



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**Anatomia dos órgãos vegetativos de *Genipa americana* L. e *Guazuma ulmifolia* Lam. ocorrentes em áreas alagáveis da Amazônia e em solos bem drenados do Cerrado**

Hérica Ribeiro de Almeida Pires



Brasília, 12 de março de 2020



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**Anatomia dos órgãos vegetativos de *Genipa americana* L. e *Guazuma ulmifolia* Lam. ocorrentes em áreas alagáveis da Amazônia e em solos bem drenados do Cerrado**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Botânica.

Doutoranda: Hérica Ribeiro De Almeida Pires

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Dalva Graciano-Ribeiro, PhD.

Brasília, 12 de março de 2020

Hérica Ribeiro de Almeida Pires

**Anatomia dos órgãos vegetativos de *Genipa americana* L. e *Guazuma ulmifolia* Lam., ocorrentes em áreas alagáveis da Amazônia e em solos bem drenados do Cerrado**

Resultados produzidos junto ao Programa de Pós Graduação em Botânica da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Botânica.

Banca examinadora:

---

Dalva Graciano Ribeiro PhD  
Universidade Federal de Goiás – UFG  
Departamento de Botânica, UnB  
(Orientadora, Presidente da Banca Examinadora)

---

Christopher William Fagg  
Departamento de Botânica, UnB  
(Membro Banca Examinadora)

---

Julia Sonsin Oliveira  
PPG Botânica, UnB  
(Membro externo da Banca Examinadora)

---

Marcelo Brilhante de Medeiros  
Embrapa  
(Membro externo da Banca Examinadora)

---

Aline Lopes  
PPG Ecologia - UnB  
(Membro suplente da Banca Examinadora)

**Dedico**

Àqueles que acreditam na capacidade do outro.

## **Agradecimentos**

*Porque o sucesso não se alcança sozinho...*

À Deus, por ter me permitido chegar até aqui. Não fosse pela Vossa graça, não teria conseguido.

À professora Dalva Graciano pela orientação dada nesses quatros anos de Doutorado e por todo tempo dispensado no processo de construção da tese.

Aos meus pais, que mesmo a quilômetros de distância se fizeram presentes durante esse longo processo da minha vida.

À minha querida filha Helena que desde o seu nascimento lida com a minha ausência. Obrigada por mesmo inconsciente colaborar com esse meu processo. Não fosse por você, talvez não tivesse chegado até aqui.

Obrigada especial às minhas irmãs Magda, Tatinha e Cátia que estiveram presente sempre, me incentivando durante os momentos mais difíceis. As palavras de vocês foram essenciais para que eu pudesse me fortalecer.

À Uender que durante todo o doutorado me apoiou nos cuidados com Helena. Não fosse o seu apoio, não teria sido possível nem começar esse processo. Serei grata sempre.

Aos meus cunhados, Samuel, Jacó e Evandro pela presença constante nesse tempo.

À grande amiga que ganhei durante o processo, Lorena Lana, que me acolheu em sua casa, que foi generosa comigo todas as vezes que precisei de auxílio na revisão de textos, que pude partilhar minhas alegrias e também as minhas dores. Você estará sempre no meu coração Lorena!

Aos colegas de caminhada, especialmente André Pinedo e José Geraldo Felipe que não mediram esforços em momento algum para me ajudarem a dar todos os passos. Vocês foram mais que colegas, são amigos! Estiveram comigo desde o primeiro momento até o último, me incentivando, me ajudando a ficar de cabeça erguida e me mostrando que era possível seguir em frente sempre. Obrigada por me permitir fazer parte da vida de vocês e muito obrigada por fazerem parte da minha vida.

Aos professores Cristiane Ferreira e Augusto Franco pelas sugestões dadas ao longo desses anos e principalmente por me socorrer nas horas em que mais precisei. Cris, você é um espelho pra mim.

À querida professora Julia Sonsin que desde o começo esteve presente. Seja no laboratório, nos estágios ou ensinando com paciência protocolos básicos. Obrigada por tanto tempo dispensado a mim e a realização desse projeto de vida. Você é um ser de luz.

À Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida durante a execução da tese.

À todos vocês,  
muito obrigada!

## Resumo

Amazônia e Cerrado são os maiores biomas brasileiros e possuem regimes hídricos contrastantes. Na Amazônia chamam atenção as florestas alagáveis periodicamente, enquanto no Cerrado há uma sazonalidade hídrica marcada por seis meses de seca (solos bem drenados), sendo que estes estresses ambientais requerem das plantas mecanismos adaptativos que assegurem sua sobrevivência. Embora as diferenças nos regimes hídricos sejam marcantes, existem espécies como *Genipa americana* L. (Jenipapo) e *Guazuma ulmifolia* Lam. (Mutamba) que colonizam ambos os ecossistemas. Este estudo teve como objetivo descrever, avaliar e comparar a anatomia dos órgãos vegetativos de plantas jovens das duas espécies, cujas populações ocorrem em áreas alagáveis da Amazônia e em solos bem drenados do Cerrado, bem como as suas respostas anatômicas quando submetidas ao alagamento parcial e total. Plantas com uma média de 90 dias de germinadas foram submetidas aos tratamentos: controle (irrigadas diariamente), alagamento parcial (2cm de água acima do substrato) e alagamento total (submersão) por um período de 30 dias. Foram utilizadas 60 plantas de cada espécie e origem, sendo 20 por tratamento. Após o período de experimento de alagamento, foram coletados cinco espécimes por tratamento para análises anatômicas. As amostras foram utilizadas para análises qualitativas e quantitativas, e os resultados obtidos submetidos a análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey com 5% de significância. Em *G. americana* os resultados mostraram que a maior parte dos caracteres anatômicos observados na raiz e no caule são semelhantes entre as origens, bem como suas respostas ao alagamento. Porém, diferem em caracteres que afetam a condutividade hídrica como, no diâmetro, densidade e agrupamento de vasos no caule. Além de diferenças nos diâmetros (córtex e cilindro central) da raiz, que se apresentaram maiores nas plantas do Cerrado. Os atributos morfoanatômicos que garantem a alta tolerância da espécie ao alagamento são presença de: pelos absorventes, exoderme, aerênquimas e lenticelas hipertrofiadas, reserva de amido e redução de tecidos visando economia de energia durante o período alagado. Parte destas características mitigam tanto o efeito negativo causado pela restrição hídrica, quanto pelo alagamento. Nas folhas as diferenças mais relevantes entre a origem das plantas foram no aumento da espessura do parênquima esponjoso e do mesofilo como um todo e no tamanho dos estômatos nas plantas do Cerrado e a diminuição da nervura central nas plantas do Cerrado, quando comparadas às da Amazônia. Considerando os diferentes níveis de alagamento ocorreram alterações na espessura do mesofilo, da lâmina foliar, dos parênquimas, da epiderme abaxial, na densidade estomática, no tamanho dos estômatos e da nervura central. Nas plantas da Amazônia estas alterações foram mais expressivas nas plantas submetidas ao alagamento parcial, enquanto nas plantas do Cerrado ambos os níveis de alagamento desencadearam tais alterações. Em *Guazuma ulmifolia* as diferenças mais relevantes foram observadas entre as plantas do Cerrado que possuem fibras de paredes celulares

mais espessas, maior densidade e diâmetro de vasos e largura de raio no caule, além de estruturas secretoras mais evidentes no córtex em relação às da Amazônia. O alagamento parcial induziu no caule independentemente da origem a formação de lenticelas e raízes adventícias, além de aerênquima secundário nas plantas do Cerrado. Na raiz, o alagamento (parcial e total) afetou o diâmetro total da raiz, do cilindro central e do córtex; e em ambos os ambientes foram observados aerênquima do tipo constitutivo. O órgão mais afetado foi o caule, sendo que nas plantas submetidas ao alagamento total foram mais evidentes. Sugere-se portanto que as pressões ambientais a que as populações destas espécies estão submetidas em seus ecossistemas de origem quanto o estresse causado pelos diferentes níveis de alagamento modulam as respostas anatômicas. Os resultados obtidos neste estudo contribuem com banco de dados científicos da tolerância de plantas ao alagamento, bem como poderá subsidiar projetos de recuperação de áreas degradadas.

**Palavras-chaves:** Amazônia, Cerrado, anatomia de órgãos vegetativos, alagamento

## ÍNDICE DE FIGURAS

### Material e Métodos geral

**Figura 1.** Planta adulta de *Genipa americana* (A) e *Guazuma ulmifolia* (B) em ambiente natural e plantas jovens (C e D) em casa de vegetação, respectivamente.....5

**Figura 2.** Distribuição de *Genipa americana* (A) e *Guazuma ulmifolia* (B) no Brasil. ....6

**Figura 3.** Locais de coleta das populações de *G. americana* e *G. ulmifolia* em planícies alagáveis da Amazônia (Canal do Xiborena e Ilha da Marchantaria) e em solos bem drenados do Cerrado no Planalto Central (Comunidade Padre Bernardo - GO e Brasília-DF) .....7

### Capítulo I

**Figura 1.** Morfologia de *Guazuma umifolia* Lam. da Amazônia (A) e do Cerrado (B) após 30 dias de experimento. C e D. Raiz das plantas da Amazônia (C) e do Cerrado (D). C – controle; AP – alagamento parcial e AT – alagamento total.....18

**Figura 2.** Visão geral da raiz em crescimento primário de *Guazuma ulmifolia* Lam. proveniente da Amazônia e submetida ao alagamento total.....19

**Figura 3.** Secção transversal da raiz em crescimento primário de *Guazuma ulmifolia* Lam. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; AR – Aerênquima; CF – Compostos fenólicos. Barra: 100 µm .....20

**Figura 4.** Detalhe da epiderme com pelos radiculares em *Guazuma ulmifolia* Lam. A. pelos unicelulares, longos; bicelular (seta); B. pelos longos, bicelulares; C. pelos curtos e unicelular; Barra - 50 µm .....21

**Figura 5.** A. Detalhe do aerênquima lisígeno (AL) desenvolvido na raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. em APCe. B. Formação de raízes laterais (RL) a partir do periciclo em APAm. C. Detalhe do espessamento da endoderme (seta) e periciclo em divisão (\*); Barras A e B: 50 µm; C: 20 µm.....21

**Figura 6.** Cilindro central da raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. evidenciando a variação no número de arcos entre as plantas da Amazônia (A, B e C) e do Cerrado (D, E e F). E e F. Deposição de compostos fenólicos na endoderme (seta). A e D. Controle; B e E. Alagamento parcial e C e F. Alagamento total; Barra: 50 µm.....22

- Figura 7.** Visão geral do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. em secção transversal procedentes da Amazônia e submetidas ao alagamento total. Evidenciando destacamento epidérmico.....23
- Figura 8.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. A. Detalhe dos tricomas estrelados (TE) e tricomas glandulares (TG) em plantas da Amazônia submetidas ao alagamento parcial; B e C. Detalhe de lenticelas hipertrofiadas (LH), formadas nas plantas submetidas ao alagamento parcial da Amazônia (B) e do Cerrado (C). Barra A: 100 µm; B e C: 200 µm.....23
- Figura 9.** A e B. Detalhe das fissuras caulinares e desenvolvimento inicial do aerênquima secundário (AS) em *Guazuma ulmifolia* Lam. do Cerrado submetidas ao alagamento parcial; C e D. Detalhe da morfologia externa e início da formação de raízes adventícias (RA) as plantas da Amazônia submetidas ao alagamento parcial. Barra B: 100 µm; D: 200 µm.....24
- Figura 10.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. Amazônia (A, C e E) e do Cerrado (B, D e F); A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; B, D e F. Detalhe do formato oval das cavidades secretoras no raio dilatado, dispostas regularmente nas plantas CCe, APCe e ATCe, respectivamente; CS – cavidades secretora. Barra: 500 µm.....25
- Figura 11.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; B, D e F. D e F. Detalhe do arranjo desordenado resultante da divisão das células tanto anticlinal, quanto periclinal, do parênquima cortical e do raio dilatado (\*). CF – Compostos fenólicos Barra: 200 µm .....26
- Figura 12.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam., com origem da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F), evidenciando o parênquima radial no xilema secundário (seta); D. Detalhe da espessura da parede das fibras (\*). Parênquima axial difuso a difuso em agredados. Barra A: 200 µm; B, C, D, E e F: 100 µm.....27
- Figura 13.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam., da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F). A e D. Detalhe da região medular (M) das plantas controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; B e E. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; A e D. Canal secretor (CS); compostos fenólicos (seta); amido (\*). Barra: 100 µm.....29

## Capítulo II

- Figura 1.** Locais de coleta das populações de *Genipa americana* em planícies alagáveis da Amazônia (Canal do Xiborena e Ilha da Marchantaria) e em solos bem drenados do Cerrado no Planalto Central (Comunidade Padre Bernardo - GO e Brasília-DF) .....54
- Figura 2.** Morfologia de *Genipa americana* L. da Amazônia (A) após 30 dias de experimento. B e C. Raiz das plantas da Amazônia (B) e do Cerrado (C). C – controle; AP – alagamento parcial e AT – alagamento total. ....55
- Figura 3.** Visão geral do caule de *Genipa americana* L. em secção transversal procedentes do Cerrado - Controle.....57
- Figura 4.** Detalhe da epiderme com os tipos de pelos radiculares em *Genipa americana* L. A e E. pelos unicelulares, longos e com parede celular delgada; B. pelos curtos, unicelulares com base alargada, C. pelos longos e bicelular; D-F. pelos curtos e pelos longos com base alargada. G. Detalhe do desenvolvimento de aerênquima lisígeno (AL) e esquizógeno (AE); Parede periclinal externa da epiderme mais espessa (seta) e exoderme (Ex) nas plantas APAm. H. Estrias de Caspary e endoderme em divisão nas plantas APAm (\*). I. Formato cúbico dos espaços intercelulares. Barras A, B, C, D, E, F, G e I - 50 µm; H: 20 µm.....58
- Figura 5.** Cilindro central da raiz de *Genipa americana* L., evidenciando a variação no número de arcos de metaxilema entre as plantas da Amazônia (A, B e C) e do Cerrado (D, E e F). A e D. Controle; B e E. Alagamento parcial e C e F. Alagamento total. Barra - 50 µm.....59
- Figura 6.** Visão geral do caule de *Genipa americana* L. em secção transversal procedentes do Cerrado e submetido ao alagamento parcial. Destaque para as características gerais da espécie.....60
- Figura 7.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L. Amazônia (A, C e E) e do Cerrado (B, D e F); A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; B. Destacamento epidérmico evidente. F. Maior evidência de lenticelas nas plantas ATCe. Barra: 500 µm.....61
- Figura 8.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L., evidenciando lenticelas (\*) em todos tratamentos, independente da origem. A. B e C. Controle, alagamento parcial e alagamento total da Amazônia, respectivamente. D, E e F. Controle, alagamento parcial e alagamento total do Cerrado, respectivamente. Barras A, B, D e E: 200 µm; C e F: 100 µm.....62
- Figura 9.** Secções transversais do caule de *Genipa americana* L. A. Detalhe das fibras no floema primário (seta) e canais secretores (CS); B. Detalhe da bainha amilífera (seta curta). C. Detalhe de drusa de oxalato de cálcio (seta) e grãos de amido (GA) nas células do parênquima cortical. D. E. e F. – Detalhe do teste histoquímico realizado para confirmar a composição química das drusas em

plantas CCe (seta). G. Detalhe dos aerênquimas presentes no córtex das plantas ATCe. H. Células em divisão anticlinal (seta vermelha) e espaços intercelulares no córtex (seta curta). Barras A, C e G: 500 µm; B e H: 200 µm; C, D, E e F: 50 µm. ....63

**Figura 10.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L. com origem da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F), evidenciando a região do xilema secundário (seta longa); Detalhe dos vasos geminados (seta curta). Barra: 100 µm .....64

**Figura 11.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L. da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F). A e D. Controle. B e E. Alagamento parcial. C e F. Alagamento total. Detalhe dos grãos de amido nas células da medula (seta). M – Medula; XP – Xilema Primário. Barra: 100 µm.....65

### Capítulo III

**Figura 1.** Visão geral da lâmina foliar de *Genipa americana* L. em secção transversal. Barra: 50 µm.....91

**Figura 2.** Secções transversais da lâmina foliar de *Genipa americana* L. evidenciando os feixes vasculares. Mesofilo dorsiventral em todos os tratamentos. A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total da Amazônia e do Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm.....93

**Figura 3.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L. Visão geral das plantas Amazônia (A, C e E) e do Cerrado (B, D e F); A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm. ....94

**Figura 4.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L. evidenciando o desenvolvimento da face adaxial e do colênquima angular. A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. A C e E Barra: 100 µm; B D e F Barra: 50 µm.....95

**Figura 5.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L. evidenciando o desenvolvimento do sistema vascular, com arco interrompido nas plantas ATCe. A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm. ....97

**Figura 6.** A. Tricoma tector (Tt) na face abaxial em vista paradérmica; B. Estômato geminado (EG); C. tricoma tector (Tt) na face abaxial em vista transversal; D. feixe vascular secundário (FVS); E.

Laticíferos (seta); F. Células epidérmicas alongadas sobre nervura de maior porte. Barra A, B, D e E – 50µm; C - 200 µm; F - 100 µm. ....98

**Figura 7.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L, evidenciando o parênquima medular com grãos de amido apenas nos tratamentos CAm e APAm (A e C). A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e do Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm. ....99

**Figura 8.** Secções paradérmicas da folha de *Genipa americana* L. evidenciando as células com contornos irregulares na face adaxial (a direita) e os estômatos na abaxial (a esquerda). A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm. ....101

## ÍNDICE DE TABELAS

### Capítulo I

**Tabela 1.** Caracteres qualitativos e quantitativos (valores médios  $\pm$ desvio padrão) anatômicos avaliados na raiz e no caule de plantas jovens de *Guazuma ulmifolia* Lam. com origem da Amazônia e do Cerrado, submetidas a diferentes tratamentos de alagamento (Controle, Alagamento Parcial e Alagamento Total) por 30 dias. Letras maiúsculas representam diferenças entre origem e letras minúsculas, representam diferenças entre os tratamentos. Médias seguidas por letras iguais, não diferem pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).....30

### Capítulo II

**Tabela 1.** Caracteres qualitativos e quantitativos (valores médios  $\pm$ desvio padrão) anatômicos avaliados na raiz e no caule de plantas jovens de *Genipa americana* L. procedentes da Amazônia e do Cerrado, submetidas a diferentes tratamentos de alagamento (Controle, Alagamento Parcial e Alagamento Total) por 30 dias. Letras maiúsculas representam diferenças entre a origem das plantas e letras minúsculas, representam diferenças entre os tratamentos. Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). ....65

**Tabela 2.** Resumo dos resultados publicados sobre as respostas morfoanatômicas de plantas submetidas ao alagamento. ....66

### Capítulo III

**Tabela 1.** Caracteres qualitativos e quantitativos (valores médios  $\pm$ desvio padrão) anatômicos avaliados da folha de plantas jovens de *Genipa americana* L. procedentes da Amazônia e do Cerrado, submetidas a diferentes tratamentos de alagamento (Controle, Alagamento Parcial e Alagamento Total) por 30 dias. Letras maiúsculas representam diferenças entre a origem das plantas e letras minúsculas, representam diferenças entre os tratamentos. Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Tukey ( $p \leq 0.05$ ). .....102

## ANEXOS

### Capítulo I

**Anexo 1.** Secção transversal da raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. evidenciando espaços intercelulares (aerênquimas (seta). A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente, E e F. Alagamento total da Amazônia e do Cerrado, respectivamente. Barra: 100  $\mu$ m .....43

**Anexo 2.** Secção transversal da raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. coradas com lugol. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente, E e F. Alagamento total da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; Não foram evidenciados grãos de amido. AR – Aerênquima. Barra: 100  $\mu$ m.....44

**Anexo 3.** Detalhe da zona cambial de *Guazuma ulmifolia* Lam. A, C e E. plantas da Amazônia (CAm, APAm e ATAm, respectivamente) e B, D e F, plantas do Cerrado (CCe, APCe e ATCe, respectivamente). ZC – Zona cambial. Barras A e F: 50  $\mu$ m; B, C, D e E: 100  $\mu$ m.....45

**Anexo 4.** Visão geral do xilema secundário do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. A, C e E. Menor densidade de vasos nas plantas com origem da Amazônia, em relação as plantas do Cerrado (B, D e F). A, C e E. Vasos com padrão inespecífico; B, D e F. Tendência dos vasos a um arranjo radial; (A e B – controle, C e D Alagamento parcial e E e F Alagamento total); Barra: 100 -  $\mu$ m.....46

**Anexo 5.** Secção longitudinal tangencial de *Guazuma ulmifolia* evidenciando raios unisseriados (seta maior), bisseriados (\*) e multisseriados (seta menor). Barra: 100 -  $\mu$ m .....47

### Capítulo II

**Anexo 1.** Secção transversal da raiz em crescimento primário de *Genipa americana* L. evidenciando aerênquimas. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D.

Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; Barra: 100  $\mu\text{m}$ .....80

**Anexo 2.** A, C e E. Secção transversal da raiz de *G. americana* oriundas da Amazônia (CAm, APAm e ATAm, respectivamente) e B, D e F. do Cerrado (CCe, APCe, ATCe, respectivamente). Detalhe do teste histoquímico evidenciando maior quantidade de grãos de amido na raiz das plantas APAm, APCe e ATAm, tanto no córtex, quanto no cilindro vascular (seta). Barras A, C, D, E e F: - 50  $\mu\text{m}$ ; B: 100  $\mu\text{m}$ .....81

**Anexo 3.** Secção transversal da raiz de *Genipa americana* L. do Cerrado submetida a alagamento parcial, evidenciando a presença de fungos *Phytophthora infestans* (Seta). Barra - 20  $\mu\text{m}$ .....82

**Anexo 4.** Detalhe da zona cambial (ZC) de *Genipa americana*. A, C e E. plantas oriundas da Amazônia (CAm, APAm e ATAm, respectivamente) e B, D e F, plantas oriundas do Cerrado (CCe, APCe e ATCe, respectivamente). Barra B: 100  $\mu\text{m}$ ; A, C, D, E e F: 50  $\mu\text{m}$ .....83

**Anexo 5.** Secção longitudinal tangencial de *Genipa americana* L. Evidenciando raios unisseriados (seta maior) e bisseriados (seta menor). 100 –  $\mu\text{m}$ .....84

### **Capítulo III**

**Anexo 1.** Secções transversais da lâmina foliar de *Genipa americana* L.. E e F. células epidérmicas com parede periclinal externa ligeiramente convexas. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 50  $\mu\text{m}$ . .....113

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. OBJETIVO GERAL .....	2
3. REVISÃO DE LITERATURA .....	2
4. MATERIAL E MÉTODO GERAL .....	4
4.1 Espécies estudadas .....	4
4.2 Áreas de estudo e coleta de frutos para a obtenção de sementes .....	6
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	8
CAPÍTULO I - Anatomia da raiz e do caule de <i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. (Malvaceae) ocorrente em áreas alagáveis da Amazônia e em áreas bem drenadas do Cerrado submetidas ao alagamento	
1. INTRODUÇÃO .....	15
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	16
3. RESULTADOS .....	18
3.1 Características gerais da raiz.....	18
3.2 Características gerais do caule.....	22
4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES .....	32
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	37
CAPÍTULO II - Aspectos anatômicos da raiz e do caule de <i>Genipa americana</i> L. (Rubiaceae) da Amazônia e do Cerrado em resposta ao alagamento parcial e total.....	
1. Introdução .....	52
2. Material e Métodos .....	53
2.1. Áreas de estudo e coleta de frutos para a obtenção de sementes.....	52
3. Resultados .....	56
3.1. Características gerais da raiz secundária em crescimento primário de <i>Genipa americana</i> L. ....	56
3.2. Características gerais do caule de <i>Genipa americana</i> L. em crescimento secundário.....	59
4. Discussão .....	67
5. Referências .....	74
CAPÍTULO III - Efeitos do alagamento na anatomia foliar de <i>Genipa americana</i> L. (Rubiaceae) procedente da Amazônia e do Cerrado	
1. Introdução .....	88
2. Material e Métodos .....	89
3. Resultados .....	91
4. Discussão .....	103
5. Conclusão .....	106

6. Referências .....	108
6. Considerações finais.....	113

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

As inundações periódicas em florestas alagáveis da Amazônia constituem um fator ambiental estressante, por impor às plantas períodos de alagamento de até seis meses de duração (Parolin 2001). Dentre os principais problemas associados ao alagamento, está a limitação na difusão de gases que, nessas planícies pode tornar o ambiente hipóxico ou até mesmo anóxico, comprometendo processos vitais das plantas, tais como respiração e fotossíntese (Pezeshki 2001; Pisicchio et al., 2010; Voesenek & Sasidharan 2013). Como consequência, o desenvolvimento da vegetação dessas áreas, pode ser afetado, especialmente das plantas jovens (Pezeshki 2001; Pisicchio et al., 2010; Voesenek & Sasidharan 2013).

