

# Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento

Moacyr Eurípedes Medri<sup>1</sup>, Ana Cláudia Ferreira<sup>1</sup>, Rosana Marta Kolb<sup>2</sup>, Edmilson Bianchini<sup>1</sup>, José Antonio Pimenta<sup>1</sup>, Viviane Maria Davanso-Fabro<sup>1</sup> e Cristiano Medri<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Cx. Postal 6001, Londrina, Paraná, Brasil, 86051-970. <sup>2</sup>Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Assis, São Paulo, Brasil. \*Autor para correspondência. E-mail: cristianomedri@hotmail.com

**RESUMO.** Visando contribuir para o conhecimento das estratégias de tolerância de espécies arbóreas à hipoxia, os efeitos do alagamento em plantas de *Lithraea molleoides* foram estudados. Indivíduos jovens foram mantidos em condições de solo drenado e alagado por 35 dias. Para as análises de crescimento e desenvolvimento, o comprimento e diâmetro do caule e raiz principal e o peso seco de raízes, caule e folhas foram medidos. Para os estudos anatômicos, foram realizados cortes de material fresco e fixado, de acordo com técnicas usuais em anatomia vegetal. As plantas alagadas apresentaram menor massa seca sem, contudo, ocorrer morte de raízes ou abscisão de folhas. Observou-se maior volume de espaços intercelulares nas raízes secundárias e na base dos caules dessas plantas, sendo que a última região apresentou lenticelas hipertrofiadas. As plantas alagadas apresentaram menor teor de amido na base do caule e menor investimento em estruturas secretoras. Sugere-se que o alagamento provocou redução na alocação de recursos para crescimento, os quais foram utilizados na produção de alterações morfológicas, como lenticelas hipertrofiadas e aumento dos espaços intercelulares. Essas alterações contribuíram para a sobrevivência das plantas durante o período de estresse, possivelmente por manter a respiração aeróbia.

**Palavras-chave:** aerênquima, alagamento, anatomia, *Lithraea molleoides*, morfologia, lenticelas.

**ABSTRACT.** Morpho-anatomical alterations in plants of *Lithraea molleoides* (Vell.)

**Engl. submitted to flooding.** Flooding effects in *Lithraea molleoides* plants were studied. Young plants were kept under drained and flooded soil over a period of 35 days. For growth and development analyses, the length and diameter of stem and main root and the dry weight of roots, stem, and leaves were measured. For anatomical studies, sections of fresh and fixed roots, stem bases and leaves were made using standard procedures in vegetal anatomy. The stress reduced the dry weight increment of plants without causing the death of roots or the abscission of leaves. In the stem base, flooding induced the hypertrophy of lenticels and the increase of intercellular space and reduction lower starch contents, in the cortex. Plants flooded displayed greater percentage of cortical intercellular space in the secondary roots and lower investment in secretory structure formation in the stem base. It can be suggested that flooding reduced the resources allocation to growth. These resources could be used in morphological alterations, such as hypertrophied lenticels and increase of intercellular spaces, that could contribute to plants survival during stress period, probably, due maintenance of aerobic respiration.

**Key words:** aerenchyma, flooding, anatomy, *Lithraea molleoides*, morphology, lenticel.

## Introdução

As áreas ribeirinhas podem apresentar maior heterogeneidade espacial e temporal de cobertura do dossel e maior deciduidade foliar que áreas não ribeirinhas (Bianchini *et al.*, 2001), pois estão sujeitas a uma complexidade de fatores, entre eles o alagamento, constituindo um mosaico de condições ecológicas distintas, cada qual com suas particularidades fisionômicas, florísticas e/ou

estruturais (Rodrigues, 2000). O alagamento reduz a tensão de oxigênio e promove alterações nos processos físicos, químicos e biológicos do solo, influenciando no desenvolvimento das plantas (Armstrong *et al.*, 1994). As respostas das plantas a esse fator são complexas e podem variar com a idade, o porte e a fase em que as plantas se encontram (Rinne, 1990).

Apesar da maioria das comunidades, naturalmente inundáveis, ocorrer nas regiões

tropicais, a maior parte dos trabalhos publicados até o momento refere-se às espécies de clima temperado. Nas últimas décadas, têm aumentado o número de artigos sobre as espécies tropicais, porém as estratégias de tolerância ao alagamento apresentadas por elas não são completamente entendidas. Dentre as espécies tolerantes ao alagamento, algumas crescem e se desenvolvem melhor sob inundação e apresentam, por exemplo, alterações morfoanatômicas que auxiliam na aeração interna da planta (Davanzo-Fabro *et al.*, 1998; Medri *et al.*, 2002); outras investem menos no crescimento, reduzindo o consumo de energia, retomando o crescimento após o estresse (Pimenta, 1998; Medri *et al.*, 2002).

