



Ministério da Educação
Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA
Museu Paraense Emílio Goeldi – MPEG
Mestrado em Ciências Biológicas – Botânica Tropical



NATÁLIA DO COUTO ABREU

**Comportamento morfoanatômico e crescimento de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel
(Clusiaceae) sob condições de alagamento**

BELÉM
2016

NATÁLIA DO COUTO ABREU

**Comportamento morfoanatômico e crescimento de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel
(Clusiaceae) sob condições de alagamento**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Curso de mestrado em Ciência Biológicas: área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de mestre.

Orientadora: Dra. Ely Simone Cajueiro Gurgel.

Co-orientador: Dr. Benedito Gomes dos Santos.

BELÉM
2016

NATÁLIA DO COUTO ABREU

**Comportamento morfoanatômico e crescimento de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel
(Clusiaceae) sob condições de alagamento**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte das exigências do Curso de mestrado em Ciências Biológicas: área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de mestre.

Orientadora: Dra. Ely Simone Cajueiro Gurgel

Aprovada em 26 de fevereiro de 2016.

BANCA EXAMINADORA

Dra. Ely Simone Cajueiro Gurgel – Presidente
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI – MPEG

Dra. Fernanda Ilkiu Borges de Souza
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL

Dra. Alba Lucia Ferreira de Almeida Lins
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI – MPEG

Dra. Maria Auxiliadora Feio Gomes
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA – UFRA

Dra. Anna Luiza Ilkiu Borges Benkendorff
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI – MPEG
SUPLENTE

Agradecimentos

Agradeço principalmente a minha mãe Verônica, pois sem seu exemplo, amor e dedicação eu não seria nada. Obrigada por seu total apoio diante das decisões determinantes na minha vida e, principalmente, nunca me permitir duvidar sobre minhas capacidades.

Ao Victor, minha fonte de amor. Obrigada por todos os sacrifícios feitos durante esses dois anos; obrigada por tornar as situações normais em situações extraordinárias, sempre ao seu lado. Desculpa as inúmeras ausências física e emocional. Eu te amo.

A Simone, minha orientadora, um anjo que foi colocado na minha vida, agradeço por todo o apoio durante os períodos difíceis que passamos juntas. Obrigada por sua orientação, por sua total atenção e cuidado, por sua preocupação e, principalmente, obrigada por sua amizade e incentivo de me fazer construir uma carreira de sucesso como a sua.

Ao Cândido, agradeço por todo o apoio para a realização do trabalho, sem o qual eu estaria totalmente perdida.

A Dra. Alba, pelo incentivo na área da anatomia e por todos os seus conselhos substanciais.

A Rafaella por toda a paciência em laboratório e por abdicar do seu tempo para me ensinar as técnicas anatômicas. Obrigada por tudo.

A Valéria, por me auxiliar nos testes histoquímicos.

Agradeço a todos os amigos do museu, em especial a Suzana e ao Wendell por sempre terem tempo de me ajudar em laboratório; Fernanda, Camila, Margoula, Catarina, Cyntia, Aline, Vinícius, Juliene, Rayssa, e tantos outros, obrigada pelo convívio.

Ao Anderson e à Larissa, por sempre fazerem de tudo para ajudar nas questões burocráticas.

Aos funcionários da TBF por manterem nosso ambiente de trabalho limpo e confortável. Obrigada.

A toda a minha família pelo amor, apoio, incentivo.

Agradeço a todos os funcionários do departamento de botânica.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi, a Universidade Federal Rural da Amazônia e aos pesquisadores por contribuírem na minha jornada acadêmica.

Dedicatória

A minha mãe, por sempre acreditar em mim;
Ao meu marido, por toda a paciência e todo o amor;
A Simone, por toda a colaboração e ao carinho.

Lista de ilustrações

Capítulo 1: Comportamento morfoanatômico de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel sob condições de alagamento:

Figura 1: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel.. A) Tratamento alagado; B) face adaxial mostrando angulação de 90° das nervuras secundárias em relação à principal40

Figura 2: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Evolução do caule durante os períodos de alagamento. A) Tempo 0, planta controle evidenciando a ausência de lenticelas nas plantas em condições de normoxia; B) T1, planta alagada demonstrando o início do surgimento das lenticelas; C) T2, planta alagada demonstrando a hipertrofia das lenticelas; D) T3, planta alagada explicitando lenticela hipertrófica e rachaduras caulinares; E) T4, planta alagada com maior quantidade de lenticelas hipertróficas e severas rachaduras caulinares41

Figura 3: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel., Evolução das raízes ao longo dos períodos de estresse. A) T0, planta alagada com grande volume de biomassa; B) T1, planta alagada apresentando leve decréscimo na biomassa das raízes laterais; C) T2, planta alagada com visível diminuição da biomassa das raízes; D) T3, planta alagada com decréscimo significante de biomassa e início de necrose; E) T4, planta alagada com baixa biomassa e alto nível de necrose radicular42

Figura 4: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. A) Células da epiderme com contornos sinuosos, face adaxial; B) Paredes celulares sinuosas e drusas (setas), face abaxial; C) Estômatos paracíticos, face abaxial42

Figura 5: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal do mesofilo. A) Mesofilo evidenciando feixes vasculares; B) Mesofilo evidenciando epiderme da face superior com cutícula espessa, parênquima paliçádico uniestratificado, parênquima lacunoso e drusas; C) Canais secretores percorrendo o mesofilo; D) Drusas de oxalato de cálcio. (fv: - feixe vascular; cu - cutícula; ep.s - epiderme superior; pp - parênquima paliçádico; pl - parênquima lacunoso; dr - drusas; cs - canal secretor)43

Figura 6: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal da nervura central. A) Epiderme uniestratificada, cera epicuticular em ambas as faces, colênquima subepidérmico na face abaxial, feixe vascular concêntrico envolto por fibras e canais secretores (setas); B) Canal secretor44

Figura 7: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal do pecíolo. A) Vista geral do pecíolo evidenciando parênquima fundamental composto por aproximadamente 21 camadas de células; B) Epiderme superior com cera epicuticular espessa e colênquima subepidérmico; C) Feixe vascular em forma de arco aberto envolto por endoderme e fibras. (ep.s – epiderme superior; cu – cutícula; fv – feixe vascular)44

Figura 8: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal da raiz principal. A) Camada de células epidérmicas irregulares com cutícula e exoderme; B) Parênquima fundamental com formação inicial de aerênquima, feixes vasculares envoltos por endoderme e periciclo. (ep – epiderme; ex – exoderme; pf – parênquima fundamental; fv – feixe vascular; ae – aerênquima; en – endoderme; pr - periciclo)45

Figura 9: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal da raiz lateral. A) Epiderme unisseriada com cutícula e exoderme; B) Parênquima fundamental com aerênquima, feixes vasculares envoltos por uma camada de endoderme e periciclo. (cu – cutícula; ep – epiderme; ex – exoderme; em – endoderme; pr – periciclo; fv – feixe vascular; ae - aerênquima)46

Figura 10: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Reagente de Lugol. A) Canal secretor do mesofilo com amido (seta); B) Canal secretor da nervura central com conteúdo de amido (seta); C) Canal secretor do pecíolo com amido (seta); D) e E) Parênquima fundamental da raiz com grãos de amido; F) Canais secretores do parênquima fundamental do pecíolo com conteúdo de amido (setas)48

Figura 11: *Garcinia madruno* (Kunt) Hammel. A) Alcaloides detectados nos canais secretores da nervura central (teste Dragendorff); B) Alcaloides detectados nos canais secretores do pecíolo; C) Alcaloides detectados nos canais secretores da raiz; D) Compostos fenólicos totais (teste Cloreto férrico 3%) observados nos canais secretores do pecíolo49

Capítulo 2: Crescimento e biomassa de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel sob condições de alagamento:

Figura 1: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel., altura (cm) das plantas.....71

Figura 2: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel., diâmetro do caule (mm) das plantas.....71

Figura 3: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel., número de folhas das plantas.....72

Figura 4: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel., massa seca da parte aérea (A); massa seca do caule (B); massa seca da folha (C); massa seca total (D)72

Figura 5: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel., massa seca da raiz (A); massa seca raiz/parte aérea (B)73

Resumo

Garcinia madruno (Kunth) Hammel é uma árvore Neotropical que ocorre naturalmente em florestas secas ou úmidas, considerada uma alternativa viável para a Amazônia por ser uma das principais fontes de renda da população, além de sua importância medicinal, cujo látex é usado para a cura de diversas doenças. O estudo objetivou descrever e comparar as respostas morfoanatômicas das plantas estressadas e em condições de normoxia, além de analisar o crescimento e a biomassa de plantas em alagamento. Para caracterizar as respostas morfoanatômicas e de crescimento, plantas jovens de *G. madruno* foram submetidas experimentalmente a dois regimes hídricos (controle e alagado). O alagamento foi imposto em aproximadamente 5 cm de lâmina d'água acima da superfície do solo usando vasos com capacidade de 12 L. Plantas não alagadas (controle) foram irrigadas diariamente, próximo a capacidade de campo. A altura da planta, diâmetro do caule, número de folhas, massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), razão raiz/parte aérea (R/PA), lenticelas hipertróficas, raízes adventícias e características anatômicas da raiz e da lâmina foliar foram avaliados a 0, 21, 42, 63, e 84 dias. As plantas alagadas obtiveram 100% de sobrevivência durante o período de estresse. As folhas de *G. madruno* apresentaram o limbo inteiro, flexível, superfície lisa e forma elíptica. A margem é do tipo acuneada, ápice agudo e nervação peninérvea do tipo craspedódroma. A nervura central é mais proeminente na face abaxial, contendo nervuras secundárias com angulação de 90° à principal. A raiz é pivotante com raízes secundárias pouco desenvolvidas. Para os parâmetros morfológicos avaliados durante o alagamento, não foram observadas modificações na estrutura foliar, ocorrendo apenas a diminuição da quantidade de raízes e seu escurecimento, indicando certo grau de tolerância da espécie. No entanto, surgiram rachaduras caulinares, lenticelas hipertróficas e raízes adventícias como forma de adaptação ao ambiente alagado. Igualmente aos parâmetros morfológicos, só surgiram modificações anatômicas nas raízes de plantas alagadas, ocorrendo o espessamento da exoderme na raiz principal e do periciclo na raiz lateral, além disso, as plantas alagadas apresentaram aerênquima. Os testes histoquímicos detectaram: amido na nervura central, no mesófilo, no pecíolo e na raiz de plantas alagadas e no pecíolo das controles; alcaloides na nervura central, no pecíolo e na raiz de plantas alagadas; compostos fenólicos no pecíolo de plantas alagadas. O alagamento provocou aumento significativo na altura das plantas ao longo do tempo de estresse ($p = 0,03$), com incremento de 5,81%. O leve decréscimo do diâmetro do caule (DC), de 1,8% das plantas alagadas, não foi significativo. Quanto ao número de folhas, apesar da média das alagadas ter sido maior que a média dos controles, o parâmetro também não apresentou diferenças significativas, indicando que o DC e o número de folhas não sofrem alterações com a imposição de estresse, sugerindo certo grau de tolerância a espécie. A MSPA foi significativamente maior no período alagado, com incremento de 7,9%. A MST reduziu significativamente ao longo do tempo de estresse, com diminuição de 4,4%. A MSR também reduziu significativamente ao longo do experimento. Desta forma, pode-se concluir que o bacurizinho é uma espécie resistente ao alagamento.

Palavras-chave: Amazônia, bacurizinho, estresse, frutífera, terra firme.

Abstract

Garcinia madruno (Kunth) Hammel is a tropical tree that occurs naturally in dry or humid forests and is considered a viable alternative to Amazon for being a major source of population's income, as well as its medicinal importance, which latex is used for curing various diseases. The aim of the study was to describe and compare the responses of morphoanatomic stressed plants and normoxia conditions, and analyzing the growth and biomass plants in flooding. To characterize the morphoanatomic responses and growth of young plants *G. madruno* were subjected experimentally to two water regimes (control and waterlogged). The flooding was imposed in about 5 cm of water depth above the soil surface using vessels with 12 L. Plant capacity not flooded (control) were irrigated daily, close to field capacity. The plant height, stem diameter, number of leaves, dry weight of shoot (MSPA), root dry mass (MSR), total dry matter (MST), ratio root/shoot (R / PA), lenticels hypertrophic, adventitious roots and anatomical characteristics of root and leaf blade were measured at 0, 21, 42, 63, and 84 days. The flooded plants had 100% survival over the period of stress. The leaves of *G. madruno* presented the whole limbo, flexible, smooth and elliptical. The margin is the acuneada type, acute apex and peninérvea veining of craspedódroma type. The midrib is more prominent on the abaxial surface, containing secondary veins with angulation of 90 ° to the main. The root is pivotable with poorly developed secondary roots. For the morphological parameters evaluated during the flooding, changes in leaf structure were observed, only leading to a decrease in the amount of roots and browning, indicating a degree of tolerance of the species. However, there were cracks shoot, hypertrophic lenticels and adventitious roots as a way of adapting to waterlogged environment. Also the morphological parameters, anatomical changes arose only in the roots of plants flooded occurring thickening exodermal in the main root and root pericycle the side, moreover, the plants showed flooded aerenchyma and lower amount of starch grains. The histochemical tests detected: starch in the midrib, in the mesophyll, petiole and root flooded plants and petiole of controls; Alkaloids in the midrib, petiole and root flooded plants; Phenolic compounds in the petiole of flooded plants. The flooding caused a significant increase in plant height over stress ($p = 0.03$), an increase of 5.81%. The stem diameter (DC) showed a slight decrease, with a reduction of 1.8% of the flooded plants, however, this reduction was not significant. Regarding the number of leaves, although the average flooded have been higher than the average of the controls, the parameter also showed no significant differences, indicating that the DC and the number of leaves are not affected by the stress imposed, suggesting some degree of tolerance species. The MSPA was significantly higher in waterlogged period, an increase of 7.9%. The MST was significantly reduced over time stress, a reduction of 4.4%. The MSR also reduced significantly throughout the experiment. Thus, it can be concluded that the *bacurizinho* is a resistant strain to flooding.

Keywords: Amazon, *bacurizinho*, stress, fruit, *terra firme*.

Sumário

Agradecimentos.....	4
Dedicatória.....	5
Lista de ilustrações.....	6
Resumo.....	9
Abstract.....	10
1. Contextualização.....	13
Referências.....	15
2. CAPÍTULO 1: COMPORTAMENTO MORFOANATÔMICO DE <i>Garcinia madruno</i> (KUNTH) HAMMEL (CLUSIACEAE) SOB CONDIÇÕES DE ALAGAMENTO.....	18
Resumo.....	19
Abstract.....	20
2.1. Introdução.....	21
2.2. Material e métodos.....	23
2.2.1. Condições experimentais.....	23
2.2.2. Formação de mudas.....	24
2.2.3. Tratamentos utilizados e condução de plantas.....	24
2.2.4. Delineamento experimental e análise estatística.....	25
2.2.5. Variáveis morfoanatômicas.....	25
2.3. Resultados.....	26
2.3.1. Análise morfológica.....	26
2.3.2. Análise anatômica.....	27
2.3.3. Análise histoquímica.....	30
2.4. Discussão.....	30
2.4.1. Morfologia.....	30
2.4.2. Anatomia.....	32
2.4.3. Histoquímica.....	38
2.5. Agradecimentos.....	50
2.6. Referências.....	50
3. CAPÍTULO 2: CRESCIMENTO E BIOMASSA DE <i>Garcinia madruno</i> (KUNTH) HAMMEL SOB CONDIÇÕES DE ALAGAMENTO.....	59
Resumo.....	60
Abstract.....	61

3.1. Introdução.....	62
3.2. Material e métodos.....	64
3.2.1. Condições experimentais.....	64
3.2.2. Formação de mudas.....	64
3.2.3. Tratamentos utilizados e condução de plantas.....	65
3.2.4. Delineamento experimental e análise estatística.....	65
3.2.5. Variáveis de crescimento.....	66
3.3. Resultados.....	66
3.4. Discussão.....	68
3.5. Agradecimentos.....	73
3.6. Referências.....	73
Conclusões gerais.....	77

1. Contextualização

Diversas frutíferas da Amazônia com expressivo valor econômico ocorrem em floresta de terra firme, das quais se destacam a castanha, cupuaçu e açaí, bem como o bacurizinho *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, sendo considerada uma alternativa viável para a Amazônia, atualmente é uma das principais fontes de renda da população e garantem o sustento nas diferentes comunidades locais (Alvarez & Potiguar, 2013). Sendo assim, *Garcinia madruno* é usada para vários fins comerciais, seja para o consumo da população Amazônica ou através do látex extraído de suas folhas, ajudando na cura de várias doenças (Marti *et al.*, 2010). Além disso, a espécie apresenta grande importância ecológica, no entanto, as informações referentes à plasticidade fenotípica e adaptações mediante influências ambientais carecem de estudos.

Durante o curso da evolução, muitas espécies de plantas desenvolveram caracteres adaptativos para sobreviver ao alagamento (Colmer & Voesenek, 2009). Uma importante estratégia para superarem o esgotamento de energia quando submersas é limitar o crescimento até o fim da inundação, porém, esse método só é benéfico se a submersão for de curta duração ou muito profunda, quando o armazenamento de carbono nas plantas é grande o suficiente para a respiração embaixo da água (Chen *et al.*, 2010).

Quando o alagamento é prolongado, algumas espécies alongam rapidamente o caule ou o pecíolo, mantendo parte do vegetal acima da superfície da água (Banach *et al.*, 2009). Todavia, esse artifício pode ter sido uma diferente seleção em regimes de inundação, uma vez que a vida das plantas em ambientes aquáticos evoluiu de ancestrais terrestres mais de 200 vezes de forma independente (Jackson *et al.*, 2009), sugerindo que essa adaptação, à inundação, pode evoluir de forma relativamente fácil, como resultado de algumas mutações, possivelmente devido ao mecanismo de transdução de sinais de base e o crescimento necessário dos órgãos vegetais (Chen *et al.*, 2010).

O déficit na disponibilidade de oxigênio (hipoxia) é o principal fator de estresse em solos com excesso de água, e a consequência disto é, na maioria dos casos, sentido diretamente pelas raízes e indiretamente pela parte aérea (Coelho *et al.*, 2013). Sendo assim, as plantas que se desenvolvem em solos sujeitos ao alagamento beneficiam-se da ação de mecanismos adaptativos envolvendo estruturas que proporcionam a tolerância dos vegetais a esse ambiente (Martinez *et al.*, 2011).

Em condições de hipoxia, o crescimento da raiz é interrompido, morrem os ápices do sistema radicular, que entram na região da rizosfera com baixa concentração de oxigênio, então

raízes adventícias desenvolvem-se, desta forma, o movimento de O₂ ocorre dentro dos aerênquimas, que são uma série interligada de grandes espaços de ar, fornecendo um caminho alternativo de gases da raiz até as extremidades do vegetal (Grisi *et al.*, 2011; Colmer & Voesenek, 2009). Já na parte aérea, o excesso de água no solo pode induzir à clorose, murchamento prematuro, queda da capacidade fotossintética, do potencial hídrico e da concentração de nutrientes nas folhas e diminuição do crescimento (Visser *et al.*, 2003; Coelho *et al.*, 2013).