Como estratégia de sobrevivência em resposta ao alagamento, algumas espécies podem desenvolver um conjunto de características morfoanatômicas que visam minimizar o efeito do estresse hídrico, principalmente por favorecer o processo de troca gasosa (Lobo & Joly 2000; Voesenek & Sasidharan 2013). Dentre as alterações destacam-se a formação de aerênquimas, raízes adventícias, ocorrência de lenticelas hipertrofiadas e fissuras caulinares (Santiago & Paoli 2007; Ferreira et al., 2007; 2009; Menegucci 2008; Batista et al., 2008; Yin et al., 2010; Medri et al., 2011; Gonçalves et al., 2013; Carvalho et al., 2016).

O desenvolvimento de respostas adaptativas ao alagamento depende de sinais internos que indiquem a mudança drástica na composição de gases em órgãos da planta submetida ao alagamento (Voesenek & Sasidharan 2013). Uma das primeiras manifestações das alterações gasosas que ocorre é o aumento significativo nos níveis do hormônio etileno que, em situações de alagamento, se acumula na planta e é apontado como desencadeador inicial para o desenvolvimento dos aerênquimas (Shimamura et al., 2003; Rajhi et al., 2011; Yuki-yoshi & Karahara 2014).

Estudos relatam que muitas plantas que não desenvolvem alterações anatômicas para facilitar a difusão de gases, quando submetidas ao alagamento, podem ter o crescimento inibido ou morrerem nessas condições sendo neste caso, intolerantes ao alagamento (Ferreira et al., 2007; Gregório et al., 2008; Oliveira & Joly 2010; Medri et al., 2011; Gonçalves et al., 2013; Binotto et al., 2016).

Enquanto em áreas de várzea na Amazônia, as plantas estão expostas periodicamente ao alagamento do solo, no Cerrado observa-se um mosaico de vegetação submetido a diferentes regimes de saturação hídrica (Ribeiro e Walter 2008; Oliveira et al., 2015) e chama atenção as extensas áreas bem drenadas, que expõem as plantas às secas sazonais (Giambelluca et al., 2009; Rossatto et al., 2009). Espécies adaptadas a essas condições, quando expostas a saturação hídrica, podem não produzir alterações adaptativas que assegurem a sua sobrevivência (Hoffmann et al., 2004; Gregório et al., 2008; Oliveira et al., 2015). Até mesmo espécies encontradas em matas ciliares, podem não resistir a uma submersão prolongada e ter seu crescimento inibido ou morrer (Pilati & Souza 2006). Oliveira et al., (2015) afirmam que, quando submetidas ao alagamento, as respostas das plantas do

Cerrado podem variar. Segundo o mesmo autor, espécies como *Tabebuia rosea* (Bertol.) e *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. Ex Dc.), quando submetidas ao alagamento parcial, exibem alterações morfológicas e anatômicas, tais como lenticelas hipertrofiadas e aerênquimas primários e secundários, que garantem a sobrevivência das mesmas nessas condições.

Em suas observações, Voesenek & Sasidharan (2013) destacam ainda que um número limitado de espécies de plantas desenvolvem características que permitem a sobrevivência durante o alagamento. Isso demonstra que, quando submetidas ao alagamento, as respostas anatômicas de plantas podem variar de espécie para espécie e até mesmo entre populações da mesma espécie, com ocorrência em solos bem drenados e solos alagados (Lenssen et al., 2004; Ferreira et al., 2007).

O jenipapo (*Genipa americana* L. Rubiaceae) e a mutamba (*Guazuma ulmifolia* Lam. Malvaceae) são espécies arbóreas de ampla distribuição no Brasil, principalmente nos biomas da Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Flora do Brasil, 2019). São encontradas tanto em formações florestais situadas em planícies inundáveis na Amazônia, quanto em ecossistemas bem drenados do Cerrado, ainda que sejam marcantes as diferenças nos regimes hídricos (Lorenzi 2008; Wittmann et al., 2010). Ambas, são espécies relevantes à manutenção da fauna desses biomas e indicadas na recomposição de áreas degradadas (Santarelli 2001; Lorenzi 2008; Wittmann et al., 2010; Silva Júnior & Lima 2010; Kuhlmann 2012).

## **2. OBJETIVO GERAL**

A partir dessa perspectiva, o objetivo do presente estudo é descrever, avaliar e comparar as respostas, os mecanismos e modificações anatômicas da raiz e do caule de plantas jovens de *Genipa americana* e *Guazuma ulmifolia*, cujas populações ocorrem em áreas alagáveis da Amazônia e em áreas bem drenadas do Cerrado, quando submetidas ao alagamento parcial e total.

## **3. REVISÃO DE LITERATURA**

Em ecossistemas periodicamente ou constantemente alagados, os poros do solo são ocupados por água, prejudicando a circulação de gases e impondo à vegetação, principalmente as plântulas, mudanças drásticas nas concentrações de O<sub>2</sub> (Lobo & Joly 2000). Deste modo, para assegurar a sobrevivência diante das novas condições ambientais, a vegetação precisa desenvolver respostas rápidas (Santiago & Paoli 2003). As estruturas anatômicas mais significativas à sobrevivência das plantas em ambientes alagados são os aerênquimas, uma vez que facilitam a difusão de oxigênio em plantas nessas condições, possibilitando a sua sobrevivência (Yamauchi et al., 2013). Estas estruturas podem estar presente em várias partes da planta, sendo o alagamento do solo um estímulo ambiental para que os mesmos se desenvolvam (Schussler & Longstreth 1996). O surgimento dessas estruturas

pode ocorrer tanto pelo distanciamento entre células (aerênquima esquizógeno), quanto por lise da célula acionado pelo etileno (aerênquima lisígeno) (Drew et al., 2000; Voeselek & Sasidharan 2013).

Em estudos realizados com milho (*Zea Mays* L.) e arroz (*Oryza sativa* L.), o etileno tem sido mencionado como um importante sinalizador envolvido na formação dos aerênquimas (Rajhi et al., 2011; Yuki Yoshi & Karahara 2014). Em condições de alagamento, a difusão desse hormônio fica severamente comprometida, tornando os níveis endógenos até vinte vezes mais altos após uma hora de submersão (Vandenbussche et al., 2012; Voeselek & Sasidharan 2013). No entanto, para algumas espécies o etileno pode não estar envolvido na formação de aerênquimas constitutivos, como foi observado em *Juncus effusus* (Visser & Bögemann 2006).

O desenvolvimento de aerênquima nas raízes das plantas pode variar de acordo com a sua origem, e pode também diferir quanto ao tipo de tecido de origem, se formado no meristema fundamental, no estágio de crescimento primário ou a partir do felogênio, no estágio de crescimento secundário do vegetal (Stevens et al., 2002; Lenssen *et al.* 2004; Lusa & Bona 2011). Este último, o aerênquima secundário, também pode ocorrer em fissuras caulinares e radiculares de plantas submetidas ao alagamento (Yamauchi et al., 2013; Oliveira et al., 2015). A formação do aerênquima secundário foi observado em plantas de soja (*Glycine max* L.) entre o segundo e o quarto dias após serem submetidas ao alagamento parcial (Shimamura et al., 2003) e também em *Tabebuia rosea* do Cerrado, quando submetidas a condições de alagamento (Oliveira et al., 2015). Shimamura et al., (2003), sugerem que essa estrutura tem origem do meristema secundário e que fatores ambientais determinam o destino das células meristemáticas.

Os aerênquimas secundários caulinares têm função na troca gasosa com a atmosfera, já que são expostos acima do nível da água, através das lenticelas e podem substituir o aerênquima cortical, de origem primária. Portanto, são consideradas estruturas que asseguram a oxigenação na planta e a mantém viva (Shimamura et al., 2003, Shimamura et al. 2010, Oliveira et al., 2015). No entanto, há pouca informação sobre a formação deste tecido em espécies arbóreas.

Além da formação de aerênquimas, já foram observados nos órgãos de plantas submetidas ao alagamento outras alterações anatômicas e estas diferem entre espécies. Na raiz, algumas plantas alagadas podem apresentar reduções na espessura do córtex (Psicchio et al., 2010), no diâmetro das células corticais, no cilindro vascular (Medri et al., 2007, Henrique et al., 2010, Psicchio et al., 2010), número de camadas das células corticais e no diâmetro nos elementos de vaso (Oliveira et al., 2015).

No caule é comum a redução no diâmetro dos elementos de vaso, menor desenvolvimento do xilema e floema secundário (Batista et al., 2008; Oliveira et al., 2015) e menor atividade cambial (Kozlowski, 1984, Bianchini et al., 2000). No pecíolo, foi observado menor espessura das células do xilema e aumento considerável no parênquima medular (Medri et al., 2011).

Na folha, devido a diminuição na disponibilidade de oxigênio, diversas modificações foliares são registradas quando plantas são submetidas ao alagamento, como aumento na concentração de ácido abscísico, implicando em fechamento estomático (Lleras 1974; Pezeshki 1993; Gong et al., 2007; Batista et al. 2008), produção de etileno e desidratação foliar (Kozlowski 1997; Pareek et al. 2010). São também observadas variações no tamanho dos estômatos (Medri et al. 2012; Nascimento et al. 2015; Melo et al. 2017), na densidade estomática (Melo et al., 2017), na espessura do mesofilo e do xilema (Nascimento et al. 2015; Medri et al. 2011) e no tamanho da nervura central (Psicchio et al., 2010, Medri et al., 2011). Parênquimas paliçádicos e lacunosos maiores com espaços intercelulares mais abundantes (Medri et al., 2011) também já foram observados. Além de aumentar a quantidade de esclerênquima na nervura central (Povh et al., 2005). A formação e a expansão foliar podem também ser afetadas, além de acelerar a senescência (Kozlowski 1984).

#### **4. MATERIAL E MÉTODOS GERAL**

##### **4.1 Espécies estudadas**

Foram selecionadas para este estudo as espécies *Genipa americana* L. (Rubiaceae) e *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) (Fig. 1), por serem abundantes em áreas alagáveis na Amazônia (Lorenzi 2008, Wittmann et al., 2010) e em solos bem drenados no Cerrado (Lorenzi 2008, Silva Júnior & Lima 2010). Na Amazônia estas espécies podem ficar inundadas por até 200 dias, enquanto no Cerrado expostas à uma sazonalidade hídrica que chega à seis meses sem chuva.



**Figura 1.** Planta adulta de *Genipa americana* do Cerrado (A) e *Guazuma ulmifolia* da Amazônia (B) em ambiente natural e plantas jovens (C e D) em casa de vegetação, respectivamente.

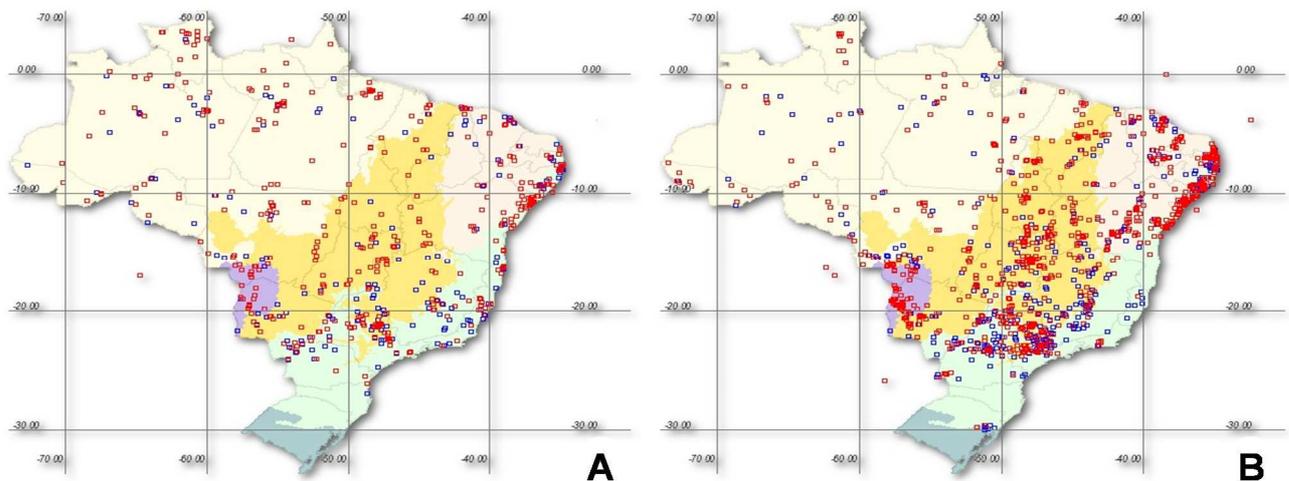
***Genipa americana* L. (Rubiaceae)** – Conhecida como jenipapeiro, é uma arbórea que apresenta em média 8-14m e pode chegar a uma altura de até 30m. No entanto, no Cerrado a planta atinge um porte menor, entre 6 e 8 metros (Silva et al., 2001). Possuem frutos comestíveis, com um diâmetro que pode chegar a 10cm e suas sementes possuem cor amarelada e podem medir até 1,2cm de diâmetro (Lorenzi 2008; Wittmann et al., 2010; Silva Júnior & Lima 2010; Kuhlmann e Fagg 2012).

No Brasil, a espécie é encontrada por todo país (Fig. 2) cultivada em pomares, possui distribuição do Amapá ao Mato Grosso (Corrêa, 1984) e é altamente adaptada a vários tipos de clima e solo. Contribui com oferta de alimentos para a fauna, possui resistência ao fogo, ao ataque de cupins e é considerada tolerante a sombra e alagamento do solo, sendo portanto, recomendada para recuperação de áreas degradadas (Vieira et al., 2006).

***Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae)** – Conhecida popularmente como mutamba, pertencente à família Malvaceae, é uma espécie pioneira, perenifólia, semidecídua e heliófita. É uma espécie potencialmente utilizável em projetos de reestabelecimento de áreas degradadas, indicada como espécie pioneira. Sua madeira é utilizada na confecção de tonéis, construções internas, carvão e pasta celulósica. É uma árvore com altura que pode variar entre 8 - 16m e entre 30 e 50cm de

diâmetro, quando adulta. Apresenta tronco reto a levemente tortuoso, folhas simples alternas, seus frutos quando maduros são pretos com polpa seca e doce, possuem um diâmetro médio de 2,5cm, com uma média de 50 sementes/fruto e estas medindo até 2mm de comprimento. (Ribeiro & Walter 1998; Lorenzi 2000; Lorenzi 2008; Wittmann *et al.* 2010; Kuhlmann e Fagg 2012). Suas sementes são classificadas como ortodoxas (Carvalho, 2000).

A espécie possui propriedades medicinais tanto na casca como nas folhas relacionados a desordens gastrointestinais (Morais et al., 2017) e a obesidade (Hidayat et al., 2015). É recomendada na recuperação de áreas degradadas (Lorenzi, 2002).

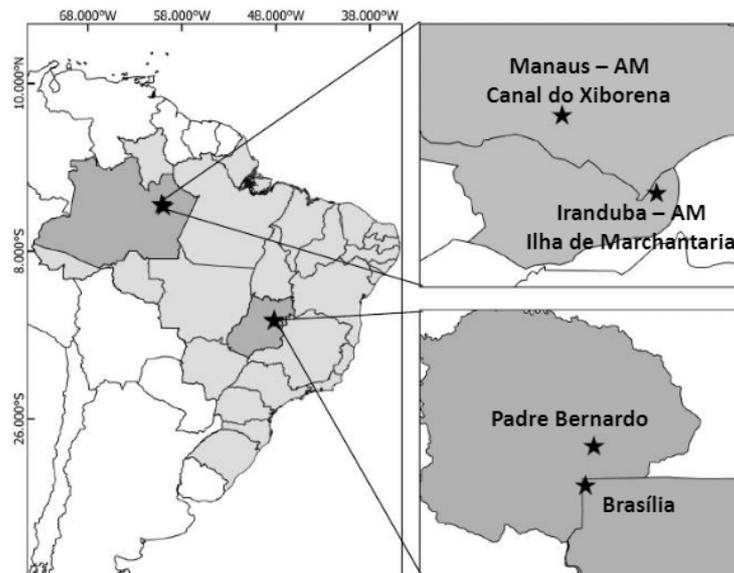


**Figura 2.** Distribuição de *Genipa americana* (A) e *Guazuma ulmifolia* (B) no Brasil.

Fonte: Flora do Brasil. Disponível na rede *speciesLink* (<http://www.splink.org.br>)

#### 4.2 Áreas de estudo e coleta de frutos para a obtenção de sementes

Na Amazônia, os frutos foram coletados diretamente das árvores (3 a 4 matrizes) em áreas alagadas de várzea, banhadas pelo rio Solimões nas proximidades de Manaus – AM, no Canal do Xiborena (3°11' 36.73" S; 59°56' 33.34" W) e Ilha de Marchantaria (3°1'28" S; 60°8'48" W). No bioma Cerrado, a coleta foi realizada em áreas bem drenadas, nas proximidades de Brasília – DF (S: 15°31' 03.3 W: 48°11' 38.7 e S: 15°25' 26.2 W: 48°10' 27.3) (Fig. 3). Após a coleta, os frutos foram devidamente acondicionados e encaminhados ao laboratório de Botânica da Universidade de Brasília (UnB) para o beneficiamento. As sementes obtidas serviram para a obtenção de plantas jovens para o uso nos experimentos.



**Figura 3.** Locais de coleta das populações de *G. americana* e *G. ulmifolia* em planícies alagáveis da Amazônia (Canal do Xiborena e Ilha da Marchantaria) e em solos bem drenados do Cerrado no Planalto Central (Comunidade Padre Bernardo - GO e Brasília-DF).

#### 4.3 Experimento de alagamento das plantas

As sementes de ambas as espécies (*Genipa americana* e *Guazuma ulmifolia*), dos dois ecossistemas (Amazônia e Cerrado), foram germinadas em bandeijas (45 cm x 28 cm x 5 cm) contendo substrato vermiculita, em sala de crescimento com luz e temperatura controladas. Depois de germinadas, cada muda foi individualmente transferida para vasos plásticos (500 ml) contendo solo comercial Bioplant<sup>®</sup>. Após 90 dias de crescimento, as plantas jovens foram submetidas ao experimento de alagamento parcial e total em casa de vegetação.

Foram submetidas a três tratamentos, 20 repetições (120 plantas por espécie). Em cada recipiente (balde de polietileno – 50L), foram mantidas uma planta de *Genipa americana* e uma de *Guazuma ulmifolia*. Após a aclimação (uma semana), as plantas foram submetidas a três tratamentos por um período de 30 dias. Os tratamentos foram: Controle (plantas regadas na sua capacidade de campo), Alagamento parcial (com uma lâmina de água até 2 cm acima do substrato) e Alagamento total (plantas totalmente submersas).

Após o período de experimento, todas as plantas sobreviveram e por meio de sorteio, foram coletados segmentos da raiz, do caule e da folha de cinco espécimes por tratamento (n=5), fixados em FAA 70 (formol, ácido acético e álcool etílico 70%, 1:1:18 v/v) e 24 horas depois o meio foi substituído por álcool 70% e conservado até sua utilização (Johansen 1940). Esta parte do experimento foi realizada entre 2013 e 2014 durante o Mestrado. Para mais detalhes ver Pires et al., 2018.

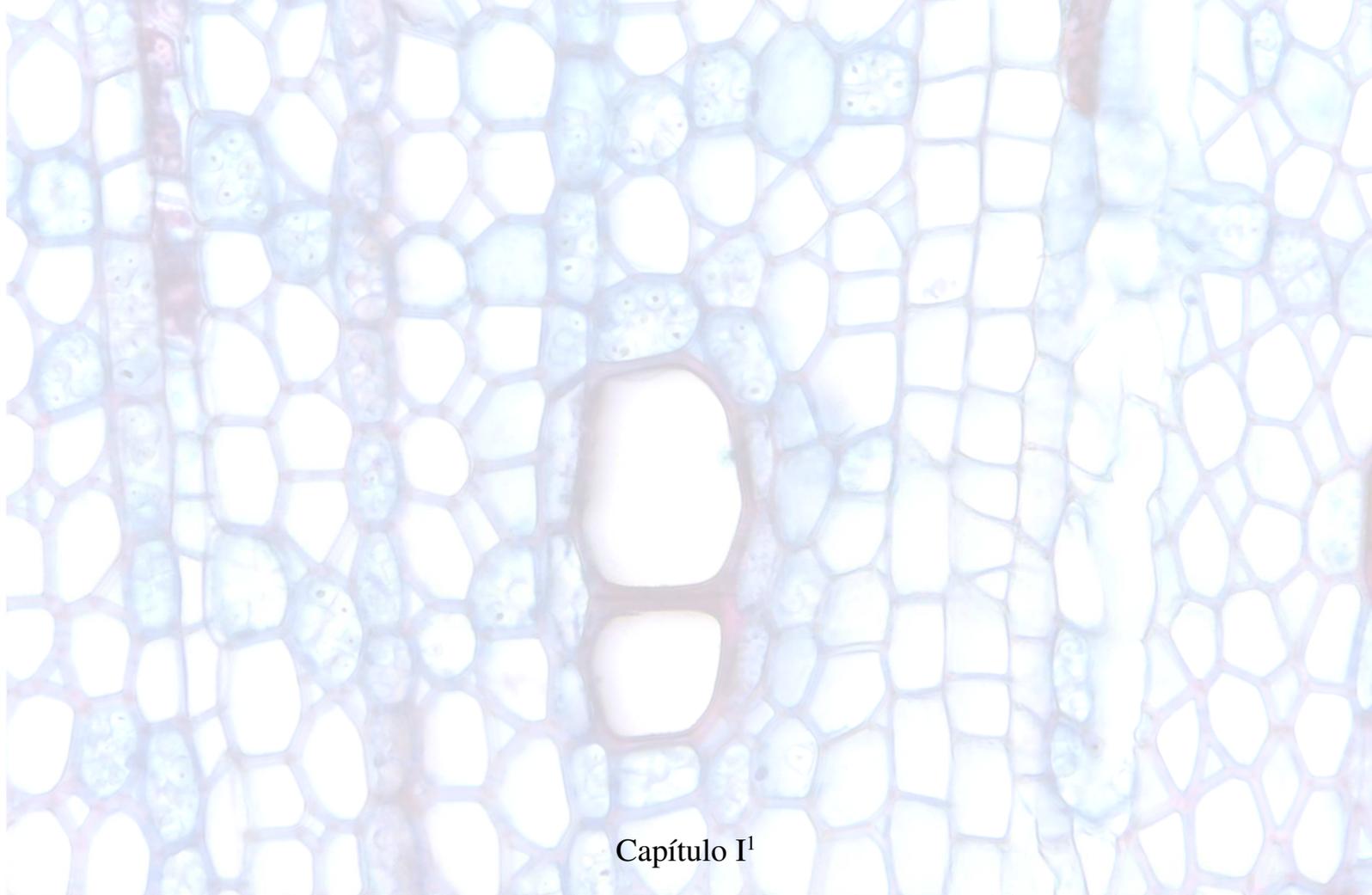
## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Batista, C. U. N., Medri, M. E., Bianchini, E., Medri, C., Pimenta, J. A., 2008. Tolerância à inundaç o de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiol gicos e morfoanat micos. *Acta Botanica Brasilica* 22, 91-98.
- Binotto, B., Antoniazzi, A. P., Neumann, G. M., Sausen, T. L., Budke, J. C., 2016. Toler ncia de pl ntulas de *Cedrella fissilis* Vell. A diferentes amplitudes e intensidades de inundaç o. *Ci ncia Florestal*, Santa Maria 26, 1339-1348.
- Carvalho, L. R. 2000. Classificaç o fisiol gica de sementes de esp cies florestais quanto   capacidade de armazenamento. Dissertaç o (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras. 97p.
- Corr ea, P. M., 1984. Dicion rio das plantas  teis do Brasil e das ex ticas cultivadas. Rio de Janeiro: IBDF.
- Drew, M. C., He, C. J., Morgan, P. W., 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends in plant science* 5, 123-127.
- Ferreira, C. S., Piedade, M. T. F., Junk, W. J., Parolin, P., 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sucuuba*: Effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. *Environmental and Experimental Botany* 60, 477-483.
- Ferreira, C. S., Piedade, M. T. F., Franco, A. C., Gonç lves, J. F. C., Junk, W. J., 2009. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany* 90, 246-252.
- Giabelluca, T. W., Scholz, F. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C., Guillermo, G., Hoffmann, W. A., Franco, A. C., Buchert, M. P., 2009. Evapotranspiration and energy balance of Brazilian savannas with contrasting tree density. *Agricultural and Forest Meteorology* 149, 1365-1376.
- Greg rio, T. A., Gobbo, L. G., Cardoso, J. F., Demuner, V. G., Hebling, A. S., 2008. Efeito do alagamento sobre o crescimento inicial de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo (Ip -rosa) *Natureza on line* 6, 91-98.
- Gonç lves, C. J. F., Melo, F. E. G., Ferreira, M. J., Silva, C. E. M., Gomes, I. B., 2013. Crescimento, partiç o de biomassa e fotoss ntese em plantas jovens de *Genipa spruceana* submetidas ao alagamento. *Cerne*, Lavras 19, 193-200.
- Henrique, P. de C., Alves, J. D., Goulart, P. de F. P., Deuner, S., Silveira, N. M., Zanandrea, I., Castro, E. M. de., 2010. Caracter sticas fisiol gicas e anat micas de plantas de sibipiruna submetidas   hipoxia. *Ci ncia Rural* 40, 70-76.
- Hidayat, M., Soeng, S., Prahastuti, S., Erawijantari, P. P., Widowati, W., 2015. Inhibitory potential of ethanol extract of Detam 1 soybean (*Glycine max*) seed and Jati belanda (*Guazuma ulmifolia*) leaves on adipogenesis and obesity models in 3T3-L1 cell line. *Journal of Scientific Research and Reports* 6, 305-312.
- Hoffman, W. A., Birgit, O., Franco, A. C., 2004. "Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary." *Oecologia* 140, 252-260.