Aumentar o conhecimento sobre o comportamento das espécies tropicais é essencial para a definição das estratégias de tolerância ao alagamento apresentado por elas. Além disto, o estudo das características adaptativas das espécies presentes nas matas ciliares é importante porque oferece subsídios para projetos de recomposição das matas ciliares, uma vez que as características dessas espécies geralmente variam de forma perpendicular ao rio, em resposta a um gradiente de fatores ambientais.

Visando contribuir para o conhecimento das estratégias que as plantas apresentam para sobreviver em áreas inundadas, avaliaram-se o crescimento e a morfoanatomia de plantas jovens de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) submetidas ao alagamento, buscando respostas para as seguintes questões: Plantas juvenis de *L. molleoides* toleram o estresse imposto pelo alagamento? O desenvolvimento de plantas juvenis de *L. molleoides* é alterado pelo alagamento? Plantas juvenis de *L. molleoides* apresentam alterações morfoanatômicas quando são alagadas?

## Material e métodos

*Lithraea molleoides*, conhecida popularmente como aroeira-brava, é uma planta arbustiva-arbórea, com 3 a 15 m de altura, com ocorrência desde o sul do Brasil, Paraguai, Bolívia, Uruguai, Argentina até o Chile (Lorenzi, 2000). A espécie ocupa desde solos secos até solos muito úmidos, apresentando, nessa última condição, comportamento pioneiro (Lorenzi, 2000). O florescimento ocorre de setembro a outubro, e a frutificação de novembro a março (Lorenzi, 2000).

Sementes de *L. molleoides* foram coletadas de indivíduos de florestas ciliares da região de Londrina, Estado do Paraná, lavadas com hipoclorito de sódio a 15% e semeadas em bandejas plásticas

contendo areia como substrato. Um mês após a germinação, 100 indivíduos, escolhidos pela uniformidade, foram transplantados em quatro caixas de PVC de 80 x 50 cm, contendo solo como substrato. Após 30 dias de aclimação em casa de vegetação, duas caixas foram alagadas (A) por 35 dias, mantendo-se lâmina d'água 2 cm acima do solo e duas caixas foram mantidas em solo drenado (D) e utilizadas como controle.

Para as análises de crescimento e desenvolvimento, foram utilizadas, aleatoriamente, 10 plantas de cada tratamento. Para cada indivíduo, foram medidos os diâmetros da raiz principal (5 cm abaixo do solo) e do caule (2 cm acima do solo) com o uso de paquímetro, e os comprimentos da raiz principal e do caule com o uso de fita métrica. Para determinação da massa seca, as plantas foram separadas em raízes, caules e folhas e as amostras colocadas para secar em estufa a 70°C por 72 horas. Após esse tempo, as amostras foram pesadas em balança semi-analítica.

Nos estudos anatômicos, foram utilizadas 10 plantas de cada tratamento. Foram coletados segmentos de caules (2 cm acima do solo), de raízes principais (5 cm abaixo do solo) e da base de raízes secundárias. Esses segmentos foram fixados em FAA 70%, desidratados e diafanizados na série etanol-xilol e incluídos em parafina (Johansen, 1940). Os blocos foram seccionados transversalmente a 12 µm de espessura e as secções foram coradas em azul de astra-fucsina básica e montadas em bálsamo do Canadá (Luque *et al.*, 1996). Para verificar a presença de grãos de amido no material, modificou-se a técnica de coloração anterior, substituindo os corantes por Iodeto de Potássio. Posteriormente, as lâminas foram analisadas e desenhadas com o auxílio de câmara clara e/ou fotografadas.

Em raízes principais e caules, foram quantificados os seguintes parâmetros: espessura do córtex; contribuição percentual do córtex na espessura total do órgão; diâmetro das células corticais; percentagem de espaços intercelulares do córtex; número, comprimento e altura de lenticelas; número e diâmetro das células do tecido de enchimento das lenticelas; percentual de cobertura de lenticelas no perímetro total do órgão; espessura total do cilindro central; diâmetro dos elementos de vaso; contribuições percentuais do floema, xilema e medula na espessura total do órgão; número, diâmetro e área dos canais resiníferos. Nas raízes secundárias, foram medidos o diâmetro total, a área das células corticais e a percentagem de espaços intercelulares.

Os dados quantitativos foram tomados com

auxílio de ocular micrométrica, utilizando-se 10 plantas por tratamento, 5 lâminas por planta e 100 células (medidas celulares). As percentagens de espaços intercelulares foram determinadas pelo método gravimétrico (Medri, 1980).

As análises estatísticas basearam-se na análise de variância (ANOVA), utilizando-se o teste de Tukey para determinar a diferença mínima significativa (DMS). Os dados em porcentagem foram transformados (arcoseno da raiz quadrada da proporção) antes das análises, mas os dados são apresentados em porcentagem.