Sendo assim, plantas submetidas ao encharcamento de longa duração necessitam de sistemas eficientes para o transporte de oxigênio, bem como o desenvolvimento contínuo de novas raízes, as chamadas raízes adventícias, que possuem aerênquima para substituir o sistema radicular danificado com o estresse da submersão (Colmer & Voesenek, 2009).

A maioria das espécies neotropicais tolerantes ao alagamento tem apresentado significativa redução do crescimento da planta como um todo (Batista *et al.*, 2008). No entanto, as respostas das plantas são diversas e sempre que há crescimento, os incrementos não são em grande escala, sugerindo que o gasto energético utilizado no mecanismo de tolerância pode apresentar elevado custo para o vegetal (Gonçalves *et al.*, 2013).

Os períodos de inundação em que a lâmina d'água cobre o solo por longos períodos e níveis maiores, podem levar à morte da planta, produzindo diferenças em sua estrutura e diversidade (Soares & Oliveira, 2009). Para sua sobrevivência, o vegetal apresenta várias adaptações estruturais importantes, como formação de aerênquima, raízes adventícias, lenticelas hipertrofiadas e rachaduras caulinares (Grisi *et al.*, 2011; Medri *et al.*, 2011). A formação de lenticelas hipertrofiadas pode favorecer a sobrevivência das plantas submetidas ao alagamento, contribuindo para a difusão do oxigênio atmosférico para os tecidos internos e eliminação de metabólitos potencialmente tóxicos devido à baixa disponibilidade de oxigênio, tais como etileno e acetaldeído (Medri *et al.*, 2011).

Após o período de alagamento a taxa de mortalidade das plantas aumenta consideravelmente devido a deterioração das raízes, no entanto, em plantas resistentes ao alagamento, a biomassa foliar pode aumentar durante a inundação, indicando que a produção de biomassa continuou durante a submersão ou começou logo após o início dela (Banach *et al.*, 2009).

Diversos estudos têm demonstrado que vários caracteres anatômicos apresentam forte correlação com as condições ambientais em que as espécies se desenvolvem (Fichtler & Worbes, 2012). Em função disso, as características anatômicas do xilema secundário, tais como número de camadas e calibre dos feixes, são frequentemente estudadas sob o enfoque da

anatomia ecológica, no entanto tal abordagem considera a estrutura do xilema em termos funcionais, uma vez que este é responsável pela sustentação e transporte hídrico nas espécies lenhosas, portanto, sua estrutura está intimamente relacionada à maior ou menor capacidade de absorção de água e transporte hídrico que influencia o crescimento e desenvolvimento de espécies arbóreas (Cosmo, 2012).

Investigar a associação da variação das características anatômicas das folhas, das raízes e do caule com variáveis ambientais, como saturação hídrica, fornece informações sobre as respostas da planta em função das condições ecológicas (Grandis *et al.*, 2010). Desta forma, em algumas espécies, as folhas em condição de alagamento apresentam uma compactação do espaço intercelular e diferenças na espessura das folhas quando comparadas as não inundadas (Carmo, 2013). Quando submersas, as raízes adventícias possuem mais aerênquima e são mais efetivas no transporte de oxigênio e na absorção de água e íons, o que as tornam menos suscetíveis à condição anaeróbica (Grisi *et al.*, 2011). No entanto, em condições anóxicas, Coelho *et al.* (2013) disseram haver uma redução do conteúdo de água nas raízes causada pelo fechamento dos estômatos. Já Freitas *et al.* (2007), afirmaram que plantas em alagamento apresentam alto teor de água nas células, pois o solo sempre está acima da capacidade de campo. Quanto ao caule, o aumento do diâmetro da base pode estar relacionado ao crescimento radial das células do córtex, que leva ao desenvolvimento de grandes espaços de ar, importantes da difusão do oxigênio da parte aérea (Batista *et al.*, 2008).

O presente trabalho teve como objetivo analisar o crescimento e a biomassa do bacurizinho em situação de estresse, além de descrever e comparar a sua morfologia e anatomia, visando responder a seguinte pergunta: Em condições de saturação hídrica do solo, *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel apresenta adaptações que contribuem para a sobrevivência em ambientes alagados? A hipótese do estudo propôs que o bacurizinho apresenta respostas adaptativas morfológicas e anatômicas quando em condição de alagamento, desenvolvendo, principalmente, lenticelas hipertróficas e raízes adventícias como uma forma de resistência ao ambiente em condições de estresse.

Referências

- Alvarez, A. S.; Potiguara, R. C. V. Caracterização anatômica foliar de espécimes de *Platonia insignis* Mart. (Clusiaceae) em diferentes períodos sazonais. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 29, n. 3, p. 562-569, 2013.
- Banach, K.; Banach, A. M.; Lamers, L. P. M.; Kroon, H.; Bennicelli, R. P.; Smits, A. J. M.; Visser, E. J. W. Differences in flooding tolerance between species from two wetland habitats

with contrasting hydrology: implications for vegetation development in future floodwater retention areas. **Annals of Botany**, v. 103, p. 341-351, 2009.

Batista, C. U. N.; Medri, M. E.; Bianchini, E.; Medri, C.; Pimenta, J. A. Tolerância à inundaçāo de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cepropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 91-98, 2008.

Carmo, W. S. **Respostas morfoanatômicas e bioquímicas em plântulas de espécies de áreas alagáveis submetidas a longos períodos de submersão**. 2013. 68 f. Dissertação (mestrado em Ciências Biológicas) – Instituto de Ciências Biológicas, Brasília, 2013.

Chen, X.; Pierik, R.; Peeters, A. J. M.; Poot, H.; Visser, E. J. W.; Huber, H.; Kroon, H.; Voesenek, L. A. C. J. Endogenous abscisic acid as a key switch for natural variation in flood-induced shoot elongation. **Plant Physiology**, v. 154, p. 969-977, 2010.

Coelho, C. C. R.; Neves, M. G.; Oliveira, L. M.; Conceição, A. G. C.; Okumura, R. S.; Neto, C. F. O. Biometria em plantas de milho submetidas ao alagamento. **Agroecossistemas**, v. 5, n. 1, p. 32-38, 2013.

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

Cosmo, N. L. **Ecologia do lenho de 19 espécies nativas do Estado do Paraná**. 2012. Tese (doutorado em Ciências Agrárias) – Universidade Federal do Paraná, Paraná, 2012.

Fichtler, E.; Worbes, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. **IAWA Journal**, v. 33, p. 119-140, 2012.

Freitas, J. M. N.; Carvalho, K. S.; Lobato, A. K. S.; Castro, D. S. C.; Maia, P. S. P.; Neto, C. F. O.; COSTA, R. C. L. C. Atividade da Redutase do Nitrato, Conteúdo Relativo de água e teores de Clorofilas Solúveis totais em folhas de Açaizeiro (*Euterpe edulis* Mart.) submetidas ao déficit hídrico e ao alagamento. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, n. 2, p. 924-926, 2007.

Grandis, A.; Godoi, S.; Buckeridge, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Acta Botanica Brasilica**, v. 33, n. 1, p. 1-12, 2010.

Grisi, F. A.; Angelo, A. C.; Boeger, M. R. T.; Leitão, C. A. E.; Galvão, S. F.; Wendling, I. Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinostere binthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. **Floresta**, Curitiba, v. 41, n. 4, p. 881-894, 2011.

Gonçalves, J. F. C.; Melo, E. G. F.; Ferreira, M. J.; Silva, C. E. M.; Gomes, I. B. Crescimento, partição de biomassa e fotossíntese em plantas jovens de *Genipa spruceana* submetidas ao alagamento. **Cerne**, Lavras, v. 19, n. 2, p. 193-200, 2013.

Jackson, M. B.; Ishizawa, K.; Ito, O. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. **Annals of Botany**, v. 103, p. 137-142, 2009.

Marti, M.; Eparvier, V.; Litaudon, M.; Grellier, P.; Guérinne, F. A new xanthone from the Bark Extract of *Rheedia acuminata* and antiplasmodial activity of its Major compounds. **Molecules**, v. 15, p. 7106-7114, 2010.

Martinez, G. B.; Mourão, M.; Junior, S. B. Resposta morfológica e fisiológica de plantas de Açaú (*Huracreptains* L.) provenientes de várzeas do Rio Amazonas: efeito da anoxia do solo. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v. 35, n. 6, p. 1155-1164, 2011.

Medri, C.; Medri, M. E.; Ruas, E. A.; Souza, L. A.; Medri, P. S.; Sayhun, S.; Bianchini, E.; Pimenta, J. A. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, n. 2, p. 445-454, 2011.

Soares, J. J.; Oliveira, A. K. M. O paratudal do pantanal de Miranda, Corumbá-MS, Brasil. **Revista árvore**, Viçosa-MG, v. 2, p. 339-347, 2009.

Visser, E. J. W.; Voesenek, L. A. C. J.; Vartapetian, B. B.; Jackson, M. B. Flooding and plant growth. **Annals of Botany**, v. 91, p. 107-109, 2003.

**2. Capítulo 1: Comportamento morfoanatômico de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel
(Clusiaceae) sob condições de alagamento**

Natália do Couto Abreu ^{*1,2}, Ely Simone Cajueiro Gurgel ².

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração: Botânica Tropical, Universidade Federal Rural da Amazônia, Pará, Brasil.

² Museu Paraense Emílio Goeldi, coordenação de Botânica. Av. Perimetral 1901, 66077-830, Belém, Pará, Brasil.

* Manuscrito a ser submetido para publicação na Revista Acta Botanica Brasilica.

(*) Autor para correspondência: natacouto@gmail.com.

Resumo

Garcinia madruno (Kunth) Hammel é uma árvore neotropical que ocorre naturalmente em florestas de terra firme, considerada uma alternativa viável para a Amazônia por ser uma das principais fontes de renda da população, além de sua importância medicinal, cujo látex é usado para a cura de diversas doenças. O estudo objetivou descrever e comparar as respostas morfoanatômicas das plantas estressadas e em condições de normoxia. Para caracterizar as respostas morfoanatômicas, plantas jovens de *Garcinia madruno* foram submetidas a dois regimes hídricos: controle irrigado diariamente; e alagado por um período de 84 dias. Lenticelas hipertróficas, raízes adventícias e características anatômicas da raiz e da folha foram avaliados aos 0, 21, 42, 63 e 84 dias. Para os parâmetros morfológicos avaliados, não foram observadas modificações na estrutura foliar, ocorrendo apenas a diminuição da quantidade de raízes e seu escurecimento. No entanto, surgiram rachaduras caulinares, lenticelas hipertróficas e raízes adventícias como forma de adaptação ao ambiente alagado. Igualmente aos parâmetros morfológicos, só surgiram modificações anatômicas nas raízes de plantas alagadas, ocorrendo o espessamento da exoderme na raiz principal e do periciclo na raiz lateral, além disso as plantas alagadas apresentaram grande quantidade de aerênquima. Os testes histoquímicos detectaram: amido na nervura central, no mesófilo, no pecíolo e na raiz de plantas alagadas, e no pecíolo das controles; alcaloides na nervura central, no pecíolo e na raiz de plantas alagadas; compostos fenólicos no pecíolo de plantas alagadas. Desta forma, pode-se concluir que o bacurizinho é uma espécie tolerante ao alagamento.

Palavras-chave: Amazônia, bacurizinho, estresse, frutíferas, terra firme.

Abstract

Garcinia madruno (Kunth) Hammel is a tropical tree that occurs naturally in “*terra firme*” forests, considered a viable alternative to Amazon for being a major source of population income, as well as it is medicinal importance, which latex is used for healing various diseases. The study aimed to describe and compare the responses of morphoanatomic stressed plants and normoxia conditions. To characterize the morphoanatomic answers, young plants of *Garcinia madruno* were subjected to two water regimes: irrigated control daily; and waterlogged for a period of 84 days. Hypertrophic lenticels, adventitious root and anatomical characteristics of root and leaf were evaluated at 0, 21, 42, 63 and 84 days. For the morphological parameters evaluated, changes in leaf structure were observed, only leading to a decrease in the amount of roots and browning. However, there were cracks shoot, hypertrophic lenticels and adventitious root as a way of adapting to waterlogged environment. Also the morphological parameters, only emerged anatomical changes in roots of flooded plants, occurring thickening exodermis the main root and lateral root pericycle in also the flooded plants had a lot of aerenchyma. The histochemical tests detected: starch in the mibril, in the mesophyll, petiole and root flooded plants, and the petiole of controls; alkaloids in the mibril, petiole and root flooded plants; phenolic compounds in the petiole of flooded plants. Thus, it can be concluded that the *bacurizinho* is tolerant to flooded.

Key-words: Amazon, *bacurizinho*, stress, fruit, *terra firme*.

2.1. Introdução

Garcinia madruno (Kunth) Hammel, conhecida popularmente como bacurizinho (Pará), bacuri-de-espinhos (Amazonas) e limãozinho (Mato Grosso) é uma planta que produz frutos pequenos, nativa da Amazônia é esporadicamente cultivada, uma vez que seus frutos, apesar de serem comestíveis, apresentam baixo rendimento em polpa, onde o principal período de frutificação ocorre entre janeiro e maio (Costa *et al.* 2012; Barbosa *et al.* 2008; Sacramento *et al.*, 2007). No entanto, *Garcinia* é utilizada como porta-enxerto ananicante para espécies dos gêneros *Rheedia* e *Garcinia* que apresentam porte elevado, como o bacuripari (*Rheedia macrophylla* Planchon et Triana) e o mangostão (*Garcinia mangostana* L.) (Nascimento *et al.* 2002; Costa *et al.* 2012).

Clusiaceae, também é conhecida como Guttiferae pertence às angiospermas, à Malpighiales, é, de acordo com sinapomorfias morfológicas e moleculares, considerada monofilética (Gustaffson *et al.* 2002). A principal característica da família é a presença significativa de látex na maioria das espécies (Santa-Cecília *et al.* 2013). Os representantes da família ocorrem, geralmente, em áreas tropicais (Fernandes, 2007). No Brasil, Clusiaceae apresenta 21 gêneros, 201 espécies e 13 subespécies, com extensão na Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Bittrich *et al.* 2013).

Garcinia (Clusioideae) possui cerca de 500 espécies (Asinelli *et al.* 2011) e representa o maior gênero da família Clusiaceae (Abdullah & Ismail, 2010). Além disso, estudos fitoquímicos revelaram uma enorme gama de compostos fenólicos no gênero, e muitos desses compostos possuem princípios ativos com propriedades farmacológicas contra várias doenças (Pereira *et al.* 2010), sendo utilizada no tratamento anti-infeccioso, antitumoral, antimicrobiano, analgésico, contra infecções cutâneas, dores reumáticas e hemorragias, antitetânico e laxante (Espinosa *et al.* 2013). Além disso, o gênero é de grande importância econômica, uma vez que faz parte da alimentação da população da região Amazônica (Barbosa *et al.* 2008).

De acordo com Lorenzi (2009), na Amazônia, *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel ocorre principalmente na mata de terra-firme sobre terrenos bem drenados. Por tal motivo, compreender as características adaptativas do bacurizinho em situação de alagamento do solo configura um grande passo para conhecer suas estratégias de sobrevivência, uma vez que apresenta importância ecológica, econômica e madeireira (Lorenzi, 2009).

Para sobreviverem ao alagamento, muitas espécies vegetais desenvolveram caracteres adaptativos durante o processo evolutivo (Colmer & Voesenek, 2009). Limitar o crescimento até o final da inundação é uma importante estratégia para resistir ao esgotamento de energia quando submersas, no entanto, esse método só é benéfico se a submersão for de curta duração ou muito profunda, quando o armazenamento de carbono nas plantas é grande o suficiente para a respiração embaixo da água (Chen *et al.* 2010).

Alguns autores fizeram interpretações acerca das estratégias de tolerância das plantas à hipoxia: Crawford (1978) considera que, quando inundadas, ativariam as rotas metabólicas que controlariam o mecanismo respiratório das raízes. Já Armstrong (1979) considera que as plantas não necessitariam alterar seu metabolismo, porque apresentariam adaptações morfoanatômicas que possibilitariam a respiração aeróbica. Então Joly (1991), sugere que em espécies tropicais ocorre uma interação entre os processos metabólicos e as adaptações anatômicas.

A hipoxia é o principal fator de estresse em solos com excesso de água, e como consequência disto, o déficit de oxigênio é sentido diretamente pelas raízes e indiretamente pela parte aérea (Coelho *et al.* 2013). Desta forma, as plantas que crescem em locais sujeitos ao alagamento desenvolvem mecanismos adaptativos envolvendo estruturas que proporcionam a tolerância dos vegetais a esse ambiente (Martinez *et al.* 2011).

Nestas condições, o crescimento da raiz é interrompido com redução da atividade apical no sistema radicular que entra na região da rizosfera com baixa concentração de O₂, então as raízes adventícias são formadas e o movimento de O₂ ocorre dentro dos aerênuquimas, que são

uma série interligada de grandes espaços de ar, fornecendo um caminho alternativo de gases da raiz até as extremidades do vegetal (Colmer & Voesenek, 2009; Grisi *et al.* 2011). Já na parte aérea, o excesso de água no solo pode induzir a clorose, senescência, indução da abscisão foliar, redução do acúmulo de biomassa, murchamento prematuro, queda da concentração de nutrientes nas folhas e diminuição do crescimento (Visser *et al.* 2003; Coelho *et al.* 2013). Além disso, as plantas desenvolvem alterações funcionais e metabólicas, como a diminuição das trocas gasosas, ativação do metabolismo anaeróbico, queda da capacidade fotossintética e do potencial hídrico (Medina *et al.* 2009; Parolin *et al.* 2009).

Estruturas histológicas expressam características fenotípicas distintas em função das condições ambientais, sendo assim, estudos anatômicos são altamente significativos, especialmente quando associados a aspectos ecológicos e comparativos, além disso, a adaptação das plantas ao ambiente depende, em grande parte, da sua estrutura interna (Metcalf & Chalk, 1950).

Apesar da grande importância econômica e ecológica de *G. madruno*, as informações sobre as respostas morfoanatômicas sobre alagamento ainda carecem de complementações e requerem estudos sobre uma possível plasticidade através da análise de influências ambientais. Desta forma, no intuito de contribuir com tais informações, o presente trabalho teve como objetivo descrever e avaliar *G. madruno* em condições de alagamento mediante análise de aspectos morfoanatômicos.

2.2. Material e métodos

2.2.1. Condições experimentais

O experimento foi conduzido no horto botânico Jacques Huber, localizado no Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) em Belém-Pa. Foram utilizadas 40 mudas de *Garcinia madruno*. O delineamento experimental constou no fator de 2 x 5, sendo: dois regimes hídricos,

controle e alagamento, com 20 mudas cada, com medições aos 0 (T0), 21 (T1), 42 (T2), 63 (T3) e 84 (T4) dias, com uma medição aos 365 dias de alagamento para as análises anatômicas.