- Johansen, D. A., 1940. Plant Microtechnique. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc.
- Kozlowski, T. T., 1984. Flooding and plant growth. Academic Press. Inc.
- Kuhlmann, M., 2012. Frutos e Sementes do Cerrado atrativos para a fauna: guia de campo. Brasília. Rede de Sementes do Cerrado, 360p.
- Lenssen, J. P. M., Kleunen, M., Fisher, M., Kroon, H., 2004. Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology* 92, 696-706.
- Lobo, P. C., Joly, C. A., 2000. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do Sudeste do Brasil. In: Rodrigues, R. R.; Leitão Filho, H. F. Matas ciliares: conservação e recuperação. (eds.). São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo 143-157.
- Lorenzi, H., 2008. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum 1, 5.
- Lorenzi, H., 2000. Árvores brasileiras. 3ª ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 352p.
- Lusa, M. G., Bona, C., 2011. Morphological, anatomical and histochemical characterization of *Cuphea carthagenensis* (Jacq.) JF Macbr. (Lythraceae). *Acta Botanica Brasilica* 25, 517-527.
- Medri, C., Medri, M. E., Ruas, E. A., Souza, L. A., Medri, O. S., Sayhun S, Bianchini E, Pimenta JA., 2011. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. *Acta Botanica Brasilica*, Feira de Santana 25, 445-454.
- Medri, M. E., Ferreira, A. C., Kolb, R. M., Binachini, E., Pimenta, J. A., Fabro, V. M., Medri, C., 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento 29, 15-22.
- Menegucci, Z. R. H., 2008. Estudo comparativo de respostas ao alagamento em plantas jovens de espécies arbóreas provenientes do pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado. Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.
- Morais, S. M., Calixto-Júnior, J. T., Ribeiro, L. M., Sousa, H. A., Silva, A. A. S., Figueiredo, F. G., Matias, E. F. F., Boligon, A. A., Athaide, M. L., Moraes-Braga, M. F. B., Coutinho, H. D. M., 2017. Phenolic composition and antioxidant, anticholinesterase and antibiotic-modulating antifungal activities of *Guazuma ulmifolia* Lam (Malvaceae) ethanol extract. *South African Journal of Botany* 110, 251-257.
- Oliveira, S. A., Ferreira, C. S., Graciano-Ribeiro, D., Franco, A. C., 2015. Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. *Acta Botanica Brasilica* 29, 478-488.
- Oliveira, V. C., Joly, C. A., 2010. Flooding tolerance of *Callophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. *Trees*, Vancouver 24, 185-193.
- Parolin, P., 2001. Morphological and physiological adjustments to water logging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128, 326-335.

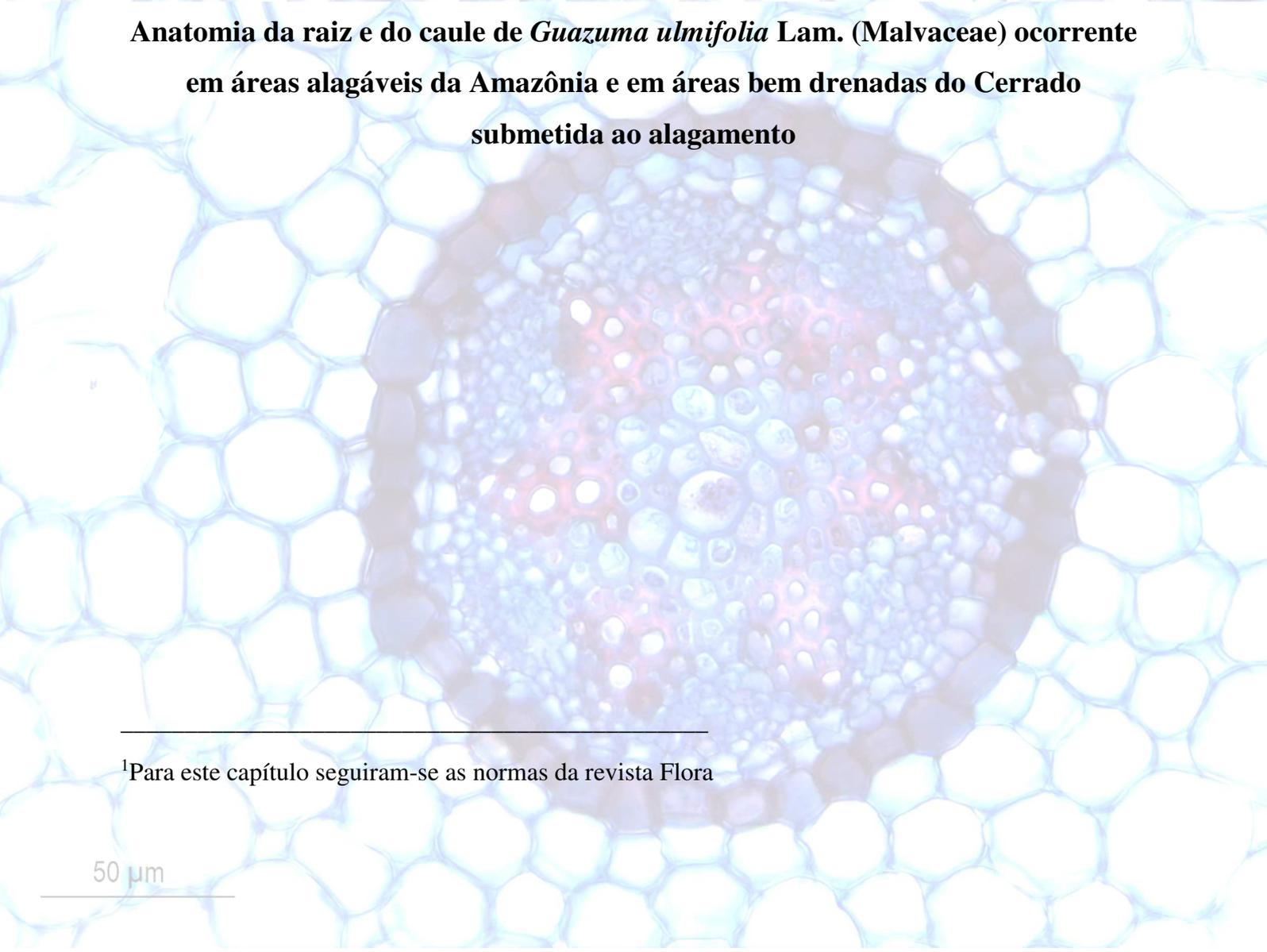
- Pezeshki, S. R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 46, 299-312.
- Pilati, R., De Souza, L. A., 2006. Morfo-anatomia do desenvolvimento de *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (ulmaceae) submetida ao alagamento e a submersão. *Acta Científica Venezolana* 57, 28-35.
- Pires, H. R. de A., Franco, A. C., Piedade, M. T. F., Scudeller, V. V. S., Kruijt B., Ferreira, C. S., 2018. Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil, *AoB PLANTS* 10, Issue 6, 1.
- Pisicchio, C. M., Bianchini, E., Pimenta, J. A., Sert, M. A., Davanso-Fabro, V. M., Medri, M. E., 2010. *Heliocarpus popayanensis* (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 32, 201-209.
- Rajhi, I., Yamauchi, T., Takahashi, H., Nishiuchi, S., Shiono, K., Watanabe, R., Nakazono, M., 2011. Identification of genes expressed in maize root cortical cells during lysigenous aerenchyma formation using laser microdissection and microarray analyses. *New Phytologist* 190, 351-368.
- Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T., 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, M. S. e Almeida, S. P. (Org.). *Cerrado: Ambiente e Flora*. Brasília, Embrapa – CPAC 89-166.
- Rossato, D. R., Hoffmann, W. A., Franco, A. C., 2009. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. *Acta Botanica Brasilica* 23, 499-508.
- Santarelli, E. G., 2001. Produção de mudas de espécies nativas para florestas ciliares. In: Rodrigues RR, Leitão Filho H. (Eds.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo, EDUSP/ FAPESP 313-318.
- Santiago, E. F., Paoli, A. A. S., 2007. Respostas morfológicas em *Guibourtia hymenifolia* (Moric.) J. Leonard (Fabaceae) e *Genipa americana* L. (Rubiaceae), submetidas ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. *Revista Brasileira de Botânica* 30, 129-138.
- Santiago, E. F., Paoli A. A. S., 2003. O aumento em superfície em *Adelia membranifolia* (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm. e *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., em resposta ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. *Revista Brasileira de Botânica* 26, 503-513.
- Schussler, E. E., Longstreth, D. J., 1996. Aerenchyma develops by cell lysis in roots and cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismaceae). *American Journal of Botany*, Bronx 83, 1266-1273.
- Silva, D. B., Silva, J. A., Junqueira, N. T. V., Andrade, L. R. M., 2001. *Frutas do cerrado*. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica.
- Silva Junior, M. C., 2005. *100 árvores do Cerrado – Guia de campo*. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado. 278p.
- Silva Junior, M. C., Lima, R. M. C., 2010. *100 árvores urbanas – Brasília – Guia de Campo*. Brasília 292p.
- Shimamura, S., Mochizuki, T., Nada, Y., e Fukuyama, M., 2003. Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soy bean (*Glycine max*) under flooded conditions. *Plant and Soil* 251, 351-359.

- Stevens, K. J., Peterson, R. L., Reader, R. J., 2002. The aerenchymatous phellem of *Lythrum salicaria* (L.): a pathway for gas transport and its role in flood tolerance. *Annals of Botany* 89, 621-625.
- Vandenbussche, F., Vaseva, I., Vissenberg, K., Vander Straeten, D., 2012. Ethylene in vegetative development: a tale with a riddle. *New Phytologist* 194, 895-909.
- Vieira, R. F., Costa, T. S. A., Silva, D. B., Ferreira, F. R., Sano, S. M., 2006. Frutas nativas da região Centro-Oeste. Brasília, Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia.
- Visser, E. J., Bögemann, G. M., 2006. Aerenchyma formation in the wetland plant *Juncus effusus* is independent of ethylene. *New Phytologist* 171, 305-314.
- Voesenek, L. A. C. J., Sasidharan R., 2013. Ethylene – and oxygen signalling – drive plant survival during. *Plant Biology*, ISSN 1435-8603.
- Wittmann, F. J., Schongart, J. M., De Brito, A. O., Wittmann, M. T. F., Piedade, Parolin P, Junk, W. J., Guillaumet, J. L., 2010. Manual de árvores de várzea da Amazônia Central. Taxonomia, ecologia e uso. INPA.
- Yamauchi, T., Shimamura, S., Nakazono, M., Mochizuki, T., 2013. Aerenchyma formation in crop species: a review. *Field Crops Research* 152, 8-16.
- Yukiyochi, K., Karahara, I., 2014. Role of ethylene signalling in the formation of constitutive aerenchyma in primary roots of rice. *AoB PLANTS* 6: plu043; doi:10.1093/aobpla/plu043.
- Yin, D., Chen, S., Chen, F., Guan, Z., Fang, W., 2010. Morpho-anatomical and physiological responses of two *Dendranthema* species to waterlogging. *Environmental and Experimental Botany* 68, 122-130.



Capítulo I<sup>1</sup>

**Anatomia da raiz e do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) ocorrente em áreas alagáveis da Amazônia e em áreas bem drenadas do Cerrado submetida ao alagamento**



---

<sup>1</sup>Para este capítulo seguiram-se as normas da revista Flora

## Resumo

*Guazuma ulmifolia* Lam. é uma arbórea de ampla ocorrência, ocupando ambientes ecologicamente contrastantes, considerada tolerante ao alagamento, mas também adaptada a ambientes secos. Assim, foram descritas a anatomia da raiz e do caule da espécie com 90 dias de crescimento, provenientes da Amazônia (áreas alagáveis) e do Cerrado (solo bem drenado), submetidas a 30 dias de alagamento parcial e total, com o intuito de verificar quais os ajustes anatômicos foram observados na raiz e no caule da espécie coletada em Cerrado e na Amazônia. As plantas do Cerrado têm fibras de paredes mais espessas, maior densidade e diâmetro de vasos e largura de raio no caule, além de estruturas secretoras mais evidentes no córtex que as da Amazônia. O alagamento parcial induziu no caule independentemente da origem a formação de lenticelas e raízes adventícias, além de aerênquima secundário nas plantas do Cerrado. Na raiz, o alagamento (parcial e total) afetou o diâmetro total da raiz, do cilindro central e do córtex; e em ambos os ambientes foram observados aerênquima do tipo constitutivo. Apesar dessas diferenças, o órgão mais afetado foi o caule, sendo as plantas submetidas ao alagamento total as mais influenciadas. Ainda assim, os indivíduos coletados no Cerrado. A espécie apresentou características anatômicas relacionadas ao ambiente de origem, o que evidencia uma alta plasticidade, garantindo a estabilidade das populações de *G. ulmifolia* frente a estresses ambientais. As respostas anatômicas registradas em *Guazuma* sob condições de alagamento, contribuem com banco de dados científicos da tolerância de plantas ao alagamento, bem como poderá subsidiar projetos de recuperação de áreas degradadas por ser uma espécie de rápido crescimento.

**Palavras-chave:** alagamento parcial, alagamento total, aerênquima secundário, plasticidade fenotípica

## **Abstract**

*Guazuma ulmifolia* Lam. is a tree of wide occurrence, occupying ecologically contrasting environments. The species is considered tolerant to flooding, but also adapted to dry environments. In this sense, this work described root and stem anatomy of *Guazuma ulmifolia* plants after 90 days of growing after germination, using seedlings from the Amazon (floodplain areas) and from Cerrado (well-drained soils) subjected to 30 days of partial flooding and submersion. We aimed to check which anatomical adjustments are observed on root and stem of the species, collected in Cerrado and in the Amazon. Cerrado plants have fibers with thicker walls, greater vessels density and diameter and greater stem ray width, besides more evident secretory structures in the cortex than plants from the Amazon. Regardless of origin, partial flooding induced on stem the formation of lenticels and adventitious roots, besides secondary aerenchyma in Cerrado plants. On the root, flooding treatments (partial flooding and submersion) affected root, central cylinder and cortex total diameter, and in both treatments constitutive type aerenchyma was observed. Despite these differences, the stem was the most affected organ, being plants subjected to submersion the most influenced. The species presented anatomical characteristics related to the environment of origin, evidencing a high plasticity, ensuring the stability of the populations of *G. ulmifolia* under environmental stresses. The anatomical responses registered in *Guazuma* under flooding conditions contribute to the scientific data bank of plant tolerance to flooding, as well as may subsidize recovery of degraded areas projects, since *G. ulmifolia* is a fast-growing species.

**Keywords:** partial flooding, submersion, secondary aerenchyma, phenotypic plasticity

## 1. INTRODUÇÃO

*Guazuma ulmifolia* Lam. é uma arbórea com distribuição Neotropical e no Brasil é encontrada em quase todos os biomas (BFG, 2015). Tem importância econômica, por ser utilizada na medicina (Vendruscolo et al., 2018), alimentação animal, fabricação de papel, paisagismo (Lorenzi, 1992; Lorenzi e Matos, 2002), além de ser também utilizada em programas de recuperação de áreas degradadas (Farias et al., 1993).

A espécie ocupa ambientes ecologicamente contrastantes, incluindo as florestas de Várzea da Amazônia e os ecossistemas bem drenados do Cerrado (Silva Júnior e Lima, 2010; Wittmann et al., 2010), sendo considerada tolerante ao alagamento (Pires et al., 2018), o que é um fator estressante por reduzir severamente a difusão de oxigênio (Bailey-Serres e Voeselek, 2008), influenciando no desenvolvimento da planta que se encontra nessas condições (Visser et al., 1996; Lobo e Joly, 2000).

Para minimizar o efeito causado, plantas nessas condições desenvolvem mecanismos de sobrevivência relacionados à morfologia, anatomia e fisiologia (Colmer e Voeselek, 2009; Scremin-Dias et al., 2011; Pires et al., 2018), que variam de acordo com a fase de desenvolvimento do indivíduo (Binotto et al., 2016), da sua tolerância ou não à ausência de oxigênio (Armstrong et al., 1994), da duração do alagamento (Lytle e Poff, 2004) e da altura da coluna de água (Pires et al., 2018), podendo resultar em sobrevivência, no caso de adaptação, redução no crescimento ou morte, no caso de não adaptação (Ferreira et al., 2009; Medri et al., 2011; Binotto et al., 2016).

Essas mudanças afetam diretamente o câmbio vascular (Kozlowski, 1984), muitas vezes alterando o transporte de O<sub>2</sub> da parte aérea até as raízes (Colmer, 2003; Striker et al., 2007). O que vai gerar mudanças morfo-anatômicas tanto na madeira quanto na casca de raízes e caules (ver Davanso-Fabro et al., 1998; Yañez-Espinosa et al., 2001; Davanso et al., 2002; Luchi, 2004; Pilati e De Souza, 2006; Medri et al., 2007, 2011; Pisicchio et al., 2010; Oliveira et al., 2015; Thangavelu e Ayyasamy, 2017; Wang e Cao, 2012).

Trabalhos anatômicos descritivos com espécies que ocorrem em ambientes alagáveis são comuns, entretanto, estudos que comparam as respostas de uma mesma espécie de ecossistemas contrastantes ao alagamento são escassos, tornando o conhecimento das diferentes alterações anatômicas em plantas sob alagamento incipiente. Estudos anatômicos comparativos são importantes para o conhecimento do grau de adaptação das plantas aos seus nichos (Luttge, 1997), bem como na compreensão de suas respostas ao alagamento, subsidiando projetos de recuperação de áreas degradadas sujeitas a inundações. A indicação de espécies arbóreas nativas segundo o seu grau de tolerância ao alagamento reduz custos no plantio e manutenção dessas áreas (Curcio et al., 2007).

Este trabalho teve por objetivo descrever a anatomia da raiz e do caule de plantas jovens de *G. ulmifolia* ocorrentes em áreas alagáveis da Amazônia e em ambientes bem drenados do Cerrado. Os registros das diferenças estruturais observadas nestes órgãos, quando submetidas ao alagamento

parcial e total, visaram responder às seguintes questões: a) Como o alagamento em diferentes níveis afeta a anatomia da raiz e do caule dessa espécie? b) Qual o órgão mais afetado?

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Coletas de frutos de *G. ulmifolia* foram realizadas diretamente das árvores (3 matrizes), sendo que na Amazônia ocorreu em áreas alagadas de várzea, banhadas pelo rio Solimões nas proximidades de Manaus – AM, no Canal do Xiborena (3°11' 36.73" S; 59°56' 33.34" W) e na Ilha da Marchantaria (3°1'28" S; 60°8'48" W). Enquanto no Cerrado, a coleta foi realizada em solos bem drenados, nas proximidades de Brasília – DF (S: L5°31' 03.3 W: 48°11' 38.7 e S: 15°25' 26.2 W: 48°10' 27.3). Após a coleta, os frutos foram levados ao laboratório de Botânica da Universidade de Brasília (UnB) para obtenção das sementes. Estas foram germinadas e suas consecutivas plantas foram utilizadas nos experimentos. A coleta de frutos e a realização do experimento ocorreu entre os anos de 2013 e 2014, segundo metodologia detalhada por Pires et al. (2018).

Para os tratamentos de alagamento foram utilizados baldes de polietileno de 50L, com uma planta por balde com em média 90 dias de germinação e uma altura média de 34±5,91 cm, foram submetidas a três diferentes tratamentos: a - Controle (plantas regadas diariamente), b - Alagamento parcial (com até 2 cm de água acima do substrato) e c - Alagamento total (plantas inteiramente submersas). Cada tratamento contou com 20 réplicas totalizando 60 plantas de cada área de coleta. O experimento de alagamento teve duração de 30 dias e foi inteiramente casualizado.

Para os estudos anatômicos foram analisados seis grupos de plantas: 1) plantas oriundas da Amazônia utilizadas como controle (CAm); 2) submetidas ao alagamento parcial da Amazônia (APAm); 3) alagamento total da Amazônia (ATAm); 4) controle com origem do Cerrado (CCe); 5) submetidas ao alagamento parcial do Cerrado (APCe); 6) submetidas ao alagamento total do Cerrado (ATCe).

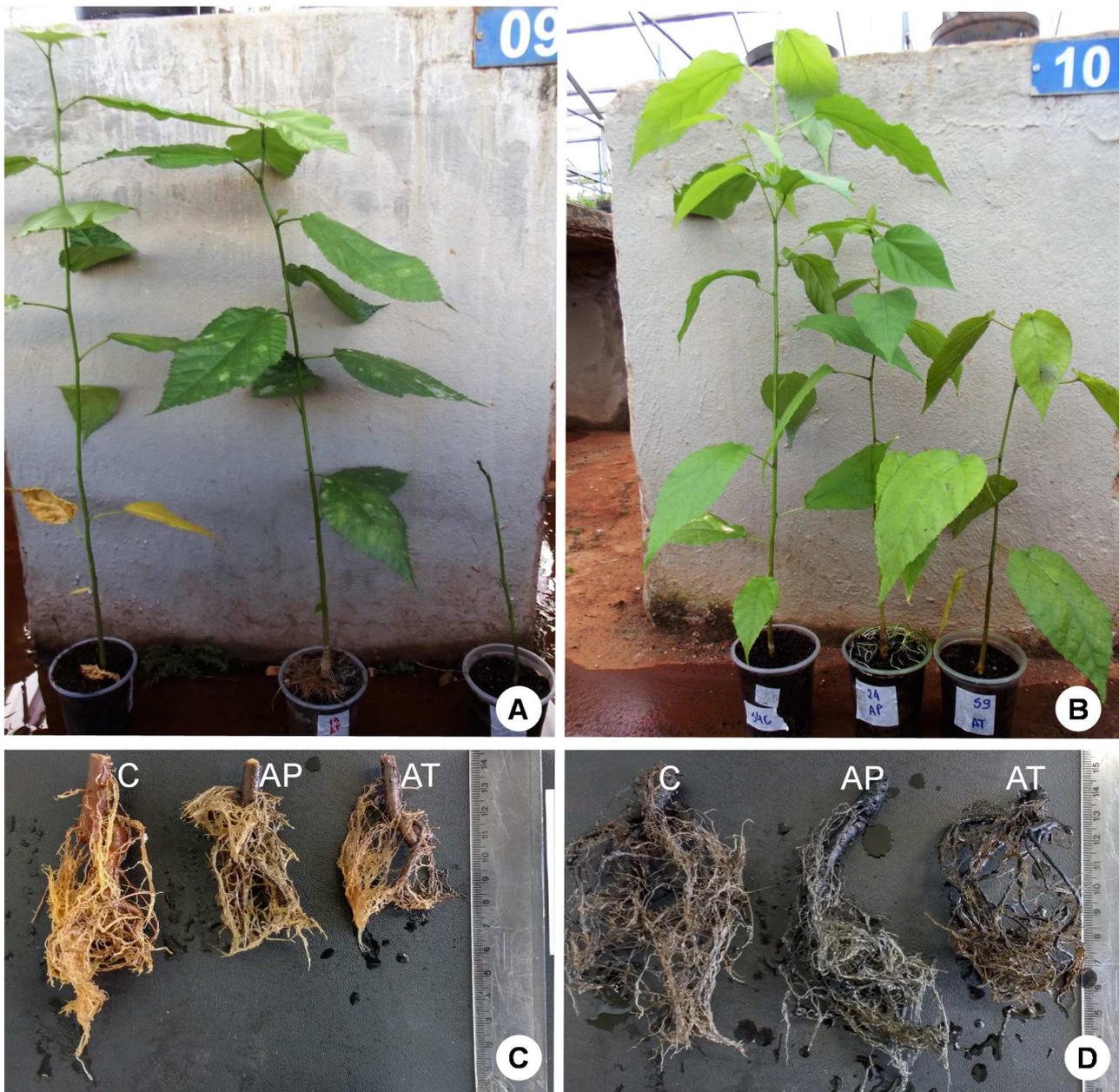
Após o período de experimento, todas as plantas sobreviveram (Fig. 1A e B) e por meio de sorteio, foram coletados segmentos da raiz (Fig. 1C e D) e do caule de cinco espécimes por tratamento (n=5), fixados em FAA 70 (formol, ácido acético e álcool etílico 70%, 1:1:18 v/v) e 24 horas depois o meio foi substituído por álcool 70% e conservado até sua utilização (Johansen 1940).

