

# Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento

Juliana Aparecida Povh\*, Celso João Rubin Filho, Káthia Socorro Mathias Mourão e Daniela Dias Pinto

Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790, 87020-900, Maringá, Paraná, Brasil.

\*Autor para correspondência. e-mail: japovh@hotmail.com

**RESUMO.** O objetivo deste trabalho foi o de analisar algumas características morfológicas e anatômicas em plantas jovens de *Chorisia speciosa*, cultivadas em condições de solo drenado (controle) e sob alagamento do solo. O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação, utilizando-se plantas com 90 dias após a emergência, sendo alagadas por 30, 60 e 100 dias. Foram realizados cortes de material fresco e fixado à mão livre e em micrótomo e corados segundo técnicas usuais em anatomia vegetal. Na base do caule, após 30 dias de alagamento, ocorreu hipertrofia de lenticelas. Aos 60 dias, ocorreu o desenvolvimento de raízes adventícias, com espaços intercelulares no córtex e ausência de pêlos absorventes. Com 100 dias, surgiram folhas novas. As alterações anatômicas provocadas pelo alagamento no sistema radical principal foram os seguintes: início de deterioração no meristema apical após 60 dias de estresse; colapso e irregularidade na forma das células do córtex e cilindro central, em 30, 60 dias de experimento.

**Palavras-chave:** *Chorisia speciosa*, alagamento, hipoxia, alterações anatômicas e morfológicas.

**ABSTRACT. Morphological and anatomical responses of young plants of *Chorisia speciosa* A. St. Hil. (Bombacaceae) under flood conditions.** This work studied the morphological and anatomical characteristics in young plants of *Chorisia speciosa*, cultivated under drained soil and flood conditions (control). The experiment was developed in a greenhouse, using plants with 90 days after the emergency, submitted under flood conditions by 30, 60 and 100 days. Sections in different planes of fresh and fixed roots, stems bases and leaves, were made using standard procedures in vegetal anatomy. After 30 days of flooding, hypertrophic lenticels can be observed in the stem base and in 60 days, adventitious roots, with cellular space on the cortex and absence of root hair. With 100 days appeared new leaves. The anatomical response by flooding on the radical principal system were: beginning of deterioration on the apical meristem after 60 days of stress; collapse of cells and cells with irregular shape in the cortex and pith, in 30, 60 days of experiment.

**Key words:** *Chorisia speciosa*, flood, hypoxia, anatomical and morphological alterations.

## Introdução

Em regiões tropicais, é comum a ocorrência de florestas em áreas naturalmente inundáveis, sendo que o alagamento de um ecossistema pode ser permanente, como nos pântanos e brejos, ou pode ter ciclo regular, diário (mangues) ou sazonal (planícies de inundação) e a vegetação pode ficar total ou parcialmente submersa (Ernst, 1990; Armstrong *et al.*, 1994).

A redução na disponibilidade de oxigênio no solo constitui a maior limitação para o crescimento de plantas sob inundação. O ar existente nos poros de solos drenados, geralmente em concentrações

próximas às da atmosfera (Drew, 1992), fornece oxigênio em quantidades suficientes para a respiração de raízes e dos microorganismos. Com o alagamento do solo, a maior parte do oxigênio é substituída pela água, limitando a disponibilidade para a respiração das raízes, em função da baixa solubilidade e da menor difusão do O<sub>2</sub> na água em relação ao ar, o que reduz a troca de O<sub>2</sub> entre a atmosfera e o solo inundado (Ponamperuma, 1984).

Sob condições de alagamento, a planta pode apresentar estratégias específicas de tolerância, para garantir sua sobrevivência às condições de saturação hídrica do solo e, conseqüentemente, de anoxia, que possibilitem o seu estabelecimento nesse ambiente

(Pimenta *et al.*, 1998). Segundo Vartapetian *et al.* (1978), as espécies podem se adaptar metabolicamente para tolerarem a anoxia (espécies verdadeiramente tolerantes a anoxia), adaptarem-se morfológicamente e fisiologicamente para evitarem a anoxia (aparentemente tolerantes) ou podem não se adaptar e sucumbirem rapidamente (intolerantes a anoxia).

