

Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato

Cristiano Medri^{1,5}, Moacyr Eurípedes Medri², Eduardo Augusto Ruas³, Luiz Antônio de Souza⁴, Paulo Souza Medri², Sandra Sayhun³, Edmilson Bianchini² e José Antônio Pimenta²

Recebido em 28/08/2010. Aceito em 16/05/2011

RESUMO

(Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato). Visando contribuir para o conhecimento das respostas morfoanatômicas de espécies arbóreas à hipoxia, efeitos do alagamento em órgãos vegetativos de *Aegiphila sellowiana* foram estudados. Indivíduos jovens foram mantidos em substrato drenado e alagado por 50 e 80 dias. Houve mortalidade de 40% das plantas alagadas. As sobreviventes produziram fissuras peridérmicas na base do hipocótilo, raízes diageotrópicas e lenticelas hipertrofiadas em hipocótilos e raízes. Em plantas alagadas: (1) as raízes secundárias apresentaram maior diâmetro, córtex mais espesso, células corticais maiores, espaços intercelulares maiores, cilindro vascular e elementos de vaso menores; (2) as raízes primárias em estrutura secundária e hipocótilos apresentaram súber e feloderme mais espessos; (3) as folhas apresentaram nervura mediana e mesófilo mais espesso, tricomas mais abundantes e estômatos menores. Constatou-se que *A. sellowiana* é intolerante ao alagamento do solo, fato evidenciado pela morte de parte das plantas. Entretanto, as sobreviventes apresentaram modificações morfoanatômicas que conferem tolerância. Sugere-se que a capacidade diferencial de tolerância apresentada entre os indivíduos pode ser resultado da presença de diferentes genótipos dentro do conjunto de plantas utilizado neste estudo.

Palavras-chave: Anatomia ecológica, mata ciliar, hipoxia, tolerância à inundação

ABSTRACT

(Morpho-anatomy of vegetative organs in seedlings of *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) subject to flooding). In order to uncover the morpho-anatomical responses of tree species to hypoxia, we studied the effects of flooding on vegetative organs of *Aegiphila sellowiana*. Young individuals were kept in drained and flooded soil for 50 and 80 days. Under flooding, there was a mortality rate of 40%. The surviving plants produced peridermic fissures, superficial roots and hypertrophied lenticels. Secondary roots of flooded plants presented greater diameter, thicker cortex, greater diameter of the cortical cells, larger intercellular spaces, and thinner vessel elements and vascular tissues. In the main roots under secondary growth and hypocotyls, cork and phelloderm became thicker under flooding. Leaves of flooded plants presented thicker midrib, larger mesophyll, higher number of trichomes and smaller stomata. Considering that part of the plants subject to flooding have died, it is possible to suggest that *A. sellowiana* is intolerant of soil inundation. However, the surviving plants showed morpho-anatomical modifications that could have conferred some tolerance to them. Thus, the differential tolerance observed among individuals of *A. sellowiana* indicates a variability of genotypes in the samples used in this study.

Key words: Ecological anatomy, riparian forest, hypoxia, inundation tolerance

¹ Universidade Estadual do Norte do Paraná, Departamento de Biologia e tecnologia, Bandeirantes, PR, Brasil

² Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Londrina, PR, Brasil

³ Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Geral, Londrina, PR, Brasil

⁴ Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia, Maringá, PR, Brasil

⁵ Autor para correspondência: cristianomedri@hotmail.com

Introdução

As matas ciliares são importantes para os rios, pois impedem o assoreamento, garantem a sobrevivência de organismos aquáticos e ribeirinhos (Salvador 1987) e promovem a manutenção da qualidade da água. Áreas ribeirinhas sofrem com a ocorrência de alagamentos do solo, o que diminui drasticamente a disponibilidade de oxigênio, altera processos de decomposição, especiação iônica e a fertilidade do solo, além de provocar mudanças no microclima. Tais modificações podem levar a seleção de espécies vegetais aptas a responder com eficiência a estas alterações, especialmente à hipoxia do solo (Medri *et al.* 2002). Deste modo, as áreas ribeirinhas podem apresentar maior heterogeneidade espacial e temporal que áreas não ribeirinhas (Bianchini *et al.* 2001), constituindo um mosaico de condições ecológicas distintas, cada qual com suas particularidades fisionômicas, florísticas e/ou estruturais (Rodrigues 2000).

De acordo com Vartapetian (1978), as espécies que ocupam as áreas ciliares apresentam uma gama de respostas ao estresse imposto pelo alagamento do solo, com maior ou menor eficiência de tolerância. Segundo Kozłowski (1984), em espécies tolerantes, o desenvolvimento de modificações morfoanatômicas, como a presença de tecidos radiciais e caulinares mais frouxos, pode melhorar a difusão de oxigênio da parte aérea para o sistema de raízes, possibilitando uma respiração aeróbia mais equilibrada em relação à rota anaeróbia. Outros autores observaram a formação de raízes diageotrópicas e adventícias, sistemas radiciais ou caulinares aerenquimatosos e lenticelas hipertrofiadas em plantas submetidas ao alagamento, afirmando que, em conjunto, possibilitaram a tolerância à inundação nas espécies estudadas (Tsukahara & Kozłowski 1985, 1986; Medri & Correa 1985; Zook *et al.* 1986; Topa & Mcleod 1986; Larson *et al.* 1991; Joly 1994; Lobo & Joly 1995 e Pimenta *et al.* 1998). Outra resposta das plantas ao estresse produzido pelo alagamento é a diminuição do crescimento da parte aérea. A saturação hídrica do solo provoca a inibição do crescimento dos entrenós e inibição da iniciação e expansão de folhas (Kozłowski 1984). Tsukahara & Kozłowski (1985; 1986) relataram inibição do crescimento da parte aérea e sugeriram que a senescência e a abscisão foliar foram responsáveis pelo fato.