Foram feitas secções transversais em raízes secundárias (laterais) a partir do ápice (2 a 5 cm acima) e no caule, foram realizadas secções transversais e tangenciais à partir do colo (2 a 3 cm acima). Estas foram obtidas com o auxílio de um micrótomo de mesa (R. Jungag Heidelberg), clarificadas com solução de hipoclorito de sódio (20%) (Kraus e Arduin 1997), coradas com azul de alcian e safranina aquosa (4:1) (Luque et al., 1996 com modificações) e desidratadas em série

etanólica (50, 96 e 100%). A montagem foi realizada entre lâminas e lamínulas utilizando resina sintética (verniz vitral incolor) (Paiva et al., 2006).

Para os dados qualitativos foi verificada a presença ou ausência das estruturas da raiz e do caule em corte transversal, e por meio de 30 medições para cada tratamento foram avaliados os dados quantitativos, utilizando o software *Image-pro plus*. Na raiz, foram medidos o diâmetro total preferencialmente na região pilífera, do cilindro central, das células corticais, a espessura do córtex, número de camada de células e percentual de espaços intercelulares. No caule quantificou-se os seguintes parâmetros: densidade de vasos (vasos/mm<sup>2</sup>), percentual de vasos solitários e múltiplos/mm<sup>2</sup> e diâmetro dos vasos (µm). As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM750, na resolução de 2048 x 1536 px, analisadas no *software* Leica Application Suite LAS EZ, 2010. As descrições da anatomia basearam-se nas recomendações de Evert (2006), Coradin e Muniz (1992), IAWA Committee (1989) e Metcalfe e Chalk (1950) com adaptações.

Para avaliar as diferenças ou similaridades nas respostas, os dados foram submetidos à análise de variância ANOVA acompanhada do teste de comparações múltiplas de Tukey, com um nível de significância a 5% ( $p \leq 0.05$ ), para comparar se há diferenças entre as estruturas relacionados aos tratamentos e a origem. Utilizou-se o programa *Statistica* 8.0.



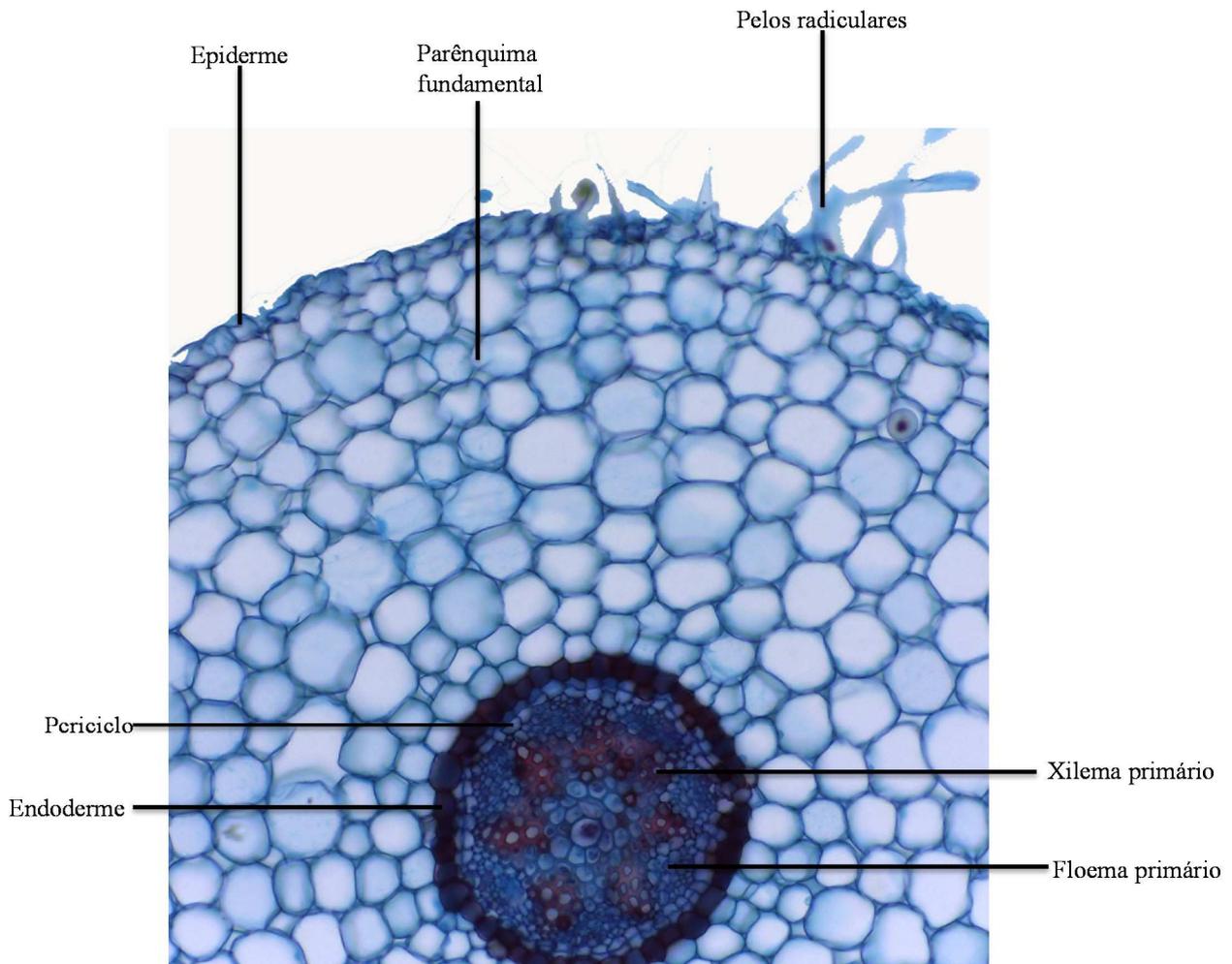
**Figura 1.** Morfologia de *Guazuma unifolia* da Amazônia (A) e do Cerrado (B) após 30 dias de experimento. C e D. Raiz das plantas da Amazônia (C) e do Cerrado (D). C – controle; AP – alagamento parcial e AT – alagamento total.

### 3. RESULTADOS

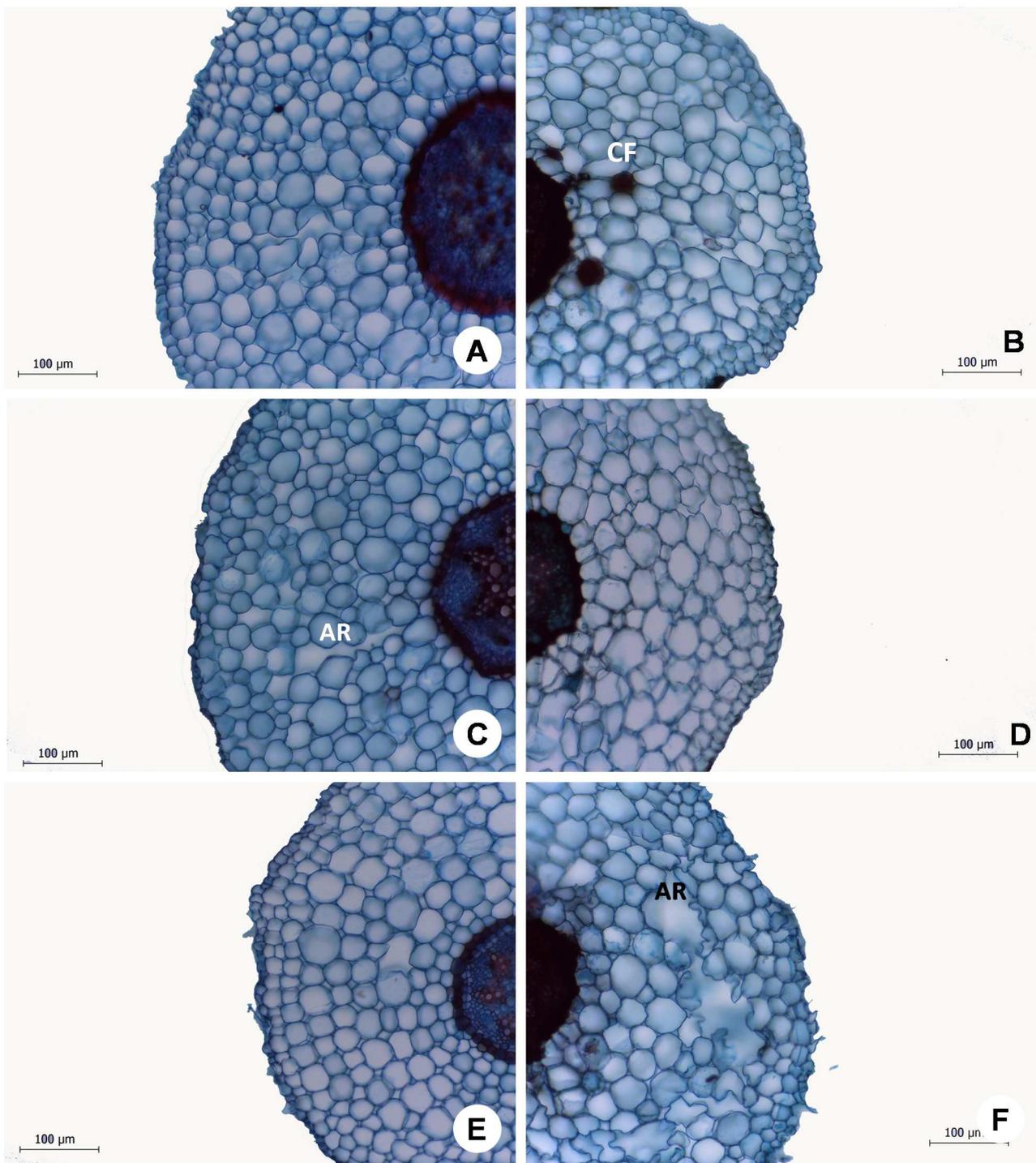
#### 3.1 Características gerais da raiz

A raiz é cilíndrica (Fig. 2, 3) e não apresenta variações no formato quanto aos tratamentos testados. Sua epiderme é uniestratificada, com células epidérmicas comuns tabulares, de paredes delgadas e sem conteúdo aparente. Estão presentes pelos longos e curtos, unicelulares com paredes delgadas, sem ramificações e com base podendo ser alargada ou não (Fig. 4A, B e C). Raros pelos longos bicelulares foram observados nas plantas ATAm (Fig. B). A quantidade de pelos é aparentemente maior nas plantas alagadas.

No córtex as células do parênquima fundamental são isodiamétricas, com tamanhos variados, paredes delgadas e espaços intercelulares evidentes. O diâmetro médio destas células foi significativamente menor nas plantas APCe em relação aos demais tratamentos ( $P \leq 0.05$ ) (Tab. 1). Na espessura do córtex houve interação significativa entre a origem das plantas e os tratamentos (Tab. 1). As plantas da Amazônia foram afetadas apenas pelo alagamento total, enquanto que nas plantas do Cerrado, tanto as em alagamento parcial quanto total foram afetadas ( $P \leq 0.05$ ). O número de camadas de células desta região, independente da origem, variou entre seis e nove e o menor ocorreu nas plantas ATAm (Tab. 1).



**Figura 2.** Visão geral da raiz em crescimento primário de *Guazuma ulmifolia* proveniente da Amazônia e submetida ao alagamento total.



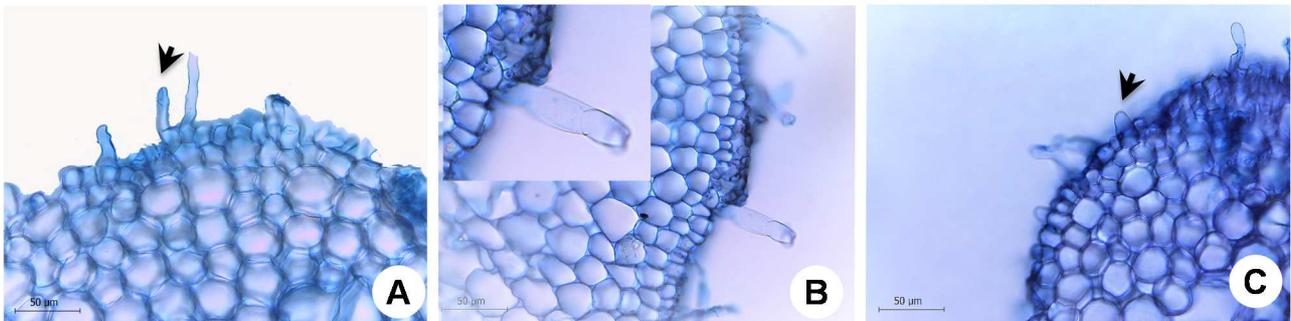
**Figura 3.** Secção transversal da raiz em crescimento primário de *Guazuma ulmifolia* A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; AR – Aerênquima; CF – Compostos fenólicos. Barra: 100 µm.

Espaços intercelulares foram observados no córtex, independente da origem ou tratamento o percentual destes foi maior nas plantas APAm, APCe e ATCe (Tab. 1). Aerênquimas de origem lisígena (Fig. 5A) e esquizolisígena também foram observados nesta região (Anexo 1).

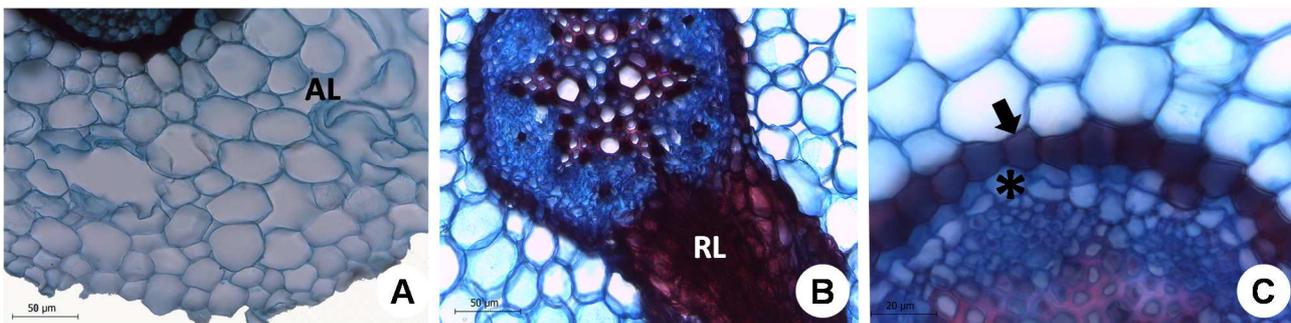
A endoderme é uniestratificada, formada por células quadradas, com espessamento nas paredes anticlinais com grande quantidade de compostos fenólicos (Fig. 5C).

O diâmetro do cilindro central variou tanto entre origem, quanto entre tratamentos (Tab. 1). Nas plantas da Amazônia, o tratamento mais afetado foi ATAm, em que a redução do diâmetro foi de 32% em relação ao CAm, enquanto nas plantas do Cerrado as plantas ATCe apresentaram redução de 27% em relação as plantas CCe ( $P \leq 0.05$ ). O diâmetro total da raiz apresentou interação significativa entre origem e tratamentos, afetando de modo mais severo as plantas do Cerrado (Tab. 1) ( $P \leq 0.05$ ). As plantas ATAm apresentaram uma redução de 20% no diâmetro total da raiz, enquanto as plantas ATCe reduziram 31% (Tab. 1) ( $P \leq 0.05$ ). Grãos de amido foram visualizados em pequena quantidade na região do cilindro central das plantas CAm e APAm (Anexo 2).

O cilindro central é delimitado pelo periciclo uniestratificado nas plantas ATAm e se encontra em divisão periclinal (Fig. 5C). Raízes laterais foram observadas nas plantas CAm, APAm e CCe (Fig. 5B). A raiz é poliarca e o número de arcos variou entre a origem e os tratamentos (Tab. 1) (Fig. 6). As células da medula apresentam paredes espessas, em alguns casos lignificadas, sem conteúdo aparente e sem espaços intercelulares.



**Figura 4.** Detalhe da epiderme com pelos radiculares em *Guazuma ulmifolia* Lam. A. pelos unicelulares, longos; bicelular (seta); B. pelos longos, bicelulares; C. pelos curtos e unicelular; Barra - 50 µm.

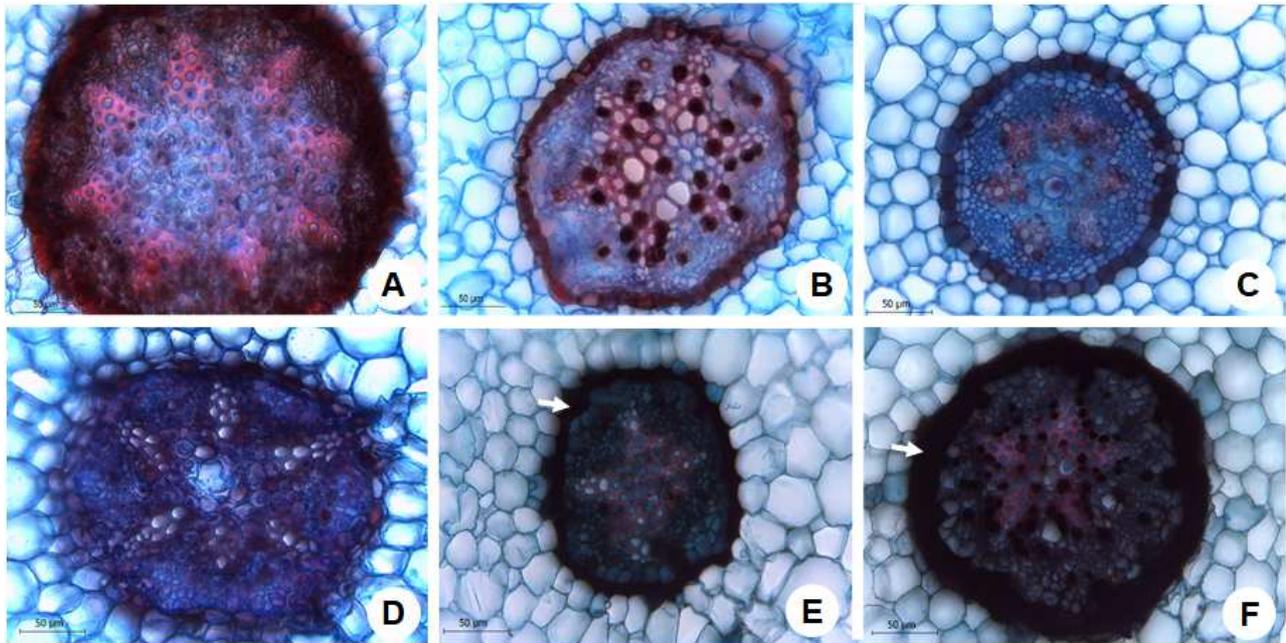


**Figura 5.** A. Detalhe do aerênquima lisígeno (AL) desenvolvido na raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. em APCe. B. Formação de raízes laterais (RL) a partir do periciclo em APAm. C. Detalhe do espessamento da endoderme (seta) e periciclo em divisão (\*); Barras A e B: 50 µm; C: 20 µm.

Compostos fenólicos foram observados tanto nas plantas da Amazônia, como nas plantas do Cerrado, porém em regiões distintas. Nas plantas da Amazônia, a presença desses compostos foi constatada na endoderme e no xilema primário (Fig. 6A, B e C). Nas plantas do Cerrado a concentração é dependente do tratamento: nas plantas CCe estão presentes na endoderme, xilema primário e distribuídos aleatoriamente na região mais interna do córtex, nas plantas APCe, ocorre

também no periciclo e floema, enquanto nas plantas ATCe, foi visualizado na endoderme, periciclo, xilema (Fig. 6D, E e F) e em pequena quantidade no córtex (Fig. 3B). Aparentemente, há maior quantidade de compostos fenólicos nas plantas do Cerrado, em relação as plantas da Amazônia, especialmente na endoderme.

Fungos parasitas do gênero *Pythium* foram visualizados na raiz de *G. ulmifolia*, independente da origem ou tratamento.



**Figura 6.** Cilindro central da raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. evidenciando a variação no número de arcos entre as plantas da Amazônia (A, B e C) e do Cerrado (D, E e F). E e F. Deposição de compostos fenólicos na endoderme (seta). A e D. Controle; B e E. Alagamento parcial e C e F. Alagamento total; Barra: 50 µm.