Conforme Hook (1984), as respostas mais comuns das plantas vasculares ao alagamento correspondem às adaptações que favorecem tolerar ou evitar a anoxia. Existem espécies que, quando alagadas, apresentam modificações morfo-anatômicas funcionais, que possibilitam a difusão de oxigênio da parte aérea para as raízes (Joly, 1994). Essas modificações incluem: lenticelas hipertrofiadas, desenvolvimento de aerênquima e formação de raízes adventícias (Medri e Correa, 1985; Tsukahara e Kozlowski, 1985; Larson e Shaffer, 1991; Marques *et al.*, 1996; Pimenta *et al.*, 1998). Uma das respostas morfológicas mais comuns, associadas ao alagamento, é a formação de raízes adventícias (Reid e Bradford, 1984). Segundo alguns autores elas conferem tolerância ao alagamento (Sena Gomes e Kozlowski, 1980a, b; Tsukahara e Kozlowski, 1985; Voesenek *et al.*, 1993). Várias funções potenciais foram atribuídas às raízes adventícias, tais como: absorção de água após a perda do sistema radical original (Sena Gomes e Kozlowski, 1980a, b); promover rápida absorção de oxigênio e de nutrientes da água; proporcionar uma fonte de compensação de energia durante períodos de anaerobiose (Hook *et al.*, 1971; Keeley e Franz, 1979), além de excretar toxinas, tais como CO<sub>2</sub>, etanol e etileno (Crawford, 1978).

Em ambiente hipóxico, as espécies podem desviar a rota metabólica aeróbia, para anaeróbia, resultando na produção de gás carbônico e baixa quantidade de ATP, que pode ser compensada por uma aceleração da glicólise, aumentando a produção de produtos fitotóxicos como etanol, lactato e acetaldeído (Joly, 1986). Joly (1994), estudando espécies arbóreas tropicais, sugeriu haver uma diversificação de produtos acumulados, de modo a favorecer a produção energética e desfavorecer a fitotoxicidade. Alguns autores, entretanto, sugerem que a adaptação das plantas aos ambientes periodicamente alagados deve-se a alterações de rotas metabólicas (Crawford, 1978) ou, ainda, pode haver combinação de modificações morfo-anatômicas e metabólicas (Joly, 1994; Lobo e Joly, 1995).

*Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) é uma espécie heliófila, decídua, característica da floresta latifoliada semidecídua, de ampla distribuição,

ocorrendo da Paraíba ao Rio Grande do Sul; cresce preferencialmente em ambientes úmidos sendo freqüente em planícies aluviais e em fundos de vales (Lorenzi, 1992). Embora a espécie seja comum nas matas passíveis de inundação e, portanto, indicada para o reflorestamento, são pouco conhecidos os graus de tolerância e a capacidade de adaptação dessa espécie às condições de alagamento, podendo-se citar os trabalhos de Joly e Crawford (1982) e de Bianchini *et al.* (2000).

Assim, visando a contribuir para o conhecimento morfológico e anatômico de plantas ocorrentes em matas ciliares e sujeitas a inundações periódicas, o presente trabalho teve por objetivo analisar as características morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* St.-Hil., cultivadas em condições de solo drenado e sob alagamento, visando a verificar possíveis adaptações à condição de hipoxia.

## Material e métodos

Sementes de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. foram coletadas de espécimes que se encontram no Campus da Universidade Estadual de Maringá, Estado do Paraná, Brasil. As coletas foram feitas em cinco exemplares e as sementes misturadas. Exsicatas dos espécimes utilizados encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Maringá, Estado do Paraná, sob números: HUM 5169; 6017; 6018, 7599 e 7600.

As sementes germinaram em câmara de germinação e foram em seguida transferidas para sacos plásticos contendo solo de mata. O desenvolvimento das plantas ocorreu sob sombra 50%.

O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação, utilizando-se plantas com 90 dias após a emergência, sendo um grupo de plantas mantido em solo drenado e outro grupo sob alagamento do solo por 30, 60 e 100 dias, mantendo-se o nível da água dois centímetros acima do solo, conforme Joly e Crawford (1982).

Os estudos anatômicos foram realizados na base do caule, na raiz principal do controle e na raiz principal e adventícia das plantas alagadas por 30, 60 e em folhas desenvolvidas no período de 100 dias de alagamento. A fixação do material, visando o estudo morfológico e anatômico foi feita em FAA 50 (Johansen, 1940) e a conservação em etanol 70% (Jensen, 1962).

Cortes transversais foram realizados na base do caule (2 a 3 cm acima do solo) e em regiões sucessivas da raiz, a partir do ápice até a zona em que esta apresentava-se em estrutura secundária, de

modo a acompanhar o crescimento em comprimento e em espessura da mesma. Cortes longitudinais foram realizados no ápice de raízes do sistema radical normal. Folíolos medianos de folhas completamente desenvolvidas de plantas com 100 dias após o alagamento foram cortados transversalmente.

Lâminas permanentes foram confeccionadas utilizando-se a técnica de inclusão de material vegetal em historresina (Gerrits, 1991). Esse material foi corado com azul de toluidina (O' Brien *et al.*, 1964) e montado em Permount. Para a obtenção de lâminas semipermanentes os cortes realizados à mão livre foram corados com Safrablau (Gerlach, 1969).