Aegiphila sellowiana Cham. (Lamiaceae) é espécie arbórea, com altura de 4-7 m, conhecida popularmente como tamanqueira ou pau-de-tamanco. Planta decídua, heliófila, pioneira, característica de formações secundárias das florestas ombrófilas e semidecíduas (Lorenzi 2008). Esta espécie tem sido intensamente utilizada em projetos de recomposição de áreas degradadas, desenvolvidos pela Universidade Estadual de Londrina, Londrina, PR. Algumas destas áreas são ribeirinhas e estão sujeitas ao alagamento periódico do substrato. O objetivo deste trabalho foi verificar o efeito do alagamento em indivíduos jovens de *Aegiphila sellowiana* e responder a algumas questões: 1) Plantas jovens da espécie morrem quando submetidas ao alagamento do substrato?

2) Plantas jovens de *Aegiphila sellowiana*, quando alagadas, apresentam modificações morfoanatômicas em raízes, hipocótilos e folhas?

Material e métodos

Coleta de sementes e produção das plantas

Plantas de *Aegiphila sellowiana* foram obtidas a partir de sementes coletadas em diferentes áreas de vegetação secundária, próximas ou distantes de rios, nos municípios de Arapongas (23° 23' 55''S; 51° 19' 37''W), Londrina (23° 20' 47''S; 51° 11' 48''W), Nova Santa Bárbara (23° 36' 53''S; 50° 46' 25''W) e São Jerônimo da Serra (23° 42' 11''S; 50° 44' 38''W). Foram coletadas sementes de dois indivíduos de cada local. A germinação ocorreu em tubetes contendo substrato constituído de 80% de terra e 20% de mistura de palha de grama, cama de frango, calcário e borra de café. Após seis meses, as plantas foram transplantadas para vasos plásticos de 4 L, com substrato formado por terra e areia (3:1).

Delineamento experimental

Para os estudos morfoanatômicos, constituiu-se cinco grupos de plantas: D (controle; 15 indivíduos) – plantas mantidas em substrato drenado; A50 (15 indivíduos) – plantas mantidas em substrato alagado por 50 dias; A80 (15 indivíduos) – plantas mantidas em substrato alagado por 80 dias; AD (15 indivíduos) – plantas mantidas sob alagamento por 50 dias seguidos de reaeração por 30 dias; SB (15 indivíduos) – plantas mantidas sob submersão por 50 dias. O experimento foi inteiramente casualizado, distribuindo-se grupos e plantas por sorteio em bancadas na casa de vegetação, com exceção do grupo SB, cujas plantas foram submersas num único recipiente. Estes períodos experimentais foram escolhidos porque *Aegiphila sellowiana* ocorre naturalmente em áreas do sul e sudeste do Brasil, nas quais o período chuvoso concentra-se entre setembro e abril, havendo um pico de chuvas entre dezembro e fevereiro. Deste modo, em algumas áreas ciliares e/ou em depressões do terreno, neste período mais chuvoso, o solo pode permanecer alagado ou encharcado por um período que pode chegar a 90 dias.

Procedimento laboratorial

Após o período experimental, cinco amostras de raízes, hipocótilos e folhas de cada planta foram coletadas de cinco diferentes plantas de cada grupo - D, A50, A80, AD, com exceção de SB, porque todos os indivíduos morreram com 10 dias de tratamento. Foram produzidas duas lâminas por amostra, totalizando 100 lâminas para cada órgão analisado (cinco plantas x cinco amostras por planta para cada órgão

analisado x duas lâminas por amostra). As folhas utilizadas na análise anatômica foram coletadas do quarto nó, a partir da base do caule. Ressalta-se que os tratamentos contaram com um número de repetições maior do que a quantidade de plantas utilizadas na coleta de amostras. Isto ocorreu porque ensaios prévios mostraram alta mortalidade de plantas de *A. sellowiana*, quando submetidas ao alagamento. Assim, para garantir um número mínimo de cinco plantas vivas ao final do período experimental, suficiente para a análise estatística, optou-se por aumentar o número de plantas submetidas aos tratamentos.

Foram confeccionadas lâminas a fresco, em cortes à mão livre, e lâminas permanentes, seccionadas em micrótomo de deslizamento (Leica – SM2010R). Estas lâminas foram confeccionadas a partir de amostras de raízes secundárias coletadas a 4 cm do seu ápice, de raízes primárias e hipocótilos, ambos coletados a 4 cm do colo, da região média do pecíolo e nervura mediana e do limbo.

Amostras seccionadas à mão livre não sofreram fixação, enquanto os materiais destinados à confecção de lâminas permanentes foram fixados em FAA por 24 horas (formol, ácido acético, álcool etílico 70%, 1:1:18), lavados em álcool 70%, desidratados e incluídos em parafina (Johansen 1940). Os materiais seccionados à mão livre ou em micrótomo, com espessura de 7µm, foram corados em azul de astra-fucsina básica (1:1), safranina-fast green (1:1) (Luque *et al.* 1996) ou azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964). As lâminas permanentes foram montadas em Permount, enquanto as seccionadas manualmente foram montadas com glicerina (Davanzo-Fabro *et al.* 1998, 2002, 2003; Medri *et al.* 1998, 2007).

Amostras de folhas, hipocótilo e raízes foram também utilizadas para análises de grãos de amido, verificando-se presença e frequência para diferentes tecidos e tratamentos. Para tanto, utilizou-se seções a mão livre, corando-se em seguida com lugol (Johansen 1940).

Para observação da epiderme foliar usou-se o método de destacamento. Secções de 0,5cm² da região mediana das folhas foram coletados e colocados na solução de Jeffrey (ác. crômico 10%, ác. nítrico 10%, 1:1) por 24 horas (Franklin 1946; Johansen 1940). Após separação das epidermes, as mesmas foram lavadas, coradas em safranina e montadas em glicerina.

As lâminas foram observadas ao microscópio de luz (Olympus – CX21) e os registros anatômicos, histológicos e citológicos (Tab. 1 a 3) foram efetuados com o auxílio de ocular micrometrada, câmara clara e/ou por um sistema de captura de imagens computadorizado acoplado a um microscópio - Sistema MOTIC. (Zeiss – Axioskop).