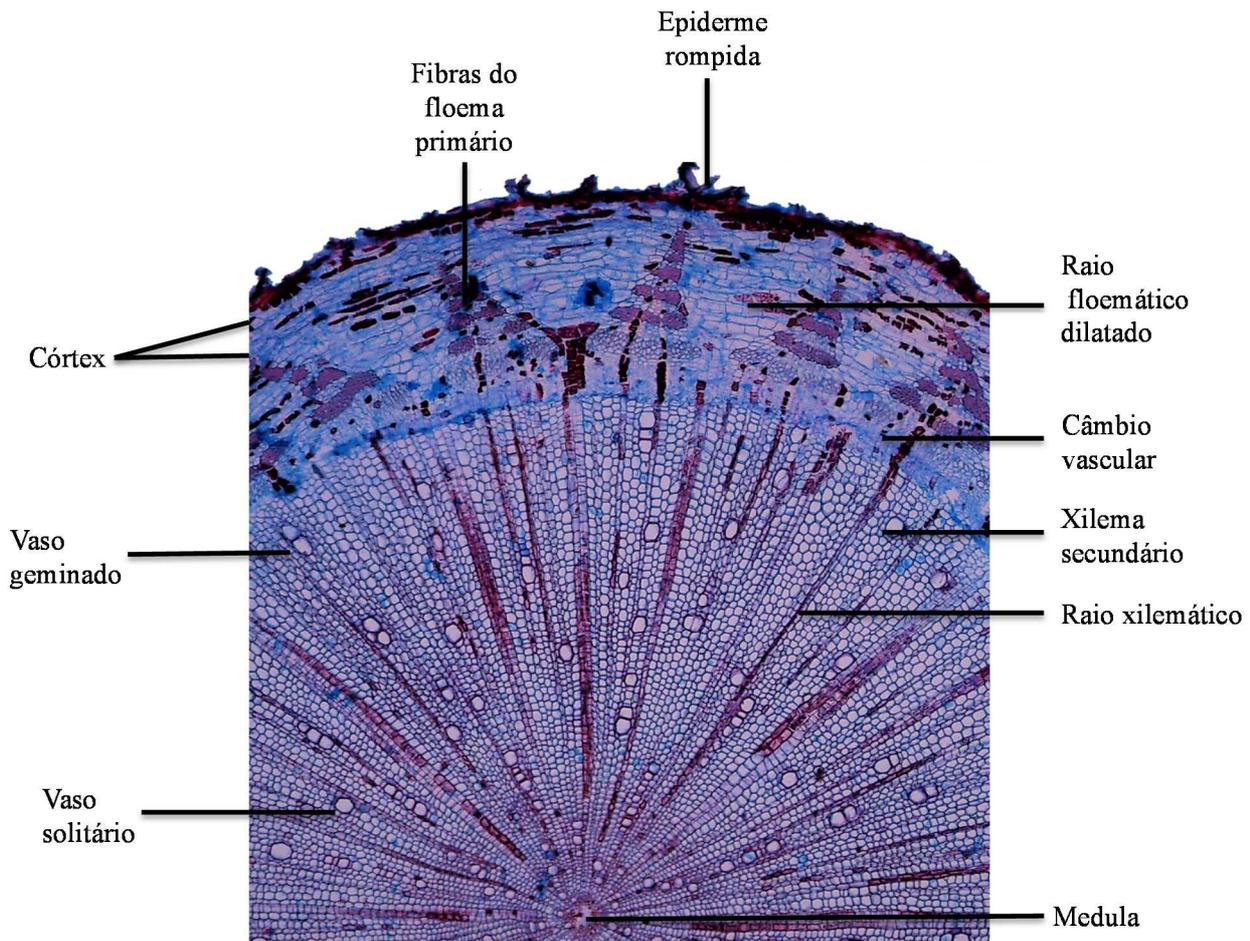
### 3.2 Características gerais do caule

Em corte transversal o caule apresenta formato circular, independente da origem ou tratamento (Fig. 7). A epiderme apresenta tricomas tectores simples unicelulares com extremidade pontiaguda, tricomas estrelados unicelulares com até oito ramificações e tricomas glandulares peltados com pedicelo curto e extremidade arredondada (Fig. 8A). Em algumas regiões a epiderme apresenta-se rompida, sendo mais acentuado nas plantas ATCe (Tab. 1). A periderme se encontra no início da formação e o número de camadas de felema variou entre os tratamentos, sendo que nas plantas ATCe o tecido não se desenvolveu (Tab. 1).

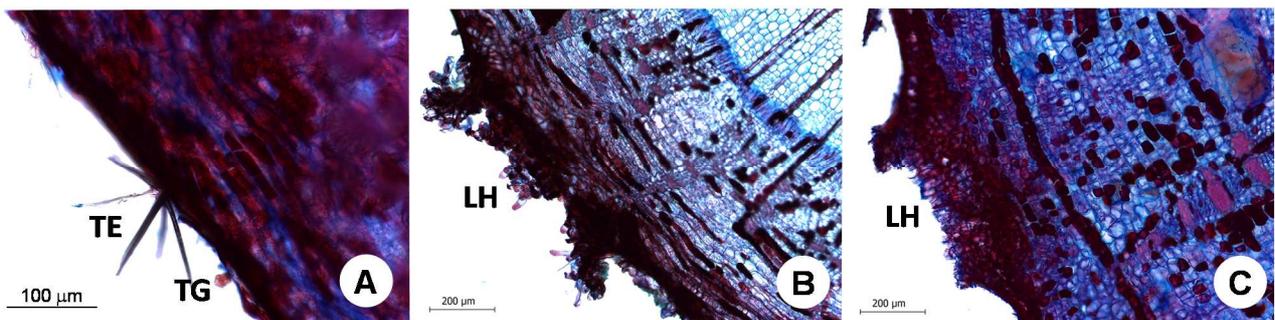
Lenticelas hipertrofiadas desenvolveram-se nas plantas submetidas ao alagamento parcial, independente da origem (Fig. 8B e C) e nas plantas APCe, houve também o desenvolvimento de aerênquima secundário (Fig. 9A e B) (Tab. 1).

Embora em pequena quantidade de camadas, o parênquima cortical ainda está presente, sendo o número de camadas maior nas plantas submetidas ao alagamento parcial, assim como nas ATAm

(Tab. 1). Canais secretores de mucilagem foram visualizados nessa região, independente da origem ou tratamento.



**Figura 7.** Visão geral do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. em secção transversal procedentes da Amazônia e submetidas ao alagamento total. Evidenciando destacamento epidérmico.



**Figura 8.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. A. Detalhe dos tricomas estrelados (TE) e tricomas glandulares (TG) em plantas da Amazônia submetidas ao alagamento parcial; B e C. Detalhe de lenticelas hipertrofiadas (LH), formadas nas plantas submetidas ao alagamento parcial da Amazônia (B) e do Cerrado (C). Barra A: 100 µm; B e C: 200 µm.

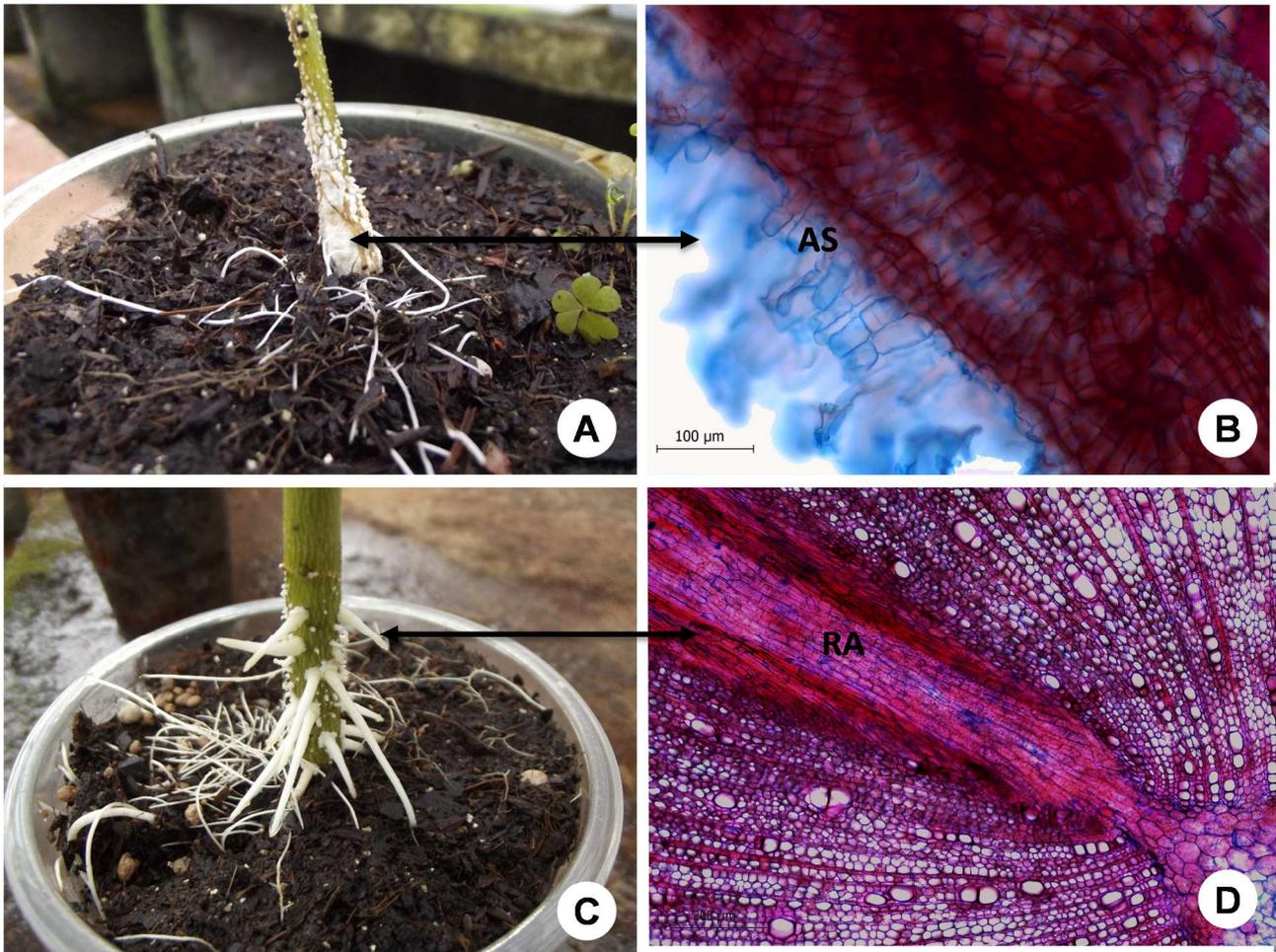
Na região do floema secundário das plantas CAM o parênquima radial apresenta-se dilatado em formato triangular, bem desenvolvido e com um padrão regular em relação a região fibrosa (Fig. 7 e 10). As fibras dessa região se apresentam em faixas tangenciais em arranjo paralelo. Nas plantas APAM e ATAm a dilatação do parênquima do raio é maior em relação a região fibrosa.

No tratamento CCE a região fibrosa se apresenta mais frequente em relação a dilatação do raio que é consideravelmente menor. Nas plantas APCE e ATCE a dilatação do raio não segue o padrão triangular, como nas plantas da Amazônia (Fig. 10D e F); na região do floema e em parte da região cortical ocorrem camadas de células estão desordenadas apresentando tanto divisão anticlinal como periclinal (Fig. 11D e F), o que resulta numa desordem do tecido que foge ao padrão visto, sendo mais evidente nas plantas APCE.

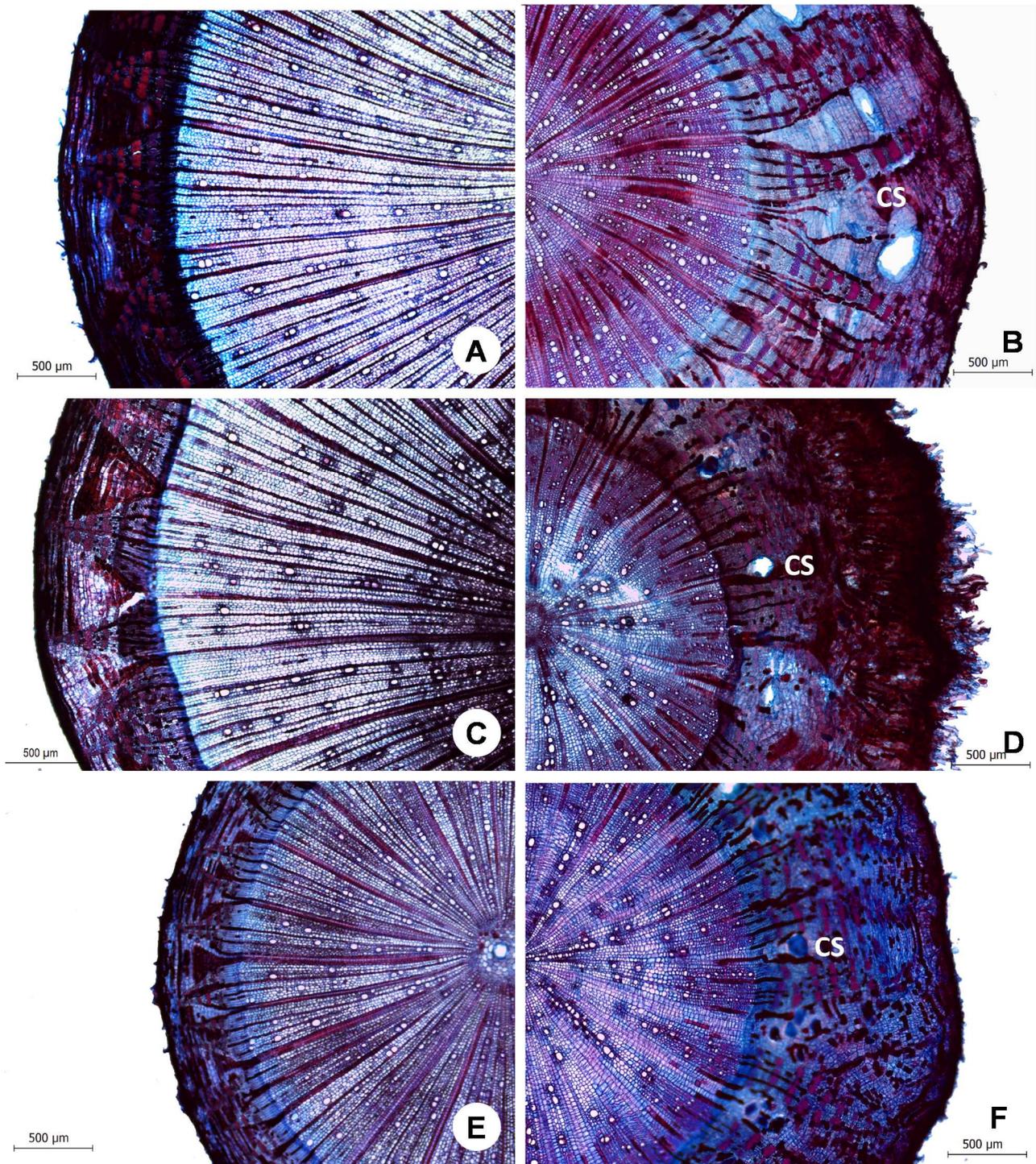
Na raio dilatado das plantas do Cerrado, independente do tratamento, há cavidades secretoras de mucilagem de origem lisígena com formato oval, tamanhos variados e dispostas regularmente (Fig. 10B, D e F). Nas plantas ATCE as cavidades são levemente menores em relação aos demais tratamentos (Fig. 10F). Já nas plantas com origem na Amazônia foram observados discretos canais secretores, tanto na região do córtex quanto no parênquima do floema.

Na região do floema secundário das plantas CAM há abundante deposição de amido, enquanto que nas plantas ATAM o amido não foi observado. Nas plantas do Cerrado observou-se amido em todos os tratamentos.

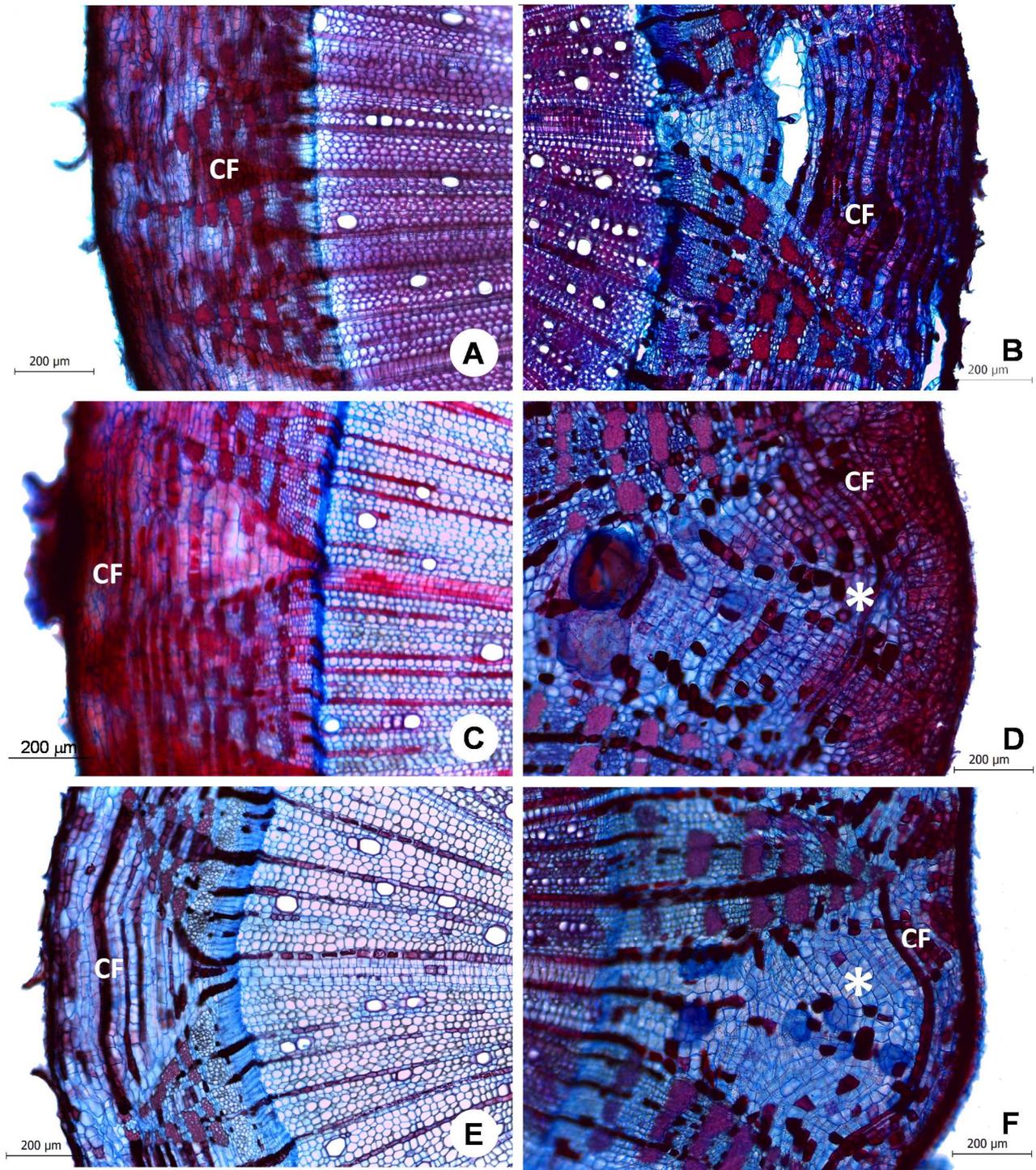
As plantas da Amazônia, independente do tratamento, apresentaram maior investimento no desenvolvimento do xilema em relação ao floema secundário, enquanto nas plantas do Cerrado a produção dos dois tecidos é aproximadamente igual (Fig. 10).



**Figura 9.** A e B. Detalhe das fissuras caulinares e desenvolvimento inicial do aerênquima secundário (AS) em *Guazuma ulmifolia* Lam. do Cerrado submetidas ao alagamento parcial; C e D. Detalhe da morfologia externa e início da formação de raízes adventícias (RA) as plantas da Amazônia submetidas ao alagamento parcial. Barra B: 100 µm; D: 200 µm. Fig. A. Pires et al. 2018.



**Figura 10.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. Amazônia (A, C e E) e do Cerrado (B, D e F); A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; B, D e F. Detalhe do formato oval das cavidades secretoras no raio dilatado, dispostas regularmente nas plantas CCe, APCe e ATCe, respectivamente; CS – cavidades secretora. Barra: 500 µm.

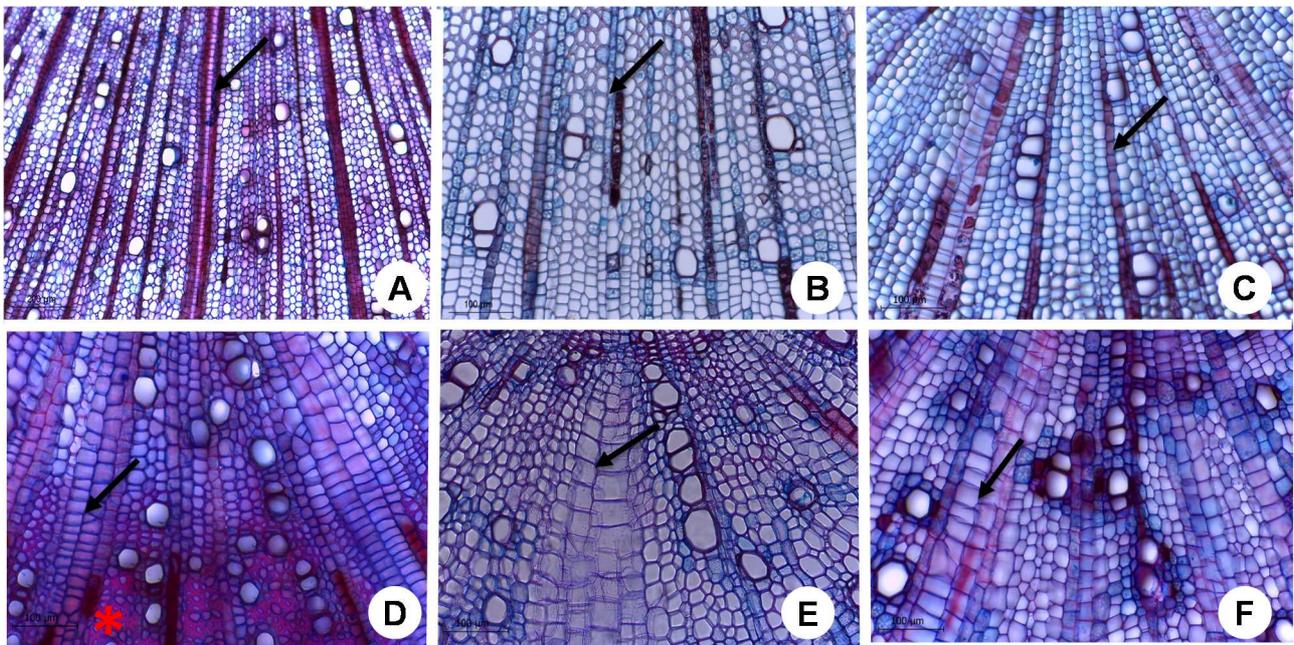


**Figura 11.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; B, D e F. D e F. Detalhe do arranjo desordenado resultante da divisão das células tanto anticlinal, quanto periclinal, do parênquima cortical e do raio dilatado (\*). CF – Compostos fenólicos Barra: 200 µm.

No xilema secundário das plantas CAM, tanto as fibras quanto as células do parênquima axial possuem paredes finas a espessas. No tratamento APAm as paredes são espessas e no tratamento ATAm são levemente espessadas. Já nas plantas com origem do Cerrado, independentemente do tratamento, são finas a espessas e na região próxima ao câmbio aumentam a espessura (Fig. 12D).

O parênquima axial das plantas se apresenta difuso e difuso em agregados (Fig. 12) vasos desobstruídos, porosidade difusa, sem arranjo nas plantas da Amazônia e com uma tendência a arranjo radial nas plantas do Cerrado (Fig. 12E e F), sobretudo nas regiões próximas ao xilema primário (Fig. 12D, e F) (Anexo 4). Os elementos de vaso são geralmente solitários e múltiplos de 2 a 4 (Tab. 1).

A densidade de vasos/mm<sup>2</sup> das plantas CAM não diferiu entre os tratamentos de APAm e ATAm. No entanto, nas plantas do APAm foi significativamente menor que aquelas submetidas ao ATAm. As plantas CC diferiram significativamente das plantas APCe e ATCe, e estas não tiveram diferença significativa entre si. Independentemente do tratamento, plantas com origem da Amazônia possuem uma menor frequência de vasos em relação às plantas do Cerrado ( $p \leq 0.05$ ) (Tab. 1).



**Figura 12.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam., com origem da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F), evidenciando o parênquima radial no xilema secundário (seta); D. Detalhe da espessura da parede das fibras (\*). Parênquima axial difuso a difuso em agregados. Barra A: 200  $\mu$ m; B, C, D, E e F: 100  $\mu$ m.

O diâmetro tangencial dos elementos de vasos variou em relação a origem das plantas. Nas plantas CAM foi significativamente menor em relação ao lote CCe. Entre os tratamentos das plantas da Amazônia houve aumento significativo no diâmetro de vasos das plantas APAm e ATAm em relação ao controle e não apresentaram diferenças significativas entre si. Por outro lado, nas plantas do Cerrado o diâmetro de vasos apenas das plantas APCe foi significativamente maior em relação ao CCe e ao ATCe, que não apresentaram diferenças significativas entre si ( $p \leq 0.05$ ) (Tab. 1).

As células do parênquima axial das plantas CAM apresentam amido com frequência, sendo que nas plantas APAm a quantidade é aparentemente maior em relação ao controle; e nas plantas ATAm, não foi observado. No caule das plantas CCE e ATCE as células do parênquima axial apresentam quantidade mínima de amido e mais reduzida nas plantas APCE.

O parênquima radial das plantas da Amazônia apresenta-se com raios predominantemente unisseriados e os multisseriados variam de 2 a 4 células de largura, heterocelulares com compostos fenólicos e amido. As plantas CCE apresenta-se com raros raios uni e predominantemente multisseriados com até 7 células de largura, heterocelulares e nestas com pouco amido. Nas plantas APCE predominam os raios mais largos (2 a 7 células de largura) (Anexo 5).