2.2.2. Formação de mudas

Para a formação das mudas de *G. madruno* foram utilizadas sementes coletadas no horto de Plantas Medicinais da Embrapa Amazônia Oriental. As sementes foram submetidas à despolpamento e imediatamente semeadas em latas de alumínio reciclado de 225 ml, contendo areia e serragem esterilizada misturadas na proporção de 1:1. Após a emergência (48 dias depois do semeio), as mudas foram repicadas para sacos de polietileno preto-opaco de 25 cm de altura x 15 cm de diâmetro com perfurações laterais, contendo como substrato uma mistura de (i) terra preta, constituída do solo tipo latossolo amarelo, textura média, previamente seco ao ar e retiradas as impurezas através dos processos de peneiramento e catação; (ii) serragem curtida e (iii) esterco de gado na proporção de 3:2:1.

As mudas foram mantidas em viveiro durante 4 (quatro) meses. Após este período, foram selecionadas uniformemente considerando altura, diâmetro do caule e número de folhas, e posteriormente foram transferidas para vasos plásticos com capacidade de 12 L, contendo o mesmo substrato usado na repicagem. Em seguida, os vasos com as plantas jovens foram levados para a casa de vegetação onde permaneceram por um período de aclimatação de 60 dias.

2.2.3. Tratamentos utilizados e condução das plantas

No final do período de aclimatação, 40 (quarenta) plantas jovens de *G. madruno* foram submetidas a dois regimes hídricos: (i) irrigado diariamente (controle) (vinte plantas) para repor a água perdida por evapotranspiração, feita individualmente para cada vaso, levando em consideração as pesagens diárias do conjunto (vaso+planta+solo); e alagadas (vinte plantas),

fazendo-se a manutenção diariamente da lâmina d'água, cerca de 5 cm acima do nível do solo. Os vasos contendo as plantas jovens sob alagamento foram vedados com a superposição de outro vaso seco, evitando a drenagem da água. Os vasos foram etiquetados para a identificação de cada tratamento e tempo ao longo do experimento.

2.2.4. Delineamento experimental

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC) em arranjo fatorial de 2×5 , constando dois tratamentos e cinco períodos, com quatro repetições, totalizando 40 (quarenta) unidades experimentais. Cada unidade amostral foi composta de uma planta/vaso.

2.2.5. Variáveis morfoanatômicas

As variáveis morfoanatômicas (formação de lenticelas hipertróficas, de raízes adventícias na base do caule e características das raízes principais e laterais) foram observadas visualmente nas plantas alagadas, anotadas a partir do 21º dia após o alagamento do solo e analisadas a cada dia experimental.

Foram confeccionadas lâminas a fresco, com seções a mão livre, e lâminas permanentes, seccionadas em micrótomo rotativo (Leica – SM2010R). As lâminas foram confeccionadas a partir de seções de folhas maduras (região média do pecíolo, nervura central e margem do limbo) e raízes principais e laterais (coletados a 4 cm do colo e do ápice, respectivamente).

Amostras seccionadas à mão livre não foram fixadas, enquanto as destinadas à confecção de lâminas permanentes foram fixadas em FAA 50 (formol, ácido acético e álcool etílico 50%, 1:1:18) por 24 horas, lavadas em álcool 50%, desidratadas (Johansen, 1940) e incluídas em hidroxietilmetacrilato (hitoresin *Leica* ®; Gerritis & Smid, 1983). As seções à mão livre foram coradas com azul de astra (1:1) e safranina-fastgreen (1:1) (Luque *et al.*, 1996); já as seções feitas com micrótomo rotativo (*Leica* ® RM 2245) foram coradas com azul de

toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.*, 1964). As amostras seccionadas à mão livre foram montadas com glicerina, enquanto que as lâminas permanentes foram montadas com *Permout*® (Fisher Chemical) (Davanso-Fabro *et al.* 1998, 2003; Medri *et al.* 1998, 2007).

Para a realização dos testes histoquímicos foram utilizados: o reagente de lugol para a detecção de amido (Johansen, 1940); vermelho de rutêneo para detecção de mucilagens ácidas (Gregory & Baas, 1989); dragendorff para alcaloides (Svedsen & Verpoort, 1983); cloreto férrico 3% para compostos fenólicos totais (Johansen, 1940) e Vanilina clorídrica para taninos (Mace & Howell, 1974).

2.3. Resultados

2.3.1. Análise morfológica

As plantas de *Garcinia madruno* alagadas nas raízes apresentaram 100% de sobrevivência após a indução do estresse (Tabela 1).

As folhas de *Garcinia madruno* apresentaram o limbo inteiro simples, flexíveis, coloração na face adaxial verde escuro e na face abaxial verde claro. O limbo apresentou superfície lisa e forma elíptica, medindo em média 12,63 (mínimo: 2,1 cm; máximo: 23,6 cm) cm de comprimento e 5,26 (mínimo: 0,8 cm; máximo: 9,8 cm) cm de largura. A nervura central é mais proeminente na face abaxial, apresentando nervuras secundárias com angulação de aproximadamente 90° da nervura principal, dispondo-se de forma paralela. A margem é do tipo acuneada, ápice agudo, nervação peninérvea e craspedódroma. A disposição das folhas no caule é do tipo oposta dística (Figura 1).

A raiz de *G. madruno* é do tipo axial ou pivotante, apresentando raiz principal muito desenvolvida com raízes secundárias pouco desenvolvidas quando comparadas com a principal.

De forma geral para os parâmetros morfológicos avaliados após os 5 períodos de alagamento, não foram observadas grandes modificações na morfologia das folhas, mostrando

que esses parâmetros são inerentes a esse tipo de condição, ou, por outro lado, indicam um certo grau de tolerância ao alagamento.

O alagamento do solo produziu rachaduras caulinares, que surgiram a partir do 21º dia de alagamento. A partir da segunda semana, as lenticelas começaram a surgir, e depois da terceira semana (Figura 2), começaram a aumentar em tamanho e quantidade, tornando-se hipertróficas (Tabela 2).

O aparecimento de raízes adventícias só aconteceu a partir de 3 meses de alagamento. No entanto, durante esse período de estresse, as plantas dos tratamentos apresentaram epinastia, ou seja, a curvatura das folhas para baixo, além de sinais de necrose, ocasionando o escurecimento das raízes principal e lateral, no entanto, não apresentou sinais de morte iminente (Figura 3).

2.3.2. Análise anatômica

A face abaxial da epiderme, em vista frontal, é dotada apenas de células epidérmicas comuns heterodimensionais, com formato poliédrico e paredes levemente sinuosas, dispostas irregularmente, apresentando frequentemente idиoblastos contendo drusas de oxalato de cálcio (Figura 4-B). As células epidérmicas comuns da face adaxial são semelhantes àquelas da face adaxial, no entanto, apresentam maior sinuosidade das paredes e não contêm drusas e nem estômatos (Figura 4-A).

Os estômatos são do tipo paracítico e encontrados apenas na região abaxial da lâmina foliar de forma aleatória, sendo esta classificada como folha hipoestomática, na qual as estruturas se inserem no mesmo nível das células circunvizinhas, rodeado por duas células subsidiárias (Figura 4-C).

A folha, em seção transversal, apresenta o mesofilo heterogêneo dorsiventral com epiderme unisseriada em ambas as faces e sem nenhuma ornamentação (Figura 5-A). As

paredes periclinais externas são revestidas por cera epicuticular (Figura 5-B), que é uma cutícula lisa, e encontra-se mais espessa na face adaxial.

O parênquima paliçádico é constituído por apenas uma camada de células e o parênquima fundamental por 7 a 9 camadas, com células de tamanhos variados, presença de parênquima lacunoso, drusas e grãos de amido. Feixes vasculares do tipo colateral percorrem o mesofilo e canais secretores são observados interrompendo eventualmente o parênquima fundamental (Figura 5-C e D).

A nervura principal, em seção transversal, apresenta contorno biconvexo sendo mais amplo e proeminente na face abaxial. A epiderme é uniestratificada com células heterodimensionais, nas quais as paredes periclinais internas e externas apresentam contorno arredondado nas faces abaxial e adaxial, além da presença de cera epicuticular espessa em ambas as faces. Na face abaxial, as células epidérmicas são interrompidas pelo colênquima, sendo constituído por uma a duas camadas de células. Na face adaxial o colênquima não está presente (Figura 6-A).

O sistema vascular é formado por um feixe central concêntrico constituído por 4-5 elementos xilemáticos envolvidos por células do floema e externamente envoltos por 3-4 camadas de fibras. Grãos de amido e drusas de oxalato de cálcio são comuns no parênquima cortical. Além disso, são observados aproximadamente 6 canais secretores na face adaxial, e 24 canais secretores na face abaxial. Estes são formados de 6 a 14 células epiteliais pequenas, arredondadas e justapostas (Figura 6-B).

O pecíolo, em seção transversal, apresenta forma cilíndrica e semi-circular, com epiderme unisseriada e células heterodimensionais, apresentando cutícula espessa, seguida de 3 a 4 camadas de colênquima subepidérmico (Figura 7-A). O parênquima fundamental é composto de aproximadamente 21 camadas de células heterodimensionais, contendo drusas, grãos de amido e canais secretores aleatórios com células epiteliais pequenas, arredondadas e

justapostas, variando de 7 a 15 células por ducto. O sistema vascular do pecíolo constitui-se por um único feixe vascular em forma de arco aberto, sendo envolvido por uma camada de endoderme e fibras (Figura 7-B e C).

Anatomicamente, a lâmina foliar não apresentou diferenças entre os tratamentos controle e alagado durante os cinco períodos de análise (T0, T1, T2, T3, T4). As diferenças registradas ocorreram em relação à raiz principal e raiz lateral das plantas cultivadas em solo alagado (Tabela 3).

A raiz principal das plantas controle, em seção transversal, possui forma cilíndrica. A superfície é constituída por uma camada de células epidérmicas irregulares e heterodimensionais, com presença de cutícula. A região cortical apresenta uma camada de exoderme e aproximadamente 31 camadas de células parenquimáticas com grande quantidade de grãos de amido (Figura 8-A). A região cortical das plantas alagadas a longo prazo apresenta aproximadamente o mesmo número de camadas de células parenquimáticas, no entanto, observa-se a presença de parênquima aerífero (Figura 8-B).

Os feixes vasculares são do tipo colateral, nos quais o xilema está disposto em forma de cruz na região central da raiz, e o floema encontra-se alternadamente. Envolvendo os vasos condutores, encontra-se uma camada de endoderme e mais internamente 3 a 4 camadas de periciclo. Já nas plantas alagadas, a exoderme encontra-se multisseriada, apresentando de 3 a 4 camadas.

A raiz lateral das plantas controle, em seção transversal, também apresenta forma cilíndrica. A epiderme é unisseriada e apresenta cutícula. Abaixo da epiderme, encontram-se de 2 a 3 camadas de exoderme seguida de aproximadamente 17 camadas de parênquima fundamental, apresentando lacunas de parênquima aerífero (Figura 9-A). Os feixes vasculares encontram-se na região medular, sendo delimitados por uma camada de endoderme externamente e 3 a 7 camadas de periciclo internamente. Os feixes vasculares das plantas

alagadas também apresentam uma camada de endoderme externamente, no entanto, internamente encontram-se de 5 a 10 camadas de periciclo (Figura 9-B).

2.3.3. Análise histoquímica

Os testes histoquímicos realizados na lâmina foliar e na raiz de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, detalhado na tabela 4, detectaram a presença de grãos de amido, com forma ovoide, no parênquima fundamental do mesofilo (Figura 10-A), da nervura central (Figura 10-B), do pecíolo (Figura 10-C) e da raiz (Figura 10-D e E) de plantas alagadas. Nas plantas controle, os grãos de amido foram encontrados próximos aos canais do pecíolo (Figura 10-F).

O teste de Dragendorff, aplicado para detectar alcaloides, apresentou-se positivo na nervura principal (Figura 11-A), no pecíolo (Figura 11-B) e na raiz (Figura 11-C) de plantas alagadas, sempre ocorrendo no parênquima cortical. Já nas plantas controle, não foi detectado alcaloide em nenhuma amostra.

Mucilagens ácidas, detectadas através do teste vermelho de rutêneo, não foram observadas em nenhuma das amostras seccionadas tanto em plantas controle como em alagadas. Compostos fenólicos totais (cloreto férlico 3%) foram observados apenas nos canais secretores do pecíolo de plantas alagadas (Figura 11-D). Taninos, que são identificados através do teste vanilina clorídrica, não foram observados em nenhuma amostra de plantas controle e alagadas.

2.4. Discussão

2.4.1. Morfologia

Souza *et al.* (2013) obtiveram o mesmo resultado de sobrevivência após 90 dias de alagamento com plantas de *Garcinia brasiliensis* Mart., onde todas as plantas sobreviveram ao estresse imposto.

Santa-Cecília *et al.* (2013) observou o mesmo padrão morfológico para a espécie *G. brasiliensis*, corroborando os dados característicos de Clusiaceae em geral, com folhas opostas, pecioladas, raramente alternas e sem estípula (Castardo *et al.* 2008; Mundo & Duarte, 2008). Fernandes (2007) relatou para 14 espécies de *Clusia* a variação da lâmina foliar de forma obovada a elíptica, apresentando margem inteira, levemente assimétrica, com ângulo agudo e pecíolo com base dilatada. Jesus *et al.* (2014) descreveram folhas opostas, verdes, pecioladas e base acuneada para plântulas de *Calophyllum brasiliense* Cambess.

O aparecimento de lenticelas hipertróficas é uma alteração morfológica frequentemente relacionada com a sobrevivência de plantas em ambientes alagados (Joly, 1991; Waldhoff *et al.* 1998; Lobo & Joly, 1998; Mommer *et al.* 2006), presentes na espécie em estudo. Essas estruturas podem proporcionar a entrada de oxigênio e a saída de compostos voláteis, tais como etileno, etanol e acetaldeído, e produtos tóxicos do metabolismo anaeróbico (Haase *et al.* 2003; Kolb & Joly, 2009).

Em muitos casos, tanto as lenticelas como as raízes adventícias, são conectadas a canais de aerênquima que facilitam o transporte de O₂ da parte aérea para o sistema radicular (Colmer, 2003; Kolb & Joly, 2009), confirmando os dados do presente estudo, uma vez que *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel apresentou grande quantidade de lenticelas e 100% de taxa de sobrevivência. Bailey-Serres & Voesenek (2008), classificaram como duas as estratégias de resistência ao alagamento do solo: 1) Low Oxygen Escape Syndrome (LOES) ou Síndrome de Escape à deficiência de Oxigênio, caracterizada pelo desenvolvimento de alterações anatômicas e morfológicas que facilitam a difusão do O₂ e a troca de gases entre a planta e o meio submerso; 2) Low Oxygen Quiescence Syndrome (LOQS) ou Síndrome de Quiescência à deficiência de Oxigênio, caracterizada pela limitação do crescimento e conservação de energia e carboidratos. Dentre estas respostas, os autores também destacaram a possibilidade de uma resposta mista,

envolvendo as duas estratégias, ou seja, alterações morfoanatômicas e a restrição do crescimento.

No estudo de Souza *et al.* (2013) com *Garcinia brasiliensis* Mart. alagadas, as mudas sob indução de estresse não apresentaram raízes adventícias, no entanto, lenticelas hipertróficas foram bastante frequentes na base das hastes inundadas. Além de não apresentarem raízes adventícias, as mudas obtiveram baixo desenvolvimento de raízes laterais devido à imposição do estresse, resultando na inibição do seu desenvolvimento e até mesmo a morte.

As raízes adventícias crescem tendendo paralelamente à superfície da água, próximas da região mais arejada do solo, provavelmente para garantir algum suprimento de oxigênio que favoreça a retomada de um metabolismo radicular parcialmente aeróbico, além disso, esse tipo de raiz pode ser responsável pelo aumento da capacidade de aquisição de nutrientes por causa da oxigenação da rizosfera (Joly, 1991; Lobo & Joly, 1998; Parolin, 2001; Kolb & Joly, 2009).

Desta forma, o surgimento de raízes adventícias e lenticelas hipertróficas está associado à adaptação de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel ao ambiente alagado, uma vez que a espécie habita em floresta de terra-firme, tais estratégias relacionam-se à oxigenação do sistema radical como uma tática para a sobrevivência, sendo considerada uma planta resistente ao alagamento.

2.4.2. Anatomia

Cronquist (1981) e Metcalfe & Chalk (1950), constaram a presença de idioblastos fenólicos, bem como cristais de oxalato de cálcio para Clusiaceae, os quais estão relacionados com a proteção da planta contra o ataque de herbívoros, podendo causar injúrias no aparato bucal ou dificultar a digestão dos predadores (Finley, 1999), também no presente estudo foram identificadas drusas em tal local.

Não foram evidenciados tricomas na espécie analisada, corroborando os dados de Solereder (1908) que relatou ausência dos mesmos na família. No entanto, Metcalfe & Chalk

(1983) afirmaram que os tricomas aparecem em algumas espécies, mas são raros entre os representantes de Clusiaceae, e Morretes & Ferri (1972) observaram pontos de inserção de tricomas na face abaxial da epiderme de *Clusia spathulaefolia* Engl.

Fernandes (2007), trabalhando com 14 espécies de *Clusia* L., encontrou sete espécies desprovidas de ornamentação (*Clusia burchelli* Engl., *Clusia criuva* Cambess., *Clusia fluminensis* Planch. & Triana., *Clusia hilariana* Schltdl., *Clusia lanceolata* Cambess., *Clusia parviflora* Humb. & Bonpl. ex Willd. e *Clusia spiritu-sanctensis* G. Mariz et Weinberg) e sete espécies ornamentadas (*Clusia aemygdioi* Gomes da Silva & B. Weinberg, *Clusia arrudae* Planch. et Triana, *Clusia gardneri* Planch. et Triana, *Clusia insignis* Mart., *Clusia intermedia* G. Mariz, *Clusia marizii* Gomes da Silva & B. Weinberg e *Clusia nemorosa* G. Mey.).

Santa-Cecília *et al.* (2013) analisaram a anatomia de *Garcinia brasiliensis* Mart.e Gasparotto-Júnior *et al.* (2005b) de *Calophyllum brasiliensis*, cujas epidermes são desprovidas de qualquer tipo de tricoma, o que pode ser explicado pelo fato de que em vários casos os tricomas aparecem apenas em alguns estágios de desenvolvimento da planta ou a sua frequência varia em função das condições ambientais (Metcalfe & Chalk, 1950).

A análise anatômica do bacuri (*Platonia insignis* Mart. - Clusiaceae) revelou estômatos do tipo paracíticos e anomocíticos ocorrendo em ambas as faces da folha (Alvarez & Potiguara, 2013). Fernandes (2007) caracterizou o gênero *Clusia* L. como hipoestomático, no qual os estômatos ocorreram apenas na superfície abaxial da folha.