## Resultados

O alagamento provocou redução no comprimento e no diâmetro da raiz principal e do caule de plantas de *L. molleoides*, comparado às plantas controle (Tabela 1), não havendo alteração no diâmetro da base de raízes secundárias (Tabela 2). As plantas alagadas apresentaram menor massa seca quando comparadas às plantas-controle (Figura 1). No entanto, quando se consideram as partes, somente o caule apresentou diferenças significativas (Figura 1). Não se observou iniciação de raízes adventícias e diageotrópicas ou amarelecimento e abscisão foliares.

**Tabela 1.** Anatomia comparada de plantas juvenis de *Lithraea molleoides*, cultivadas em solo drenado (D) e alagado por 35 dias (A). Médias, nas linhas, seguidas por letras iguais, para o mesmo órgão, não diferem pelo teste de Tukey ( $p > 0,05$ ).

parâmetros	Raiz principal		Caule	
	D	A	D	A
Comprimento (cm)	16,0a	11,0b	19,0a	11,0b
Diâmetro (mm)	6,0a	4,4b	6,4a	5,7b
Espessura do córtex ( $\mu\text{m}$ )	1.710,4a	1.307,4b	1.644,0b	1.952,2a
Diâmetro das células corticais ( $\mu\text{m}$ )	26,1a	23,2b	24,1b	26,1a
Espaços intercelulares (%)	1,8a	2,5a	6,2b	11,7a
Espessura do cilindro central ( $\mu\text{m}$ )	4.289,5a	3.112,6b	4.756,0a	3.747,8b
Diâmetro dos elementos de vaso ( $\mu\text{m}$ )	24,9a	22,3b	21,0a	20,5a
Razão cilindro central/córtex	2,5a	2,4a	2,9a	1,9b
Número de lenticelas $\text{cm}^{-2}$	3,4a	3,6a	3,6b	5,0a
Altura das lenticelas ( $\mu\text{m}$ )	189,2a	170,8a	233,0b	397,2a
Comprimento das lenticelas ( $\mu\text{m}$ )	454,4a	335,8b	588,8a	586,8a
Número de células do tecido de enchimento	350,0a	300,0a	400,0b	650,0a
Diâmetro das células do tecido de enchimento ( $\mu\text{m}$ )	19,4a	24,0a	20,7b	27,4a
Porcentual de cobertura das lenticelas	21,6a	15,4a	27,1b	62,0a
Número de canais resiníferos por secção transversal	25,4a	20,4a	36,6a	26,4b
Diâmetro dos canais resiníferos ( $\mu\text{m}$ )	39,0a	32,7b	38,1a	37,0a
Área total dos canais resiníferos ( $\text{mm}^2$ )	46,6a	17,4b	41,7a	28,3b

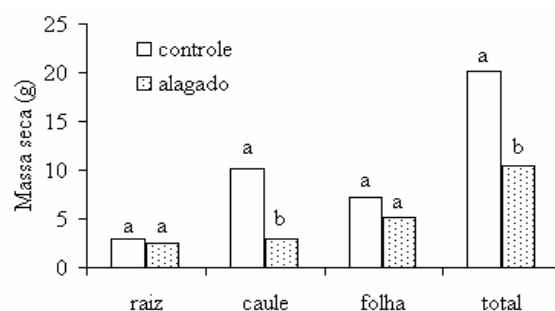
Tanto as plantas controle quanto as plantas alagadas apresentaram, na base do caule, iniciação de periderme na região do parênquima cortical (Figura 2) e câmbio vascular diferenciado. O córtex das plantas alagadas apresentou-se mais espesso,

possivelmente em razão do maior diâmetro das células corticais e da maior porcentagem de espaços intercelulares, comparado ao córtex das plantas controle (Tabela 1 e Figura 2).

Embora tenha sido verificada a tendência de ampliar os espaços intercelulares na base de raízes principais de plantas alagadas, o córtex das mesmas apresentou-se mais estreito, possivelmente em razão do menor diâmetro das células corticais (Tabela 1).

**Tabela 2.** Anatomia comparada de raízes secundárias de plantas juvenis de *Lithraea molleoides*, cultivadas em solo drenado (D) e alagado por 35 dias (A). Médias, nas linhas, seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Tukey ( $p > 0,05$ ).

Parâmetro	D	A
Diâmetro de raízes (mm)	0,3a	0,3a
Área das células do córtex ( $\mu\text{m}^2$ )	199,0b	242,0a
Porcentagem de espaços intercelulares do córtex	2,9b	6,9a
Razão cilindro central/córtex	0,7a	0,8a