Análise estatística

Por planta, para cada registro efetuado, foram tomadas 10 medidas para a obtenção de uma média. Os dados coletados foram submetidos à análise de variância utilizando-se

o software BIOESTAT (Ayres *et al.* 2005). As médias dos tratamentos de cada experimento foram avaliadas pelo teste de Tukey a um nível de significância de 5%.

Resultados

Houve mortalidade total de 40% das plantas submetidas aos tratamentos de alagamento, sendo 53,3% para A50, 40% para A80 e 66,6% para AD. Em SB, houve 100% de mortalidade aos 10 dias de tratamento. As plantas sobreviventes apresentaram murcha e abscisão foliar e produziram respostas morfológicas, como a formação de raízes adventícias e diageotrópicas, fissuras peridérmicas na base do hipocótilo, lenticelas hipertrofiadas em raízes primárias e hipocótilos (Fig. 1C e 1D). Não foi observado em *Aegiphila sellowiana* um aumento significativo no diâmetro da base do hipocótilo (Tab. 2).

O alagamento provocou alterações em tecidos de raízes e hipocótilos. Raízes secundárias apresentaram células corticais maiores e grandes espaços intercelulares, o que resultou em um córtex mais espesso e maior diâmetro total (Tab. 1). Em raízes primárias e hipocótilos, a periderme tornou-se mais espessa devido ao aumento do diâmetro das células do súber e feloderme. Na feloderme e no parênquima das plantas drenadas houve grande quantidade de grãos de amido (Tab. 2), o contrário do observado em plantas alagadas. Paredes rompidas nos espaços intercelulares sugerem que os mesmos são lisígenos. Foi observado maior número de fibras perivasculares que em grupos alagados (Fig. 1A e 1B). 100% das plantas do grupo D apresentaram estas células, enquanto que, em plantas alagadas, este percentual caiu para 33,3%, demonstrando retardamento no processo de diferenciação das fibras perivasculares. O cilindro vascular e os elementos de vaso foram mais estreitos (Tab. 1 a 3).

Não foi possível afirmar que o alagamento provoca aumento ou diminuição do diâmetro do pecíolo das folhas (Tab. 3). Nesta parte do órgão, a espessura do floema não foi significativamente diferente entre os tratamentos, enquanto o xilema apresentou menor espessura e o parênquima medular foi mais abundante no pecíolo das plantas sob alagamento (Tab. 3). O alagamento provocou algumas respostas anatômicas na nervura mediana, com diminuição do diâmetro da nervura e da espessura do xilema. Por outro lado, o floema, em termos quantitativos, apresentou espessura estatisticamente semelhante, quando se comparou o grupo D com A50, A80 e AD (tab. 3). O parênquima medular foi menos abundante na nervura das plantas sob alagamento (Tab. 3). O mesofilo das plantas do grupo D foi mais compacto que o dos grupos submetidos a alagamento do substrato. O parênquima paliçádico e lacunoso das plantas sob alagamento foi mais amplo, com células maiores e mais espaços intercelulares (Tab. 3; Fig. 1E e 1F). As folhas do grupo A80 são as que apresentaram células paliçádicas mais alongadas, seguidas pelas folhas das plantas do tratamento A50 e AD (Tab. 3). As folhas das plantas destes tra-

Tabela 1. Morfoanatomia de raízes primárias e secundárias de *Aegiphila sellowiana* Cham. em substratos drenado (D), alagado por 50 dias (A50), 80 dias (A80) e 50 dias seguidos de drenagem por 30 dias (AD). Valores seguidos de uma mesma letra não diferem pelo Teste de Tukey ($\leq 0,05$).

	D	A50	A80	AD
Raiz primária em estrutura secundária				
Espessura (μm)				
Periderme	600,0b	1600,0a	1700,0a	900,0b
Súber	200,0b	200,0b	300,0a	200,0b
Feloderme	400,0b	1400,0a	1400,0a	700,0b
Diâmetro (μm)				
Células do súber	23,4b	30,4a	34,4a	32,7a
Células súber e feloderme (μm)	32,6b	56,5a	59,0a	36,9a
Raiz secundária em estrutura primária				
Espessura do córtex (μm)				
	332,0b	332,0b	441,6a	362,0ab
Diâmetro (μm)				
Cilindro vascular	256,0ab	234,0b	208,b	296,0a
Células do córtex	26,4c	29,3b	35,9a	27,1bc
Elementos de vaso	14,7a	9,7b	12,8ab	11,2ab
Quantidade				
Células do córtex - da epiderme ao periciclo	12,8a	11,4a	11,6a	11,2a
Elementos de vaso no cilindro vascular	21,4b	18,4b	21,6b	32,4a
Raízes diageotrópicas/planta	0,0b	6,1a	5,7a	3,6a
% de espaços intercelulares do córtex	11,1c	24,4a	25,6a	14,3b

Tabela 2. Morfoanatomia de hipocótilos em estrutura secundária de *Aegiphila sellowiana* Cham. em substratos drenado (D), alagado por 50 dias (A50), 80 dias (A80) e 50 dias seguidos de drenagem por 30 dias (AD). Valores seguidos de uma mesma letra não diferem pelo Teste de Tukey ($\leq 0,05$).

	D	A50	A80	AD
Diâmetro base do hipocótilo (cm)				
	0,85a	0,86a	0,80a	0,78a
Espessura (μm)				
Súber	210,8d	345,2b	389,1a	259,7c
Feloderme	231,0c	1307,8a	1311,6a	453,2b
Periderme	441,6c	1649,8a	1701,0a	708,6b
Córtex + floema	643,2a	452,2b	481,4b	2182,4a
Casca	1084,8c	2102,0a	2182,4a	1310,6b
Diâmetro (μm)				
Células do súber	25,9b	32,2a	34,7a	32,7a
Células da feloderme	37,1b	56,5a	65,0a	41,4b
Quantidade por célula				
Grãos de amido na feloderme	7,1a	0,0c	0,0c	2,0b
Grãos de amido no parênquima cortical	6,5a	0,0c	0,0c	1,9b

Tabela 3. Morfoanatomia de pecíolo, nervura mediana e limbo de folhas de *Aegiphila sellowiana* Cham. em substratos drenado (D), alagado por 50 dias (A50), 80 dias (A80) e 50 dias seguidos de drenagem por 30 dias (AD). Valores seguidos de uma mesma letra não diferem pelo Teste de Tukey ($\leq 0,05$).