De acordo com Metcalfe & Chalk (1950) e Gasparotto-Júnior *et al.* (2005), as Clusiaceae possuem estômatos paracíticos exclusivamente na superfície abaxial da folha, dados corroborados com o presente estudo. No entanto, Cronquist (1981) descreve dentro da família estômatos do tipo anomocíticos.

Vesque (1893) não concordou com a possibilidade de atribuir valor taxonômico aos tipos de estômatos, já que tipos idênticos podem ocorrer em famílias bastante distintas. No

entanto, à medida que aumentam os estudos referentes aos estômatos, mais autores se convencem do valor taxonômico dos mesmos (Van Cotthem, 1970).

Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1957) consideraram caracteres comuns à família Clusiaceae: cutícula espessada, estômatos restritos a face abaxial, cavidades secretoras frequentes, cristais de oxalato de cálcio (drusas) e hipoderme somente na face adaxial. No presente estudo, este tipo de organização tecidual foi confirmado, a exceção da hipoderme que está ausente em *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel.

A descrição de *Garcinia brasiliensis* Mart. feita por Santa-Cecília *et al.* (2013) foi bastante semelhante com o presente trabalho, uma vez que os autores observaram o mesofilo dorsiventral com epiderme uniestratificada nas duas faces e camada unisseriada de parênquima paliçádico. Já Alvarez & Potiguara (2013) descreveram o mesofilo de *Platonia insignis* Mart. com camada multisseriada de parênquima paliçádico, cujas células são caracteristicamente tabulares, bifaciais e contíguas ao tecido. Fernandes (2007) observou hipoderme em todas as espécies de *Clusia* L. estudadas. Rêgo & Kikuchi (2015) também observaram uma camada de parênquima paliçádico no mesofilo de *Clusia fockeana* Miq., no entanto, o parênquima encontrado é do tipo secretor repleto de substâncias fenólicas.

De acordo com Pykkö (1966), a ocorrência de cristais de oxalato de cálcio nas folhas é um caráter exclusivo em nível de família ou gênero, não havendo nenhuma relação com o ambiente. No entanto, quando se encontra em proporções acima do normal, pode refletir, algumas vezes, uma resposta a condições patológicas (Metcalfe & Chalk, 1983).

Já Prychid & Rudall (1999) afirmam que os cristais, além de importância taxonômica, podem representar formas de armazenamento de cálcio e ácido oxálico, além de serem depósitos de substâncias do metabolismo secundário. Além disso, Fernandes (2007) sugere que as drusas nas células do parênquima podem ser uma estratégia de aproveitamento da luz pelo mesofilo, uma vez que os cristais podem auxiliar na difusão de raios incidentes.

As drusas de oxalato de cálcio foram encontradas no parênquima fundamental, corroborando com os estudos de Almeida-Cortez & Melo-de-Pina (2006), que demonstraram a presença de idioblastos contendo drusas no mesofilo e nas células secretoras de *Vismia* (Clusiaceae).

Segundo Esau (1974), em Clusiaceae ocorrem grandes e abundantes células parenquimáticas secretoras nos tecidos vasculares e fundamental da folha, mas com conteúdos não especificados. Vesque (1893) aponta para a forma dos estômatos, cristais na epiderme, presença de hipoderme, número de camadas e espessura em paliça do mesofilo são importantes para a determinação dos *taxa* dentro do gênero *Garcinia* L..

Em *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, a cutícula espessa e com impregnação de cera pode acarretar maior proteção a dessecção, uma vez que plantas alagadas podem ficar sujeitas a déficit hídrico, principalmente pela menor absorção de água causando por modificações na permeabilidade das membranas das células das raízes, levando a uma menor condutividade hidráulica (Medri *et al.* 2011). Corroborando informações de Esau (1974) sobre a redução da perda de água realizada pela cutícula, camadas cutinizadas e cera superficial. Cutter (1986a) e Barthlott *et al.* (1998) relatam que a composição química da cutícula e dos estratos cutinizados é variável no que diz respeito a proporção de cutina e de cera nas camadas.

Cutter (1986b) afirma ainda que, além de compostos fenólicos, a cutícula é extremamente resistente ao ataque de microrganismos, reduzindo a permeabilidade da epiderme e tornando-se parte efetiva na proteção da planta contra esses agentes externos.

Dentre as estruturas secretoras, os ductos e cavidades são as estruturas mais abordadas na família Clusiaceae (Solereder, 1908; Metcalfe, 1983; Fahn, 1988, 2000; Fernandes, 2007; Camelo *et al.* 2012; Santa-Cecília *et al.* 2013; Alavarez & Potiguara, 2013; Rêgo & Kikuchi, 2015). Curtis & Lersten (1990) evidenciaram pouco ou nenhum conteúdo de óleo nos ductos de duas espécies de *Hypericum* L. (Clusiaceae). Já Metcalfe & Chalk (1983) relatam que o

fluido contido no interior dos ductos de *Garcinia* L. e de outros gêneros da família tem aspecto leitoso e é semelhante ao látex. Anholeti *et al.* (2015) relata sistemas de canais produtores de látex resinoso em espécies de *Clusia* L., que podem variar em abundância, densidade e cor. Rêgo & Kikuchi (2015) observaram idioblastos, tecido paliçádico secretor e ductos no córtex do pecíolo, parênquima fundamental da nervura central e no mesofilo de duas espécies de *Clusia*.

O látex pode muitas vezes estar relacionado à defesa contra patógenos e também exercer papel fundamental contra a herbivoria quando associado aos metabólitos secundários como os cristais (Ferral *et al.* 1991). Isto é possível devido ao seu rápido depósito nos espaços intercelulares, formando barreiras que impedem a ação de determinados organismos (Silva *et al.* 2014).

Solereder (1908) frisa que a distribuição dos ductos pode ser útil para a diagnose de gêneros e espécies na família, sendo que os ductos secretores de *Clusia* podem percorrer o mesofilo independentemente das nervuras ou estar a elas associados; o autor menciona ainda sua ocorrência na hipoderme e mais raramente no parênquima dos feixes vasculares.

Metcalfe & Chalk (1950) identificaram tipos distintos de estruturas vasculares em pecíolos de Guttiferae. De acordo com os autores, *Garcinia mangostana* L. possui os feixes vasculares formando um tubo completamente fechado e circundado por feixes colaterais, dados que diferiram com o presente estudo, uma vez que os feixes do pecíolo de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel apresentam forma cilíndrica semi-circular. Com base em estruturas vasculares pecioladas, Schofield (1968) dividiu os gêneros de *Garcinia* L. em dois grupos: 1) com o arco vascular aberto ou encurvado; 2) com feixes medulares totalmente fechados.

Em condições de alagamento, o sistema radicular das plantas sofre com a baixa disponibilidade de recursos para a manutenção do crescimento (Crawford, 1992; Joly & Braendle, 1995; Drew, 1997), com o aumento das concentrações de etanol e lactato a níveis

potencialmente tóxicos (Lobo & Joly, 1998), com a presença de íons tóxicos e com o ataque de patógenos; fatores que podem levar a morte radicular (Kozlowski, 1997).

De acordo com Colmer & Voesenek (2009), as raízes sofrem diretamente os efeitos do alagamento do solo, no entanto, a parte aérea das plantas também sofrem consequências dessa disfunção radicular, como deficiência de nutrientes e minerais e influxo de toxinas. Por isso, a produção de novas raízes superficiais como as de crescimento diagetrópico e adventícias, produzidas neste experimento por *G. madruno*, é um mecanismo adaptativo importante na resistência ao alagamento do solo, pois podem ser capazes de retomar a função perdida pelo sistema radicular original prejudicado (Jackson & Drew, 1984).

Segundo Armstrong (1978,1979) e Medri *et al.* (2002) o desenvolvimento de espaços intercelulares no parênquima cortical de raízes é muito comum em situações de anaerobiose do solo, cujas estruturas são adaptações naturais que permitem a difusão e o transporte dos gases da atmosfera para a região submersa do sistema de raízes. Além disso, os aerêquimas corticais fazem um *continuum* entre caule e raiz em plantas sob hipoxia, o qual mantém o fornecimento de O₂ às raízes e permite também a difusão de produtos tóxicos como etanol, acetaldeído e etileno, que tem seus níveis aumentados em resposta ao alagamento do solo (Tsukaha & Kozlowski, 1985; Medri *et al.* 2011).

Jesus *et al.* (2014) descreveram a anatomia de *Calophyllum brasiliense* Cambess (Clusiaceae) e observaram que a raiz principal apresenta epiderme irregular com células de paredes finas e tricomas unicelulares. Souza *et al.* (2013) observaram nas raízes de *Garcinia brasiliensis* Mart. alagadas o aumento de 23,70% em espessura da exoderme quando comparadas com as plantas irrigadas normalmente, resultado semelhante ao presente estudo, pois apesar de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel não ter apresentado espessamento da exoderme, houve o aumento do número de camadas em plantas estressadas, fato que pode ser relacionado com a proteção dos tecidos mais internos contra a perda de água e oxigênio. Já

Yaylaci *et al.* (2013) relataram que as raízes de *Hypericum sechmenii* Oack & Koyuncu (Clusiaceae) apresentam uma cutícula espessa, duas camadas de periderme e o parênquima cortical com poucas camadas.

A formação de aerênquima durante o período de alagamento está associada a aeração e oxigenação dos tecidos, favorecendo a entrada de oxigênio e a saída de gás carbônico, resultando em grandes espaços intercelulares que ajudam na sustentação das plantas durante o período de estresse.

2.4.3. Histoquímica

As substâncias secretadas pelas plantas tem merecido atenção de vários pesquisadores que tem procurado elucidar sua natureza química e o que elas representam para o vegetal (Fahn, 1988, 2000; Nogueira *et al.* 2001; Rêgo & Kikuchi, 2015), sendo que Metcalfe (1983) ressalta que algumas dessas substâncias fornecem subsídios para estudos taxonômicos.

Os ductos secretores podem ser observados em quase todos os órgãos da planta, com maior distribuição no parênquima cortical, podendo ocupar, algumas vezes, a região subepidérmica (Fritz & Saukel, 2011), corroborando com o observado em *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel.

Os compostos químicos das plantas estão divididos didaticamente em compostos originários do metabolismo primário ou do secundário; o metabolismo primário envolve os metabólitos ou macromoléculas essenciais (lipídios, proteínas, grãos de amido) (Poser & Mentz, 2001). O metabolismo secundário (cristais de oxalato de cálcio, compostos fenólicos, lignina, tanino) é utilizado como autoproteção contra ataques microbianos, herbivoria, e radiação UV (Poser & Mentz, 2001).

Camelo *et al.* (2012) detectou grãos de amido em células clorofiladas de *Vismia guianensis* Aubl. (Pers.) (Clusiaceae). Além disso, os autores também encontraram compostos

fenólicos dispersos no parênquima paliçádico e na epiderme da nervura principal, com menores quantidades no floema.

Preiss & Sivak (1996) observaram grãos de amido na maioria das plantas e em diferentes estruturas: raízes, ramos, folhas, frutos e grãos de pólen; que ocorrem dentro de plastídios, organizados em grânulos semicristalinos de tamanhos e formas que variam entre espécies, órgãos e estágios de desenvolvimento.

Fernandes (2007) observou em espécies de *Clusia* L. a presença de amido no tecido parenquimático próximo à face abaxial na região da nervura central e no tecido parenquimático circundante aos elementos condutores. O autor observou a presença de taninos em todas as células dos tecidos parenquimáticos e condutores.

Em relação aos tecidos secretores, Fahn (1988, 2000) afirmou que os mesmos são usualmente classificados de acordo com as substâncias produzidas, mas como o mesmo tecido pode produzir um número diferente de substâncias, a classificação torna-se complexa. Segundo Esau (1974), em Clusiaceae ocorrem grandes e abundantes células parenquimáticas secretoras nos tecidos vasculares e fundamental da folha, mas com conteúdo não especificados. Com os testes realizados, foram detectados compostos fenólicos, alcaloides e grãos de amido.

Pykkö (1966), Esau (1974) e Fahn (1988, 2000) mencionaram a possibilidade das substâncias tânicas estarem envolvidas com a proteção contra a dessecação, ataque por fungos e bactérias. Montenegro *et al.* (1980) e Levin (1971) citaram que os taninos podem inibir o ataque dos insetos, reduzindo o valor nutritivo das folhas e alterando seu paladar. No entanto, o presente estudo não detectou taninos em nenhuma planta dos dois tratamentos, possivelmente os compostos fenólicos e os cristais de oxalato de cálcio recompensam a proteção pela ausência dos taninos, uma vez que Cronquist (1981) e Metcalfe & Chalke (1950) citam essa possibilidade.

Os compostos fenólicos, além de auxiliar contra o ataque de patógenos, também são utilizados na medicina como antioxidantes e no tratamento de câncer e doenças cardíacas (Cooper-Driver & Bhattacharya, 1998). Associado a tais fatores, esses compostos também estão relacionados ao mecanismo de adaptação e resistência da planta ao meio ambiente (Rocha *et al.* 2011), fato que pode explicar a presença desses compostos somente em plantas alagadas.

Tabela 1. Sobrevivência, produção de folhas e sinais visíveis de estresse (clorose, murcha, abscisão foliar e epinastia) em plantas alagadas. (+) presença, (-) ausência.

Plantas alagadas	
Sobrevivência	+
Produção de folhas	+
Clorose	-
Murcha	-
Abscisão foliar	-
Epinastia	+

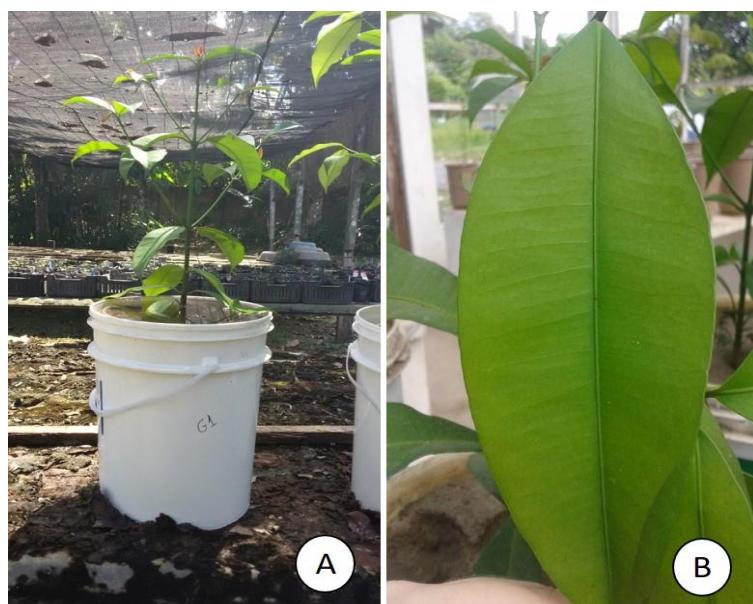


Figura 1: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. A) Tratamento alagado; B) face adaxial mostrando angulação de 90° das nervuras secundárias em relação à principal.



Figura 2: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, evolução do caule durante os períodos de alagamento. A) Tempo 0, planta controle evidenciando a ausência de lenticelas nas plantas em condições de normoxia; B) T1, planta alagada demonstrando o início do surgimento das lenticelas; C) T2, planta alagada demonstrando a hipertrofia das lenticelas; D) T3, planta alagada explicitando lenticela hipertrófica e rachaduras caulinares; E) T4, planta alagada com maior quantidade de lenticelas hipertróficas e severas rachaduras caulinares.

Tabela 2. Ocorrência de estruturas típicas de plantas tolerantes ao alagamento presente em *Garcinia madruno*. (+) presença, (-) ausência.

	CONTROLE	ALAGADO
Rachaduras caulinares	-	+
Lenticelas hipertróficas	-	+
Aerênquima	-	+
Raízes adventícias	-	+



Figura 3: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, evolução das raízes ao longo dos períodos de estresse. A) T0, planta alagada com grande volume de biomassa; B) T1, planta alagada apresentando leve decréscimo na biomassa das raízes laterais; C) T2, planta alagada com visível diminuição da biomassa das raízes; D) T3, planta alagada com decréscimo significante de biomassa e início de necrose; E) T4, planta alagada com baixa biomassa e alto nível de necrose radicular.

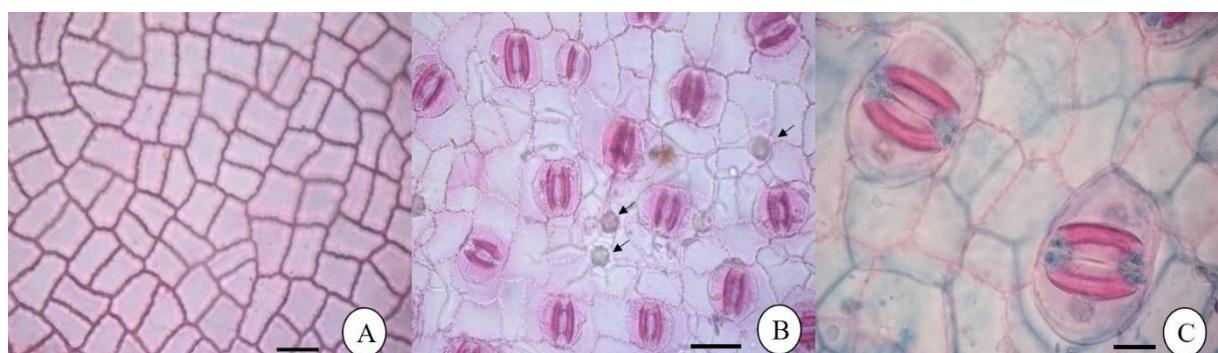


Figura 4: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. A) Células da epiderme com contornos sinuosos, face adaxial; B) Paredes celulares sinuosas e drusas (setas), face abaxial; C) Estômatos paracíticos, face abaxial. Escalas = 2 μ m (A, B, C).