Resquírios de xilema primário estão presentes na região próxima a medula de todos os espécimes. Nas plantas submetidas ao alagamento parcial e total o xilema primário é mais evidente em relação ao controle, independentemente da origem (Fig. 13).

A zona cambial é distinta independentemente da origem ou do tratamento (Anexo 3). No entanto, é mais desenvolvida nas plantas com origem da Amazônia, sobretudo, nas plantas ATAm (Tab. 1), evidenciando que a diferenciação está ocorrendo de forma mais lenta que a divisão celular.

A região da medula é visualizada em todos os tratamentos, independentemente da origem, porém é mais evidente nas plantas da Amazônia (Fig. 13A, B e C). Os espécimes CAM apresentam medula parenquimática com paredes levemente espessas, totalmente preenchida por grãos de amido, sem espaços intercelulares, sendo que em algumas células ocorre compostos fenólicos. Na região medular das plantas APAm, a ocorrência de amido é menor em relação ao CAM, no entanto, na cavidade secretora todas as células possuem amido. Na região central da medula das plantas da Amazônia, independentemente do tratamento, há um canal secretor. Nas plantas CAM e APAm essas estruturas são de origem esquizógena, enquanto nas plantas ATAm foi observado no canal secretor um revestimento formado por células epiteliais (Fig. 13A, B e C).

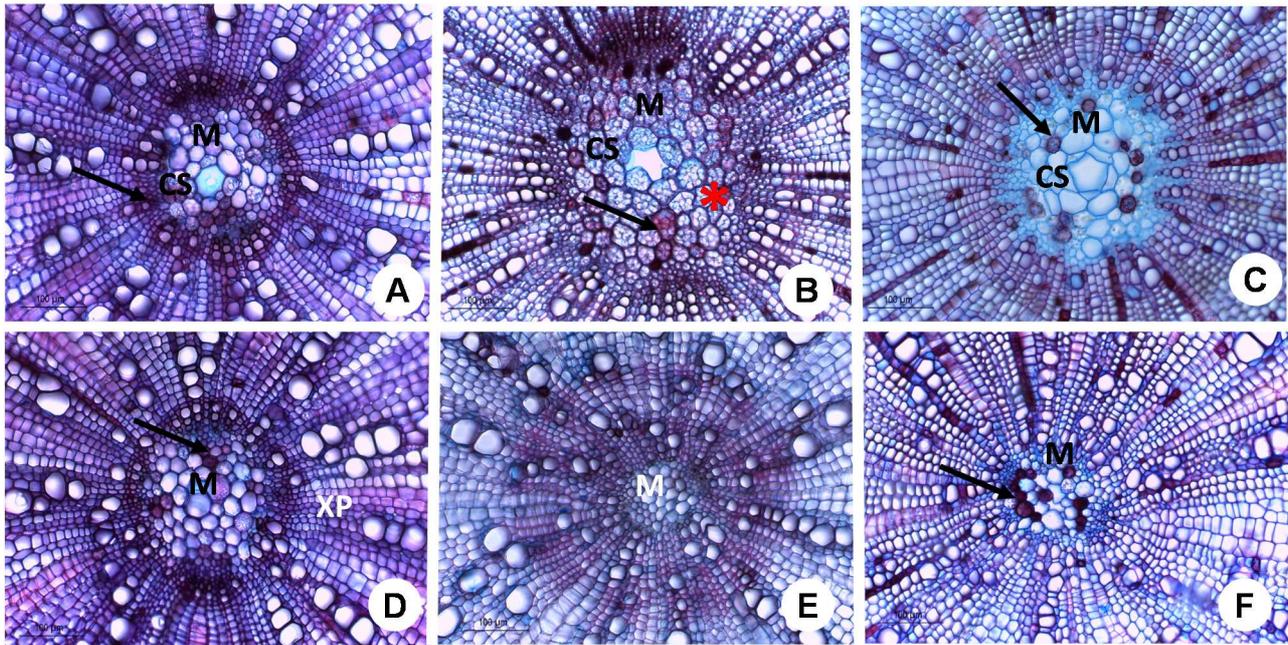
Nas plantas CCE e APCE, a medula apresenta raras células com deposição de amido, e em algumas células ocorre também a deposição de compostos fenólicos (Fig. 13A, B, C, D e F). Nestes tratamentos somente um indivíduo analisado apresentou cavidade secretora na medula. As plantas do ATCE podem ou não apresentar cavidade secretora e as células possuem uma grande deposição de compostos fenólicos e amido, sendo que a quantidade de compostos fenólicos é mais expressiva.

O início da formação de raízes adventícias foi visualizado em alguns espécimes do alagamento parcial, tanto com origem na Amazônia, como de origem no Cerrado (Fig. 9C e D) (Tab. 1).

A deposição de compostos fenólicos foi visualizada no caule de todas as plantas de *G. ulmifolia* em coloração vermelha. Porém, a região de maior deposição desses compostos e a regularidade com que ocorrem nos tecidos difere tanto em relação à origem das plantas quanto aos tratamentos a que foram submetidas.

Nas plantas CAM e CCE os compostos fenólicos estão em abundância no raio dilatado e há uma regularidade na sua deposição, assim como na região do córtex. Na região do xilema secundário, a concentração é bem menor em relação a região do floema, independentemente da origem. Porém, nessa mesma região das plantas CCE, a deposição dos compostos é maior em relação as CAM.

Nas plantas APAM, houve um aumento na concentração dos compostos fenólicos, tanto no xilema secundário quanto no raio, enquanto nas plantas APCe houve uma redução, sendo que apenas em algumas observa-se o composto. Nas plantas ATAM e ATCe, a quantidade de compostos fenólicos reduziu consideravelmente em todo o caule.



**Figura 13.** Secção transversal do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam., da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F). A e D. Detalhe da região medular (M) das plantas controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; B e E. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; A e D. Canal secretor (CS); compostos fenólicos (seta); amido (\*). Barra: 100  $\mu$ m.

**Tabela 1.** Caracteres qualitativos e quantitativos (valores médios  $\pm$  desvio padrão) anatômicos avaliados na raiz e no caule de plantas jovens de *Guazuma ulmifolia* Lam. com origem da Amazônia e do Cerrado, submetidas a diferentes tratamentos de alagamento (Controle, Alagamento Parcial e Alagamento Total) por 30 dias. Letras maiúsculas representam diferenças entre origem e letras minúsculas, representam diferenças entre os tratamentos. Médias seguidas por letras iguais, não diferem pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Parâmetro	Amazônia			Cerrado		
	Controle	A parcial	A total	Controle	A parcial	A total
<b>Raiz</b>						
Diâmetro total ( $\mu\text{m}$ )	844,06 $\pm$ 104,7 <sup>Aa</sup>	749,27 $\pm$ 41,1 <sup>Ab</sup>	675,16 $\pm$ 51,7 <sup>Ac</sup>	790,09 $\pm$ 119,0 <sup>Aa</sup>	680,97 $\pm$ 85,56 <sup>Bb</sup>	544,89 $\pm$ 161,47 <sup>Bc</sup>
Diâmetro do cilindro central ( $\mu\text{m}$ )	268,36 $\pm$ 37,0 <sup>Aa</sup>	219,14 $\pm$ 16,0 <sup>Ab</sup>	183,32 $\pm$ 26,0 <sup>Ac</sup>	206,26 $\pm$ 29,4 <sup>Ba</sup>	210,25 $\pm$ 48,58 <sup>Aa</sup>	171,77 $\pm$ 51,12 <sup>Ab</sup>
Córtex ( $\mu\text{m}$ )	575,7 $\pm$ 73,8 <sup>Aa</sup>	530,1 $\pm$ 43,4 <sup>Aab</sup>	491,8 $\pm$ 34,1 <sup>Ab</sup>	583,8 $\pm$ 98,7 <sup>Aa</sup>	444,36 $\pm$ 56,20 <sup>Bb</sup>	397,50 $\pm$ 116,97 <sup>Bb</sup>
Diâmetro das células do córtex ( $\mu\text{m}$ )	35,1 $\pm$ 6,0 <sup>Aa</sup>	33,0 $\pm$ 7,1 <sup>Aa</sup>	34,4 $\pm$ 6,3 <sup>Aa</sup>	38,6 $\pm$ 7,4 <sup>Aa</sup>	29,48 $\pm$ 6,7 <sup>Ab</sup>	39,7 $\pm$ 7,0 <sup>Ba</sup>
Nº de camadas do parênquima (média)	8,2	8,3	7,4	9,5	9,1	7,9
Idioblastos	+	-	-	-	-	+
Aerênquima lisígeno	+	+	-	-	-	-
Aerênquima esquizolisígeno	-	-	+	+	+	+
Nº de arcos do xilema	8	6	7	5	5	5
% de espaços intercelulares	13,6% <sup>Aa</sup>	26% <sup>Aa</sup>	14% <sup>Aa</sup>	9,96% <sup>Aa</sup>	21,4% <sup>Aa</sup>	23,5% <sup>Aa</sup>
Raízes laterais	+	+	-	+	-	-
<b>Caule</b>						
Rompimento de epiderme	+	+	++	+	++	+++
Periderme (camadas de felema)	3 - 4	5 - 6	-	3 - 4	5 - 6	2
Lenticelas hipertrofiadas	-	++	-	-	+	-
Aerênquima secundário	-	-	-	-	+	-
Camadas de células do par. cortical	Até 3	4 - 5	6	2 - 3	4 - 5	2
Raízes adventícias	-	+	-	-	+	-
Cavid. secretoras no raio do floema	-	-	-	++	++	+
Deposição de amido no floema 2º	-	+	-	+	+	+
Zona cambial distinta	10 - 12	10 - 12	11 - 14	9 - 11	9 - 11	9 - 11
Deposição de amido no par. axial	+	++	-	+	+	+

(%) de vaso/mm <sup>2</sup> - Solitário	80,3 <sup>Aa</sup>	79,3 <sup>Aac</sup>	78,8 <sup>Abd</sup>	70,7 <sup>Ba</sup>	68,1 <sup>Bb</sup>	69,8 <sup>Bb</sup>
(%) de vaso/mm <sup>2</sup> - M <sub>2</sub>	14,8 <sup>Aa</sup>	17,2 <sup>Aa</sup>	15,8 <sup>Aa</sup>	21,39 <sup>Ba</sup>	23 <sup>Bab</sup>	20,2 <sup>Bb</sup>
(%) de vaso/mm <sup>2</sup> - M <sub>3</sub>	4,1 <sup>Aa</sup>	2,8 <sup>Aa</sup>	4,9 <sup>Aa</sup>	5,5 <sup>Aa</sup>	5,9 <sup>Aa</sup>	8,6 <sup>Aa</sup>
(%) de vaso/mm <sup>2</sup> - M <sub>4</sub> ou mais	0,5 <sup>Aa</sup>	0,4 <sup>Aa</sup>	0,3 <sup>Aa</sup>	2,1 <sup>Aa</sup>	2,8 <sup>Aa</sup>	1,1 <sup>Aa</sup>
Densidade de vasos/mm <sup>2</sup>	22,93 ±3,98 <sup>Aa</sup>	17,3 ±5,63 <sup>Aab</sup>	25,4 ±8,09 <sup>Aac</sup>	61,7 ±9,28 <sup>Ba</sup>	47,76 ±9,91 <sup>Ba</sup>	45,6±15,09 <sup>Bb</sup>
Diâmetro tangencial de vasos (média)	30,49 ±5,31 <sup>Aa</sup>	36,12 ±5,43 <sup>Ab</sup>	36,62 ±5,36 <sup>Ab</sup>	34,88 ±6,96 <sup>Ba</sup>	40,13 ±8,11 <sup>Ab</sup>	37,46 ±5,31 <sup>Aab</sup>
Frequência de raios	+	++	+++	+	++	+++
Xilema primário	+	++	++	+	++	++
Canal secretor na medula	+	+	+	-	-	-

(-) ausência; (+) presença; (++) acentuado; (+++) muito acentuado. M<sub>2</sub> - múltiplo de 2; M<sub>3</sub> - múltiplo de 3; M<sub>4</sub> - múltiplo de 4.

## 4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A anatomia da raiz e do caule de plantas jovens de *G. ulmifolia* evidenciam diferenças significativas nesses órgãos quanto à procedência de coleta, bem como distintas respostas adaptativas de sobrevivência ao alagamento. Essa plasticidade pode ser evidenciada através de ajustes anatômicos (Rôcas et al., 1997) nos órgãos estudados da espécie.

### 4.1 Raiz

O aumento dos pelos radiculares observados em *G. ulmifolia* quando submetida ao alagamento corroboram estudos realizados em *Tabebuia avellanedae* (Davanso-Fabro, 1998) e *Celtis iguanaea* (Pilati e de Souza, 2006) e é referida como uma importante adaptação de tolerância a inundação (Davanso-Fabro, 1998). A presença de pelos curtos pode ser considerado relevante na tolerância ao alagamento, visto que estes são mais eficientes que pelos longos na absorção (Cutter, 1986; Edson-Chaves e Graciano-Ribeiro, 2018).

Ocorreu redução acentuada no diâmetro total da raiz de *G. ulmifolia* nas plantas submetidas ao alagamento, especialmente naquelas submetidas ao alagamento total. Isso está provavelmente relacionado com as reduções do cilindro central, no espessamento e no número de camadas celulares do córtex. Essa redução pode ser vista como uma economia de energia, já que segundo Pilati e de Souza, (2006) e Gregório et al., (2008), os níveis energéticos tornam-se reduzidos nessas condições. Uma vez que a sobrevivência das plantas quando alagadas pode ser mais relevante que o investimento no crescimento (Bianchini et al. 2000).

Ainda foi observado uma variação no número de arcos do xilema para os indivíduos coletados na Amazônia, sendo que este foi constante para as plantas do Cerrado. Segundo Povh et al. (2005), essa variação pode ocorrer até mesmo entre raízes do mesmo indivíduo, porém poucas espécies mantêm o número de arcos constante. Neste caso, a origem das plantas pode ter influenciado nessa constância, e pode estar relacionado com o diâmetro do cilindro central que foi menor para as plantas do Cerrado, como observado em *Otachyrium* por Graciano-Ribeiro (2002).

Foi observada em *G. ulmifolia* ampliação de aerênquimas em condições de alagamento, especialmente nas plantas submetidas ao alagamento parcial. Apesar de ter origem constitutiva (Pires et al., 2018), é observado que esta característica pode ser formada também em raízes de plantas em solos bem drenados ou pode ser induzida pelo alagamento (Colmer e Voesenek, 2009; Yamauchi et al., 2018).

Além disso, a capacidade de produzir aerênquimas e esse aumento observado em *G. ulmifolia* pode contribuir para a tolerância da espécie em solos alagados, pois segundo Armstrong et al., (1994) e Peng et al., (2017) isso acarreta numa maior difusão de gases do meio externo com a planta. Sendo portanto, essencial na sobrevivência das plantas nessas condições (Mano e Otori, 2013; Yamauchi et al., 2018).

O desenvolvimento de raízes laterais a partir do periciclo nas plantas controle, independentemente da origem, indica que para *G. ulmifolia* essa característica não é determinada pelo alagamento do solo. E sim, constitui uma característica da espécie associada a fatores genéticos (Srivasan e Batcha, 1962; Armstrong et al., 1991). Essas raízes favorecem a oxigenação da rizosfera (Hook et al., 1970), bem como a eficiência de absorção de água e nutrientes (Hook e Scholtens, 1978).

O espessamento da parede das células da medula, observado em todos os tratamentos, portanto, característico da espécie, pode ter contribuído para a manutenção e integridade das raízes de *G. ulmifolia*, e para uma maior proteção mecânica da raiz, compensando os aerênquimas presentes no córtex, evitando segundo Edson-Chaves e Graciano-Ribeiro (2018), possíveis quebras. Esse espessamento é comumente referido em plantas de ambientes alagados (Seago e Marsh, 1989; Chaves et al., 2009).

*Pythium spp.* são fungos parasitas (Putzke, 2002) que afetam severamente as plantas, causando um grave apodrecimento nas raízes (Sánchez Hernández et al., 1998; González et al., 2016). A presença dos fungos não causou tal apodrecimento, fato que pode estar relacionado com a presença de compostos fenólicos na raiz. Segundo Dickson (2000), esses compostos possuem propriedades de defesa que inibem a proliferação de fungos, além de estarem relacionadas à proteção contra herbivoria (Feio et al., 2013). Trabalhos que avaliem a interação entre *Pythium/Guazuma* são ausentes, sendo este o primeiro relato da presença destes fungos em raízes de *G. ulmifolia*.

## 4.2 Caule

Embora a maioria das características caulinares investigadas neste trabalho seja semelhante às referidas por Metcalfe (1950) e Cury e Filho (2012), verificou-se que a origem ecológica das plantas, bem como o efeito do alagamento parcial e total, levou ao desenvolvimento de características até então não descritas, como o desenvolvimento de aerênquima secundário.

Lenticelas hipertrofiadas foram observadas em *G. ulmifolia* submetidas ao alagamento parcial, sendo que nessas plantas a periderme é mais evidente. Segundo Gavilanes e Castro (1998), onde há formação de lenticelas o felogênio é mais ativo. O que explicaria uma maior proporção desse tecido em *G. ulmifolia* submetidas ao alagamento.

A hipertrofia de lenticelas observadas em *G. ulmifolia* submetidas ao alagamento parcial é referida como uma das estratégias adaptativas que favorecem a difusão de oxigênio (Pires et al., 2018), podendo também viabilizar a saída de produtos tóxicos, como etanol, produzidos em consequência da respiração anaeróbia, diante da hipóxia (Pimenta et al., 1996; Picicchio et al., 2010). A relevância de lenticelas hipertrofiadas para plantas tolerantes ao alagamento foi confirmada em *Cedrela fissilis* (Binotto et al., 2016) e *Cestrum axillare* (Melo et al., 2017).

A capacidade de formar raízes adventícias sob condições de alagamento, como observado em *G. ulmifolia*, submetida ao alagamento parcial é comumente citada na literatura entre as espécies

tolerantes a hipóxia (ver Ferreira et al., 2006; Oliveira et al., 2015 e Melo et al., 2017). Este mecanismo pode estar relacionado à substituição das raízes eventualmente mortas durante o alagamento, possibilitando o aumento do suprimento de O<sub>2</sub> e viabilizando o retorno do metabolismo aeróbio (Vartapetian e Jackson, 1997; Povh et al., 2005), além de permitir a remoção de compostos tóxicos resultantes do metabolismo anaeróbico (Crawford, 1978).

O aerênquima secundário presente somente no caule das plantas do Cerrado submetidas ao alagamento parcial pode ser visto como um ajuste e importante resposta morfoanatômica que possibilita a redução dos efeitos negativos causados pelo alagamento, ampliando a capacidade de sobrevivência de *Guazuma* do Cerrado nessas condições. Uma vez que, de acordo com Shimamura et al. (2003) essa estrutura pode garantir o suprimento de oxigênio nos tecidos internos da planta, em condições de alagamento; e, portanto, exercer a mesma função que as lenticelas hipertrofiadas (Davanso-Fabro et al., 1998).

Em *G. ulmifolia* do Cerrado houve um maior investimento na região do floema secundário em todos os tratamentos, em relação às plantas da Amazônia, principalmente naquelas submetidas ao alagamento parcial e total. Nestes tratamentos a região do floema secundário e parte da região cortical apresenta divisões celulares anticlinais e periclinais acarretando aumento na espessura dessa região, como relatado por Pisicchio et al. (2010) em plantas de *Heliocarpus popayanensis* submetidas ao alagamento. Sugere-se que esse maior investimento na região do floema secundário nas plantas do Cerrado decorre da necessidade dessas plantas reorganizarem a atividade celular para produzirem de maneira eficiente estruturas como lenticelas hipertrofiadas e aerênquima secundário.

Para o xilema secundário as plantas controle da Amazônia apresentaram vasos mais estreitos e em menor densidade o que, provavelmente garante a espécie uma maior segurança na condução hídrica. Essas características inibem a embolia (Sonsin et al., 2012; Carvalho et al., 2016), o que assegura o fluxo de água nas plantas (Zimmermann e Milburn 1982). Aloni (1989) menciona que espécies sujeitas à inundação, como as plantas da Amazônia, tendem a possuir vasos mais estreitos. Ao contrário, as plantas procedentes do Cerrado possuem maior densidade de vasos em decorrência do maior percentual de vasos múltiplos. Essa combinação garante tanto maior eficiência na condução hídrica (Ellerby e Ennos, 1998; Silva e Melo Júnior, 2017), quanto maior segurança (Dickinson, 2000; Alves e Angyalossy-Alfonso, 2001). Para Dickison (2000) e Carlquist (2012) um maior agrupamento de vasos garante a continuidade de água quando vasos do mesmo grupo tiverem embolia. De acordo com Baas et al. (1983), plantas de ambientes secos, como no Cerrado, tendem a mostrar um compromisso entre segurança e eficácia no transporte de água crescendo a frequência de vasos.

Entretanto, quando ocorre o alagamento, há um aumento tanto no diâmetro dos vasos (15,6% APAm, 16,7% ATAm, 13,1% APCe e 6,9% em relação aos seus respectivos controles), quanto na quantidade de vasos múltiplos (4,9% APAm, 7,6% ATAm, 8,5% APCe e 3% ATCe em relação aos

controles) das plantas de *G. ulmifolia*; o que garantiria uma maior eficiência na condução hídrica nessas condições. Resultados semelhantes foram observados por Davanso-Frabra et al. (1998) em *Sebastiania virgata* em condições de alagamento. A manutenção do fluxo de água em plantas alagadas se torna muito relevante, considerando que o alagamento é capaz de diminuir a absorção de água (Coutts, 1981).

Os trabalhos de Luchi et al. (2005) e Dória et al. (2016) reportam que quanto menor a disponibilidade hídrica, maior é a largura dos raios. O mesmo ocorreu em *G. ulmifolia* do Cerrado em relação as plantas da Amazônia. Raios mais largos evidenciam um mecanismo de tolerância a déficit hídrico (Nardini et al., 2011; Dória et al., 2016), funcionando como uma via radial eficiente no transporte de água (Dória et al., 2016) e de metabólitos do floema para o xilema secundário (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2002).

De acordo com Luchi (2004) quanto menor a disponibilidade de água, maior o espessamento das fibras; isso também foi observado para indivíduos de *Xylopia aromatica*, oriundos de solos bem drenados do Cerrado por Luchi et al. (2005). Os indivíduos do CCe apresentam fibras visivelmente, mais espessas que o CAM, bem como todas as plantas submetidas ao alagamento (Fig. 11D).

A redução do amido nas plantas de *G. ulmifolia* sob condições de alagamento, provavelmente favoreceu a sobrevivência das plantas. Nessas condições, o amido pode ser utilizado na manutenção do metabolismo, assim como na construção de alterações morfoanatômicas como lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias (Kolb et al., 1998; Medri et al., 2007). Ressaltando que no tratamento APCe, além das estruturas citadas, pode ter havido uma demanda de amido para a produção de aerênquima secundário. Além disso, é preciso levar em consideração também a possibilidade do amido estar envolvido no transporte de água e nutrientes, bem como nos processos metabólicos que possibilitam as espécies tolerarem períodos de inundação (Cosmo et al., 2010).

No caule de *G. ulmifolia* com origem do Cerrado foi verificada a presença de compostos fenólicos. Segundo Rocha et al. (2011), esses compostos estão comumente associados a resistência da planta e o seu sucesso adaptativo no ambiente (Feio et al., 2013). Além de em condições de estresse atuarem como antioxidantes e também como moléculas pró-oxidantes (Sakihama e Yamasaki, 2002). Eles estão portanto, envolvidos em quase todas as interações das plantas com o meio (Santos et al., 1998) garantindo dessa maneira, a manutenção da estrutura celular e da integridade dos tecidos (Apezzato-da-Glória, 2003).

O arranjo e os aspectos estruturais das cavidades e canais secretores de mucilagem, verificados no caule de *G. ulmifolia*, estão, em sua maioria, em conformidade com as descrições para as diferentes espécies de Malvaceae. Segundo Rocha et al. (2011) em *Hibiscus pernambucensis*, as cavidades e canais secretores ocorrem paralelamente e encontram-se dispostos em todo caule, tanto no córtex quanto na medula. Do mesmo modo, Galina et al. (2005) relatou canais secretores de mucilagem com

disposição radial e de tamanhos variados em *G. ulmifolia*. A existência, o número e a posição dos canais, são apontados como uma valiosa marca taxonômica para a família (Metcalf e Chalk, 1950), além de serem uma importante característica ecológica nos representantes de Malvaceae (Pimentel et al., 2011).