	D	A50	A80	AD
Pecíolo				
Diâmetro (μm)				
Pecíolo	2051,4b	2000,4c	2059,2b	2190,6a
Medula	897,6d	1043,0c	1156,4a	1099,0b
Espessura (μm)				
Córtex	243,0b	181,0c	152,8d	343,0a
Periciclo	18,4a	18,0a	19,0a	18,0a
Floema	43,0a	38,8a	40,2a	38,4a
Xilema	203,4a	162,6b	149,4c	156,6bc
Nervura mediana				
Diâmetro (μm)				
Nervura mediana	1855,0a	1522,2b	1354,6c	1341,2c
Medula	906,6a	802,4b	643,0c	639,6c
Espessura (μm)				
Córtex	217,0a	169,6b	143,2c	156,4bc
Periciclo	21,2a	17,6a	19,0a	18,0a
Floema	40,8a	39,8a	38,0a	37,2a
Xilema	166,5a	139,4b	124,0c	106,4d
Lobo	352,0a	267,0b	238,6c	233,0c
Limbo				
Espessura (μm)				
Limbo	132,4bc	147,0b	178,1a	122,3c
Parênquima paliçádico	19,2c	33,0a	37,0a	27,0b
Parênquima lacunoso	91,2b	89,0bc	115,0a	71,0c
Epiderme adaxial	12,0b	15,4a	15,8a	14,6a
Epiderme abaxial	10,0a	10,0a	10,3a	9,7a
Quantidade/ mm^2				
Estômatos da epiderme adaxial	17,8c	16,4c	56,4a	28,4b
Estômatos da epiderme abaxial	178,6d	259,0c	303,2b	353,0a
Tricomas da epiderme adaxial	18,4c	47,0b	52,0b	74,2a
Tricomas da epiderme abaxial	16,4d	46,4b	32,6c	59,6a
Comprimento (μm)				
Estômatos da epiderme adaxial	28,9a	19,9c	22,7bc	23,5b
Estômatos da epiderme abaxial	29,7a	22,5b	23,1b	23,7b
Largura (μm)				
Estômatos da epiderme adaxial	14,4a	11,8b	13,2a	14,1a
Estômatos da epiderme abaxial	16,5a	16,64a	16,0ab	15,2b
% espaços intercelulares do mesofilo	7,2 b	15,0a	14,6a	14,8a