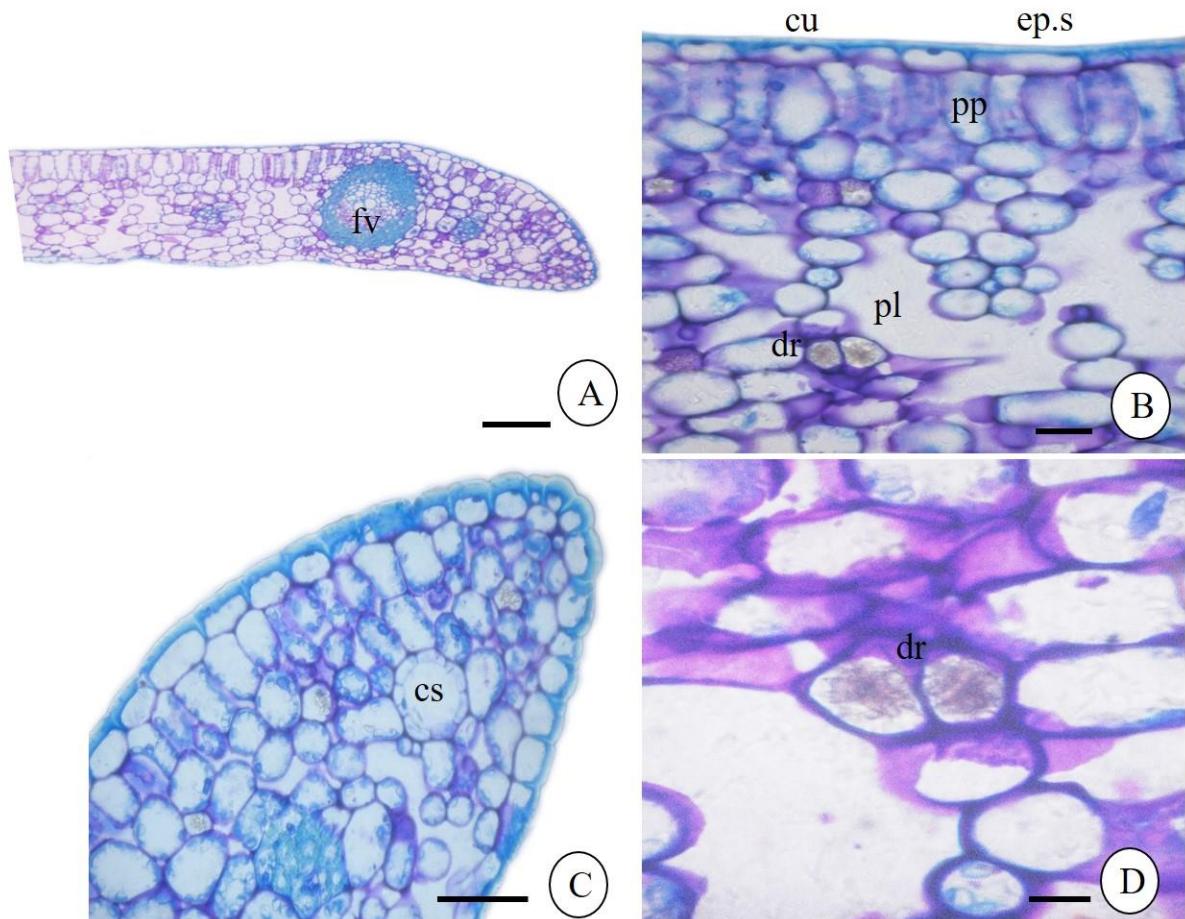


Figura 5: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal do mesofilo. A) Mesofilo evidenciando feixes vasculares; B) Mesofilo evidenciando epiderme da face superior com cutícula espessa, parênquima paliçádico uniestratificado, parênquima lacunoso e drusas; C) Canais secretores percorrendo o mesofilo; D) Drusas de oxalato de cálcio. (fv: - feixe vascular; cu - cutícula; ep.s - epiderme superior; pp - parênquima paliçádico; pl - parênquima lacunoso; dr - drusas; cs - canal secretor). Escalas = 10 μ m (A); 2 μ M (B, D); 3 μ m (C).

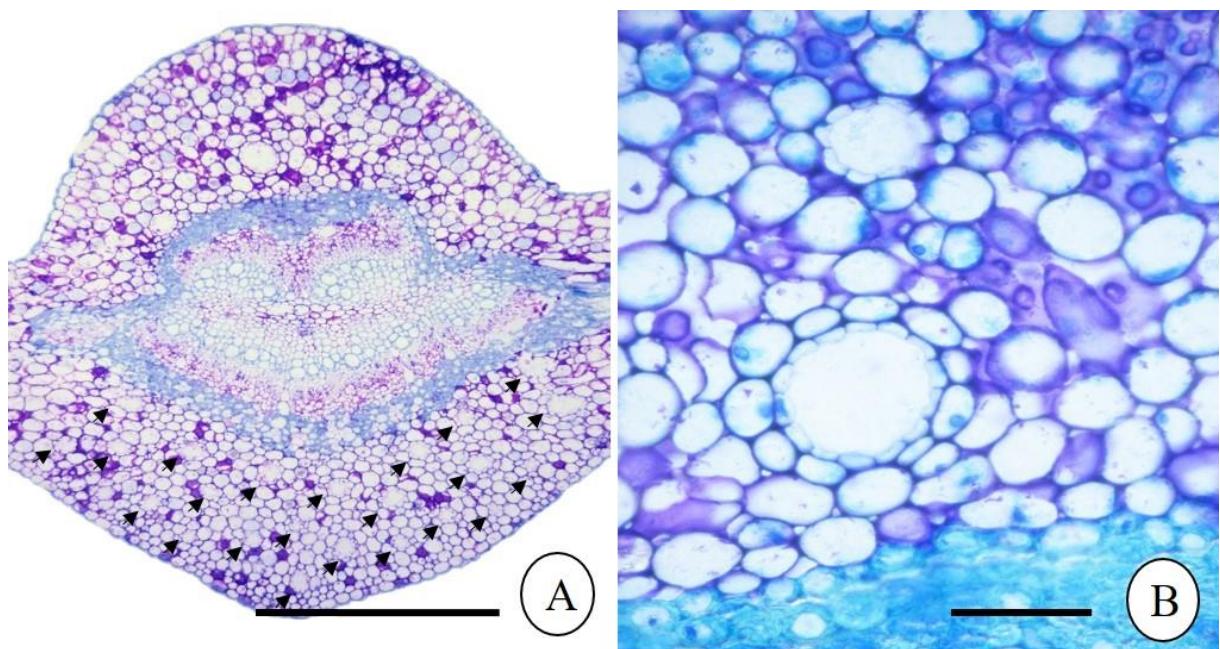


Figura 6: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal da nervura central. A) Epiderme uniestratificada, cera epicuticular em ambas as faces, colênquima subepidérmico na face abaxial, feixe vascular concêntrico envolto por fibras e canais secretores (setas); B) Canal secretor. Escalas = 32 µm (A), 4 µm (B).

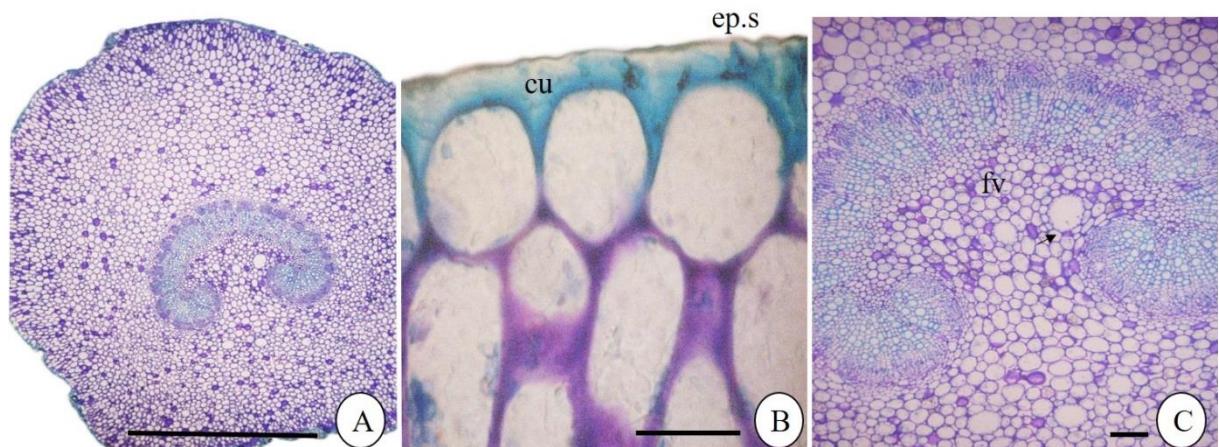


Figura 7: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal do pecíolo. A) Vista geral do pecíolo evidenciando parênquima fundamental composto por aproximadamente 21 camadas de células; B) Epiderme superior com cera epicuticular espessa e colênquima subepidérmico; C) Feixe vascular em forma de arco aberto envolto por endoderme e fibras. (ep.s – epiderme superior; cu – cutícula; fv – feixe vascular). Escalas = 60 µm (A), 4 µm (B), 7 µm (C).

Tabela 3. *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, diferenças anatômicas entre os tratamentos.

CONTROLE		ALAGADO
	Ausência de aerênquima	Presença de aerênquima
Raiz principal	Exoderme unisseriada	2 a 3 camadas de exoderme
Raiz lateral	3 a 7 camadas de periciclo	5 a 10 camadas de periciclo

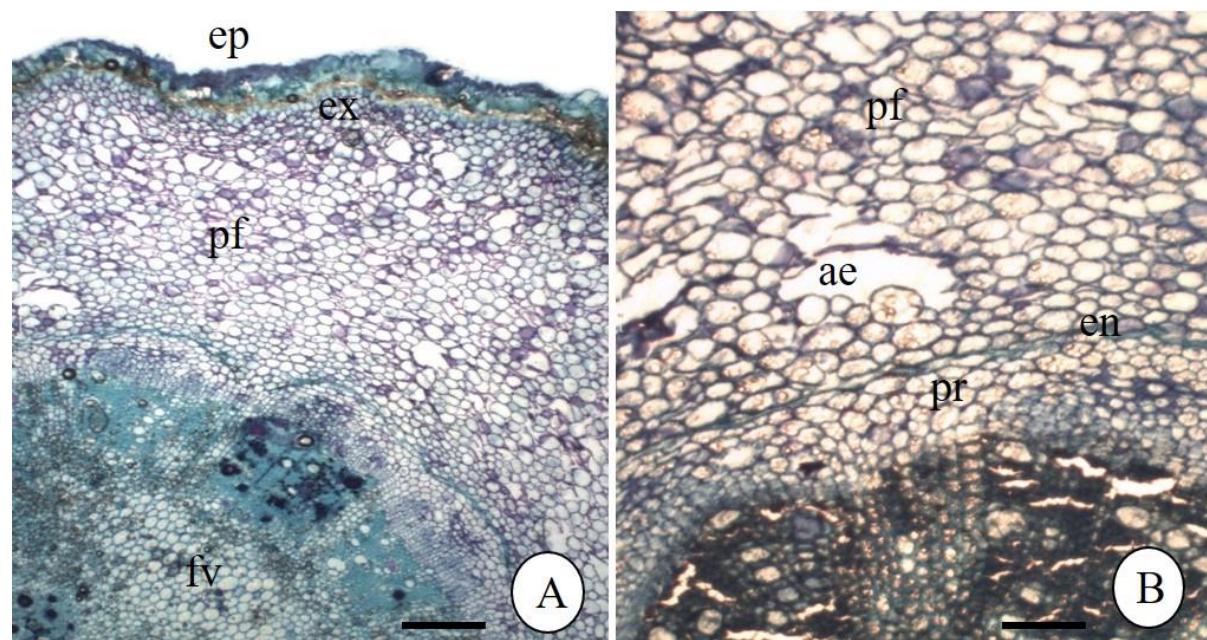


Figura 8: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal da raiz principal. A) Camada de células epidérmicas irregulares com cutícula e exoderme; B) Parênquima fundamental com formação inicial de aerênquima, feixes vasculares envoltos por endoderme e periciclo. (ep – epiderme; ex – exoderme; pf – parênquima fundamental; fv – feixes vasculares; ae – aerênquima; en – endoderme; pr - periciclo). Escalas = 10 μm (A), 2 μm (B).

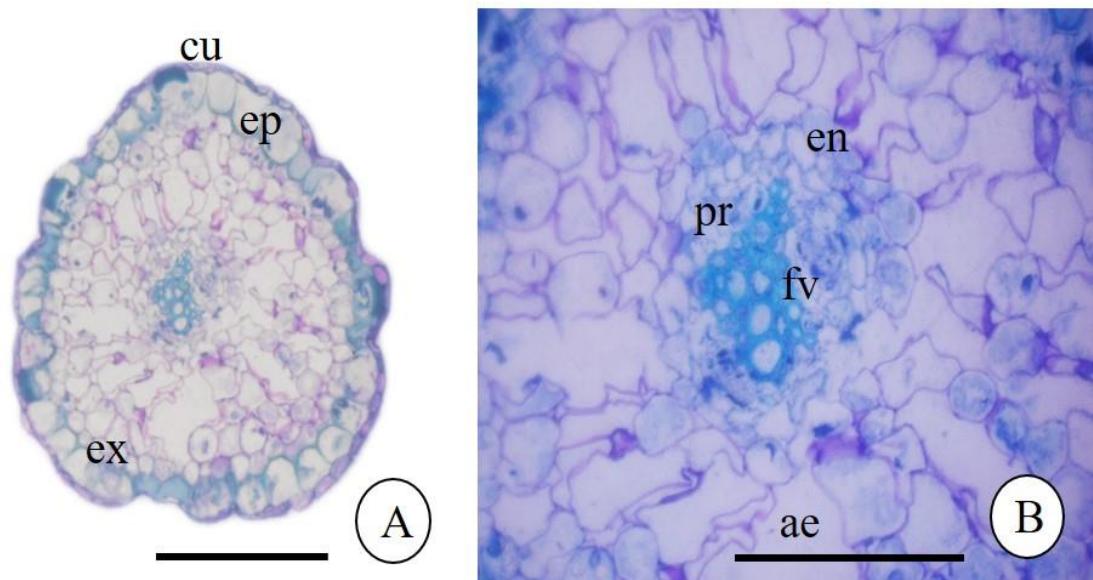


Figura 9: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Seção transversal da raiz lateral. A) Epiderme unisseriada com cutícula e exoderme; B) Parênquima fundamental com aerênquima, feixes vasculares envoltos por uma camada de endoderme e periciclo. (cu – cutícula; ep – epiderme; ex – exoderme; em – endoderme; pr – periciclo; fv – feixe vascular; ae - aerênquima). Escalas = 40 μm (A), 11 μm (B).

Tabela 4. *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, localização dos compostos detectados através de testes histoquímicos na lâmina foliar e na raiz, em condições ambientais normais e sob alagamento.

Composto	Reagente	CO				AL			
		NC	MF	PC	RZ	NC	MF	PC	RZ
Alcaloide	Dragendorff	-	-	-	-	+	-	+	+
Amido	Lugol	-	-	+	-	+	+	+	+
Composto	Cloreto férrego	-	-	-	-	-	-	+	-
	fenólico								
Tanino	Vanilina	-	-	-	-	-	-	-	-
	clorídrica								
Mucilagem	Vermelho de	-	-	-	-	-	-	-	-
	rutêneo								

NOTAS: + reação positiva para o composto

- reação negativa para o composto

Legenda: CO: controle; AL: alagado; NC: nervura central; MF: mesófilo; PC: pecíolo;

RZ: raiz.

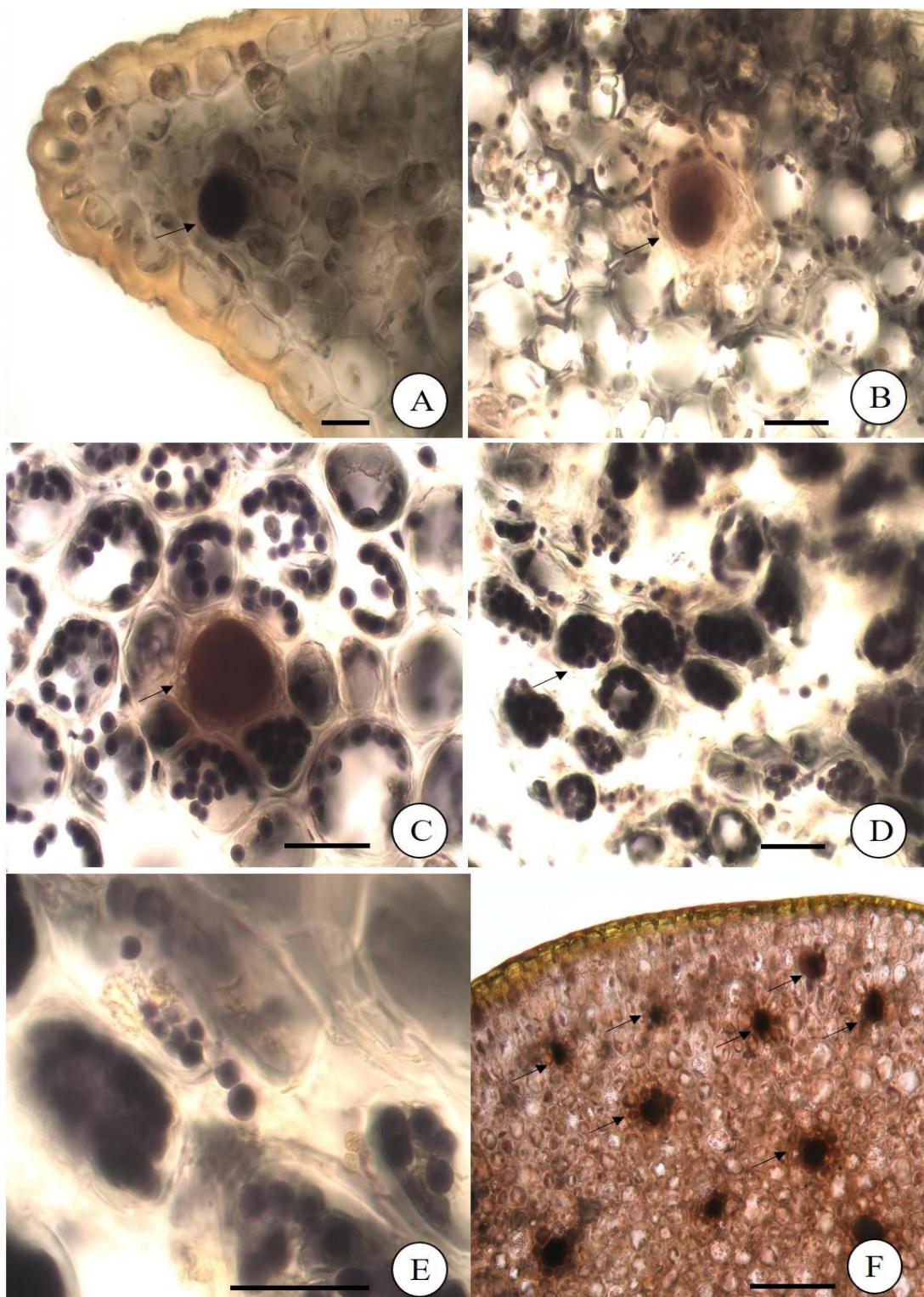


Figura 10: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel. Reagente de Lugol. A) Canal secretor do mesofilo com amido (seta); B) Canal secretor da nervura central com conteúdo de amido (seta); C) Canal secretor do pecíolo com amido (seta); D) e E) Parênquima fundamental da raiz com grãos de amido; F) Canais secretores do parênquima fundamental do pecíolo com conteúdo de amido (setas). Escalas = 1,5 μ m (A), 2 μ m (B, D), 3 μ m (C); 5 μ m (E), 15 μ m (F).