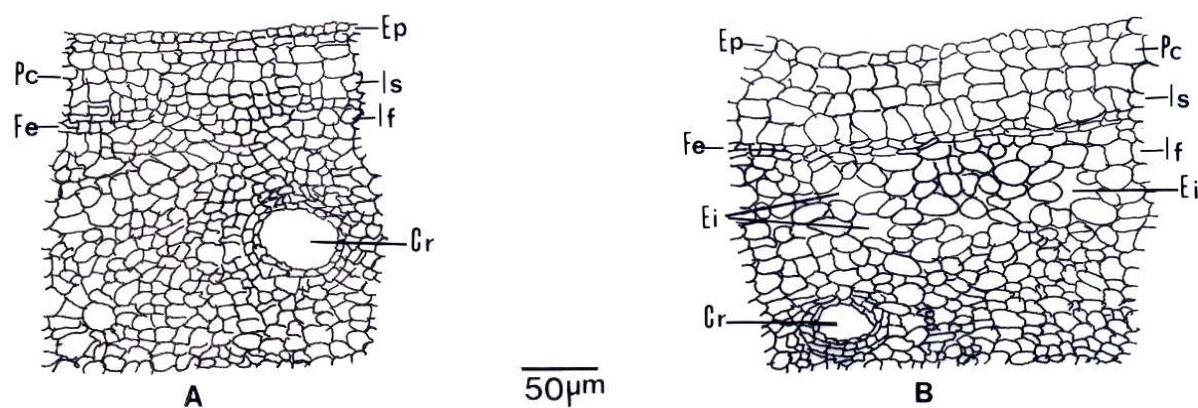


**Figura 1.** Massa seca (g) de caules, folhas, raízes e total de plantas-controle e alagadas de *Lithraea molleoides*, após 35 dias de alagamento. Em cada par de barras, letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo Teste de Tukey ( $p < 0,01$ ).

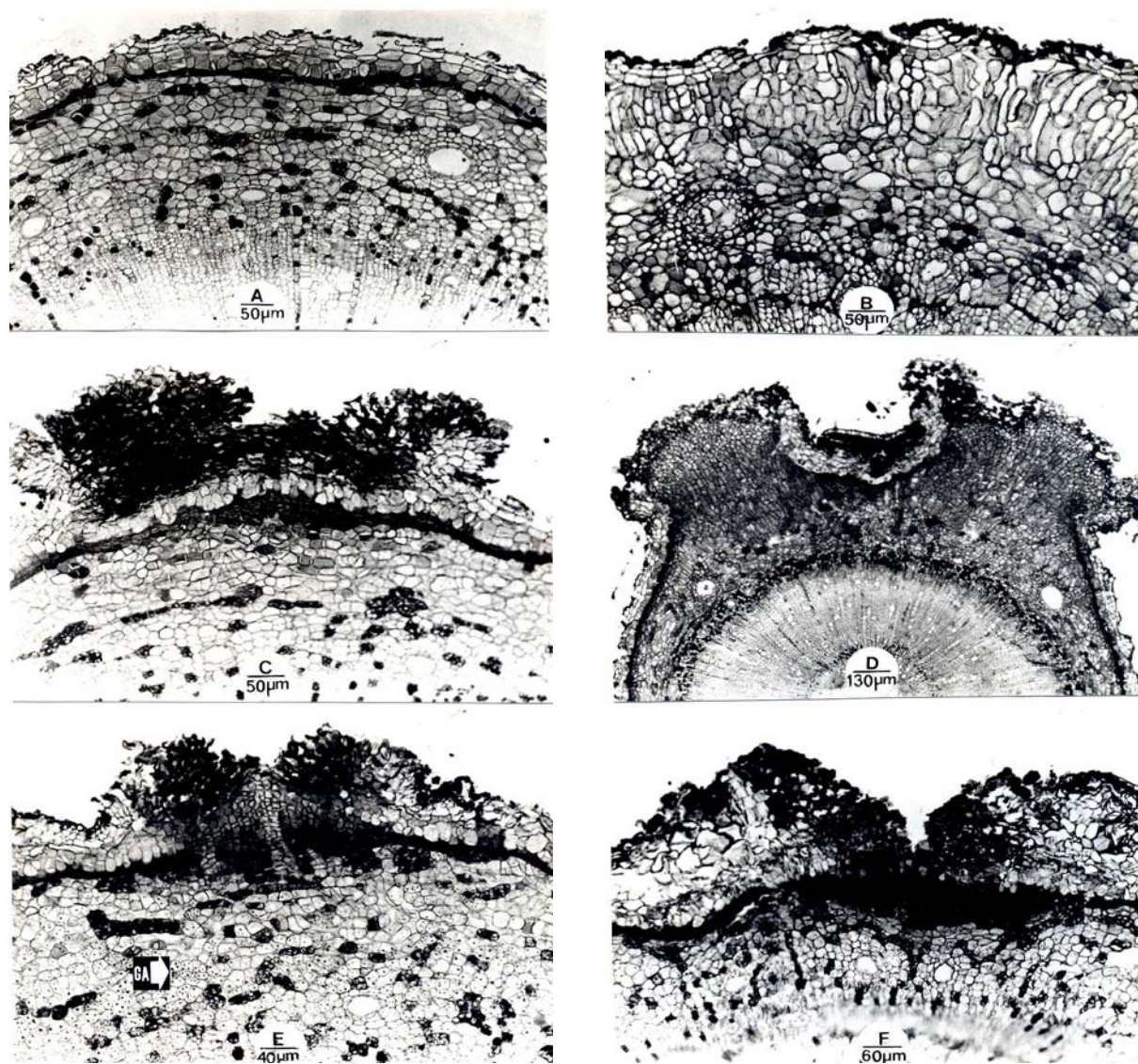
Nas plantas com crescimento secundário mais avançado na base do caule, observou-se, nas plantas alagadas, alongamento radial das células internas ao felogênio (células felodérmicas ou remanescentes do córtex), diferente do alongamento paralelo às do felogênio verificado na mesma região das plantas controle (Figuras 3A e B).