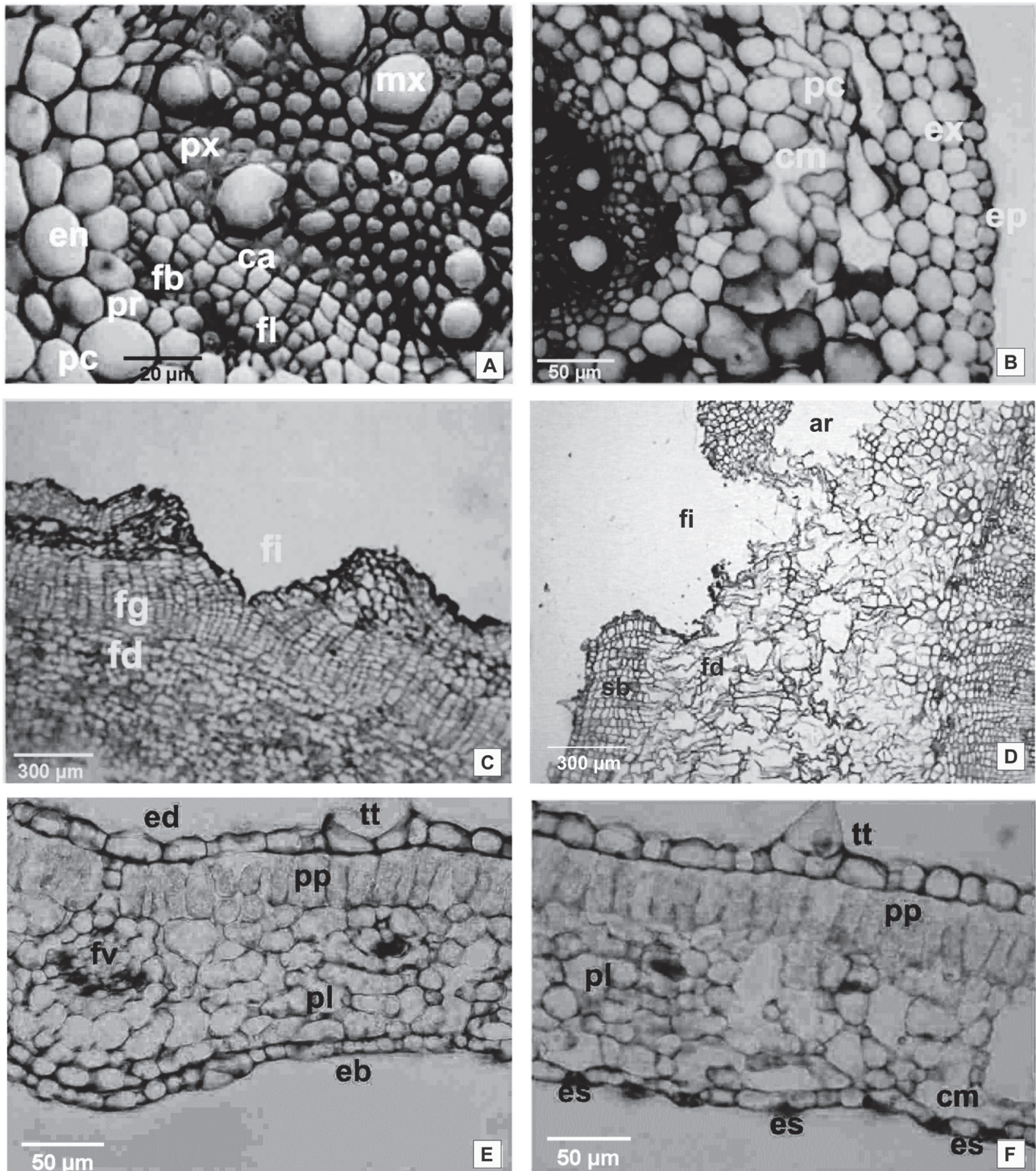


Figura 1. Seções transversais de órgãos de *Aegiphila sellowiana* Cham. Raiz secundária de planta drenada (A) e alagada por 80 dias (B). Hipocótilo de planta drenada (C) e alagada por 80 dias (D). Folha de planta drenada (E) e alagada por 80 dias (F). Abreviações: ar - aerênquima, ca - câmbio, cm - câmara, eb - epiderme abaxial, ed - epiderme adaxial, en - endoderme, ep - epiderme, es - estômato, ex - exoderme, fb - fibra, fd - feloderme, fg - felogênio, fv - feixe vascular, fi - fissura, fl - floema, mx - metaxilema, pc - parênquima cortical, pl - parênquima lacunoso, pp - parênquima paliádico, pr - periciclo, px - protoxilema, sb - súber, tt - tricoma tector.

tamentos apresentaram mesofilo mais aerenquimatoso que as do grupo controle (Tab. 3). Nas plantas sob alagamento, a epiderme, na face adaxial, apresentou células ligeiramente mais altas e com paredes menos sinuosas que em plantas cultivadas em substrato drenado. A epiderme, em ambas as faces e em todos os grupos, apresentou tricomas tectores e glandulares em grande quantidade por área (mm²), sendo maior nos grupos onde houve alagamento do substrato (Tab. 3). Em ambas as faces, A50, A80 e AD apresentaram 168,4%, 143,1% e 284,5% mais tricomas do que em D, respectivamente. As folhas são anfiestomáticas. Porém, numa média para todos os grupos, a face abaxial apresentou, aproximadamente, 819,2% mais estômatos por área (mm²) que a adaxial (Tab. 3). Em ambas as faces e em relação a D, os estômatos foram 40,2% mais freqüentes em A50, 83,1% em A80 e 94,2% em AD. Além disto, estômatos de plantas cultivadas em substrato alagado foram menores (Tab. 3). Nas plantas do grupo A80, foram detectados estômatos localizados acima do nível epidérmico.

Discussão

O surgimento de raízes superficiais ocorre em espécies tolerantes à hipoxia (Armstrong *et al.* 1994). Em *Chorisia speciosa* St. Hil, Povh *et al.* (2005) descrevem raízes superficiais bem desenvolvidas com 60 dias de alagamento. Porém, em *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub (Medri *et al.* 1998), *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.* 2000), *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. (Medri *et al.* 2002) e *Lithraea molleoides* (Vell.) Eng. (Medri *et al.* 2007), a produção de raízes superficiais foi nula ou baixa em plantas cultivadas em solo alagado, embora as espécies tenham suportado o período de alagamento. Konings & Jackson (1979), comprovaram que a concentração de etileno pode aumentar até 500 vezes em solos hidromórficos. Juntamente com a ação de outros hormônios, o etileno está envolvido na produção de raízes superficiais, epinastia e abscisão foliar (Bradford & Yang 1980; Reid & Bradford 1984; Kozłowski 1984; Cao & Conner 1999). De acordo com Armstrong (1978) e Visser *et al.* (1997), a formação de raízes induzida pelo alagamento é uma importante contribuição à sobrevivência de plantas submetidas a esse estresse. Estas raízes possuem mais aerenquima e são mais efetivas no transporte de oxigênio e na absorção de água e íons, o que as torna, em tese, menos suscetíveis à condição anaeróbia. Do mesmo modo que em *Aegiphila sellowiana*, a formação de fissuras peridérmicas e lenticelas hipertrofiadas ocorreu, sob condição de alagamento, em plantas de *Peltophorum dubium* (Pimenta *et al.* 1998), *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.* 2000; Povh *et al.* 2005), *Tabebuia avellanadae* Lorentz ex Griseb (Davanso-Fabro *et al.* 2003), *Cecropia pachystachya* Trec. (Batista *et al.* 2008), *Lithraea molleoides* (Medri *et al.* 2007). Em plantas jovens de *Peltophorum dubium*, as lenticelas possibilitaram a entrada de oxigênio atmosférico, que se difundiu da parte aérea para as raízes (Pimenta *et al.* 1998). Davanso-Fabro *et*

al. (1998), trabalhando com *Sesbania virgata* (Cav.) Pers., não observou lenticelas hipertrofiadas, mas grandes fissuras peridérmicas, com funções semelhantes às lenticelas hipertrofiadas (Medri *et al.* 2002). Tais estruturas podem favorecer a sobrevivência da planta durante períodos de hipoxia no solo, por contribuir com a difusão do O₂ da atmosfera para os tecidos internos e liberação de compostos potencialmente tóxicos. Vários autores relatam, na condição de alagamento do substrato, aumento no diâmetro da base do hipocótilo, tal como ocorreu em *Jacaranda puberula* Cham. (Pimenta *et al.* 1996), *Peltophorum dubium* (Medri *et al.* 1998) e *Tabebuia avellanadae* (Davanso-Fabro *et al.* 2002). Este fato pode ser consequência da periderme mais espessa, com presença de fissuras peridérmicas, e maior percentual de espaços intercelulares corticais. *Aegiphila sellowiana* apresentou periderme mais espessa, grandes fissuras peridérmicas e maior quantidade de espaços intercelulares no córtex, entretanto, isto não causou aumento na espessura da base do hipocótilo.