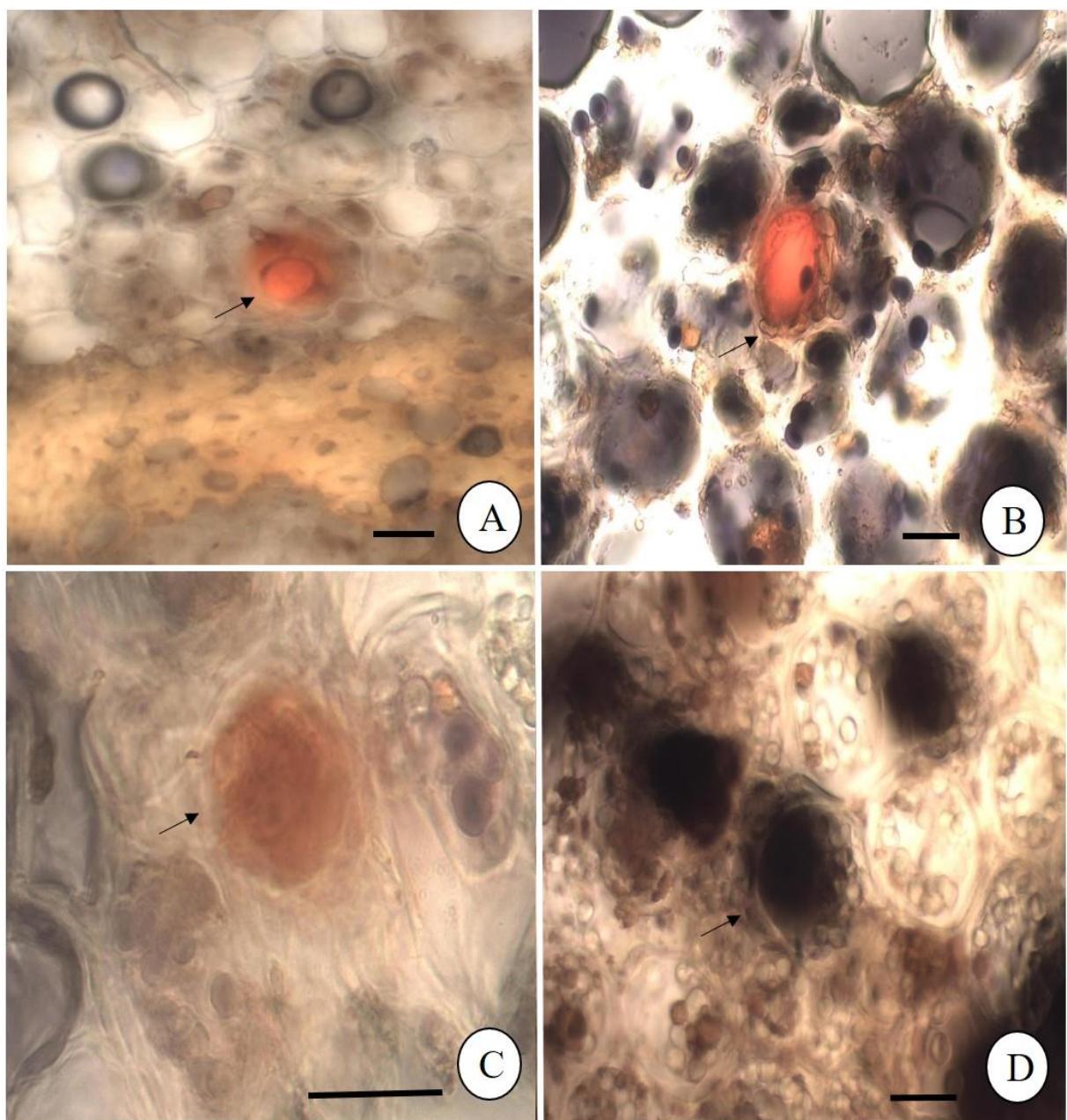


Figura 11: *Garcinia madruno* (Kunt) Hammel. A) Alcaloides detectados nos canais secretores da nervura central (teste Dragendorff); B) Alcaloides detectados nos canais secretores do pecíolo; C) Alcaloides detectados nos canais secretores da raiz; D) Compostos fenólicos totais (teste Cloreto férrico 3%) observados nos canais secretores do pecíolo. Escalas = 2 μ m (A, B, D), 4 μ m (C).

2.5. Agradecimentos

A CAPES pela concessão da bolsa e pelo apoio do PNADB (Programa de Apoio ao Desenvolvimento da Botânica, Grant 922/2010).

2.6. Referências

- Abdullah NAP, Ismail MF. 2010. Emergence of multiple seedlings from seed of *Garcinia mangostana* L. (Clusiaceae). *Journal of Cell e Plant Science*, 1: 1-5.
- Almeida-Cortez JS, Melo-de-Pinna GFA. 2006. Morphology and anatomy of a leaf mine in *Vismia guianensis* (Aulb.) Choisy (Clusiaceae) in a fragment of Brazilian Forest. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 759-736.
- Alvarez AS, Potiguara RCV. 2013. Caracterização anatômica foliar de espécimes de *Platonia insignis* Mart. (Clusiaceae) em diferentes períodos sazonais. *Bioscience Journal*, 29: 562-569.
- Anholeti MC, Paiva SR, Figueiredo MR, Kaplan MAC. 2015. Chemosystematic aspects of polyisoprenylated benzophenones from the genus *Clusia*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87: 289-301.
- Armstrong W. 1978. Root aeration in the wetland condition. In: *Plant life in Anaerobic Environments* (eds.) Hook DD, Crawford RMM. Ann Arbor Science, p. 269-298.
- Armstrong W. 1979. Aeration in higher plants. In: Woolhouse HW, *Advances in botanical research* (eds.). London: Academic Press, p. 225-332.
- Asinelli MEC, Souza MC, Mourão KSM. 2011. Fruit ontogeny of *Garcinia Gardneriana* (Planch. & Triana) Zappi (Clusiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 25: 43-52.
- Bailey-Seres J, Voesenek LACJ. 2008. Flooding stress: Acclimatations and genetic diversity. *Anual Review of Plant Bioplogy*, 59: 313-339.

- Barbosa W, Chagas E, Martins L, Pio R, Tucci MLS, Artioli FA. 2008. Germinação de sementes e desenvolvimento inicial de plântulas de achachairu. Revista Brasileira de Fruticultura, Jaboticabal, 30: 263-266.
- Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Wilhemi H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. Botanical Journal of the Linnean Society, 126: 237-260.
- Bitrich V, Cabral FN, Hopkins MJG. 2013. *Clusia nitida*, a new species of *Clusia* (Clusiaceae) from the Brazilian Amazon. Phytotaxa, 100: 36-40.
- Camelo SRP, Costa RS, Vieira JGP, *et al.* 2012. Anatomical characterization and microchemistry of *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae) blade leaf. International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research, 3: 1312-1317.
- Castardo JC, Prudente AS, Ferreira J, *et al.* 2008. Anti-inflammatory effects of hydroalcoholic extract and two biflavonoids from *Garcinia Gardneriana* leaves in mouse paw oedema. Journal of Ethnopharmacology, 118: 405-411.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, p. 1262.
- Chen X, Pierik R, Peeters AJM, *et al.* 2010. Endogenous abscisic acid as a key switch for natural variation in flood-induced shoot elongation. Plant Physiology, 154: 969-977.
- Cooper-Driver GA, Bhattacharya M. 1998. Role of phenolics in plant evolution. Phytochemistry, 40: 1165-1174.
- Coelho CCR, Neves MG, Oliveira LM, Conceição AGC, Okumura RS, Neto CFO. 2013. Biometria em plantas de milho submetidas ao alagamento. Agroecossistemas, 5: 32-38.
- Colmer TD. 2003. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. Plant, Cell & Environmental, 26: 17-36.
- Colmer TD, Voesenek LACJ. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. Functional Plant Biology, 36: 665-681.

- Costa RC, Verziganassi JR, Poltronieri LS, Benchimol RL, Carvalho EA. 2012. Rubelose em plantas de bacurizinho no Pará: primeiro relato. *Summa Phytopathologica*, 38: 255.
- Crawford RMM. 1978. Metabolic adaptation to anoxia. In: Crawford RMM, Plant life in Anaerobic Environments, Hook (eds.). Ann Arbor Science, Michigan, p. 119-136.
- Crawford RMM. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Advances in Ecological Research*, 23: 93-185.
- Curtis JD, Lersten NR. 1990. Internal secretory structures in *Hypericum* (Clusiaceae): *H. perfloratum* L and *H. balearicum* L. *New Phlogyst*, 114: 571-580.
- Cutter EG. 1986a. Anatomia Vegetal – Parte I Células e Tecidos. São Paulo: Rocca, 2nd.
- Cutter EG. 1986b. Anatomia Vegetal – Parte II Órgãos experimentos e Interpretação; São Paulo: Rocca.
- Davanso-Fabro VM, Medri ME, Bianchini E, Pimenta JÁ. 1998. Tolerância à inundaçāo: Aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41.
- Davanso-Fabro VM, Medri ME, Souza LA, Colli S. 2003. *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) Submitted ah the flooding and the “Etherel” and Silver Nitrate Application. *Brazilian Archives of Biology and Tecghnology*, 46: 57-64.
- Drew MC. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48: 223-250.
- Esau K. 1974. Anatomia das Plantas com sementes. São Paulo: Edgard Blucher.
- Espinosa RH, Saavedra MA, Tamayo YV, *et al.* 2013. Estudio fitoquímico y control de calidad de extractos de hojas de *Rheedia aristata* Griseb. *Revista Cubana de Plnatas Medicinales*, 18: 361-367.
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phitologyst*, 108: 229-257.

- Fernandes SDC. 2007. Morfologia, anatomia, histoquímica e aspectos fisiológicos da lâmina foliar de espécies de *Clusia* (Clusiaceae). Phd tese, Universidade de Brasília, Brasil.
- Ferral BD, Dussourd DE, Mitter C. 1991. Escalation of plant defense: do látex/resin canals spur plant diversification? *American Naturalist*, 138: 881-900.
- Finley DS. 1999. Patterns of calcium oxalate crystals in young tropical leaves: a possible role as an anti-herbivory defense. *Revista de Biología Tropical*, 47: 27-31.
- Fritz E, Saukel J. 2011. Secretory structures of subterranean organs of some species of the Cardueae, and their diagnostic value. *Acta Biológica Cracoviensis*, 53: 63-73.
- Gasparotto-Júnior A, Ferreira ICP, Nakamura CV, *et al.* 2005. Estudo morfo-anatômico das folhas e do caule de *Calophyllum brasiliensi* (Clusiaceae), uma contribuição ao estudo farmacognóstico da droga vegetal. *Acta Farmaceutica Bonaerense*, 24: 371-376.
- Gregory M, Baas P. 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs on the dicotyledons. *Israel Journal of Botany*, 38: 125-174.
- Grisi FA, Angelo AC, Boeger MRT, Leitão CAE, Galvão SF, Wendling I. 2011. Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinostere binthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. *Floresta*, 41: 881-894.
- Gustafsson MK, Pan H, Pinney F, *et al.* 2002. Myf5 is a direct target of long-range Shh signaling and Gli regulation for muscle specification. *Genes & Development*, 16: 114-126.
- Jackson MB, Drew MC. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozlowski TT (eds.) *Flooding and Plant growth*. Academic Press, p. 47-128.
- Jesus VAM, Braccini AL, Souza LA, Moscheta IS, Mariucci GEG, Santos FL. 2014. Morphology and anatomy of the seedling and the tirodendro of *Calophyllum brasiliensi* Cambess. (Clusiaceae). *Acta Scientiarum*, 36: 443:449.
- Johansen DA. 1940. *Plant microtechnique*, 2nd. New York: McGraw Hill.

- Joly CA. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: Jackson MB; Davies DD, Lambers H (eds.) *Plant life under oxygen deprivation*. Academic Publishing, Netherlands, p. 23-34.
- Kolb RM, Joly CA. 2009. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: metabolic, morphological and growth responses. *Flora*, 204: 528-535.
- Kozlowski TT. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1: 1-9.
- Levin DA. 1971. Plant phenolics: an ecological perspective. *The American Naturalist*, 105: 157-181.
- Lobo PC, Joly CA. 1998. Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. *Oecologia Brasiliensis*. In: Scarano FR, Franco AC (eds.) *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. Series *Oecologia Brasiliensis*, 4: 137-156.
- Lorenzi H. 2009. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Vol. III. 1nd. Nova Odessa, São Paulo, Instituto Plantarum.
- Luque R, Sousa HC, Kraus JE. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado – e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8gs ou 8gx. *Acta Botanica Brasilica*, 10: 199-212.
- Mace ME, Howell CR. 1974. Histochemistry and identification of condensed tannin precursor in roots of cotton seedlings. *Phytopathology*, 64: 1297-1302.
- Martinez GB, Mourão M, Junior SB. 2011. Resposta morfológica e fisiológica de plantas de Açaú (*Huracreptains*L.) provenientes de várzeas do Rio Amazonas: efeito da anoxia do solo. *Revista Árvore*, 35: 1155-1164.
- Medina CL, Sanches MC, Tucci MSLD, 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.

- Medri ME, Bianchini E, Pimenta JÁ, Delgado MF, Correa GT. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum subium* (Spr.) Taub. Submetidas ao alagamento e à aplicação de etrel. *Brazilian Journal of Botany*, 21.
- Medri ME, Bianchini E, Pimenta JA, Colli S, Muller C. 2002. Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: Medri ME, Bianchini E, Shibatta OA, Pimenta JA (eds.). *A bacia do rio Tibagi*, Londrina, p. 133-172.
- Medri ME, Ferreira AN, Kolb RM, Bianchini E, Pimenta JÁ, Davanso-Fabro VM, Medri C. 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. Submetidas ao alagamento. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 29: 15-22.
- Medri C, Medri ME, Ruas EA, *et al.* 2011. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. *Acta Botanica Brasilica*, 25: 445-454.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950. *Anatomy of dicotyledons leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Oxford: Claredon Press, v. 2.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1957. *Anatomy of the Dycotiledons*. Oxford University Claredon Press, 1: 726.
- Metcalfe CR. 1983. Secretes mineral substances. In: Metcalfe CR, Chalk L, *Anatomy of dicotyledons*, Oxford: Claredon Press, 2: 82-97.
- Mommer L, Lenssen JPM, Huber H, Visser EJW, Kroon H. 2006. Ecophysiological determinants of plant performance during submergence: a comparative study among seven plant families. *Journal of Ecology*, 94: 1117-1129.
- Montenegro G, Jordan M, Aljaro E. 1980. Interactions between Chilean matorral shrubs and phytophagous insects. *Oecologia*, 45: 346-349.
- Morretes BL, Ferri MG. 1972. Contribuições ao conhecimento da anatomia de folhas de uma “caatinga” do Rio Negro (Amazonas). *Revista de Biologia*, 8: 97-122.

- Mundo SR, Duarte MR. 2008. Farmacobotânica foliar e caulinar de guanandi – *Calophyllum brasiliensi* Cambess. (Clusiaceae). Revista Brasileira de Farmácia, 89: 83-87.
- Nascimento WMO, Carvalho JEU, Müller CH. 2002. Caracterização morfológica da semente e da plântula de bacurizinho (*Rheedia acuminata* (Ruiz et Pav) Plachon et Triana - CLUSIACEAE). Revista Brasileira Fruticultura, 24: 555-558.
- Nogueira RJMC, Moraes JAPV, Burity HA, Neto EB. 2001. Alterações na resistência à difusão de vapor das folhas e relações hídricas em acerolas submetidas ao déficit de água. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 13: 75-87.
- O'Brien JS, Fillerup DL, Mead JF. 1964. Quantification and fatty acid and fatty aldehyde composition of ethanolamine, choline, and serine glycerophosphatides in human cerebral gray and White matter. Journal of Lipid Research, 5: 329-338.
- Parolin P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. Oecologia, 128: 326-335.
- Parolin P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. Annals of Botany, 103: 359-376.
- Pereira IO, Marques MJ, Pavan ALR, *et al.* 2010. Leishmanicidal activity of benzophenones and extracts from *Garcinia brasiliensis* Mart. fruits. Phytomedicine, 17: 339-345.
- Poser GL, Mentz LA. 2001. Diversidade biológica e sistemas de classificação. In: Simões CMO, Schenkel EP, Gosmann G, Mello JCP, Mentz LA, Petrovick PR. Farmacognosia – da Planta ao Medicamento, 3nd, Porto Alegre, Florianópolis.
- Preiss J, Sivak MN. 1996. Starch synthesis in sinks and sources. In: Zamsky E, Schaffer AA. Photoassimilate distribution in plants and crop: source-sink relationship, New York: Marcel Dekker Inc.
- Prychid CJ, Rudall PJ. 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: structure and systematics. Annals of Botany, 84: 725-739.

- Pykkö M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici*, 34: 453-622.
- Rêgo MSC, Kikuchi TYS. 2015. Estruturas secretoras em folhas de *Clusia fockeana* Miq. e *Clusia hoffmannseggiana* Schlechl. (Clusiaceae): distribuição e anatomia. *Enciclopédia Biosfera*, 11: 2993.
- Rocha WS, Lopes RM, Silva DB, Vieira RV, Silva JP, Agostini-Costa TS. 2011. Compostos fenólicos totais e taninos condensados em frutas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 33: 1215-1221.
- Santa-Cecília FV, Abreu FA, Da Silva MA, De Casto EM, Dos Anjos MH. 2013. Estudo farmacobotânico das folhas de *Garcinia brasiliensis* Mart. (Clusiaceae). *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 15: 397-404.
- Schofield EK. 1968. Petiole anatomy of the Guttiferae and Related families. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 18: 1-55.
- Silva CRA, Leite KRB, Silva MS, Silva LB. 2014. Influência da altitude na plasticidade foliar de *Clusia obdeltifolia* Bittrich (Clusiaceae). *Revista Nordestina de Biologia*, 23: 29-48.
- Solereder H. 1908. Systematic anatomy of dicotyledons, v. 1. Oxford: Claredon Press.
- Souza TC, Souza ES, Dousseau S, Castro EM, Magalhães PC. 2013. Seedlings of *Garcinia brasiliensis* (Clusiaceae) subjected to root flooding: Physiological, morphoanatomical, and antioxidant responses to the stress. *Aquatic Botany*, 111: 43-49.
- Svedsen AB, Verpoort R. 1983. Chromatography of alkaloids. New York: Elsevier Scientific Publish Company.
- Tsukahana H, Kozlowski TT. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant Soil*, 88: 123-132.
- Van Cotthem W. 1970. A classification of stomatal types. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 63: 235-246.

Vesque J. 1983. Guttiferae. In monographieae Phanerogamarum, Candolle C (eds.), 8: 229-548.

Visser EJW, Voesenek LACJ, Vartapetian BB, Jackson MB. 2003. Flooding and plant growth. Annals of Botany, 91: 107-109.