As estruturas secretoras nas plantas ocorrem com maior frequência e tamanho nas plantas do Cerrado em relação as demais, e localizam-se no córtex e no raio dilatado. Estão provavelmente relacionados com a menor disponibilidade hídrica, ou com a resistência contra a seca sazonal a quais essas plantas são submetidas. Por ter alta capacidade de hidratação (Jordaan e Kruger, 1992) a mucilagem pode ser ecologicamente importante para a economia de água (Nakayama et al., 1996), podendo também influenciar na reserva de carboidratos e na resistência contra a seca, bem como atuar na proteção contra agentes patogênicos (Rocha et al., 2011).

O conjunto de dados obtidos nesse estudo evidencia que as plantas *G. ulmifolia* procedentes da Amazônia e do Cerrado apresentaram características anatômicas significativas relacionadas ao ambiente de origem, o que evidencia uma alta plasticidade da espécie. Além de possuir efetivas respostas anatômicas frente ao alagamento, garantindo sua colonização em ecossistemas sujeitos ao alagamento. Ainda, observamos que as plantas de Cerrado, que estão adaptadas a um ambiente seco, quando colocadas por um período de alagamento, mostram ajustes nas estruturas internas e externas de raiz e caule para garantir sua sobrevivência num ambiente que seria considerado extremo. Sendo que o caule apresentou maiores variações em resposta ao alagamento, especialmente nas plantas do Cerrado.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aloni, R., 1989. Control of xylogenesis within the whole tree. *Annals of Science Forest* 46, 267-272.
- Alves, ES. e Angyalossy-Alfonso, V., 2002. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. *IAWA Journal* 23, 391-418.
- Alves, ES. e Angyalossy-Alfonso, V., 2001. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21, 31-40.
- Apezato-da-Glória, B. e Carmello-Guerreiro, SM., 2003. Anatomia vegetal. Viçosa, MG, Universidade Federal de Viçosa.
- Armstrong, W., Brandle, R. e Jackson, MB., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43, 307-358.
- Armstrong, W., Justin, SHFW., Beckett, PM., Lythe, S., 1991. Root adaptation to soil waterlogging. *Aquatic Botany* 39, 57-73.
- Baas, P., Wheeler, E. e Fahne, A., 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin* 4, 141-159.
- Bailey-Serres, J., Voisenek, LACJ. 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology* 59, 313-339.
- BFG, 2015. BFG (The Brazil Flora Group) Growing knowledge: Na overview of seed plant diversity in Brazil *Rodriguesia*, 66, 1-29.
- Bianchini, E., Medri, ME., Pimenta, JA., Giloni, PC., Kolb, RM. e Correa, GT., 2000. Anatomical alterations in plants of *Chorisia speciosa* A. St. Hil. *Interciencia* 25, 436-441.
- Binotto, B., Antoniazzi, AP., Neumann, GM., Sausen, TL., Budke, JC., 2016. Tolerância de plântulas de *Cedrella fissilis* Vell. A diferentes amplitudes e intensidades de inundação. *Ciência Florestal*, Santa Maria 26, 1339-1348.
- Carlquist, S., 2012. How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90, 901-940.
- Carvalho, LSO., Lira, JMS., Rodrigues, AC., Lara, TS., Pacheco, FV., Alvarenga, AA., 2016. Resistance Mechanisms of *Peltophorum dubium* (Sprengel) Taubert Submitted to Flood Conditions. *Floresta e Ambiente* 23, 582-588.
- Chaves, A., Pedrosa, EMR., Pimentel, RMM., Coelho, RSB., Guimarães, LMP. e Maranhão, SRVL., 2009. Resistance induction for *Meloidogyne incognita* in sugarcane through mineral organic fertilizers. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52, 1393-1400.
- Colmer, TD. e Voisenek LACJ., 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36, 665-681.
- Colmer, TD., 2003. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell & Environment* 26, 17-36.

- Coradin, VTR. e Muniz, GB., 1992. Normas de procedimentos em estudos de anatomia de madeira: I. Angiospermae. II. Gimnospermae. IBAMA/DIRPED, Brasília, Série Técnica LPF 15, 1-19.
- Cosmo, NL., Kuniyoshi, YS. e Botosso, PC., 2010. Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. *Acta Bot. Bras.* 24, 747-755.
- Coutts, MP., 1981. Effect of waterlogging on dormant sitka spruce seedlings. *Annals of Botany* 47, 747-753.
- Crawford, RMM., 1978. Metabolic adaptation to anoxia. In: Hook, DD., Crawford, RMM (Ed.). *Plant life in anaerobic environments*. Ann Arbor: Ann Arbor Science Publishers, 119-136.
- Curcio, GR., Sousa, L. P., Bonnet, A., Barddal, ML., 2007. Recomendação de espécies arbóreas nativas, por tipo de solo, para recuperação ambiental das margens do Rio Iraí, Pinhais, PR. *Revista Floresta* 37, 113-122.
- Cury, G. e Filho, MT., 2012. Anatomia do lenho de espécies pioneiras do Estado de São Paulo. *Scientia Forestalis* 40, 491-498.
- Cutter, E., 1986. Anatomia vegetal: Parte I Células e tecidos, second ed. Roca, São Paulo.
- Davanso-Fabro, VM., Medri, ME., Bianchini, E. e Pimenta, JA., 1998. Tolerância à inundação: aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento de *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 41, 475-482.
- Davanso, VM., Souza, LA., Medri, ME., Pimenta, JA., Bianchini, E., 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. Ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz. Archiv. Biol Tech* 45, 375-384.
- Dickison, WC., 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Harcourt Academic Press, San Diego, pp. 533.
- Dória, LC., Podadera, DS., Batalha, MA., Lima, RS., e Marcati, CR., 2016. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? *Flora* 224, 244-251.
- Edson-Chaves, B. e Graciano-Ribeiro, D., 2018. Root anatomy of five South American taxa of *Saccharum* L. (Poaceae): Taxonomic and ecological implications. *Flora* 246-247, 42-51.
- Ellerby, DJ. and Ennos, AR., 1998. Resistances to fluid flow of model xylem vessels with simple and scalariform perforation plates. *Journal of Experimental Botany* 49, 979-985.
- Evert, RF., 2006. *Esau's plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body – their structure, function and development*. Terceira ed. New Jersey: John Wiley and Sons.
- Farias, C. A.; Resende, M.; Barros, N. F. de; Silva, A. F. da. 1993. Dinâmica da revegetação natural de voçorocas na Região de Cachoeira do Campo, Município de Ouro Preto-MG. *Revista Árvore, Viçosa*, 17, n. 3, p. 314-326.

- Feio, AC., Aguiar-Dias, ACA., Potiguara, RCV., 2013. *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae - Fern) of Amazon Rain forest in Brazil: Anatomic Characterization and Adaptive Strategies. *American Journal of Plant Sciences* 4, 1863-1871.
- Ferreira, C., Piedade, DS., Bonates, MTFLC., 2006. Seed germination and seedling survival of *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood., in response to flooding in the varzeas of the Central Amazon. *Acta Amazonica* 36, 413-418.
- Ferreira, C. S., Piedade, M. T. F., Franco, A. C., Gonçalves, J. F. C., Junk, W. J., 2009. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. *Aquatic Botany* 90, 246-252.
- Galina, KJ., Sakuragui, CM., Borguezam Rocha, JC., Lorenzetti, ER., Palazzo De Mello, JC., 2005. Contribuição ao estudo farmacognóstico de mutamba (*Guazuma ulmifolia* - Sterculiaceae). *Acta Farmacêutica Bonaerense* 24, 225-233.
- Gavilanes, ML., Castro, EM. 1998. Histologia e anatomia vegetal. Curso de pós-graduação Latus Sensu. Biologia. Lavras: UFLA/FAEPE.
- González, M., Serrano, MS., e Sánchez, ME., 2016. First Report of *Pythium spiculum* Causing Root Rot on Wild-olive in Spain. *Plant Disease* 100, 1023.
- Graciano-Ribeiro, D., 2002. Caracteres anatômicos aplicados à taxonomia e variações ambientais das espécies de *Otachyrium* da América do Sul. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Gregório, TA., Gobbo, LG., Cardoso, JF., Demuner, VG., Hebling, AS., 2008. Efeito do alagamento sobre o crescimento inicial de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Toledo (Ipê-rosa) *Natureza on line* 6, 91-98.
- Hook, DD., Scholtens, J.R., 1978. Adaptations and flood tolerance of tree species. In: *Plant Life in Anaerobic Environments*, eds. Hook, DD.; Crawford, R.M.M. Ann Arbor Science, Michigan, 299-331.
- Hook, DD., Brown, CL. e Kormanik, PP. 1970. Lenticels and water root development of swamp tupelo under various flooding conditions. *Bot. Gaz* 131, 217-224.
- Iawa Committee. 1989. Iawa list of microscopic features for hardwood Identification. *Iawa Bulletin* 10, 219-332.
- Johansen, DA., 1940. *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc.
- Jordaan, A., Kruger, H. 1992. Structure of xerophytic plants from Southern Africa leaf anatomy of *Antizoma miersiana* and *Diospyros ramulosa*. *Israel Journal of Botany* 41, 57-65.
- Kolb, RM., Medri, ME., Bianchini, B., Pimenta, JA., Giloni, PC. e Correa, GT., 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith e Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista Brasileira de Botânica* 21, 305-312.

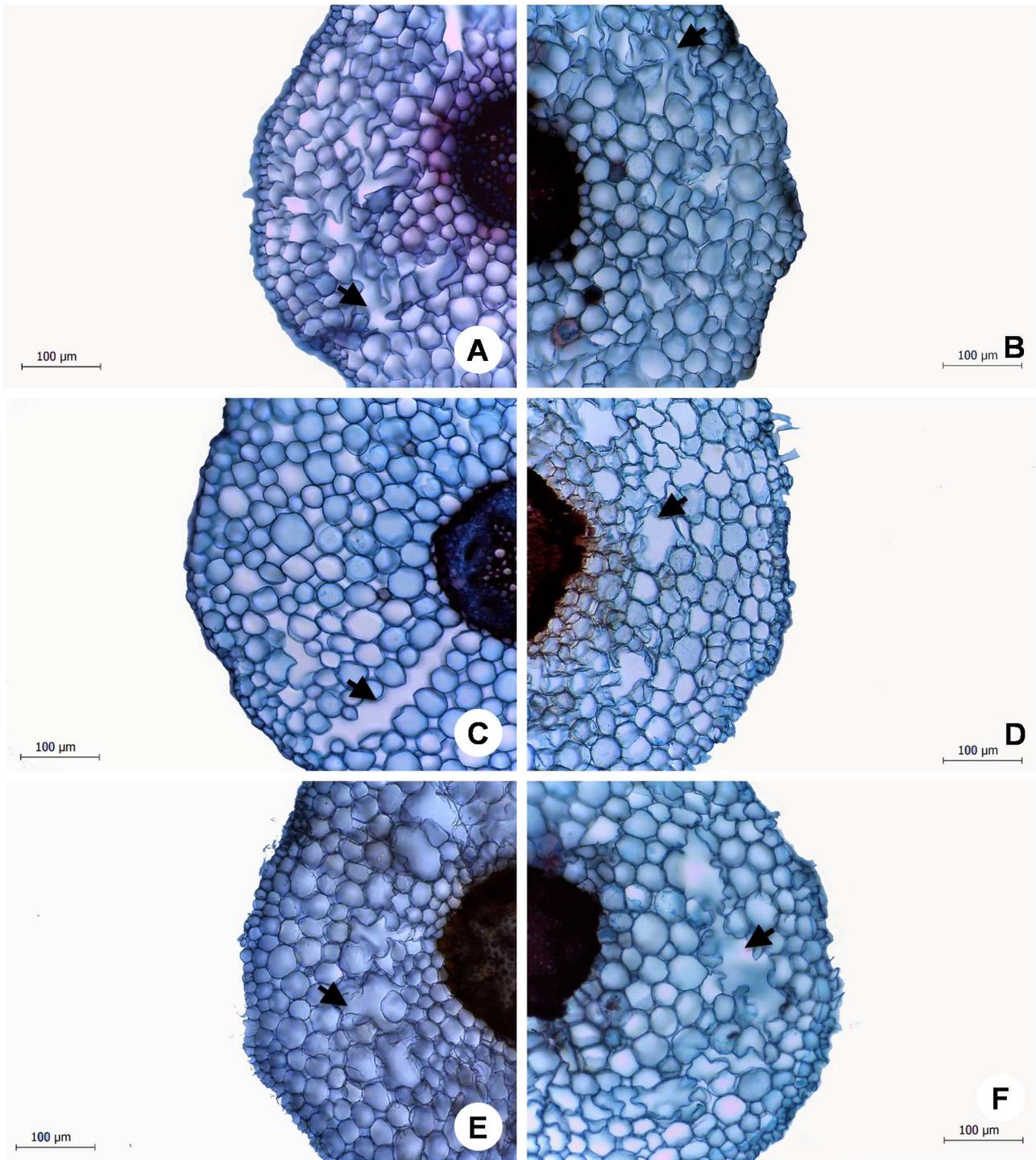
- Kozlowski, TT., 1984. Flooding and plant growth. Academic Press. Inc.
- Kraus, JE., Arduin, M., 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica: EDUR.
- Lobo, PC., Joly, CA., 2000. Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In: RR. Rodrigues e HF. Leitão Filho (eds.), Matas ciliares: conservação e recuperação. Editora da Universidade de São Paulo (Edusp), São Paulo, Brasil, 143-157.
- Lorenzi, H. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 1992. Nova Odessa: Plantarum, 352 p.
- Lorenzi, H.; Matos, F. J. A. 2002. Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas cultivadas. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 512 p.
- Luchi, AE., Pereira, SLC. e Morais, MA., 2005. Anatomia comparada do lenho de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em áreas de cerrado e de plantação de *Pinus elliottii* Engelm. Revista Brasileira de Botânica 28, 809-820.
- Luchi, AE., 2004. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. Revista Brasileira de Botânica 27, 271-280.
- Luque, R., Sousa, HC., Kraus, JE., 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado – e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8GS ou 8GX. Acta Botanica Brasílica 10,199-212.
- Luttge, UD. Physiological ecology of tropical plants. Springer, 1997. 384p.
- Lytle, DA., e Poff, NL., 2004. Adaptation to natural flow regimes. Trends in Ecology and evolution 16, 94-100.
- Mano, Y., Omori, F., 2013. Relationship between constitutive root aerenchyma formation and flooding tolerance in *Zea nicaraguensis*. Plant Soil 370, 447-460.
- Medri, ME., Ferreira, AC., Kolb, RM., Bianchini, E., Pimenta, JA., Davanso-Fabro, VM. e Medri, C., 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. Acta Scientiarum Biological Sciences 29, 15-22.
- Medri, C., Medri, ME., Ruas, EA., Souza, LA., Medri, PS., Sayhun, S., Bianchini, E., Pimenta, JA., 2011. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. Acta Botanica Brasílica 25, 445-454.
- Melo, de AL., Cabral de Melo, H., Davide, A., De Castro, E., Dos Santos, J., 2017. Estaquia e efeito da deficiência hídrica ou inundação sobre características morfoanatômicas de *Cestrum axillare* Vell. Ciência Florestal 27, 325-337.
- Metcalf, CR. e Chalk, L., 1950. Anatomy of the Dicotyledons Vol. II. Clarendon Press, Oxford, 1067-1074.

- Nardini, A., Lo Gullo, MA., Salleo, S., 2011. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant Sci.* 180, 604-611.
- Nakayama, LHI., Soares, MKM., Appezzato-da-Glória, B., 1996. Contribuição ao estudo anatômico da folha e do caule do cacauzeiro (*Theobroma cacao* L.). *Scientia Agricola*, Piracicaba 53, 44-52.
- Oliveira, SA., Ferreira, CS., Graciano-Ribeiro, D., Franco, AC., 2015. Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. *Acta Botanica Brasilica* 29, 478-488.
- Paiva, JGA., Fank-de-Carvalho, SM., Magalhães, MP. e Graciano-Ribeiro, D. 2006. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasília* 20, 257-264.
- Peng, Y., Zhou, Z., Tong, R., Hu, X., e Du, K., 2017. Anatomy and ultrastructure adaptations to soil flooding of two full-sib poplar clones differing in flood-tolerance. *Flora* 233, 90-98.
- Pilati, R., De Souza, LA., 2006. Morfo-anatomia do desenvolvimento de *Celtis iguanaea* (JACQ.) SARG. (ULMACEAE) submetida ao alagamento e à submersão. *Acta Científica Venezuelana* 57, 28-35.
- Pimenta, JA., Medri, ME., Bianchini, E., Muller, C., Okamoto, JM., Francisconi, LMJ., Correa, GT., 1996. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. *Revista Brasileira de Botânica* 19, 215-220.
- Pimentel, RR., Machado, SR. e Rocha, J.F., 2011. Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. *Rodriguésia* 62, 253-262.
- Pires, HR de A., Franco, AC., Piedade, MTF., Scudeller, VVS., Kruijt B., Ferreira, CS., 2018. Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil, *AoB PLANTS* 10, Issue 6, 1.
- Pisicchio, CM., Bianchini, E., Pimenta, JA., Sert, MA., Davanzo-Fabro, VM., Medri, ME., 2010. *Heliocarpus popayanensis* (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 32, 201-209.
- Povh, JA., Rubin Filho, CJ., Mourão, KSM., 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.
- Putzke, J. e Putzke, MTL., 2002. Os Reinos dos Fungos. Santa Cruz do Sul: EDUNISC 214p. v.2.
- Rocha, JF., Pimentel, RR., Machado, SR., 2011. Estruturas secretoras de mucilagem em *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae): distribuição, caracterização morfoanatômica e histoquímica. *Acta Botânica Bras* 25,751-763.

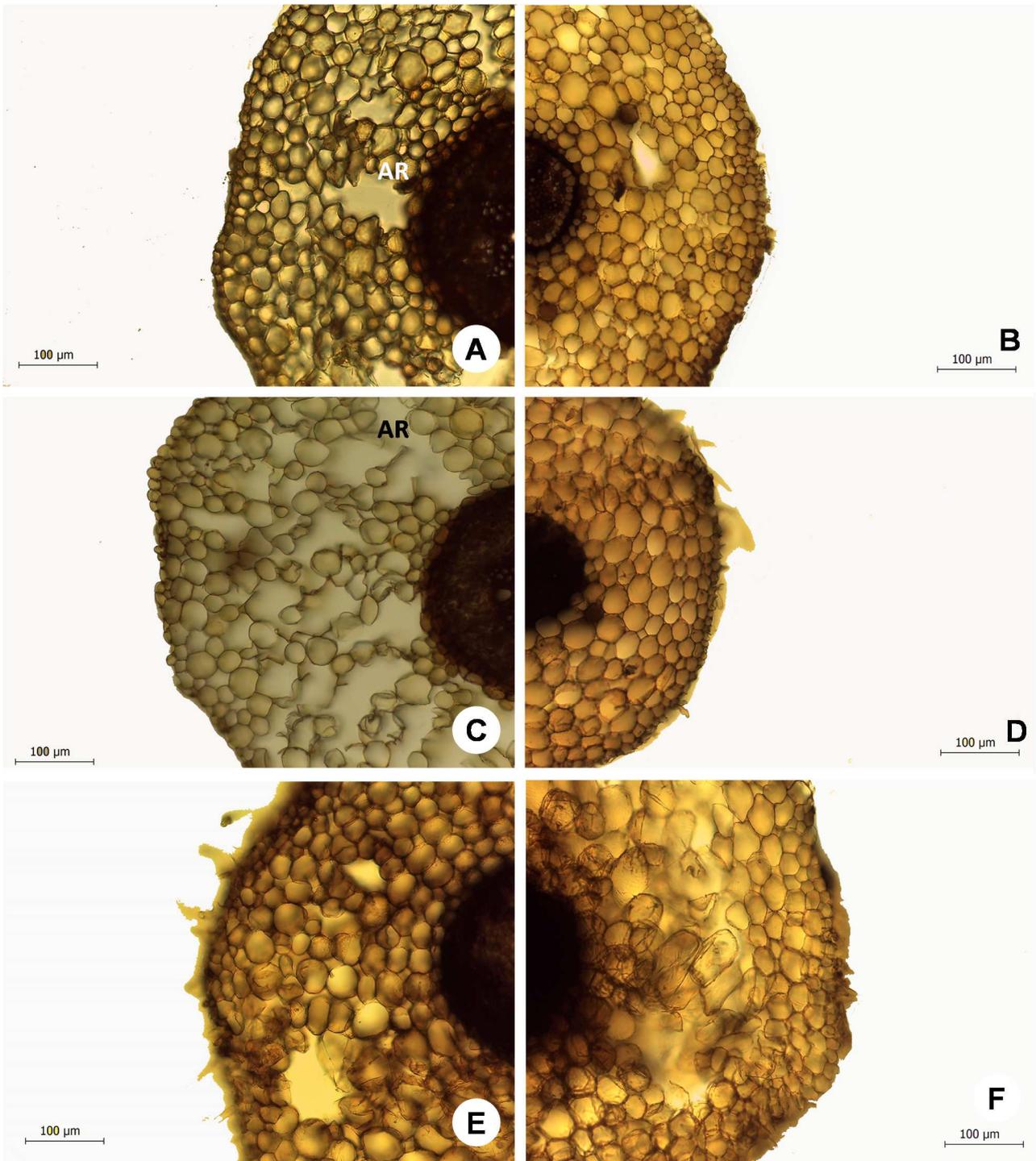
- Rocha, WS., Lopes, RM., Vieira, RF., Silva, JP., Agostini-Costa, TS., 2011. Compostos fenólicos totais e taninos condensados em frutas nativas do cerrado. *Rev Bras Frutic* 33,1215-21.
- Rôcas, G., Barros, CF. and Scarano, FR., 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees Structure and Function* 11, 469-473.
- Sánchez-Hernández, ME., Ruiz-Dávila, A., Pérez de Algaba, A., Blanco-López, MA., Trapero-Casas, A., 1998. Occurrence and aetiology of death of young olive trees in southern Spain. *Eur J Plant Pathol* 104, 347-357.
- Santos, DM., Blatt, CTT., 1998. Teor de flavonóides e fenóis totais em folhas de *Pyrostegia venusta* Miers. de mata e de cerrado *Revista Brasileira de Botânica* 21, 135.
- Sakihama, Y., Yamasaki, H., 2002. Lipid peroxidation induced by phenolics in conjunction with aluminum ions. *Biologia Plantarum, Praha* 45, 249-254.
- Seago, JJJr., Marsh, LC., 1989. Adventitious root development in *Typha glauca*, with emphasis on the cortex. *American Journal of Botany* 76,909-923.
- Srinivasan, Ky., Batcha, MB., 1962. Performace of clones of *Saccharum* species and allied genera under conditions of waterlogging. *Proc. Intern. Soc. Sugarcane Technol.* 11, 571-577.
- Scremin-Dias, E., Lorenz-Lemke, AP., Oliveira, AKM., 2011. The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology, São Carlos* 71, 275-282.
- Shimamura, S., Mochizuki, T., Nada, Y., e Fukuyama, M., 2003. Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soy bean (*Glycine max*) under flooded conditions. *Plant and Soil* 251, 351-359.
- Silva, MM. e Melo Júnior, JCF. 2017. Plasticidade da folha e lenho de cinco espécies em duas áreas de restinga no Sul do Brasil. *Iheringia Ser. Bot.*, 72, 173-180.
- Silva Junior, MC., Lima, RMC., 2010. 100 árvores urbanas – Brasília – Guia de Campo. Brasília.
- Soares, SE., 2002. Phenolic acids as antioxidants. *Rev. Nutr.*15, 71-81.
- Sonsin, JO., Gasson, EP., Barros, CF., Marcati, CR., 2012. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two Cerrado habitats (cerrado s.s. and adjacent gallery forest). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170,257-276.
- Striker, GG., Insausti, P., Grimoldi, AA. e Vega, AS., 2007. Trade-off between root porosity and mechanical strength in species with different types of aerenchyma. *Plant, Cell & Environment* 30, 580-589.
- Thangavelu, M. e Kowsalya, A., 2017. Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants Comparative anatomy of aerial and substrate roots of *Acampe praemorsa* (Rox.) Blatt. e McCann 1, 226.

