas de tolerância à inundação condizentes com o padrão de ocorrência em florestas ribeirinhas subtropicais. As espécies *I. vera* e *E. involucrata* apresentaram crescimento similar nas diferentes condições hídricas testadas, enquanto *E. uniflora* e *P. rigida* apresentaram abscisão foliar, evidenciada pela redução do número de folhas, e redução do crescimento da raiz, respectivamente, após 15 dias em situação de alagamento total, indicando que essas espécies apresentam diferentes respostas morfológicas ao estresse por alagamento.

As espécies avaliadas pertencem as famílias Myrtaceae e Fabaceae, consideradas as mais representativas em fragmentos florestais subtropicais, com importantes serviços ecossistêmicos (Capellesso *et al.* 2016, Oliveira *et al.* 2017, Capellesso *et al.* 2018). A alta riqueza e abundância destas famílias em fragmentos florestais subtropicais podem estar associadas com a capacidade em enfrentar diferentes filtros ambientais, incluindo os períodos frequentes de saturação hídrica do solo, alternados com períodos de seca, além dos regimes de luminosidade. Porém, é importante salientar que apesar do regime de inundações frequentemente enfrentado por essas espécies não envolver a submersão total, as espécies enfrentam ciclos repetidos, sobretudo de inundação parcial, característicos do clima subtropical (Budke *et al.* 2008), o que exige respostas morfológicas que garantam sua sobrevivência e crescimento em períodos curtos e sucessivos de saturação hídrica do solo.

Diante do padrão de inundação observado nessas áreas, os resultados desse estudo destacam diferentes estratégias morfológicas de tolerância ao alagamento do solo, destacando que as estratégias de tolerância não podem ser generalizadas e que a capacidade de tolerar determinada condição ambiental varia entre as espécies da mesma família (Lopez & Kursar 1999; Violle *et al.* 2007). *Eugenia uniflora* foi a única espécie que apresentou abscisão foliar ao alagamento total. A abscisão foliar é uma importante resposta ao estresse por alagamento associada com o aumento na produção de etileno (Neuman *et al.* 1990, Zhang & Zhang 1994, Gil *et al.* 2009). Embora *E. uniflora* seja classificada com ocorrência em áreas frequentemente inundáveis, condições de inundação mais intensa, tais como o tratamento de IT e por um período superior a 15 dias, podem acarretar, além da redução da biomassa observada neste estudo, uma redução na capacidade fotossintética ocasionados pela abscisão foliar.

A espécie *P. rigida* sob alagamento total apresentou menor comprimento da raiz, indicando sensibilidade nessa condição hídrica. A redução do crescimento das raízes é uma resposta comumente observada em condições de

inundação e ocorre em consequência tanto da limitação na disponibilidade de oxigênio como pela presença de fitotoxinas resultantes do metabolismo fermentativo (Mielke *et al.* 2003, Borella *et al.* 2014). Além disso, a redução da massa seca da parte aérea, das raízes e total e no diâmetro do caule observada nas plantas de *P. rigida* submetidas aos tratamentos de IP e IT, também é considerada uma resposta clássica em situações de saturação hídrica, conforme observado em estudos com diferentes espécies (Gomes & Kozłowski 1980, Kozłowski & Pallardy 1984, Medri *et al.* 2007). A redução do crescimento é considerada uma resposta comum em espécies em situação de alagamento, estando possivelmente associada a estratégias de economia energética, a fim de reduzir ao máximo seu metabolismo (Wiedenroth 1993, Armstrong *et al.* 1994). A redução do crescimento de caule e raízes e do acúmulo de reservas pode ser associada com o fato de que a espécie ocorre em áreas raramente inundáveis, o que indica que sob condições naturais, dificilmente os indivíduos de *P. rigida* enfrentam condições severas de inundação, tais como períodos de inundação total durante 15 dias.

Por outro lado, a espécie *I. vera*, que também apresenta ocorrência em áreas frequentemente inundáveis (Budke *et al.* 2010), apresentou maior tolerância a inundação total em relação às outras espécies, não apresentando diferenças nos parâmetros avaliados nos diferentes tratamentos hídricos. Tal resposta pode estar relacionada ao acúmulo de açúcares solúveis em condições de alagamento, conforme observado por Bender *et al.* (2017) em *I. marginata*, o que, neste caso, seria importante para sustentar o metabolismo da planta durante o período de alagamento. A espécie *E. involucrata*, assim como *I. vera*, pode ser considerada tolerante a períodos de inundação total, visto que não foram observadas diferenças entre os tratamentos durante 15 dias de inundação. A tolerância ao alagamento pode ser associada com a capacidade destas espécies em manter o crescimento e acúmulo de reserva, apesar da ocorrência diferencial em florestas ribeirinhas subtropicais (Budke *et al.* 2010). No caso específico de *E. involucrata*, experimentos com um período maior de inundação devem ser realizados para compreender as estratégias morfofisiológicas desta espécie, visto que a mesma não ocorre em áreas sujeitas a períodos frequentes de inundação.