As fotomicrografias foram feitas em fotomicroscópio, utilizando-se filme preto e branco ISO 100. As escalas das fotomicrografias foram obtidas fotografando-se a lâmina com escala micrométrica, nas condições adequadas a cada caso.

Para a contagem de estômatos, de tricomas e de células epidérmicas (por mm<sup>2</sup>) foram preparadas lâminas utilizando-se a técnica de impressão epidérmica da folha nas faces abaxial e adaxial. Essa técnica consistiu em colar a folha na lâmina com adesivo instantâneo universal (Super Bonder). Após a secagem, retirou-se rapidamente a folha, deixando-se somente a impressão da epiderme. A contagem foi efetuada com o auxílio de câmara clara, com projeção do quadrante de área conhecida. Foram observados cinco campos de cinco folhas, em um total de 25 campos para cada face da folha, nos dois tratamentos.

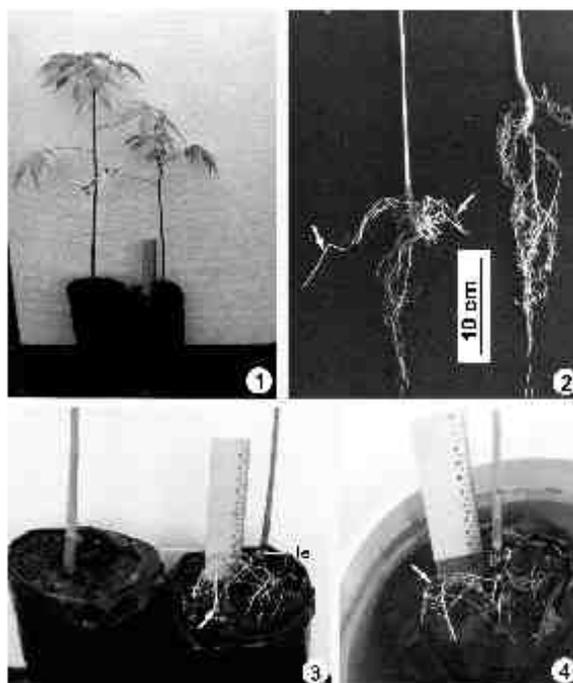
## Resultados e discussão

### Alterações morfológicas

A sobrevivência e o crescimento de algumas espécies em condições de solo alagado, segundo Harrington (1987), devem-se ao desenvolvimento de estruturas morfo-anatômicas, representadas pela formação de tecidos aerenquimáticos, lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias ou superficiais na região submersa do caule, que viabilizam a difusão de O<sub>2</sub> da parte aérea para os tecidos da raiz e, ou, das adaptações metabólicas que evitem a toxicidade do etanol formado pelo metabolismo anaeróbico dos tecidos.

Burdick e Mendelsohn (1990) demonstraram que, de acordo com as espécies e a duração do estresse gasoso, as alterações morfo-anatômicas são mais expressivas do que as respostas metabólicas; porém, em alguns casos, os dois grupos de adaptações são necessários para que a planta sobreviva em condições de baixa disponibilidade de O<sub>2</sub> no meio.

Plantas de *Chorisia speciosa*, quando submetidas a diferentes períodos de alagamento (Figuras 1 a 4), apresentaram como principais respostas morfológicas, quando comparadas as plantas controle: menor desenvolvimento da parte aérea (Figura 1); desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas na base do caule a partir de 20 dias de alagamento e de raízes adventícias na parte submersa do caule após 30 dias de tratamento (Figuras 2 a 4); redução no crescimento da raiz principal e de suas ramificações (Figura 2) e, após 60 dias, o surgimento de folhas novas, menores que as folhas das plantas controle.



**Figuras 1-4:** *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. 1: Aspecto geral de planta controle (esquerda) e alagada por 60 dias (direita); 2: Sistema radical de planta alagada por 60 dias (esquerda) e controle (direita); 3: Base do caule de planta controle (esquerda) e alagada por 60 dias (direita); 4: Base do caule de planta alagada por 60 dias nas condições de experimento. (le - lenticela hipertrofiada; seta - raiz adventícia).

O desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas também foi registrado por Bianchini *et al.* (2000), que mantiveram plantas desta espécie alagadas por 45 dias.

O desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas e de raízes adventícias contribuiu para a resistência dessa espécie ao alagamento. O aumento na quantidade de raízes adventícias deve ter possibilitado o aumento no suprimento de oxigênio, suficiente para a sobrevivência das plantas.

Segundo Joly (1994), existem espécies que, quando alagadas, apresentam modificações morfo-anatômicas funcionais, que possibilitam a difusão de oxigênio da

parte aérea para as raízes, sugerindo a possibilidade de manutenção do metabolismo aeróbico (Lobo e Joly, 1995).