Plantas alagadas de *L. molleoides* apresentaram menor espessura do cilindro central, tanto de raízes quanto de caules, quando comparadas às plantas controle (Tabela 1). A razão cilindro central/córtex foi significativamente menor na base de caules das plantas alagadas de *L. molleoides* comparadas às plantas controle, possivelmente em razão da maior espessura cortical (Tabela 1).

Em geral, os elementos traqueais não apresentaram diferenças visuais no grau de espessamento e lignificação de suas paredes, embora tenham apresentado menor diâmetro nas raízes de plantas alagadas, quando comparado às plantas controle (Tabela 1).



**Figura 2.** Secções transversais da região da base de caules, mostrando a iniciação peridérmica e córtex em plantas-control (A) ou alagadas (B) de *Lithraea molleoides*. Ep- epiderme; Pc- parênquima cortical; Is- iniciais do súber; Fe- felogênio; If- iniciais felodérmicas; Ei- espaços intercelulares; Cr- canais resiníferos.

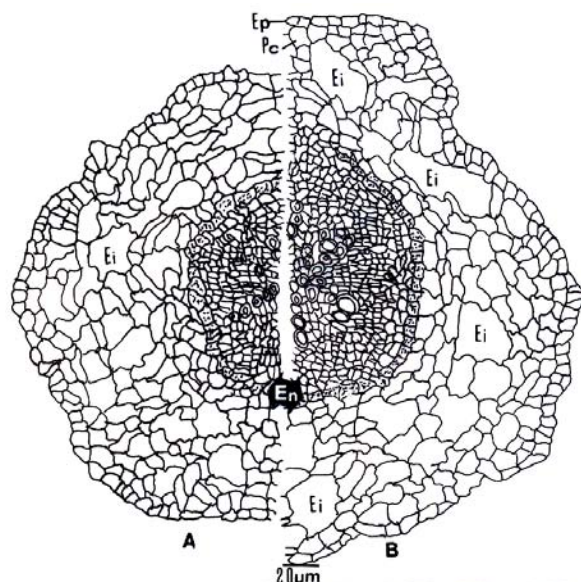


**Figura 3.** Secções transversais de caules (A, B, C, D) e raízes pivotantes (E, F) de plantas-control (A, C, E) ou de plantas alagadas (B, D, F) de *Lithraea molleoides*.

Na base das raízes principais das plantas alagadas, as lenticelas apresentaram menor comprimento. Entretanto, não houve mudança significativa no percentual de cobertura das mesmas na superfície do órgão, visto que não foram verificadas alterações significativas no número e na altura das lenticelas e no número e no diâmetro das células do tecido de enchimento destas estruturas (Tabela 1 e Figura 3E e F). Todavia, na base dos caules, observou-se o aumento do número e da altura das lenticelas, o que promoveu o aumento no percentual de cobertura destas estruturas na superfície do órgão (Tabela 1 e Figura 3C e D). O aumento em altura de lenticelas ocorreu em consequência do incremento do número e do diâmetro das células do tecido de enchimento (Tabela 1).

Observou-se redução no diâmetro dos canais resiníferos na base das raízes principais, o que levou à redução da área ocupada pelos canais (Tabela 1). Para os caules, a redução observada na área dos canais possivelmente foi em razão da redução do número, uma vez que não houve redução significativa do diâmetro dos mesmos (Tabela 1).

As raízes secundárias das plantas de *L. molleoides* apresentaram estrutura primária, com células corticais de paredes sinuosas e variação de tamanho (Figura 4). Nas plantas alagadas, essas células foram maiores (Tabela 2) e o córtex apresentou-se aerênquimatoso (Tabela 2 e Figura 4) em razão do desenvolvimento de muitos espaços intercelulares de origem esquizógena.



**Figura 4.** Secções transversais da base de raízes secundárias de plantas-controle (A) e alagadas por 35 dias (B) de *Lithraea molleoides*. Ep- epiderme; Pc- parênquima cortical; En- endoderme; Ei- espaços intercelulares.