Os resultados observados nesse trabalho evidenciaram duas estratégias morfológicas clássicas associadas com a sensibilidade ao alagamento, nas espécies *E. uniflora* e *P. rigida*. A abscisão foliar e a redução do crescimento da raiz merecem destaque, sugerindo um efeito direto da redução da difusão de gases nos processos metabólicos da parte aérea e raiz. Já a estratégia de *I. vera* e *E. involucrata* para tolerar períodos de alagamento parece envolver mecanismos de ajustes bioquímicos para manutenção do crescimento (Bender *et al.* 2017, Samojedon *et al.* 2018).

Estudos que avaliem as respostas morfológicas a diferentes condições ambientais são extremamente importantes para a recomendação de espécies vegetais em projetos de restauração. Os resultados deste estudo

sugerem que as espécies *Inga vera* e *Eugenia involucrata* podem ser sugeridas na recuperação de áreas que sofrem inundações frequentes. Por outro lado, sugere-se cautela, sobretudo, na recomendação da espécie *Parapiptadenia rigida* em projetos de restauração de florestas ribeirinhas.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos programas institucionais de bolsas de pesquisa da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões e da Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul pela concessão de bolsas de iniciação científica aos autores HAAD e ACA, respectivamente.

REFERÊNCIAS

- Armstrong, W., Braendle, R. & Jackson, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43: 307-358.
- Bartlett, R.J. & James, B.R. 1993. Redox Chemistry of Soils. *In* Advances in Agronomy (D. L. Sparks, org.). Academic Press, San Diego, p. 151-208.
- Bender, B., Capellesso, E.S., Lottici, M.E., Sentkovisk, J., Mielniczki-Pereira, A.A., Rosa, L., M.G. & Sausen, T.L. 2017. Growth responses and accumulation of soluble sugars in *Inga marginata* Wild. (Fabaceae) subjected to flooding under contrasting light conditions. *Brazilian Journal of Biology* 77:260-266.
- Binotto, B., Antoniazzi, A.P., Neumann, G.M., Sausen, T.L. & Budke, J.C. 2016. Tolerância de plântulas de *Cedrela fissilis* Vell. à diferentes amplitudes e intensidades de inundação. *Ciência Florestal* 26: 1339-1348.
- Borella J., Amarante, L., Oliveira, D.S.C., Oliveira, A.C.B. & Braga, E.J.B. 2014. Waterlogging-induced changes in fermentative metabolism in roots and nodules of soybean genotypes. *Scientia Agricola* 71: 499-508
- Budke, J.C., Jarenkow, J.A. & Oliveira F.A.T. 2010. Florestas ribeirinhas e inundações: de contínuos espaciais e gradientes temporais. *In* Faces da Polissemia da Paisagem: Ecologia, Planejamento e Gestão (Santos, J.E, Zanin, E.M, Moschini, L. E., eds.). RiMa Editora, São Carlos, p. 201-108.
- Budke, J.C., Jarenkow, J.A. & Oliveira F.A.T. 2007. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverine forest, Rio Botucaraí, Southern Brazil. *Plant Ecology* 189: 187-200.
- Budke, J.C., Jarenkow, J.A. & Oliveira F.A.T. 2008. Tree community features of two stands of riverine forest under different flooding regimes in Southern Brazil. *Flora* 203: 162-174.
- Capellesso, E.S., Scrovonski, K.L., Zanin, E.M., & Sausen, T.L. 2018. Relação entre chuva de sementes e estrutura florestal em remanescentes de Floresta Atlântica no Sul do Brasil. *Iheringia. Série Botânica* 73: 176-181.
- Capellesso, E.S., Scrovonski, K.L., Zanin, E.M., & Hepp, L.U., Bayer, C. & Sausen, T. L. 2016. Effects of forest structure on litter production, soil chemical composition and litter-soil interactions. *Acta Botanica Brasilica* 30: 329-335.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H., Morgan, H.D., Heijden, M.G. A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Ferreira, C.S., Piedade, M.T.F., Franco, A.C., Gonçalves, J.F.C. & Junk, W.J. 2009. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain, upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany* 90: 246-252.