Kolb *et al.* (1998), observaram que plantas de *Sebastiania commersoniana*, quando alagadas, apresentaram grande quantidade de lenticelas hipertrofiadas, algumas raízes adventícias e diminuição do crescimento. Entretanto, após 60 dias de alagamento, o metabolismo respiratório das raízes submetidas a condições hipóxicas não mostrou diferença significativa quando comparado com as raízes das plantas controle.

Em *Chorisia speciosa*, Joly (1994), observou o aumento no consumo de oxigênio após 30 dias de alagamento, correlacionando-o com a presença de estruturas morfológicas induzidas pelo alagamento, semelhantes às encontradas em *Sebastiania commersoniana* (Kolb *et al.*, 1998).

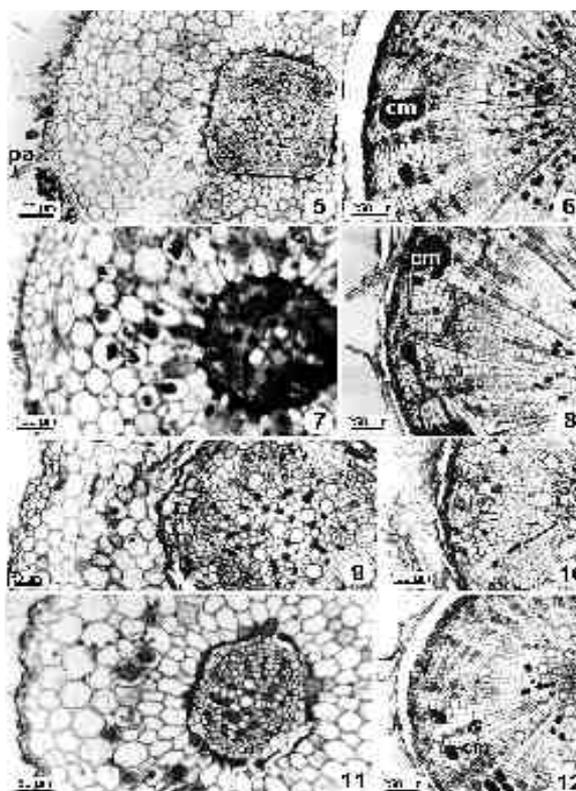
Alguns autores atribuem a causa das mudanças fisiológicas e morfo-anatômicas das raízes sob alagamento ao aumento nos níveis de etileno (Newsome *et al.*, 1982; Konings e Lambers, 1991) e outros às auxinas (Yamamoto e Kozłowski, 1987).

Os níveis de etileno em plantas alagadas geralmente excedem aqueles observados em plantas crescendo em solos drenados (Reid e Bradford, 1984). O etileno produzido nas partes aéreas de plantas alagadas é devido ao transporte do ácido 1-amino ciclo propano - 1 - carboxílico (ACC), substância intermediária no metabolismo de síntese de etileno, originada nas raízes alagadas e transportada para os ápices caulinares, via fluxo transpiratório (Drew *et al.*, 1979; Jackson e Drew, 1984; Jackson, 1994).

Segundo Mergermann e Sauter (2000), o etileno induz a morte de células epidérmicas e o desenvolvimento de raízes adventícias. A morte de células epidérmicas e o crescimento de raízes adventícias são, portanto, um elo para a trajetória do etileno, que é ativada em resposta ao estresse por baixas concentrações de oxigênio.

#### Alterações anatômicas

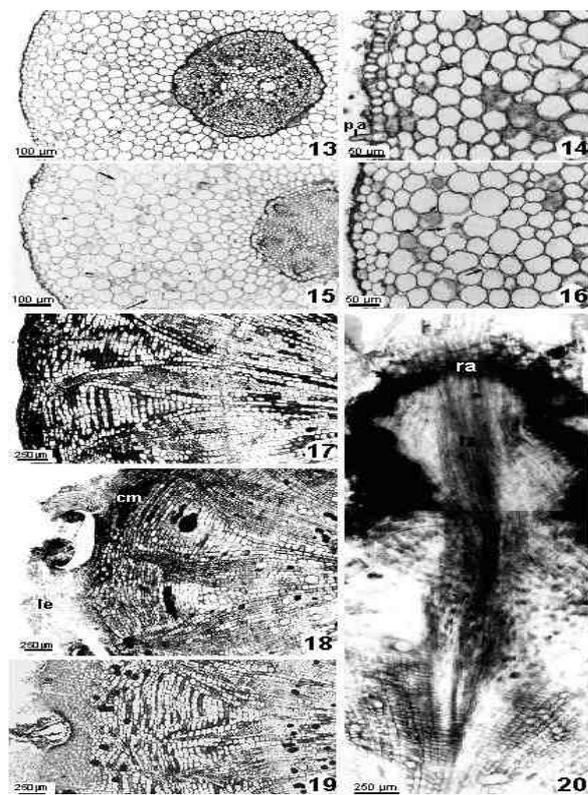
As raízes principal e adventícias de *Chorisia speciosa* variam de tetrarcas a poliarcas (Figuras 5, 9, 13 e 15). Segundo Eames e MacDaniels (1947) o número de cordões de xilema e de floema no cilindro central da raiz é constante para algumas espécies, mas a maioria delas mostra uma considerável variação, mesmo em raízes do mesmo indivíduo. A epiderme é uniestratificada e o córtex constituído de células parenquimáticas pequenas. O cilindro vascular é circundado por periciclo unisseriado, no qual grupos de floema primário ocorrem intercalados com cordões de xilema primário. Os elementos de floema contíguos ao periciclo diferenciam-se em fibras.