Waldhoff D, Furch B, Junk WJ. 1998. Responses of three central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. International Journal of Ecology and Environmental Sciences, 24: 237-252.

Yaylaci OK, Özgisi K, Sezer O, Orhanoglu G, Öztürk D, Koyuncu O. 2013. Anatomical studies and conservation status of rare endemic *Hypericum sechmenii* Ocak & Koyuncu (Sect: Adenosepalum) from Eskisehir – Turkey. Journal of Selçuk University Natural and Applied Science, 2: 1-11.

3. Capítulo 2: Crescimento e biomassa de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel (Clusiaceae) sob condições de alagamento

Natália do Couto Abreu ^{*1,2}, Ely Simone Cajueiro Gurgel ².

¹ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração: Botânica Tropical, Universidade Federal Rural da Amazônia, Pará, Brasil.

² Museu Paraense Emílio Goeldi, coordenação de Botânica. Av. Perimetral 1901, 66077-830, Belém, Pará, Brasil.

* Manuscrito a ser submetido para publicação na Revista Acta Botanica Brasilica.

(*) Autor para correspondência: natacouto@gmail.com.

Resumo

Garcinia madruno (Kunth) Hammel é uma árvore neotropical que ocorre naturalmente em florestas de terra firme, considerada uma alternativa viável para a Amazônia por ser uma das principais fontes de renda da população, além de sua importância medicinal, cujo látex é usado para a cura de diversas doenças. O estudo objetivou analisar o crescimento e a biomassa de plantas em alagamento. Plantas jovens de *Garcinia madruno* foram submetidas a dois regimes hídricos: controle irrigado diariamente; e alagado por um período de 84 dias. A altura da planta, diâmetro do caule, número de folhas, massa seca da parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR), massa seca total (MST), razão raiz/parte aérea (R/PA) foram avaliados a 0, 21, 42, 63, e 84 dias. As plantas alagadas obtiveram 100% de sobrevivência durante o período de estresse. O alagamento provocou aumento significativo na altura das plantas ao longo do tempo de estresse ($p = 0,03$), com incremento de 5,81%. O leve decréscimo do diâmetro do caule (DC), de 1,8% das plantas alagadas, não foi significativo. Quanto ao número de folhas, apesar da média das alagadas ter sido maior que a média dos controles, o parâmetro também não apresentou diferenças significativas, indicando que o DC e o número de folhas não sofrem alterações com a imposição de estresse. A MSPA foi significativamente maior no período alagado, com incremento de 7,9%. A MST reduziu significativamente ao longo do tempo de estresse, com diminuição de 4,4%. A MSR também reduziu significativamente ao longo do experimento. Desta forma, pode-se concluir que o bacurizinho é uma espécie resistente ao alagamento.

Palavras-chave: Amazônia, estresse, bacurizinho, terra firme, frutífera.

Abstract

Garcinia madruno (Kunth) Hammel is a tropical tree that occurs naturally in *terra firme* forests, considered a viable alternative to Amazon for being a major source of population is income, as well as it is medicinal importance, which latex is used for healing various diseases. The study aimed to analyze the growth and biomass plants in flooding. Young plants of *Garcinia madruno* were subjected to two water regimes: irrigated control daily; and soaked for a period of 84 days. The plant height, stem diameter, number of leaves, dry weight of shoot (MSPA), root dry mass (MSC), total dry matter (MST), ratio root/shoot (R/PA) were measured at 0, 21, 42, 63 and 84 days. The flooded plants had 100% survival over the period of stress. The flooding caused a significant increase in plant height over stress ($p=0.03$), and increase of 5.81%. The slight decrease in stem diameter (DC), 1.8% of the flooded plants was not significant. Regarding the number of leaves, although the average flooded have been higher than the average of the controls, the parameter also showed no significant differences. The MSPA was significantly higher in waterlogged period, na increase of 7.9%. The MST was significantly reduced over time stress, a reduction of 4.4%. The MSR also reduced significantly throughout the experiment. Thus, it can be concluded that the *bacurizinho* is a resistant strain to flooding.

Key-words: Amazon, stress, *bacurizinho*, *terra firme*, fruit.

3.1. Introdução

Garcinia madruno (Kunth) Hammel, conhecida popularmente como bacurizinho (Pará), é uma planta que produz frutos pequenos, nativa da Amazônia é esporadicamente cultivada, uma vez que seus frutos, apesar de serem comestíveis, apresentam baixo rendimento em polpa, onde o principal período de frutificação ocorre entre janeiro e maio (Costa *et al.* 2012; Barbosa *et al.* 2008). No entanto, *Garcinia* é utilizada como porta-enxerto ananicante para espécies dos gêneros *Rheedia* e *Garcinia* que apresentam porte elevado, como o bacuripari (*Rheedia macrophylla* Planchon et Triana) e o mangostão (*Garcinia mangostana* L.) (Nascimento *et al.* 2002; Costa *et al.* 2012).

Clusiaceae, também é conhecida como Guttiferae pertence às angiospermas, à Malpighiales, é, de acordo com sinapomorfias morfológicas e moleculares, considerada monofilética (Gustaffson *et al.* 2002). A principal característica da família é a presença significativa de látex na maioria das espécies (Santa-Cecília *et al.* 2013). Os representantes da família ocorrem, geralmente, em áreas tropicais (Fernandes, 2007). No Brasil, Clusiaceae apresenta 21 gêneros, 201 espécies e 13 subespécies, com extensão na Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Bittrich *et al.* 2013).

Garcinia (Clusioideae) possui cerca de 500 espécies (Asinelli *et al.* 2011) e representa o maior gênero da família Clusiaceae (Abdullah & Ismail, 2010). Além disso, estudos fitoquímicos revelaram uma enorme gama de compostos fenólicos no gênero, e muitos desses compostos possuem princípios ativos com propriedades farmacológicas contra várias doenças (Pereira *et al.* 2010), sendo utilizada no tratamento anti-infeccioso, antitumoral, antimicrobiano, analgésico, contra infecções cutâneas, dores reumáticas e hemorragias, antitetânico e laxante (Espinosa *et al.* 2013). Além disso, o gênero é de grande importância econômica, uma vez que faz parte da alimentação da população da região Amazônica (Barbosa *et al.* 2008).

De acordo com Lorenzi (2009), na Amazônia, *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel ocorre principalmente na mata de terra-firme sobre terrenos bem drenados. Por tal motivo, compreender as características adaptativas do bacurizinho em situação de alagamento do solo configura um grande passo para conhecer suas estratégias de sobrevivência, uma vez que apresenta importância ecológica, econômica e madeireira (Lorenzi, 2009).

Em solos sujeitos ao alagamento, a hipoxia torna-se evidente, de maneira mais explícita nos órgãos que estão em contato direto com a água e, consequentemente, exibem elevada demanda metabólica para suportar o estresse, como por exemplo as raízes (Mattos *et al.*, 2005). Mesmo assim, algumas espécies arbóreas sinalizam potencial para tolerarem a baixa concentração de O₂ e apresentam características adequadas para revegetar/restaurar ambientes submetidos a pulsos de alagamento (Gonçalves *et al.*, 2013).

Para as espécies arbóreas tolerarem os efeitos do alagamento, Lobo & Joly (1998) descreveram dois tipos de mecanismos biológicos que podem ser ativados durante o período de estresse. Um deles representa as adaptações para evitar a perda de O₂, tais como formação de lenticelas hipertróficas e aerênquimas que permitem trocas gasosas. Por outro lado, outros mecanismos como o desvio do metabolismo aeróbico para o anaeróbico, redução da taxa metabólica, produção de antioxidantes e hormônios são estratégias para tolerar o déficit de oxigênio.

Além disso, a diminuição da disponibilidade de O₂ no solo influencia na sobrevivência, no crescimento e na produtividade de plantas terrestres (Pezeshki, 2001), interferindo nas trocas gasosas foliares, na absorção de macro e micronutrientes minerais, no balanço hormonal e na produção de biomassa (Kozlowski, 1997).

O crescimento das plantas e a produtividade primária dos ecossistemas são dependentes da fotossíntese (Pereira, 1995). Qualquer fator estressante do ambiente que, de alguma forma, afete a taxa fotossintética, irá interferir no ganho líquido de matéria seca e, consequentemente,

no crescimento (Rehem *et al.*, 2009). Portanto, os estudos que avaliem ao longo de um período os efeitos do estresse sobre os parâmetros de crescimento, auxiliam na elucidação dos mecanismos de tolerância ao estresse, particularmente nas espécies que alterem seu padrão de crescimento quando submetidas a condições ambientais extremas.

Diante disto, o objetivo do presente estudo foi analisar os efeitos do alagamento em relação ao crescimento e a biomassa de *Garcinia madruno*, tendo como hipótese de que o estresse diminui o crescimento da espécie e reduz a alocação de biomassa como um todo.

3.2. Material e métodos

3.2.1. Condições experimentais

O experimento foi conduzido no horto botânico Jacques Huber, localizado no Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) em Belém-Pa. Foram utilizadas 40 mudas de *Garcinia madruno*. O delineamento experimental constou no fator de 2 x 5, sendo: dois regimes hídricos, controle e alagamento, com 20 mudas cada, com medições aos 0 (T0), 21 (T1), 42 (T2), 63 (T3) e 84 (T4) dias.

3.2.2. Formação de mudas

Para a formação das mudas de *G. madruno* foram utilizadas sementes coletadas no horto de Plantas Medicinais da Embrapa Amazônia Oriental. As sementes foram submetidas à despolpamento e imediatamente semeadas em latas de alumínio reciclado de 225 ml, contendo areia e serragem esterilizada misturadas na proporção de 1:1. Após a emergência (48 dias depois do semeio), as mudas foram repicadas para sacos de polietileno preto-opaco de 25 cm de altura x 15 cm de diâmetro com perfurações laterais, contendo como substrato uma mistura de (i) terra preta, constituída do solo tipo latossolo amarelo, textura média, previamente seco ao ar e

retiradas as impurezas através dos processos de peneiramento e catação; (ii) serragem curtida e (iii) esterco de gado na proporção de 3:2:1.

As mudas foram mantidas em viveiro durante 4 (quatro) meses. Após este período, foram selecionadas uniformemente considerando altura, diâmetro do caule e número de folhas, e posteriormente foram transferidas para vasos plásticos com capacidade de 12 L, contendo o mesmo substrato usado na repicagem. Em seguida, os vasos com as plantas jovens foram levados para a casa de vegetação onde permaneceram por um período de aclimatação de 60 dias.

3.2.3. Tratamentos utilizados e condução das plantas

No final do período de aclimatação, 40 (quarenta) plantas jovens de *G. madruno* foram submetidas a dois regimes hídricos: (i) irrigado diariamente (controle) (vinte plantas) para repor a água perdida por evapotranspiração, feita individualmente para cada vaso, levando em consideração as pesagens diárias do conjunto (vaso+planta+solo); e alagadas (vinte plantas), fazendo-se a manutenção diariamente da lâmina d'água, cerca de 5 cm acima do nível do solo. Os vasos contendo as plantas jovens sob alagamento foram vedados com a superposição de outro vaso seco, evitando a drenagem da água. Os vasos foram etiquetados para a identificação de cada tratamento e tempo ao longo do experimento.

3.2.4. Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC) em arranjo fatorial de 2 x 5, constando dois tratamentos e cinco períodos, com quatro repetições, totalizando 40 (quarenta) unidades experimentais. Cada unidade amostral foi composta de uma planta/vaso. Foi aplicada a Análise de Variância (ANOVA) para verificar possíveis diferenças entre as

variáveis durante o período de alagamento e entre os tratamentos. O teste de Tukey foi aplicado para detectar quais das variáveis eram diferentes entre si.

3.2.5. Variáveis de crescimento

Foi quantificado o número de folhas (NF), altura das plantas (AP) e diâmetro do caule (DC). O número de folhas foi obtido a partir da contagem das mesmas, considerando-se folhas aquelas que já apresentavam seu formato final. A altura das plantas foi obtida por meio da medição direta do caule, na região compreendida entre o coleto e o meristema caulinar, utilizando-se uma trena fixada em régua de madeira.

Em cada período de avaliação, as plantas de cada tratamento (controle e alagadas), após a retirada dos vasos, foram levadas ao Laboratório de Fisiologia Vegetal, onde foram separadas as raízes (lavadas em água corrente para retirar todos os resíduos de solo e secadas em papel absorvente); parte aérea e acondicionada, separadamente, em sacos de papel de massa conhecida para posterior secagem em estufa de ventilação forçada à 65°C até obtenção de massa constante.

Cada parte da planta foi pesada em uma balança analítica para determinação de massa seca da raiz (MSR); massa seca da parte aérea (MSPA) (calculado como a soma da massa seca do caule e das folhas) e massa seca total (MST).

3.3. Resultados

O estresse do alagamento não influenciou na sobrevivência das plantas jovens de *Garcinia madruno*, onde a espécie apresentou 100% de sobrevivência. No entanto, o alagamento provocou, de modo geral, redução na altura de plantas jovens de *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel comparada ao controle (Figura 1). A análise estatística não demonstrou diferença significativa entre os tratamentos ($p = 0,34$), no entanto diferenças significativas foram

observadas entre o tempo de avaliação ($p = 0$) e a interação entre os fatores ($p = 0,03$), onde a média de altura das plantas alagadas foi 75,9 cm, e 77,9 cm para plantas controle.

Considerando o diâmetro do caule, este tendeu a aumentar ao longo do período de alagamento, no entanto, as médias das alagadas foram menores que as controle, confirmado as diferenças significativas apenas entre o tempo de avaliação ($p = 0,03$) e interação entre os fatores ($p = 0,03$) (Figura 2), onde tanto as plantas alagadas como as controles apresentaram médias de 12, 38 mm.

Em relação ao número de folhas, apesar da média das plantas alagadas (95,3) ter sido maior que a média das plantas controles (83,9), não houve diferença significativa entre os tratamentos ($p = 0,09$), entre os períodos de análise ($p = 0,76$) e nem interação entre os fatores ($p = 0,81$) (Figura 3). O número de folhas das plantas controle apresentou um pico em T2, com média de 90 folhas por planta. Já as alagadas aumentaram o número de folhas conforme o período de alagamento, tendo uma redução apenas no último período de avaliação, apresentando média de 85,5 folhas por planta.

Para a variável massa seca da parte aérea (MSPA) (Figura 4-A), foi verificada diferença estatística apenas para o tempo de estresse ($p = 0$), onde as plantas alagadas obtiveram maior acúmulo de MSPA quando comparadas as controles, com médias de 77,1 g e 71,4, respectivamente. As plantas estressadas apresentaram um incremento de 7,9% em relação ao tratamento controle, pressupondo o aumento do caule e, principalmente, das folhas (Figura 4-B e C).

Quanto à massa seca total (MST), foi observado um padrão bastante oscilante, no qual a variável obteve maior incremento nas plantas controles em T2 e T4, e nas alagadas em T1 e T3, apresentando diferença significativa apenas para o tempo de alagamento ($p = 0$) (Figura 4-D).

Quanto à massa seca da raiz (MSR), a variável apresentou variação significativa entre os tratamentos ($p = 0,01$), o tempo de estresse ($p = 0,01$) e na interação entre os fatores ($p = 0,02$). A variável exibiu um padrão bastante oscilante, apresentando maior incremento em massa das plantas controles em T2 e T4, e nas alagadas em T1 e T3 (Figura 5-A).

A razão raiz/parte aérea diferiu significativamente entre os regimes hídricos ($p = 0$) e o tempo de alagamento ($p = 0$), onde as plantas alagadas e controles tenderam a redução do incremento em massa, no entanto, a média das plantas controles foi maior e apresentou um pico no período T4 (Figura 5-B).

3.4. Discussão

Em condições de hipoxia, geralmente ocorre a redução do crescimento e da sobrevivência das plantas pela ineficiente produção de ATP, como consequência da anaerobiose do solo (Parolin, 2009; Parolin & Wittmann, 2010; Kabrick *et al.*, 2012). Sendo assim, o vegetal adota estratégias para economizar energia como forma de superar o alagamento, como a redução do metabolismo, morte ou baixo crescimento radicular e limitação do crescimento (Glenz *et al.*, 2006; Colmer & Voesenek, 2009).

O aumento do crescimento no último período de avaliação em plantas estressadas e sua alta taxa de sobrevivência podem indicar uma eficiente taxa fotossintética para a produção de biomassa da parte aérea para essas plantas, fato que pode estar relacionado a sua tolerância ao alagamento.

Já a sobrevivência de 100% das plantas alagadas pode ser atribuída ao fato da produção e/ou manutenção de folhas durante o período de estresse. Desta forma, a tolerância ao alagamento pode ser devido a produção de compostos carbonados por meio da fotossíntese, uma vez que, em T4 as raízes já se encontravam com sinais de necrose.

Lin *et al.* (2006) afirmam que em situações de hipoxia ou anoxia das raízes, podem ocorrer alterações na parte aérea devido a redução da absorção e translocação de nutrientes, onde a sobrevivência da planta depende do equilíbrio na distribuição de fotoassimilados entre suas várias partes (Batista *et al.*, 2008), desta forma, a redução do diâmetro do caule em plantas alagadas ocorreu, possivelmente, pelo ineficiente transporte de oxigênio fixado da parte aérea para as outras partes da planta, fato que pode ser comprovado pelo menor desenvolvimento das raízes estressadas, uma vez que estas apresentaram menor incremento em massa seca quando comparadas as controles.

A maior contribuição do número de folhas para a massa seca total durante o experimento pode ser atribuída ao fato de que a planta desenvolve estrategicamente a parte aérea para garantir, através da fotossíntese, a sua sobrevivência.

Alam *et al.* (2011) e Parolin (2009) afirmaram que existe uma interdependência entre o sistema radicular e a parte aérea, desta forma, as mudanças do metabolismo aeróbico em raízes de plantas estressadas levam a uma baixa produção de energia, promovendo menor absorção de nutrientes e minerais, resultando na deficiência hormonal e de ATP nas raízes e na parte aérea, ocasionando diminuição do sistema radicular e sinais de clorose e abscisão de folhas mais velhas (Glenz *et al.*, 2006). Fato que pode ser atribuído ao presente estudo, uma vez que plantas alagadas apresentaram redução e escurecimento significativos das raízes em relação ao controle e sinais de epinastia nas folhas, que ocorre através da biossíntese de etileno na parte aérea (Katz *et al.*, 2005).

Solos com saturação hídrica ocasionam a inibição do crescimento ou morte das raízes devido ao acúmulo de substâncias fititóxicas (etileno e dióxido de carbono) que são comuns em solos alagados, promovendo a redução da absorção de água, oxigênio e nutrientes de plantas submetidas ao estresse (Shabala, 2010; Slewinski & Braun, 2010), o que pode ter resultado no decréscimo acentuado da massa seca da raiz de *Garcinia madruno* submetida ao alagamento,

no entanto, a redução da MSR não foi fator limitante para a sua sobrevivência durante o período experimental.