- Garssen, A.G., Baatrup, P.A., Voisenek, L.A., Verhoeven, J.T. & Soons, M.B. 2015. Riparian plant community responses to increased flooding: a meta-analysis. *Global Change Biology* 21: 2881-2890.
- Gil, P.M., Gurovich, L., Schaffer, B., Garcia, N. & Iturriaga R. 2009. Electrical signaling, stomatal conductance, ABA and Ethylene content in avocado trees in response to root hypoxia. *Plant Signaling & Behavior* 4: 100-108.
- Gomes, A.R.S. & Kozłowski, T.T. 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* Seedlings to flooding. *Plant Physiology* 66: 267-271.
- Jackson, M.B., & Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology* 1: 274-287.
- Kissmann, C., Veiga, E.B., Eichemberg, M.T. & Habermann, G. 2014. Morphological effects of flooding on *Styrax pohlii* and the dynamics of physiological responses during flooding and post-flooding conditions. *Aquatic Botany* 119:7-14.
- Kozłowski, T.T. & Pallardy, S.G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. *In* Flooding and plant growth (Kozłowski, T.T., eds.). Academic Press, New York, p.165-193.
- Lobo, P.C. & Joly, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. *Revista Brasileira de Botânica* 18: 177-183.
- Lopez, O. & Kursar, T. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19:925-932.
- Luo, F.L., Huang, L., Lei, T., Xue, W., Li, H.L., Yu, F.H. & Cornelissen, J.H. 2016. Responsiveness of performance and morphological traits to experimental submergence predicts field distribution pattern of wetland plants. *Journal of Vegetation Science* 27: 340-351.
- Medri, C., Pimenta, J.A., Ruas, E.A., Souza, L., Medri, P.S. Sayhun, S. Bianchini, E. & Medri, M.E. 2012. O alagamento do solo afeta a sobrevivência, o crescimento e o metabolismo de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae)? *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde* 33: 123-134.
- Medri, M.E., Ferreira, A.C., Kolb, R.M., Bianchini, E., Pimenta, J.A., Davanzo-Fabro, V.M. & Medri, C. 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 29: 15-22.
- Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Aguiar, M.A.G. & Mangabeira, P.A.O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 50: 221-231.
- Mielke, M.S. & Schaffer, B. 2010. Photosynthetic and growth responses of *Eugenia uniflora* L. seedlings to soil flooding and light intensity. *Environmental and Experimental Botany* 68: 113-121.
- Neuman, D.S., Rood, S.B., Smit, B.A. 1990. Does cytokinin transport from root to shoot in the xylem sap regulate leaf responses to root hypoxia? *Journal of Experimental Botany* 41: 1325-1333.
- Oliveira, D., Capellesso, E.S. & Sausen, T.L. 2017. Relação entre Estoque de Carbono e Estrutura Arbórea em Fragmentos de Floresta Atlântica Subtropical. *Perspectiva* 41: 159-166.
- Qin, X., Li, F., Chen, X., Xie, Y. 2013. Growth responses and non-structural carbohydrates in three wetland macrophyte species following submergence and de-submergence. *Acta Physiologiae Plantarum* 35: 2069-2074.
- Samojeden, C.G., Artusi, A.C., Delevatti, H.A.A., Milesi, S.V., Cansian, E.L., Kissmann, C. & Sausen, T.L. 2018. Light environment influences the flood tolerance in *Cordia americana* (L.) Gottschling & J.S.Mill. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 90: 2945-2953.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Wiedenroth, E. M. 1993. Responses of roots to hypoxia: their structural and energy relations with the whole plant. *Environmental and Experimental Botany* 33: 45-5.
- Wittmann, F., Marques, M.C., Júnior, G.D., Budke, J. C., Piedade, M.T., Wittmann, A.O., Montero, J.C., Assis, R.L, Targhetta, N., Parolin, P., Junk, W.J. & Householder, J.E. 2017. The Brazilian freshwater wetlandscape: Changes in tree community diversity and composition on climatic and geographic gradients. *PLoS One* 12: 1-18.
- Zhang, J. & Zhang, X. 1994. Can early wilting of old leaves account for much of the ABA accumulation in flooded pea plants? *Journal of Experimental Botany* 45: 1335-1342.