**Figuras 5-12.** *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. - Seções transversais de raiz principal em estrutura primária e secundária, respectivamente. 5-6: Controle com 30 dias; 7-8: Alagada por 30 dias; 9-10: Controle com 60 dias; 11-12: Alagada por 60 dias. (cm - cavidade de mucilagem; pa - pelo absorvente).

Os tecidos secundários desenvolveram-se dentro do padrão geral de crescimento das dicotiledôneas (Figuras 6-12 e 17-19). O câmbio vascular, em diferenciação nas faces internas do floema primário e externas do protoxilema, originou o xilema secundário internamente e o floema secundário externamente (Figura 18).

As alterações anatômicas mais evidentes entre as plantas controle e as alagadas foram as seguintes: ausência de pêlos absorventes e maior número de camadas de células no córtex das raízes adventícias (Figuras 13, 15 e 16) quando comparadas às raízes primárias (Figura 14). Isso contribuiu para o maior diâmetro apresentado pelas raízes adventícias; espaços intercelulares maiores e mais numerosos com forma, na sua maioria, cúbica (Figuras 13, 15 e 16), presentes no córtex das raízes adventícias, ao contrário do que pôde ser observado na raiz primária das plantas controle. Nessas, o contato intercelular foi maior, os espaços menores e de forma triangular (Figura 14); menor desenvolvimento e leve desorganização dos tecidos nas raízes em estrutura primária do sistema radical de origem radicular (Figuras 14 e 22). Estas mesmas raízes em estrutura secundária não mostraram alterações (Figuras 8, 12 e 21).



**Figuras 13-20.** *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. - Seções transversais. 13, 15: Raízes adventícias de planta alagada por 30 e 60 dias, respectivamente; 14, 16: Córtex da raiz do sistema radical de origem radicular de planta controle e da raiz adventícia de planta alagada por 30 dias, respectivamente; 17-19: Base do caule de planta controle e alagada por 30 e 60 dias, respectivamente; 20: Base do caule de planta alagada por 60 dias. (cm - cavidade de mucilagem; le - lenticela; pa - pelo absorvente; ra - raiz adventícia; seta - espaço intercelular).

Megonical e Frank (1992) afirmaram que as raízes adventícias e as raízes laterais de plantas de *Taxodium distichum* continuamente alagadas são tipicamente maiores em diâmetro, menos ramificadas e mais suculentas do que aquelas que cresceram na ausência de alagamento.

Justin e Armstrong (1987), estudando 91 espécies de habitats inundados, intermediários e não inundados, concluíram que as respostas ao alagamento estavam relacionadas à porosidade e que a profundidade da raiz aumentava com o aumento desta porosidade. Concluíram, também, que os maiores determinantes dessas respostas eram as configurações das células corticais (cúbicas ou triangulares), a união das células, a proporção de tecidos porosos/não porosos, o desenvolvimento de aerênquima e o tipo e grau de desenvolvimento secundário.

Os mesmos autores também observaram que o arranjo celular cúbico estava mais associado