As modificações anatômicas verificadas em raízes e hipocótilos de plantas alagadas de *Aegiphila sellowiana*, tais como, periderme mais espessa, células corticais maiores e grandes espaços intercelulares, menor quantidade de grãos de amido na feloderme e no parênquima, menos fibras perivasculares e elementos de vaso mais estreitos são respostas comuns para muitas espécies sujeitas ao alagamento do substrato. Aumentos de espaços intercelulares em raízes também foram verificados em *Jacaranda puberula* (Pimenta *et al.* 1996), *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Kolb *et al.* 1998), *Sesbania virgata* (Davanso-Fabro *et al.* 1998), *Cecropia pachystachya* (Batista *et al.* 2008) e *Lithraea molleoides* (Medri *et al.* 2007). Armstrong *et al.* (1994) e Medri *et al.* (2002) afirmaram que raízes aerenquimatosas aumentam a difusão e o transporte de gases entre o ambiente externo e a planta. Para Armstrong (1979), espaços intercelulares corticais são importantes em plantas sob hipoxia por fazerem um *continuum* entre caule e raízes, o qual mantém o fornecimento de O₂ às raízes e permite a difusão de produtos potencialmente tóxicos como etanol, acetaldeído e etileno, que têm seus níveis aumentados em resposta ao alagamento do solo (Tsukahara & Kozłowski 1985). A menor quantidade de grãos de amido encontrada em plantas alagadas é uma resposta semelhante à encontrada por outros autores, como relatado por Kolb *et al.* (1998), para *Sebastiania commersoniana*. Segundo os autores, em condição de alagamento, a reserva de carbono e energia dos grãos de amido é direcionada para a manutenção do metabolismo e construção de alterações morfoanatômicas. Porém, em *Campomanesia xanthocarpa*, ocorreu maior teor de amido em plantas alagadas. Estas mostraram declínio respiratório das raízes (Pimenta 1998). Sugere-se que a redução respiratória pode contribuir para a sobrevivência sob hipoxia, promovendo economia e maior reserva de carboidratos e a redução na produção de produtos tóxicos, como o etanol e o ácido láctico. Estudos de Davanso-Fabro *et al.* (1998)

com *Sesbania virgata* mostraram fibras esclerenquimáticas menos desenvolvidas no cilindro vascular de plantas sob alagamento. Pisicchio *et al.* (2010) relatam que alterações anatômicas observadas em *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae), como, por exemplo, a redução no processo de lignificação e menor atividade cambial, provavelmente estejam relacionadas à economia energética durante o período de estresse causado pelo alagamento. Esta hipótese pode explicar a menor ocorrência de fibras perivasculares em plantas alagadas de *Aegiphila sellowiana*. A presença de elementos de vaso mais estreitos em plantas alagadas é um padrão que tem sido verificado em algumas espécies, como relatam Kolb *et al.* (1998), que verificaram que plantas sob alagamento de *Sebastiania commersoniana* apresentaram elementos de vaso mais estreitos. De acordo com Zimmermann & Milburn (1982), o menor diâmetro dificulta a embolia. Por outro lado, esta resposta não foi observada em *Sesbania virgata*, uma espécie tolerante ao alagamento (Davanso-Fabro *et al.* 1998).

Algumas respostas anatômicas registradas em folhas de plantas alagadas de *Aegiphila sellowiana* também são típicas de plantas tolerantes ao alagamento. As células do parênquima paliçádico e lacunoso foram maiores, com maior percentual de espaços intercelulares, o que resultou no mesofilo mais espesso. A epiderme apresentou células com paredes menos sinuosas e uma quantidade maior de tricomas e estômatos. Batista *et al.* (2008), explicaram o aumento de espessura do mesofilo, em plantas alagadas, com base na redistribuição de fotoassimilados, resposta que pode ser importante para a economia de água, já que, de acordo com Coutts (1981), Pimenta *et al.* (1994) e Else *et al.* (2001), folhas menores e mais espessas são mais adaptadas a estresses ambientais, como ocorrido durante o alagamento. Sob alagamento do substrato, as plantas ficam sujeitas a déficit hídrico, principalmente pela menor absorção de água causada por modificações na permeabilidade das membranas das células das raízes, levando a uma menor condutividade hidráulica nas raízes. Resultados obtidos em *Cecropia pachystachya* (Batista *et al.* 2008) mostraram redução da condutância estomática e da taxa fotossintética, quando submetidas ao alagamento. Possivelmente, o aumento do índice de esclerofilia das folhas das plantas sob alagamento provoca redução na perda de água, e assim, contribui para que a queda da condutância estomática e da taxa fotossintética não seja ainda maior. Em *Cecropia pachystachya*, apesar de ter ocorrido diminuição da fotoassimilação, a TCR de todas as partes da planta ainda foi positiva e não muito distante das plantas cultivadas em solo drenado, indicando que são respostas que efetivamente auxiliam a tolerância da espécie ao alagamento. Variações de tamanho e forma de células epidérmicas em relação a teores de umidade do solo e ar, radiação, temperatura e vento foram relatadas para muitas espécies, como em *Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl. (Medri & Lleras 1979), *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg. (Medri & Lleras 1980; 1983), *Persea*

americana Mill. (Medri & Martinez 1985), *Bacopa salzmanii* (Benth.) Wettst. ex Edwall e *Bacopa monnierioides* Cham. (Bona 1999), *Coffea arabica* L. (Morais *et al.* 2004) e *Lithraea molleoides* (Dias 2005). Medri & Lleras (1980), em *Hevea brasiliensis*, verificaram que as células epidérmicas são maiores nas plantas da várzea, o que pode estar relacionado a maiores teores de nutrientes no solo e níveis hormonais mais altos. As folhas mais distendidas, como as encontradas nas plantas de várzea, são resultado da maior síntese e ação auxínica (Medri & Lleras 1980). Desta forma, infere-se que as folhas com epidermes com células menores e menos sinuosas em plantas de *Aegiphila sellowiana*, cultivadas em substrato alagado, devem estar relacionadas com menores teores de auxinas. A maior densidade de tricomas observada nas plantas alagadas de *Aegiphila sellowiana* pode estar relacionada ao menor tamanho das células epidérmicas. A variação do número ou tamanho de estômatos, comparando folhas de plantas controle com alagadas, pode ter relação com a variação da área das folhas. Medri *et al.* (2002) relatam que uma resposta morfológica comum ao alagamento é a produção de folhas com menor área foliar e estômatos menores, o que pode resultar em um maior número de estômatos por unidade de área. É possível que a mesma resposta tenha ocorrido em *Aegiphila sellowiana*.