A redução da biomassa da raiz em ambientes alagados é fato comprovado em diversos estudos (Medri *et al.*, 2007; Grisi *et al.*, 2011; Maurenza *et al.*, 2012), e reforçado no presente estudo. No entanto, a baixa produção de raízes não pode ser considerada de total desvantagem, uma vez que o maior comprimento do sistema radicular em ambientes alagados resultaria em uma maior área de absorção de oxigênio, que já está quase que completamente escasso em solos bem drenados, ocasionando um efeito inverso ao esperado, que seria a perda de oxigênio da raiz para o solo (Sorrel, 1994).

A redução da razão entre raiz e parte aérea indica que a maior parte da biomassa foi alocada para a parte aérea, o que pode ter possibilitado a manutenção do incremento da sua massa seca total, resultado que pode ser comprovado pelo aumento do número de folhas e do diâmetro do caule em plantas alagadas. Visser *et al.* (2000) afirmam haver esse padrão, onde as espécies alagadas ajustam a alocação de biomassa afim de aumentar o investimento na parte aérea para adquirir oxigênio e reduzir investimentos no sistema radicular para também reduzir a demanda de oxigênio.

A interação entre tratamento e tempo, ocorrida para MSR, altura e DC, indica que a duração do alagamento foi um fator determinante para o incremento das variáveis analisadas. A resposta apresentada por um indivíduo quando alagado depende não somente de fatores bióticos como o seu estágio de desenvolvimento e capacidade de aclimatar-se, mas também de fatores abióticos como intensidade, duração e frequência do alagamento (Glenz *et al.*, 2006; Jackson & Colmer, 2005).

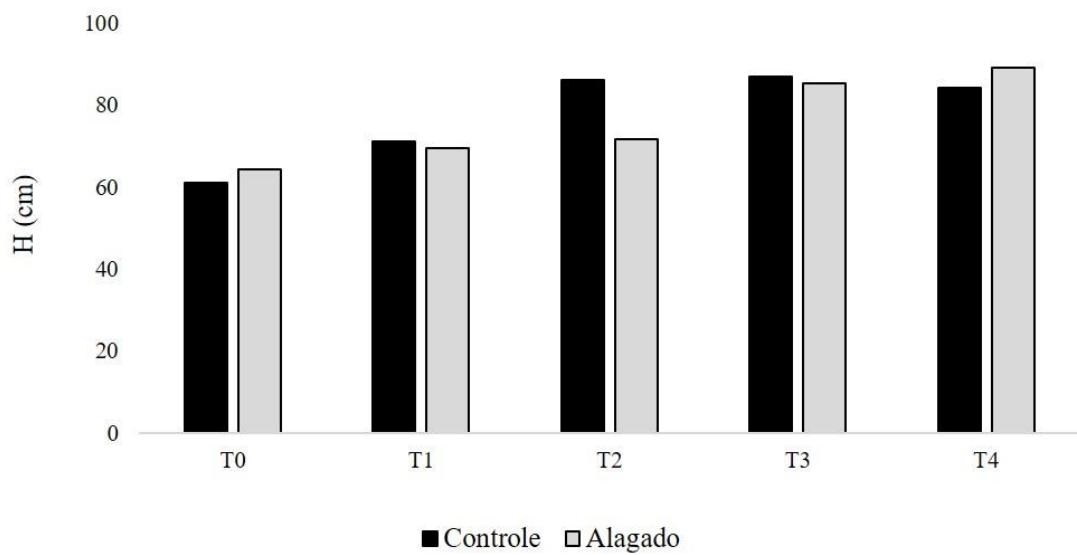


Figura 1: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, altura (cm) das plantas.

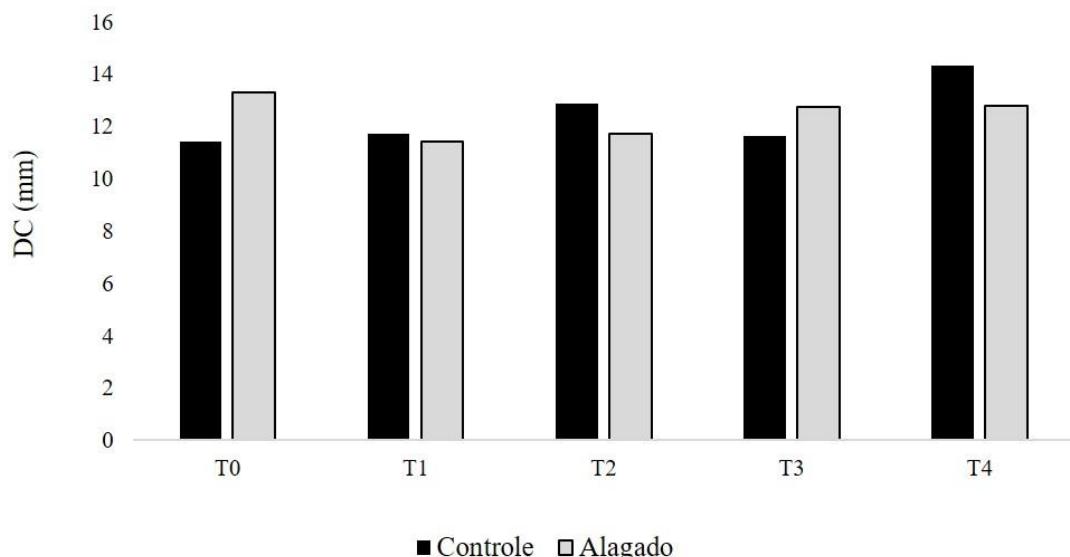


Figura 2: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, diâmetro do caule (mm) das plantas.

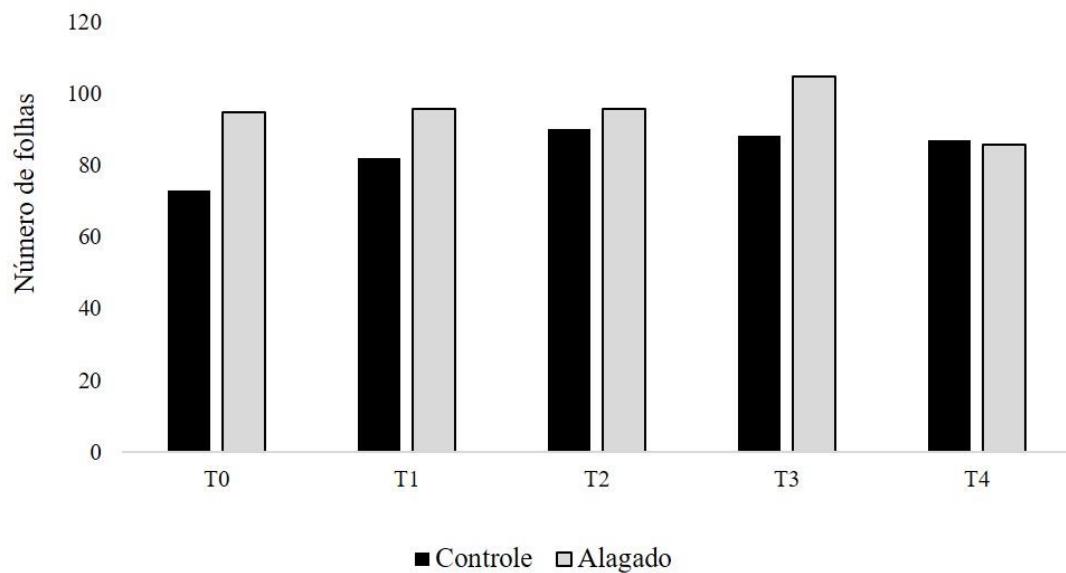


Figura 3: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, número de folhas das plantas.

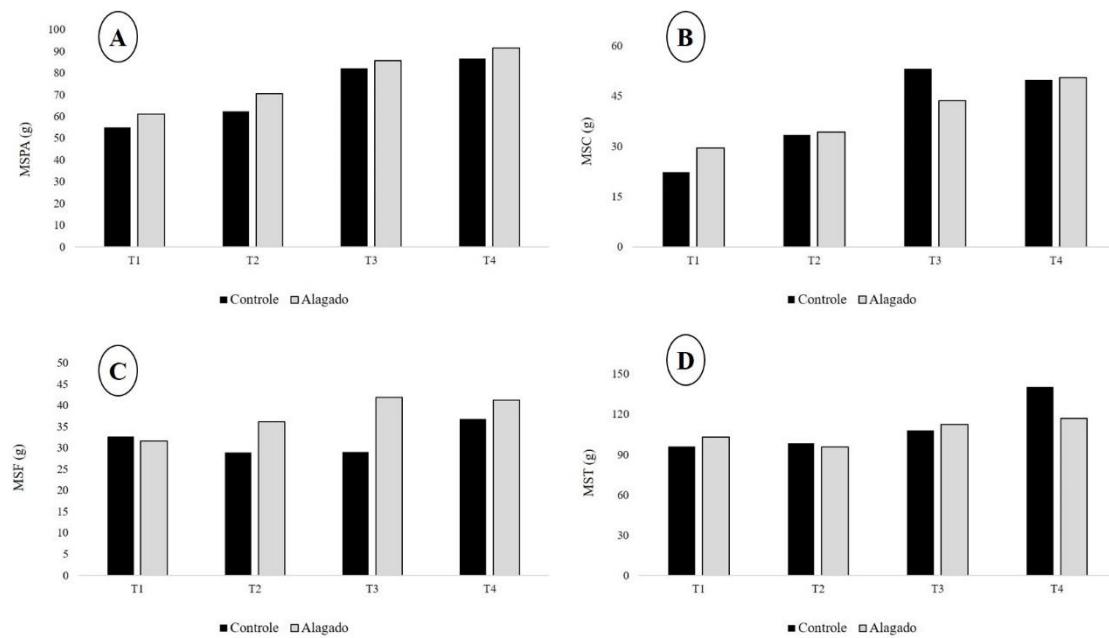


Figura 4: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, massa seca da parte aérea (A); massa seca do caule (B); massa seca da folha (C); massa seca total (D).

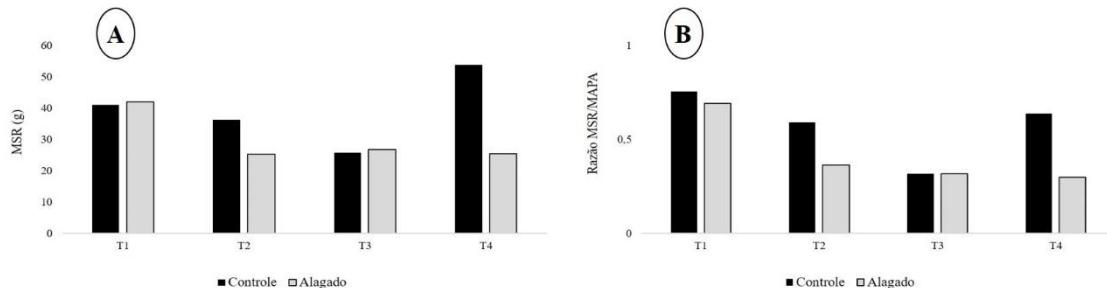


Figura 5: *Garcinia madruno* (Kunth) Hammel, massa seca da raiz (A); razão massa seca raiz/parte aérea (B).

3.5. Agradecimentos

A CAPES pela concessão da bolsa e pelo apoio do PNADB (Programa de Apoio ao Desenvolvimento da Botânica, Grant 922/2010).

3.6. Referências

- Abdullah NAP, Ismail MF. 2010. Emergence of multiple seedlings from seed of *Garcinia mangostana* L. (Clusiaceae). *Journal of Cell e Plant Science*, 1: 1-5.
- Alam I, Sharmin S, Kim KH, *et al.* 2011. Comparative proteomic approach to identify proteins involved in flooding combined with salinity stress in soybean. *Plant Soil*, 346: 45-62.
- Asinelli MEC, Souza MC, Mourão KSM. 2011. Fruit ontogeny of *Garcinia Gardneriana* (Planch. & Triana) Zappi (Clusiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 25: 43-52.
- Barbosa W, Chagas E, Martins L, Pio R, Tucci MLS, Artioli FA. 2008. Germinação de sementes e desenvolvimento inicial de plântulas de achachairu. *Revista Brasileira de Fruticultura*, Jaboticabal, 30: 263-266.

- Batista CUN, Medri ME, Bianchini E, Medri C, Pimenta JA. 2008. Tolerância à inundaçāo de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cepropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. *Acta Botanica Brasilica*, 22: 91-98.
- Bittrich V, Cabral FN, Hopkins MJG. 2013. *Clusia nitida*, a new species of *Clusia* (Clusiaceae) from the Brazilian Amazon. *Phytotaxa*, 100: 36-40.
- Colmer TD, Voesenek LACJ. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 36: 665-681.
- Costa RC, Verziganassi JR, Poltronieri LS, Benchimol RL, Carvalho EA. 2012. Rubelose em plantas de bacurizinho no Pará: primeiro relato. *Summa Phytopathologica*, 38: 255.
- Davanso-Fabro VM, Medri ME, Bianchini E, Pimenta JÁ. 1998. Tolerância à inundaçāo: Aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41.
- Espinosa RH, Saavedra MA, Tamayo YV, *et al.* 2013. Estudio fitoquímico y control de calidad de extractos de hojas de *Rheedia aristata* Griseb. *Revista Cubana de Plantas Medicinales*, 18: 361-367.
- Fernandes SDC. 2007. Morfologia, anatomia, histoquímica e aspectos fisiológicos da lâmina foliar de espécies de *Clusia* (Clusiaceae). Phd tese, Universidade de Brasília, Brasil.
- Glenz C, Chlaepfer R, Iorgulescu I, Kienast F. 2006. Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *Forest Ecology and Management*, 235: 1-13.
- Granbary E, Tabari M, González E, Zarafshar M. 2012. Morphophysiological responses of *Alnus subcordata* (L.) seedlings to permanent flooding and partial submersion. *International Journal of Environmental Sciences*, 2: 1211-1222.
- Grisi FA, Angelo AC, Boeger MRT, Leitão CAE, Galvão SF, Wendling I. 2011. Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinostere binthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. *Floresta*, 41: 881-894.

- Gonçalves JFC, Melo EGF, Ferreira MJ, Silva CEM, Gomes IB. 2013. Crescimento, partição de biomassa e fotossíntese em plantas jovens de *Genipa spruceana* submetidas ao alagamento. Cerne, Lavras, 19:193-200.
- Gustafsson MK, Pan H, Pinney F, *et al.* 2002. Myf5 is a direct target of long-range Shh signaling and Gli regulation for muscle specification. *Genes & Development*, 16: 114-126.
- Jackson MB, Colmer TD. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany*, 96: 501-505.
- Kabrick JM, Dey DC, Van Sambeek JW, Coggeshall MV, Jacobs DF. 2012. Quantifying flooding effects on hardwood seedling survival and growth for bottomland restoration. *New Forest*, 43: 695-710.
- Katz E, Riov J, Weiss D, Goldschmidt EE. 2005. The acclimateric-like behaviour of young, mature and wounded citrus leaves. *Journal of Experimental Botany*, 56: 1359-1367.
- Kozlowski TT. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1: 1-9.
- Lin KH, Chao PY, Yang CM, Cheng WC, Lo HF, Chang TR. 2006. The effects of flooding and drought stresses on the antioxidant constituents in sweet potato leaves. *Botanical Studies*, 47: 417-426.
- Lobo PC, Joly CA. 1998. Tolerance to hypoxia and anoxia in neotropical tree species. *Oecologia Brasiliensis*. In: Scarano FR, Franco AC (eds.) *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. Series *Oecologia Brasiliensis*, 4: 137-156.
- Lorenzi H. 2009. *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Vol. III. 1nd. Nova Odessa, São Paulo, Instituto Plantarum.
- Mattos JLS, Gomide JÁ, Huaman CAM. 2005. Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria* sob alagamento em casa de vegetação. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 34:765-773.

- Maurenza D, Marenco RA, Parolin P, Piedade MT. 2012. Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. *Aquatic Botany*, 96: 7-13.
- Medri ME, Ferreira AN, Kolb RM, Bianchini E, Pimenta JÁ, Davanso-Fabro VM, Medri C. 2007. Alterações morfoanatómicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. Submetidas ao alagamento. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 29: 15-22.
- Nascimento WMO, Carvalho JEU, Müller CH. 2002. Caracterização morfológica da semente e da plântula de bacurizinho (*Rheedia acuminata* (Ruiz et Pav) Plachon et Triana - CLUSIACEAE). *Revista Brasileira Fruticultura*, 24: 555-558.
- Parolin P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128: 326-335.
- Parolin P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany*, 103: 359-376.
- Parolin P, Wittmann, F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants* 2010: plq003, doi: 10.1093/aobpla/plq003.
- Pereira JS. 1995. Gas exchange and growth. In: Shulze ED, Caldwell, MM (Eds). Springer-Verlag, 147-181.
- Pereira IO, Marques MJ, Pavan ALR, *et al.* 2010. Leishmanicidal activity of benzophenones and extracts from *Garcinia brasiliensis* Mart. fruits. *Phytomedicine*, 17: 339-345.
- Pezeshki SR. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 46:299-312.
- Rehem BC, Almeida AAF, Mielke MS, Gomes FP. 2009. Efeitos do alagamento do substrato no crescimento e na composição química de genótipos clonais de *Theobroma cacao* L. *Revista Brasileira de Fruticultura, Jaboticabal*, 31:805-815.

Santa-Cecília FV, Abreu FA, Da Silva MA, De Casto EM, Dos Anjos MH. 2013. Estudo farmacobotânico das folhas de *Garcinia brasiliensis* Mart. (Clusiaceae). Revista Brasileira de Plantas Medicinais, 15: 397-404.

Shabala S. 2010. Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. New Phytologist

Disponível

em:

<http://www.plantstress.com/articles/up_waterlogging_files/waterlogging-toxicity.pdf>.

Acesso em: 27 dez. 2015.

Slewinski TL, Braun DM. 2010. Current perspectives on the regulation of whole plant carbohydrate partitioning. Plant Science, 178: 341-349.

Sorrel BK. 1994. Airspace structure and mathematical modeling of oxygen diffusion, aeration and anoxia in *Eleocharis aphacelata* R. roots. Australian Journal of Marine & Freshwater, 45: 1529-1541.

Visser EJW, Bogemann HM, Van de Streeg RP, Blom CWPM. 2000. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. New Phytologist, 148: 93-103.

Wareing PF, Phillips IDJ. 1981. Growth & differentiation in plants. Pergamon International Library, Oxford.

Conclusões gerais

Garcinia madruno (Kunth) Hammel é resistente ao alagamento, uma vez que o estresse provocou o aparecimento de estruturas adaptativas que proporcionam a sua sobrevivência em ambientes hipóxicos, tais como o surgimento de lenticelas hipertróficas e raízes adventícias. Além disso, em condições de estresse, houve o aumento do número de folhas e, consequentemente, o aumento da massa seca da parte aérea, possibilitando uma maior eficácia na fotossíntese.