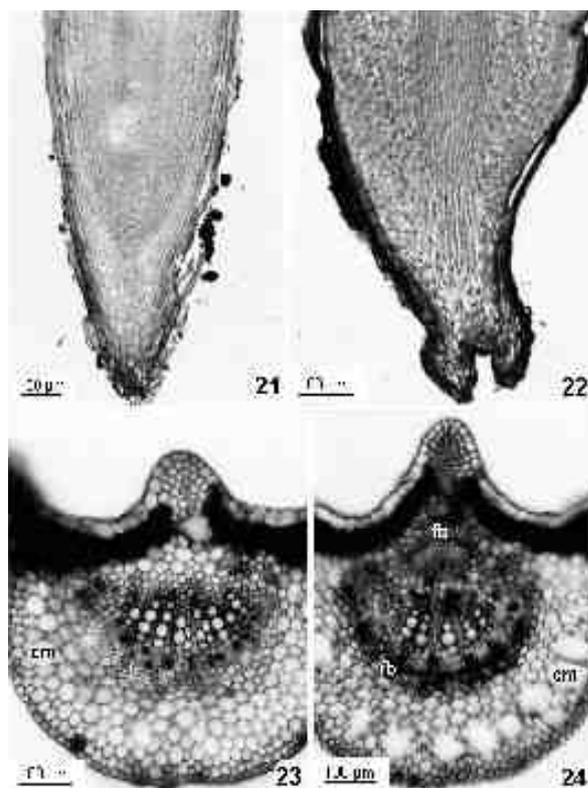
com tolerância ao alagamento enquanto que o arranjo triangular associa-se mais com a intolerância. Afirmaram, ainda, que o aerênquima desenvolveu-se preferencialmente onde a configuração celular cortical (em secção transversal) era radial e particularmente cúbica, e que o potencial de aeração em tecidos não aerenquimáticos era maior em arranjos cúbicos do que em triangulares.

Essas observações podem explicar a razão do desenvolvimento de raízes adventícias na base do caule de plantas de *Chorisia speciosa* submetidas a alagamento. Essas raízes, diferentemente do que ocorre com a maioria das plantas de outras espécies que vivem em ambientes contínua ou periodicamente alagados, não desenvolveram aerênquima típico (Kawase, 1979; Drew *et al.*, 1979, 1980, 1981; Justin e Armstrong, 1987; Laan *et al.*, 1989; Seago e Marsh, 1989; Burdick e Mendelssohn, 1990). Entretanto, além de crescerem mais superficialmente, desenvolveram espaços de forma cúbica e triangular, o que, provavelmente, garantiu o suprimento de O<sub>2</sub> e a sobrevivência da planta no meio hipóxico. Esses resultados são semelhantes aos observados por Rubin-Filho (1997) em plantas de *Inga vera* submetidas a alagamento.

Angeles *et al.* (1986) e Tsukahara e Kozlowski (1985) observaram em *Ulmus americana* e *Platanus occidentalis*, respectivamente, a formação de lenticelas hipertrofiadas e de raízes adventícias em porções submersas do caule. Em *Ulmus americana* os primórdios das raízes adventícias originam-se no raio parenquimático do floema secundário e o surgimento externo destas raízes está relacionado ou não às lenticelas.

Em *Chorisia speciosa* lenticelas hipertrofiadas surgiram após 20 dias de alagamento, com as raízes adventícias originando-se no cambium vascular a partir de iniciais radiais e o seu surgimento parece estar relacionado com as lenticelas (Figura 20). Após 60 e 90 dias de alagamento, as raízes adventícias encontravam-se bem desenvolvidas e apresentando maior diâmetro quando comparadas às raízes que iniciaram o seu desenvolvimento aos 30 dias.

Em relação ao ápice radical de raízes do sistema radical principal, observou-se que após 30 dias de alagamento poucas foram as alterações. Entretanto, após 60 dias notou-se que o ápice encontrava-se com a coifa danificada, apresentando células menores e com certa desorganização (Figuras 21 e 22).



**Figuras 21-24.** *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. 21-22: Seção longitudinal do ápice de raiz do sistema radical de origem radicular da planta alagada por 30 e 60 dias, respectivamente; 23-24: Seção transversal da nervura central do folíolo mediano da planta controle e alagada por 100 dias. (fb - fibra, cm - cavidade de mucilagem).

Nas folhas que se desenvolveram durante 100 dias de alagamento, observou-se nítido aumento na quantidade de esclerênquima na região da nervura central e, também, o aumento na quantidade de dutos secretores de mucilagem no parênquima da nervura central voltado para a face abaxial do folíolo (Figuras 23 e 24). Nessas folhas, pode ser observado pequeno aumento no número de estômatos e na quantidade de tricomas epidérmicos, porém não significativo (Tabela 1).

**Tabela 1.** Contagem (médias  $\pm$  desvio padrão) de tricomas, de estômatos e de células epidérmicas das faces adaxial e abaxial de folhas de *Chorisia speciosa* submetidas a condições de solo drenado (controle) e alagamento durante 100 dias.

Tratamento	ADAXIAL		ABAXIAL	
	Tricomas	Célula Ep.	Estômatos	Célula Ep.
Controle	13,0 $\pm$ 3,3 a	451,8 $\pm$ 33,5 a	107, $\pm$ 20,7 a	433,3 $\pm$ 19,1 a
Alagamento	17,0 $\pm$ 2,6 a	425,1 $\pm$ 4,9 a	123,7 $\pm$ 16,4 a	440,7 $\pm$ 16,4 a

Valores seguidos da mesma letra, na coluna, não diferem entre si ( $p \geq 0,05$ ).