Na base das raízes principais das plantas controle,

verificou-se a ocorrência de grãos de amido, principalmente nas células internas ao felogênio (felodérmicas e corticais remanescentes), diferente das plantas alagadas, onde a presença de grãos de amido não foi notável (Figura 5). Não foram observados grãos de amido em caules e raízes secundárias das plantas nos dois tratamentos.

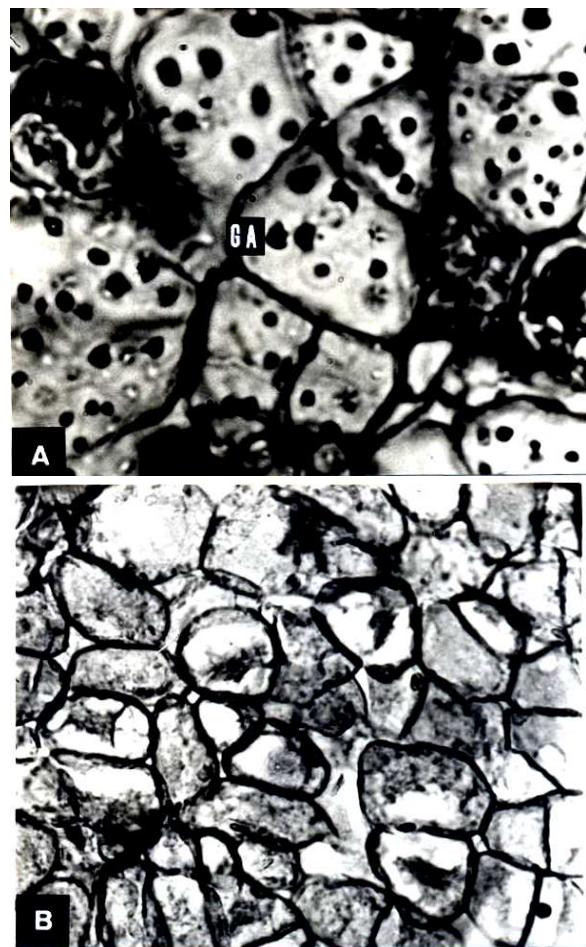
## Discussão

O menor crescimento das plantas alagadas de *L. molleoides* foi semelhante ao constatado em outras espécies arbóreas tropicais, como *Jacaranda puberula* (Pimenta *et al.*, 1996), *Peltophorum dubium* (Medri *et al.*, 1998), *Tabebuia avellanedae* (Davanso-Fabro *et al.*, 1998), *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.*, 2000), *Chrysophyllum gonocarpum* e *Campomanesia xanthocarpa* (Medri *et al.*, 2002). Embora o aumento de massa seca tenha sido relatado para espécies típicas de ambientes alagados, como *Nyssa aquatica* (McKlevin *et al.*, 1995), *Talauma ovata* (Lobo e Joly, 1995) e *Sesbania virgata* (Davanso-Fabro *et al.*, 1998), a redução de crescimento de *L. molleoides* não deve ser entendida como intolerância ao alagamento, pois redução de crescimento também foi observada em outras espécies típicas de ambientes alagados, como *Sebastiania commersoniana* (Kolb *et al.*, 1998).

Para muitas espécies, a redução da massa seca correlaciona-se com a morte e/ou com a inibição do crescimento de raízes em resposta à deficiência de oxigênio no solo (Pezeshki e Delaune, 1990; Singh *et al.*, 1991; Kludze *et al.*, 1994; Kolb *et al.*, 1998; Medri *et al.*, 1998). Segundo Collin-Belgrand *et al.* (1991) e Crawford (1992), as raízes são muito sensíveis a hipoxia e a sobrevivência de espécies tolerantes a ambientes pouco arejados depende da produção de novas raízes. Em *Lithraea molleoides*, não ocorreu redução significativa da massa desses órgãos, indicando que a espécie suportou o período de baixa tensão de oxigênio no substrato.

A formação de raízes superficiais (adventícias e diageotrópicas) é citada como típico de espécies tolerantes à hipoxia (Armstrong *et al.*, 1994). Entretanto, em *L. molleoides*, assim como *Peltophorum dubium* (Medri *et al.*, 1998), *Chorisia speciosa* (Bianchini *et al.*, 2000) e *Campomanesia xanthocarpa* (Medri *et al.*, 2002), a regeneração de raízes superficiais foi nula ou desprezível em plantas alagadas, embora as espécies tenham suportado o período de alagamento. Por outro lado, Santiago e Paoli (2003), descreveram o surgimento desta estrutura em *P. dubium* e *Adelia membranifolia* sob condição semelhante. Ainda, de acordo com Povh *et al.* (2005), foi observada a formação de raízes adventícias em plantas de *Chorisia speciosa* submetidas

a 30 dias de alagamento.



**Figura 5.** Fotomicrografia apresentando pormenores do parênquima cortical na base de raízes principais de plantas-controle (A) e alagadas por 35 dias (B) de *Lithraea molleoides*. GA-grãos de amido.