Neste trabalho, plantas jovens de *Aegiphila sellowiana* mostraram-se intolerantes ao alagamento do substrato, já que em torno de 40% das plantas morreram logo no início dos tratamentos, mostrando incapacidade de tolerar o estresse provocado pelo alagamento. Por outro lado, 60% das plantas submetidas a tratamentos com diferentes períodos de alagamento sobreviveram e, apesar de apresentarem desenvolvimento bastante limitado da parte aérea, com murcha e abscisão foliar, desenvolveram modificações morfoanatômicas típicas de plantas tolerantes, como raízes diageotrópicas, rachaduras caulinares, lenticelas hipertrofiadas e espaços intercelulares maiores. Tal fato sugere que genótipos que conferem diferentes características relacionadas a uma menor ou maior tolerância às alterações físicas, químicas e biológicas causadas pelo alagamento do substrato podem ter sido selecionados para utilização na experimentação. Esta hipótese é reforçada pelo delineamento de coleta de sementes para obtenção de mudas, realizado neste trabalho, o qual privilegiou a obtenção de matrizes de diferentes locais e populações, o que, em teoria, maximiza a variabilidade genética presente no conjunto de sementes obtido. De qualquer modo, a variável genética deve ser levada em conta, buscando entender de que forma a diversidade genética dentro da espécie pode influenciar a tolerância da mesma ao estresse provocado pelo alagamento do substrato.

Agradecimentos

Os autores agradecem a CAPES/CNPq, pelo apoio financeiro fornecido através de bolsas de estudo. Agradecemos, ainda, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia

de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA – UEM) e a Universidade Estadual de Londrina (UEL), pelo apoio financeiro e institucional.

Referências bibliográficas

- Armstrong, W. 1978. Root aeration in the wetland condition. Pp. 269-298. In: Hook, D.D. & Crawford, R.M.M. (Ed.). **Plant Life in Anaerobic Environments**. Ann Arbor, Ann Arbor Science.
- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. **Advances in Botanical Research** 87: 225-332.
- Armstrong, W.; Braendle, R. & Jackson, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica** 43: 307-358.
- Ayres, M.; Ayres, Jr.M.; Ayres, D.L. & dos Santos, A.S. 2005. **Bioestat: 2.0 - Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas**. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, MCT – CNPq.
- Batista, C.U.N.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Medri, C. & Pimenta, J.A. 2008. Tolerância à Inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): Aspectos Ecofisiológicos e Morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica** 22: 91-98.
- Bianchini, E.; Medri, M.E.; Pimenta, J.A.; Giloni, P.C.; Kolb, R.M. & Correa, G.T. 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St-Hil. submitted to flooding. **Interciencia** 25: 436-441.
- Bianchini, E.; Pimenta, J.A. & Santos F.A.M. 2001. Spatial and temporal variation in the canopy in a tropical semi-deciduous forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 44: 269-276.
- Bona, C. 1999. **Adaptações morfo-anatômicas dos órgãos vegetativos de *Bacopa salzmanii* (Benth.) Wettst. ex Edwall e *Bacopa monieroides* (Cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambiente terrestre e aquático**. Tese de doutorado. São Paulo, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Bradford, K.J. & Yang, S.F. 1980. Xylem transport of 1-aminoacyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. **Plant Physiology** 65: 322-326.
- Cao, F.L. & Conner, W.H. 1999. Selection of flood-tolerant *Populus deltoides* clones for reforestation projects in China. **Forest Ecology and Management** 117: 211-220.
- Coutts, M.P. 1981. Effect of waterlogging on dormant sitka spruce seedlings. **Annals of Botany** 47: 747-753.
- Davanzo, V.M.; Souza, L.A.; Medri, M.E.; Pimenta, J.A. & Bianchini, E. 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 45: 375-384.
- Davanzo-Fabro, V.M.; Medri, M.E.; Bianchini, E. & Pimenta, J.A. 1998. Tolerância à inundação: Aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento da *Sesbania virgata* (CAV.) Pers. (Fabaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** 41: 475-482.
- Davanzo-Fabro, V.M.; Medri, M.E.; Souza, L.A. & Colli, S. 2003. *Tabebuia avellanae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) submitted at the flooding and the "Ethrel" and silver nitrate application. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 46: 57-64.
- Dias, J. 2005. **Aspectos Morfoanatômicos e Fisiológicos de Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)**. Dissertação de Mestrado. Londrina, Universidade Estadual de Londrina.
- Else, M.A.; Coupland D.; Dutton L. & Jackson M.B. 2001. Decreased root hydraulic conductivity reduces leaf water potential, initiates stomatal closure and slows leaf expansion in flooded plants of castor oil (*Ricinus communis*) despite diminished delivery of ABA from the roots to shoots in xylem sap. **Plant physiology** 111: 46-54.
- Franklin, G.L. 1946. A rapid method of softening wood for microtome sectioning. **Australian Journal of Botany** 33: 393-408.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York, Graw Hill Book Company.
- Joly, C.A. 1994. Flooding tolerance: A reinterpretation of Crawford's metabolic theory. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B-Biological Sciences** 102: 343-354.
- Kolb, R.M.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Giloni, P.C.; Correa, G.T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica** 21: 305-312.
- Konings, H. & Jackson, M.B. 1979. A relationship between rates of ethylene production by roots and the promoting or inhibiting effects of exogenous ethylene and water on root elongation. **Zeits Pflanzenphysiologie** 92: 385-397.
- Kozłowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. Pp. 129-163. In: Kozłowski, T.T. (Ed.). **Flooding and plant growth**. New York, Academic Press.
- Larson, K.D.; Davies, F.S. & Schaffer, B. 1991. Floodwater temperature and stem lenticels hypertrophy in *Mangifera indica*. L. **American Journal of Botany** 78: 1397-1403.
- Lobo, P.C. & Joly, C.A. 1995. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hill. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. **Revista Brasileira de Botânica** 18: 177-183.
- Lorenzi, H. 2008. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa, Plantarum.
- Luque R.; Sousa, H.C.; Kraus, J.E. 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.
- Medri, M.E. & Correa, M.A. 1985. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia princeps* e *Spathodea campanulata*, crescente em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. **Semina** 6: 147-154.
- Medri, M.E. & Lleras, E. 1979. Ecofisiologia de plantas da Amazônia: Anatomia foliar e ecofisiologia de *Bertholletia excelsa*. Humb. & Bonpl. (castanha do Pará) Lecythidaceae. **Acta Amazonica** 9: 15-23.
- Medri, M.E. & Lleras, E. 1980. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. **Acta Amazonica** 10: 463-493.
- Medri, M.E. & Lleras, E. 1983. Quantificação e uso de caracteres anatômicos e fisiológicos de folhas na determinação de eficiência hídrica em clones de *Hevea spp.* **Acta Amazonica** 13: 261-288.
- Medri, M.E. & Martinez, M.M. 1985. Alguns aspectos da anatomia ecológica de *Persea americana* Mill (abacateiro) e interpretações fisio-ecológicas. **Semina** 6: 140-146.
- Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Delgado, M.T. & Correa, G.T. 1998. Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de ethrel. **Revista Brasileira de Botânica** 21: 261-267.
- Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Colli, S. & Muller, C. 2002. Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. Pp. 133-172. In: Medri, M.E.; Bianchini, E.; Shibatta, O.A. & Pimenta, J.A. (Ed.). **A bacia do Rio Tibagi**. Londrina, Edição dos editores.
- Medri, M.E.; Ferreira, A.C.; Kolb, R.M.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Davanzo-Fabro, V.M. & Medri, C. 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. **Acta Scientiarum biological sciences** 29: 15-22.
- Morais, H.; Medri, M.E.; Marur, C.J.; Caramori, P.H.; Ribeiro, A.M.A. & Gomes, J. C. 2004. Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). **Brazilian Archives of Biology and Technology** 47: 863-871.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & McCully, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma** 59: 368-373.
- Pimenta, J.A. 1998. **Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR**. Tese de Doutorado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas.
- Pimenta, J.A.; Bianchini, E. & Medri, M.E. 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Revista Brasileira de Botânica** 19: 215-220.
- Pimenta, J.A.; Bianchini, E. & Medri, M.E. 1998. Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. Pp. 157-176. In: Scarano, F.R. & Franco, A.C. (Ed.). **Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics**. Rio de Janeiro, Oecologia Brasiliensis Vol. IV, PPGE-UFRJ.