Em relação a esses parâmetros, não há dados, na literatura, que permitam a discussão dos mesmos, havendo, portanto, necessidade de estudos mais aprofundados sobre esses aspectos.

## Referências

- ANGELES, G. *et al.* Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. *Can. J. For. Res.*, Ottawa, v. 16, p. 585-590, 1986.
- ARMSTRONG, W. *et al.* Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.*, Oxford, v. 43, n. 4, p. 307-358, 1994.
- BIANCHINI, E. *et al.* Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* St. Hil. submitted to flooding. *Interciencia*, Caracas, v. 25, n. 9, p. 436-441, 2000.
- BRADFORD, K.J; YANG, S.F. Xylem transport of 1-aminociclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogging tomato plants. *Plant Physiol.*, Bethesda, v. 65, p. 322-326, 1980.
- BURDICK, D.; MENDELSSOHN, I.A. Relationship between anatomical and metabolic responses to soil waterlogging in the coastal grass *Spartina patens*. *J. Exp. Bot.*, Oxford, v. 41, p. 223-238, 1990.
- CRAWFORD, R.M.M. Metabolic adaptation to anoxia. In: HOOK, D.D; CRAWFORD, R.M.M. (Ed.). *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor: Ann Arbor Science Publishers, 1978, p. 119-136.
- DREW, M.C. Soil aeration and plant metabolism. *Soil Science*, Baltimore, v. 154, n. 4, p. 259-268, 1992.
- DREW, M.C. *et al.* Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptative responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta*, Berlin, v. 147, p. 83-88, 1979.
- DREW, M.C. *et al.* Cortical air spaces (aerenchyma) in roots of corn subjected to oxygen stress. *Plant Physiol.*, Bethesda, v. 65, p. 506-511, 1980.
- DREW, M.C. *et al.* Inhibition by silver ions of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to exogenous ethylene or to oxygen deficiency. *Planta*, Berlin, v. 153, p. 217-224, 1981.
- EAMES, A.J.; MACDANIELS, L.H. *An introducing to plant anatomy*. New York: MacGraw Hill Book Company, 1947.
- ERNST, W.H.O. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. *Aquac. Bot.*, Amsterdam, v. 38, p. 73-90, 1990.
- GERLACH, G. *Botanisch microtechnik, eine einführung*. Stuttgart: George Thieme, 1969.
- GERRITS, P.O. *The Application of Glycol Methacrylate in Histotechnology: some fundamental principles*. Netherlands: Department of Anatomy and Embryology State University; Groningen, 1991.
- HARRINGTON, C.A. Responses of red alder and black cottonwood to flooding. *Physiol. Plant.*, Copenhagen, v. 69, p. 35-48, 1987.
- HOOK, D.D. Adaptations to flooding with fresh water.