O aumento de espaços intercelulares, como constatado em plantas alagadas de *L. molleoides*, também foi verificado em *Jacaranda puberula* (Pimenta et al., 1996), *Sebastiania commersoniana* (Kolb et al., 1998) e *Sesbania virgata* (Davanzo-Fabro et al., 1998). Essa alteração pode incrementar a difusão e o transporte de gases entre o ambiente externo e a planta (Drew et al., 1985; Armstrong et al., 1994), o que seria fundamental para a manutenção do metabolismo aeróbio. Para Armstrong (1979), espaços intercelulares corticais, de qualquer natureza, são importantes em plantas sob hipoxia, porque fazem um *continuum* entre caules e raízes, o que mantém a aeração e o fornecimento de  $O_2$  às raízes.

O alagamento estimulou a formação de lenticelas hipertrofiadas em *L. molleoides*, o que pode ter grande importância na tolerância à hipoxia (Medri

et al., 2002). 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).

Mauseth (1988) afirma que endodermes com estrias de Caspary, em caules de plantas submersas, isolam o aerênquima cortical do tecido vascular, evitando a inundação das câmaras de ar pela água do xilema. Para Sorrell e Dromgoole (1988 e 1989) e Sorrel (1991), tecidos aerênquimatosos amplos e endodermes bem desenvolvidas são considerados essenciais para estocagem de oxigênio e sua distribuição para os tecidos, sustentando a demanda da respiração aeróbia em condições hipóxicas. Em *L. molleoides*, a endoderme das raízes secundárias pode auxiliar no processo de difusão do oxigênio para o ápice das raízes, reduzindo a morte das mesmas.

O menor diâmetro dos elementos de vasos das raízes principais de plantas alagadas de *L. molleoides*, podem evitar a embolia e garantir o fluxo de água, tendo em vista que o alagamento pode reduzir a absorção de água pela planta (Coutts, 1981). Kolb et al. (1998) verificaram que plantas alagadas de *Sebastiania commersoniana* apresentaram elementos de vasos mais estreitos que as plantas controle, em contraste ao observado em *Sesbania virgata* (Davanzo-Fabro et al., 1998).

Kolb et al. (1998) verificaram redução de grãos de amido em plantas alagadas de *Sebastiania commersoniana* e relacionaram a demanda de carbono às alterações morfoanatômicas. Possivelmente, este foi o caso de *L. molleoides*. Entretanto, em *Campomanesia xanthocarpa* foi observado maior teor de amido no córtex de caules de plantas alagadas que apresentaram declínio respiratório das raízes, com redução de aproximadamente 50% da taxa de absorção de oxigênio (Pimenta, 1998). O autor sugeriu que a redução respiratória poderia contribuir para a sobrevivência sob hipoxia, promovendo a economia de carboidratos e a redução na produção de produtos tóxicos, como o etanol e o ácido lático.

## Conclusão

Plantas jovens de *L. molleoides* sobreviveram um período de 35 dias de alagamento do substrato. Durante esse período, as plantas apresentaram menor acúmulo de massa seca, redução no tamanho de algumas células (elementos de vasos do caule), menor investimento em estruturas secretoras e redução no teor de amido. Como os níveis energéticos geralmente diminuem em plantas alagadas (Davies et al., 1987; Kolb et al.,

2002), pode-se sugerir que a espécie reduziu a alocação de recursos para crescimento e investiu em alterações morfológicas, como lenticelas hipetrofiadas e aumento dos espaços intercelulares, a fim de manter a respiração aeróbia e possibilitar a sobrevivência durante o período de estresse. A ocorrência natural dessa espécie em solos encharcados de áreas ciliares, provavelmente tenha relação e pode ser compreendida com base nesta plasticidade. Como já foi verificado para outras espécies arbóreas, em *L. molleoides*, a variação morfoanatômica não deve ser o único caráter que contribui para a adaptação a ambientes pouco oxigenados, mas deve ter relação com outras variáveis, como as de natureza bioquímica, metabólica, fisiológica e gênica.