- Pimenta, J.A.; Orsi, M.M. & Medri, M.E. 1994. Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Colleus blumei* Benth. submetido à inundação e à aplicação de etrel e cobalto. **Revista Brasileira de Biologia** **53**: 427-433.
- Pisicchio, C.M.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Sert, M.A.; Davanso-Fabro, V.M. & Medri, M.E. 2010. *Heliocarpus popayanensis* Kunth (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato? **Acta Scientiarum Biological Sciences** **32**: 201-209.
- Povh, J.A.; Rubin Filho, C.J.; Mourão, K.S.M. & Pinto, D.D. 2005. Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. **Acta Scientiarum Biological Sciences** **27**: 195-202.
- Reid, D.M. & Bradford, K.J. 1984. Effects of flooding on hormonal relations. Pp: 195-219. In: Kozlowski, T.T. (Ed.). **Flooding and plant growth**. New York, Academic Press.
- Rodrigues, R.R. Uma discussão nomenclatural das formações ciliares. Pp. 91-99. In: Rodrigues, R.R. & Leitão Filho, H.F. (Ed.). **Matas Ciliares: Conservação e Recuperação**. São Paulo, Edusp.
- Salvador, J.L.G. 1987. **Considerações sobre as matas ciliares e a implantação de reflorestamentos mistos nas margens de rios e reservatórios**. São Paulo, CESP.
- Topa, M.A. & Mcleod, K.W. 1986. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanisms to anaerobic growth conditions. **Plant physiology** **68**: 540-550.
- Tsukahara, H. & Kozlowski, T.T. 1985. Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. **Plant Soil** **88**: 123-132.
- Tsukahara, H. & Kozlowski, T.T. 1986. Effect of flooding and temperature regime on growth and stomatal resistance of *Betula platyphyla* var. *japonica*. **Plant Soil** **92**: 103-112.
- Vartapetian, B.B. 1978. Life without oxygen. Pp. 1-12. In: Hook, D.D.; Crawford, R.M.M. (Ed.). **Plant life in anaerobic environment**. Ann Arbor, Ann Arbor Science.
- Visser, E.J.W.; Nabben, R.H.M.; Blom, C.W.P.M. & Voesenek, L.A.C.J. 1997. Elongation by primary lateral roots and adventitious roots during conditions of hypoxia and high ethylene concentration. **Plant Cell Environmental** **20**: 647-53.
- Zimmermann, U. & Milburn, J.A. 1982. Transport and storage of water. Pp. 135-152. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B. & Ziegler, H. (Ed.). **Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation**. New York, Springer-Verlag.
- Zook, D.M.; Erwin, D.C. & Stolzy, L.H. 1986. Anatomical, morphological and physiological responses of alfafa to flooding. **Plant Soil** **96**: 293-296.