- In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.) *Flooding and Plant Growth*. Orlando: Academic Press, 1984, p. 265-294.
- HOOK, D.D. *et al.* Inductive flood tolerance in swamp tupelo (*Nyssa sylvatica* var *biflora* (Walt.) Sarg.). *J. Exp. Bot.*, Oxford, v. 22, p. 78-79, 1971.
- JACKSON, M.B. Root-to-shoot communication in flooded plants: Involvement of abscisic acid, ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Agron. J.*, Madison, v. 86, p. 775-782, 1994.
- JACKSON, M.B.; DREW, M.C. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). *Flooding and plant growth*. Orlando: Academic Press, 1984, p. 47-128.
- JENSEN, W.A. *Botanical histochemistry: principles and practice*. San Francisco: W.H. Freeman, 1962.
- JOHANSEN, D.A. *Plant microtechnique*. New York: Mc Graw Hill Book Company, 1940.
- JOLY, C.A. Heterogeneidade ambiental e diversidade de estratégias adaptativas de espécies arbóreas de mata de galeria. In: SIMPÓSIO DA ACADEMIA DE CIÊNCIAS DO ESTADO DE SÃO PAULO - PERSPECTIVAS DE ECOLOGIA APLICADA, X, 1986. São Paulo. *Anais...* 1986, p. 19-38.
- JOLY, C.A. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. *Proc. R. Soc. Edinb.*, Edinburg, v. 102B, p. 343-354, 1994.
- JOLY, C.A.; CRAWFORD, R.M.M. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. *J. Exp. Bot.*, Oxford, v. 33, n. 135, p. 799-809, 1982.
- JUSTIN, S.H.F.W.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytol.*, Cambridge, v. 106, p. 465-495, 1987.
- KAWASE, M. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. *Am. J. Bot.*, Columbus, v. 66, p. 183-190, 1979.
- KEELEY, J.E.; FRANZ, E.H. Alcoholic fermentation in swamp and upland populations of *Nyssa sylvatica*: temporal changes in adaptative strategy. *Am. Nat.*, Chicago, v. 113, p. 587-592, 1979.
- KONINGS, H.; LAMBERS, H. Respiratory metabolism oxygen transport and the induction of aerenchyma in roots. In: JACKSON, M.B. *et al.* (Ed.). *Plant life under oxygen deprivation*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1991.
- KOLB, R.M. *et al.* Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Rev. Bras. Bot.*, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 305-312, 1998.
- LAAN, P. *et al.* Root morphology and aerenchyma formation as indicators of flood-tolerance of *Rumex* species. *J. Ecol.*, Oxford, v. 77, p. 693-703, 1989.
- LARSON, D.L.; SHAFFER, B. Flooding, leaf gas exchange and growth of mango in containers. *Journal of the American Society for Agricultural Sciences*, v. 116, n. 1, p. 156-160, 1991.
- LOBO, P.C.; JOLY, C.A. Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. *Rev. Bras. Bot.*, São Paulo, v. 18, n. 2, p. 177-183, 1995.
- LORENZI, H. *Árvores brasileiras*. Nova Odessa: Editora Plantarum, 1992.
- MARQUES, M.C.M. *et al.* Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrella fissilis* Vell. e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes hídricos. *Arq. Biol. Tecnol.*, Curitiba, v. 39, n. 2, p. 385-392, 1996.
- MEDRI, M.E.; CORREA, M.A. Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joanesia principis* e *Spathodea campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. *Semina*, Londrina, v. 6, n. 3, p. 548-562, 1985.
- MEGONICAL, J.P.; FRANK, P.D. Effects of flooding on root and shoot production of bald cypress in large experimental enclosures. *Ecology*, New York, v. 73, n. 4, p. 1182-1193, 1992.
- MERGERMANN, H.; SAUTER, M. Ethylene induces epidermal cell death at the site of adventitious root emergence in rice. *Plant Physiol.*, Bethesda, v. 124, p. 609-614, 2000.
- NEWSOME, R.D. *et al.* Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Can. J. Bot.*, Ottawa, v. 60, p. 1688-1695, 1982.
- O'BRIEN, T.P. *et al.* Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, Washington, DC, v. 59, p. 368-373, 1964.
- PIMENTA, J.A. *et al.* Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. In: SCARANO, F.R.; FRANCO, A.C. (Ed.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. Series Oecologia Brasiliensis, Vol. IV. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, 1998. p. 157-176.
- PONAMPERUMA, F.H. Effects of flooding on soil. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). *Flooding and Plant Growth*. Orlando: Academic Press, 1984. p. 9-45.
- REID, D.M.; BRADFORD, K.J. Effects of flooding on hormone relations. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). *Flooding and plant growth*. New York: Academic Press, 1984. p. 195-219.
- RUBIN FILHO, C.J. *Respostas fisiológicas e anatômicas de plantas jovens de Inga vera Willd (Leguminosae - Mimosoidae) sob condições de alagamento*. 1997. Tese (Doutorado)-Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1997.
- SEAGO, J.L.; MARSH, L. Adventitious root development in *Typha glauca*, with emphasis on the cortex. *Am. J. Bot.*, Columbus, v. 76, n. 6, p. 909-923, 1989.
- SENA GOMES, A.R.; KOZLOWSKI, T.T. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pensylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol.*, Bethesda, v. 66, p. 267-271, 1980a.
- SENA GOMES, A.R.; KOZLOWSKI, T.T. Responses of *Melaleuca quinquinervia* seedlings to flooding. *Physiol. Plant.*, Copenhagen, v. 49, p. 373-377, 1980b.
- TSUKAHARA, H.; KOZLOWSKI, T.T. Importance of adventitious roots growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. *Plant Soil*, Dordrecht, v. 88, p. 123-132, 1985.

VARTAPETIAN, B.B. *et al.* Plant cells under oxygen stresses. In: HOOK, D.D; CRAWFORD, R.M.M. (Ed.). *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor: Ann Arbor Science Publishers, 1978, p. 13-88.

VOESENEK, L.A.C.J. *et al.* Submergence induced ethylene synthesis, entrapment and growth in two plant species with contrasting flooding resistances. *Plant Physiol.*, Bethesda, v. 103, p. 783-791, 1993.

YAMAMOTO, W.T.; KOZLOWSKI, T.T. Effects of

flooding, tilting of stems, and ethrel application on growth, stem anatomy and ethylene production of *Pinus densiflora* seedlings. *J. Exp. Bot.*, Oxford, v. 38, p. 293-310, 1987.

*Received on November 09, 2004.*

*Accepted on July 29, 2005.*