## Referências

- ARMSTRONG, W. Aeration in higher plants. *Adv. Bot. Res.*, Amsterdam, v. 7, p. 225-332, 1979.
- ARMSTRONG, W. *et al.* Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.*, Amsterdam, v. 43, n. 4, p. 307-358, 1994.
- BIANCHINI, E. *et al.* Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. submitted to flooding. *Interciencia*, Caracas, v. 25, n. 9, p. 436-441, 2000.
- BIANCHINI, E. *et al.* Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semi-deciduous forest. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, Curitiba, v. 44, n. 3, p. 269-276, 2001.
- COLLIN-BELGRAND, M. *et al.* Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition. *Ann. Sci. For.*, Champenoux, v. 48, p. 193-204, 1991.
- COUTTS, M.P. Effect of waterlogging on dormant sitka spruce seedlings. *Ann. Bot.*, Oxford, v. 47, p. 747-753, 1981.
- CRAWFORD, R.M.M. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Adv. Ecol. Res.*, New York, v. 23, p. 93-185, 1992.
- DAVANSO-FABRO, V.M. *et al.* Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). *Braz. Arch. Biol. Technol.*, Curitiba, v. 41, n. 4, p. 475-482, 1998.
- DAVIES, D.D. *et al.* The effects of anoxia on the ultrastructure of pea roots. In: CRAWFORD, R.M.M. (Ed.). *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Oxford: Blackwell, 1987. p. 265-277.
- DREW, M.C. *et al.* Higher adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of *Zea mays* in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport. *Planta*, New York, v. 165, p. 51-58, 1985.
- JOHANSEN, D.A. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill, 1940.
- KLUDZE, H.K. *et al.* Evaluation of root oxygenation and growth in baldcypress in response to short-term soil hypoxia. *Can. J. For. Res.*, Vancouver, v. 24, p. 804-809, 1994.
- KOLB, R.M. *et al.* Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith e Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Rev. Bras. Bot.*, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 305-312, 1998.
- KOLB, R.M. *et al.* Parameters affecting the early seedling development of four neotropical trees under oxygen deprivation stress. *Ann. Bot. Oxford*, v. 89, p. 551-558, 2002.
- 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: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. 3. ed. Nova Odessa: Plantarum, 2000.
- LUQUE, R. *et al.* 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 Bot. Brasil.*, São Paulo, v. 10, p. 199-212, 1996.
- MAUSETH, J.D. *Plant anatomy*. California: Benjamin/Cummings, 1988.
- McKLEVIN, M.R. *et al.* Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. *Tree Physiol.*, Victoria, v. 15, p. 753-758, 1995.
- MEDRI, M.E. *Anatomia comparada e correlações anatomo-fisiológicas de seis clones de Hevea spp.* 1980. Tese (Doutorado em Botânica) - Fundação Universidade do Amazonas e Instituto de Pesquisa da Amazônia, Manaus, 1980.
- MEDRI, M.E. *et al.* Aspectos morfo-anatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e à aplicação de etrel. *Rev. Bras. Bot.*, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 261-267, 1998.
- MEDRI, M.E. *et al.* Estudos sobre tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: MEDRI, M.E. *et al.* (Ed.). *A bacia do rio Tibagi*. Londrina: edição dos Editores, 2002. cap. 10, p. 133-172.
- PEZESHKI, S.R.; DELAUNE, R.D. Influence of sediment oxidation-reduction potencial on root elongation in *Spartina patens*. *Acta Oecol.*, Paris, v. 11, p. 377-383, 1990.
- PIMENTA, J.A. *et al.* Aspecto da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. *Rev. Brasil. Bot.*, São Paulo, v. 19, n. 2, p. 215-220, 1996.
- PIMENTA, J.A. *Estudos populacionais de Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. 1998. Tese (Doutorado em Ecologia)-Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.
- 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*. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ, Oecologia Brasiliensis Series, 1998. v. IV, cap. 8, p. 157-176.
- POVH, J.A. *et al.* Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. *Acta Sci. Biol. Sci.*, Maringá, v. 27, n. 3, p. 195-202, 2005.

- RINNE, P. Effects of various stress treatments on growth and ethylene evolution in seedlings and sprouts of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. *Scand. J. For. Res.*, Uppsala, v. 5, p. 155-167, 1990.
- RODRIGUES, R.R. Uma discussão nomenclatural das formações ciliares. In: RODRIGUES, R.R.; LEITÃO FILHO, H.F. (Ed.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo: Edusp, 2000. cap. 6.1, p. 91-99.
- SANTIAGO, E.F.; PAOLI, A.A.S. O aumento em superfície em *Adelia membranifolia* (Müll. Arg.) Pax e K. Hoffm. e *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. em resposta ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do solo. *Rev. Brasil. Bot.*, São Paulo, v. 14, p. 97-101, 2003.
- SINGH, B.P. et al. Flooding reduces gas exchange and growth in snap bean. *HortScience*, Alexandria, v. 26, n. 4, p. 372-373, 1991.
- SORREL, B.K.; DROMGOOLE, F.I. Oxygen transport in the submerged freshwater macrophyte *Egeria densa* Planch. II - role of lacunar gas pressures. *Aquatic Bot.*, Gainesville, v. 31, p. 93-106, 1988.
- SORREL, B.K.; DROMGOOLE, F.I. Oxygen diffusion and dark respiration in aquatic macrophytes. *Plant, Cell Environ.*, Logan, v. 12, p. 293-299, 1989.
- SORREL, B.K. Transient pressure gradient in the lacunar system of the submerged *Egeria densa* Planch. *Aquat Bot.*, Gainesville, v. 39, p. 99-108, 1991.

Received on May 30, 2006.

Accepted on April 24, 2007.