- Vartapetian, BB. e Jackson, MB., 1997. Plant adaptation to anaerobic stress. *Annals of Botany* (Supplement A) 79, 3-20.
- Vendruscolo, EP., Campos, LFC, Rodrigues, AHA, Brandão, DC., Seleguini, A., 2018. Produção de mudas de *Guazuma ulmifolia* sob aplicação de tiamina, *Advances in Forestry Science* 5, 411-415.
- Visser, EJW., Blom, CWPM., Voeselek, LACJ., 1996. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*: morphology and development in an ecological perspective, *Acta Botanica Neerlandica* 45, 17-28.
- Wang, GB., Cao, FL. 2012. Formation and function of aerenchyma in baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) and Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.) under flooding. *South African Journal of Botany*, Pietermaritzburg 18, 71-78.
- Wittmann, FJ., Schongart, JM., De Brito, AO., Wittmann, MTF., Piedade, Parolin P, Junk, WJ., Guillaumet, JL., 2010. Manual de árvores de várzea da Amazônia Central. Taxonomia, ecologia e uso. INPA.
- Yamauchi, T., Colmer, TD., Pedersen, O., Nakazono, M., 2018. Regulation of Root Traits for Internal Aeration and Tolerance to Soil Waterlogging-Flooding Stress. *Plant Physiol* 176, 1118-1130.
- Yañes-Espinosa, L., Terrazas, T. e López-Mata, L., 2001. Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. *Tress* 15, 91-97.
- Zimmermann, U. e Milburn, JA., 1982. Transport and storage of water. Pp. 135-152. In: O.L. Lange; P.S. Nobel; C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.). *Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation*. 12B. New York, Springer-Verlag.

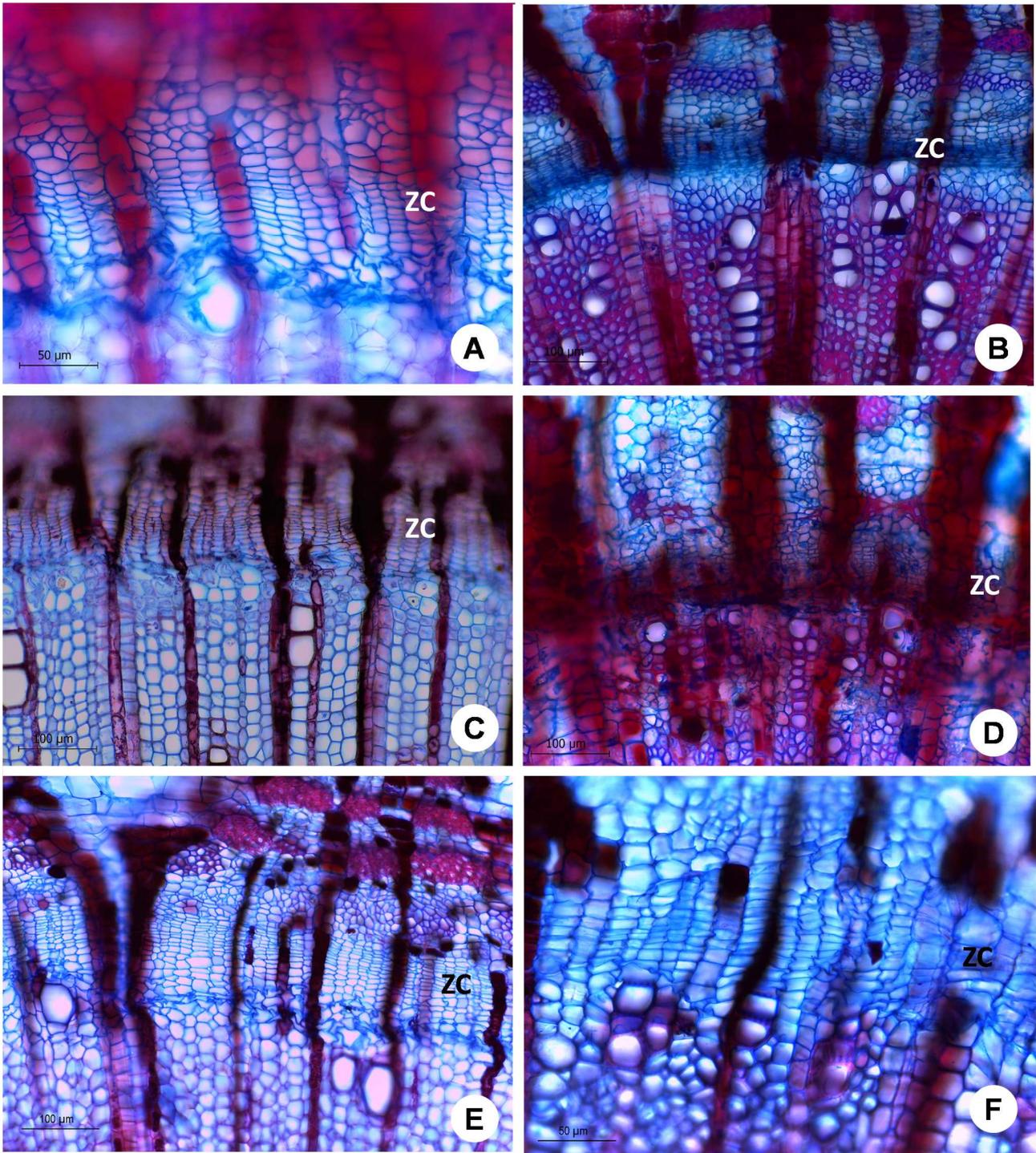
## ANEXOS



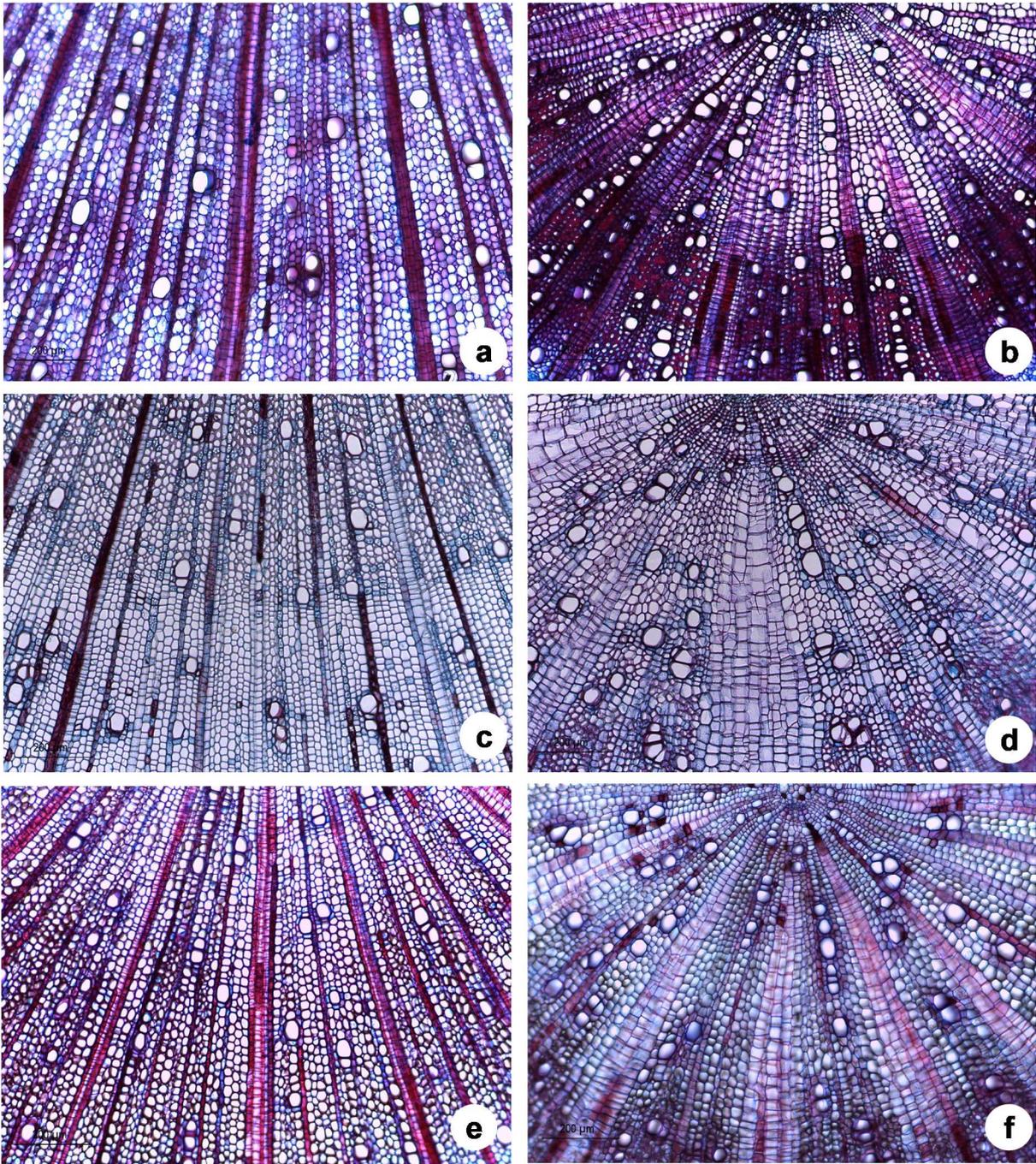
**Anexo 1.** Secção transversal da raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. evidenciando espaços intercelulares (aerênquimas (seta)). A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente, E e F. Alagamento total da Amazônia e do Cerrado, respectivamente. Barra: 100 µm.



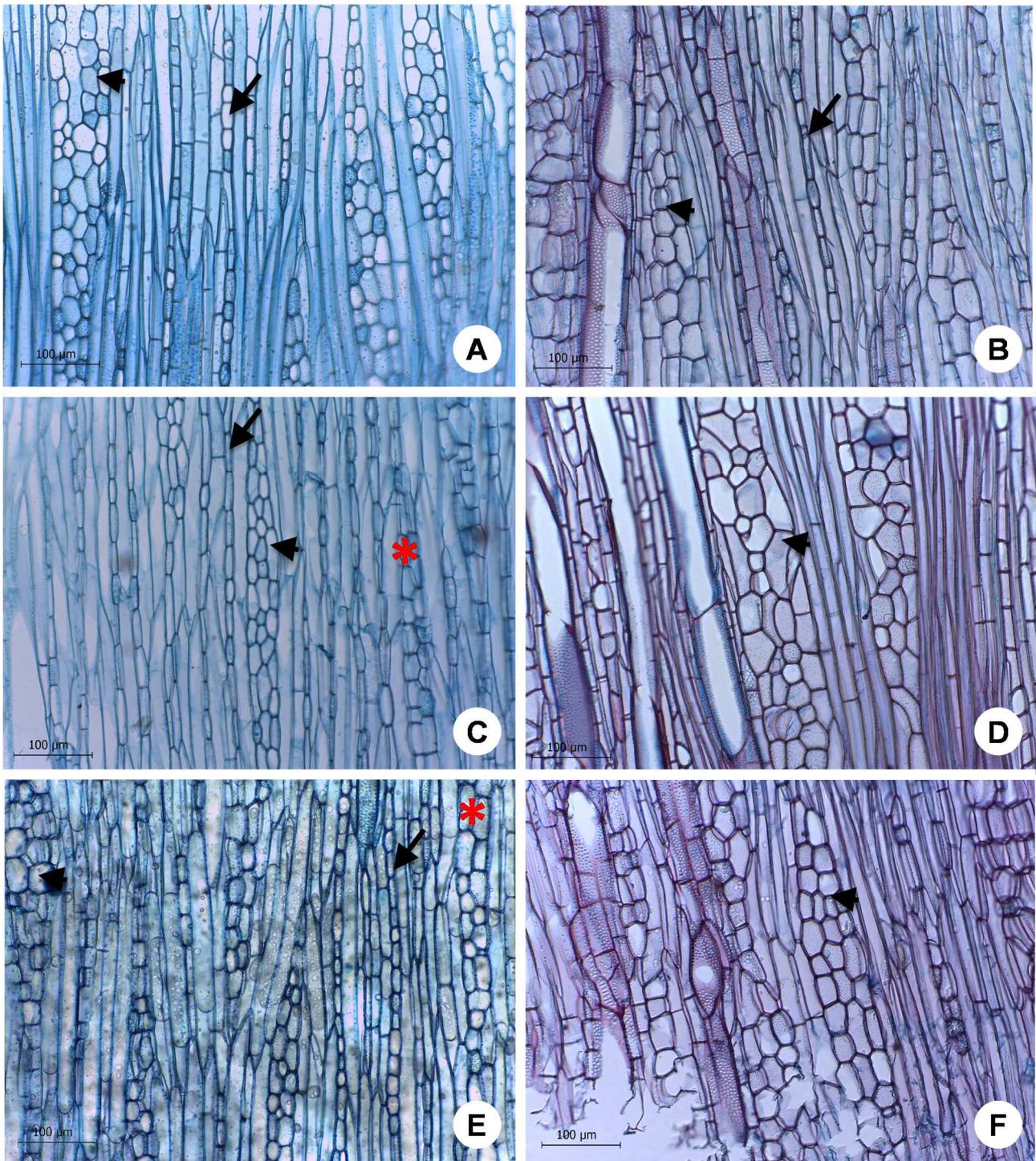
**Anexo 2.** Secção transversal da raiz de *Guazuma ulmifolia* Lam. coradas com lugol. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente, E e F. Alagamento total da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; Não foram evidenciados grãos de amido. AR – Aerenquima. Barra: 100 µm.



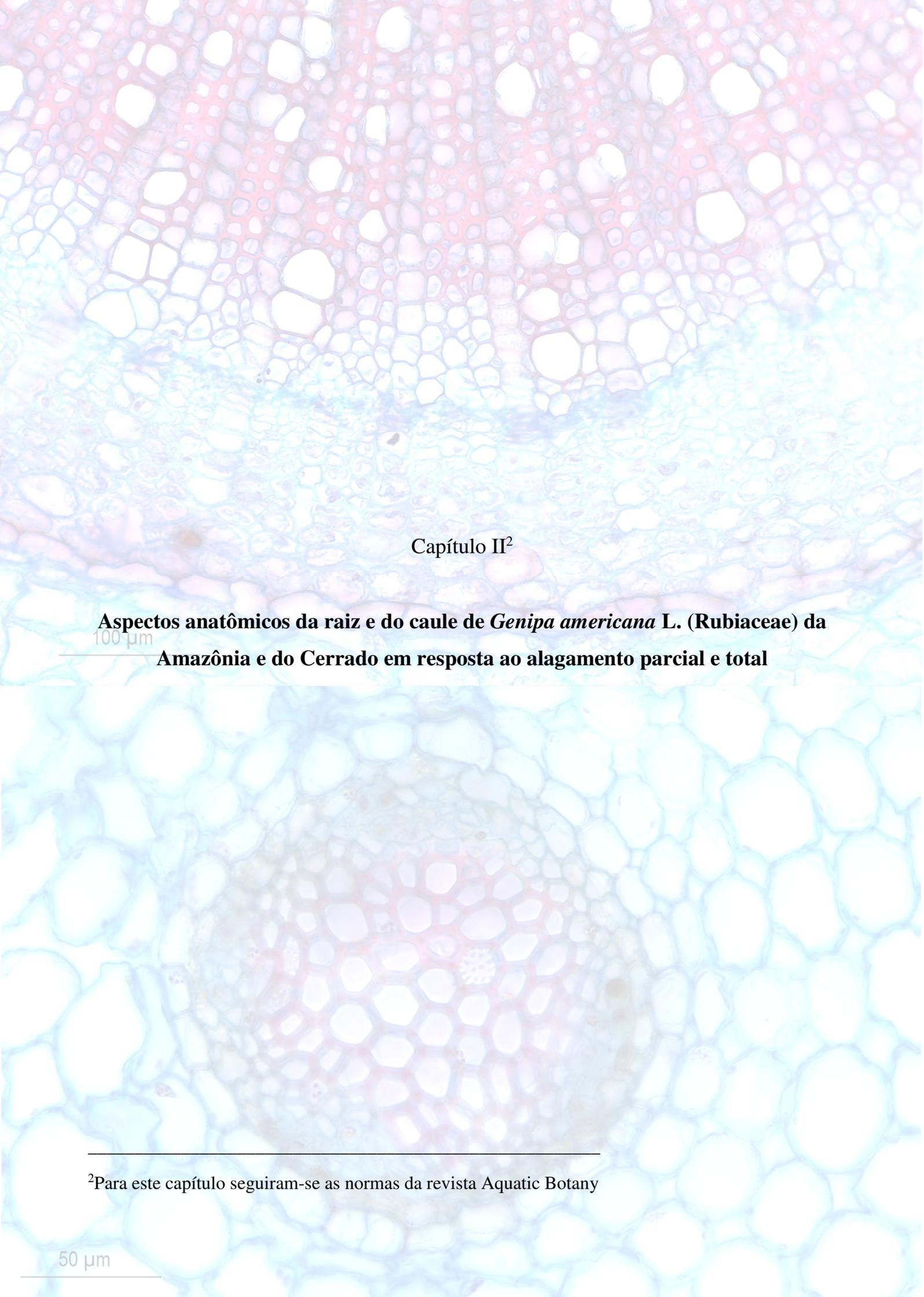
**Anexo 3.** Detalhe da zona cambial de *Guazuma ulmifolia* Lam. A, C e E, plantas da Amazônia (CAM, APAm e ATAm, respectivamente) e B, D e F, plantas do Cerrado (CCe, APCe e ATCe, respectivamente). ZC – Zona cambial. Barras A e F: 50 µm; B, C, D e E: 100 µm.



**Anexo 4.** Visão geral do xilema secundário do caule de *Guazuma ulmifolia* Lam. A, C e E. Menor densidade de vasos nas plantas com origem da Amazônia, em relação as plantas do Cerrado (B, D e F). A, C e E. Vasos com padrão inespecífico; B, D e F. Tendência dos vasos a um arranjo radial; (A e B – controle, C e D Alagamento parcial e E e F Alagamento total); Barra: 100 -  $\mu\text{m}$ .



**Anexo 5.** Secção longitudinal tangencial de *Guazuma ulmifolia* evidenciando raios unisseriados (seta maior), bisseriados (\*) e multisseriados (seta menor). Barra: 100 - µm.



Capítulo II<sup>2</sup>

**Aspectos anatômicos da raiz e do caule de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) da Amazônia e do Cerrado em resposta ao alagamento parcial e total**

100  $\mu\text{m}$

---

<sup>2</sup>Para este capítulo seguiram-se as normas da revista Aquatic Botany

50  $\mu\text{m}$

## **Resumo**

O alagamento parcial ou total do solo, é um estresse ambiental que requer das plantas mecanismos adaptativos que assegurem sua sobrevivência. *Genipa americana* é uma arbórea que pode habitar tanto ambientes bem drenados quanto áreas sujeitas ao alagamento, sendo uma espécie frequentemente submetida a diversos níveis de alagamento. O objetivo desse trabalho foi de comparar a anatomia da raiz e do caule em relação à origem das plantas (Amazônia ou Cerrado), bem como as respostas adaptativas destes órgãos frente ao alagamento (parcial e total) por 30 dias de tratamento. A maior parte dos caracteres anatômicos observados na raiz e no caule são semelhantes entre as origens, bem como suas respostas ao alagamento. Porém, diferem em caracteres que afetam a condutividade hídrica como, no diâmetro, densidade e agrupamento de vasos no caule. Além de diferenças nos diâmetros (córtex e cilindro central) da raiz, que se apresentaram maiores nas plantas do Cerrado. Os atributos morfoanatômicos que garantem a alta tolerância da espécie ao alagamento são presença de: pelos absorventes, exoderme, aerênquimas e lenticelas hipertrofiadas, reserva de amido e redução do diâmetro dos tecidos visando economia de energia durante o período alagado. Além de drusas de oxalato de cálcio, que podem ter sido importantes na manutenção do metabolismo em plantas submetidas ao alagamento total. Parte destas características como exoderme, aerênquima e reserva de amido mitigam tanto o efeito negativo causado pela restrição hídrica, quanto pelo alagamento. Garantindo, portanto, seu excelente desempenho em solos bem drenados do Cerrado e em ambientes alagados na Amazônia.

**Palavras-chave:** solos bem drenados, áreas alagadas, adaptações anatômicas

## **Abstract**

Partial or total soil flooding is an environmental stress that requires adaptative mechanisms from the plants to ensure their survival. *Genipa americana* L. is an arborescent plant that can inhabit both well-drained environments and areas that are subject to different levels of flooding. The aim of this work was to compare root and stem anatomy regarding plant origin (the Amazon or Cerrado), as well as the adaptative responses of these organs in face of flooding (partial or total) for 30 days of treatment. Most root and stem anatomical characteristics observed are similar among origins, as well as their responses to flooding. However, they differ in characters that affect hydraulic conductivity, such as vessel diameter, density and grouping in the stem, in addition to differences in root diameter (cortex and central cylinder), which were larger in the Cerrado plants. The morpho-anatomical attributes that guarantee the high tolerance of the species to flooding are the presence of: absorbent hairs, exodermis, hypertrophied aerenchyma and lenticels, starch reserves and the reduction of tissues diameter, aiming energy saving during the flooded period. Calcium oxalate druses may also be important in maintaining metabolism in plants subjected to total flooding. Part of these characteristics, such as exodermis, aerenchyma and starch reserve, mitigate the negative effect caused by both water restriction and flooding, thus guaranteeing its excellent performance in well-drained soils from Cerrado and flooded environments in the Amazon.

**Key-words:** well-drained soils, flooded areas, anatomical adaptations

## 1. Introdução

A condição de alagamento é considerada um distúrbio natural que atinge o desenvolvimento das plantas, devido aos efeitos negativos que ela acarreta, especialmente às plantas de terra firme (Ferreira et al., 2006; Colmer e Voesenek, 2009). Nessas circunstâncias, a difusão de gases fica comprometida e o oxigênio disponível é consumido na respiração das raízes e de microorganismos presentes no solo, tornando o ambiente hipóxico e posteriormente anóxico (Drew, 1997; Medri et al., 2011) e podendo ser letal (Drew, 1997). Neste sentido, o alagamento é um fator que atua na seleção de plantas, podendo ser determinante na distribuição e selecionando aquelas melhores adaptadas (Medri et al., 2011).

As planícies alagáveis na Amazônia brasileira são em grande parte compostas por espécies tolerantes ao alagamento periódico parcial ou total (Ferreira et al., 2006; Maurenza et al., 2009). Espécies bem adaptadas a estas condições desenvolvem respostas morfoanatômicas como os aerênquimas, lenticelas hipertrofiadas e raízes adventícias garantindo assim sua sobrevivência (Oliveira et al., 2015; Viana et al., 2015), por facilitarem a difusão de oxigênio (Yamauchi et al., 2013; Viana et al., 2015). Em raízes de espécies submetidas a esses estresses são frequentemente observadas reduções no diâmetro e na quantidade de camadas das células corticais e no diâmetro do cilindro vascular (Medri et al., 2007) e dos elementos de vaso (Oliveira et al., 2015). Já no caule um menor desenvolvimento do xilema e floema secundário são constatados (Batista et al., 2008; Oliveira et al., 2015).

Em espécies não tolerantes ao alagamento, a limitação ou inibição da respiração celular resulta em um grave desequilíbrio energético (Bailey-Serres e Voesenek, 2008). Estudos comparativos com indivíduos de mesma espécie proveniente de áreas bem drenadas e de áreas alagáveis têm mostrado que há diferenças nas respostas das plantas em circunstância ao alagamento (Ferreira et al., 2006; Pires et al., 2018). Quando espécies adaptadas à solos bem drenados são expostas a essa condição podem não desenvolver modificações adaptativas que garantam a sua sobrevivência (Hoffmann et al., 2004; Oliveira et al., 2015). Dessa forma, as respostas das plantas podem variar a depender da constituição genética, idade, ambiente de origem (Koslowisk, 1984) e intensidade e duração do estresse (Liu et al., 2015).

Existem espécies que possuem algum grau de tolerância ao alagamento, porém, não colonizam somente ambientes alagados (Kissmann et al., 2014), como por exemplo *Genipa americana* (Jenipapo), que coloniza com sucesso tanto ambientes secos (Cerrado) quanto ambientes periodicamente alagados (várzeas na Amazônia) (Lorenzi e Matos, 2008). Apesar do crescimento considerável de dados que avaliam as respostas adaptativas de tolerância de *G. americana* ao alagamento (Santiago e Paoli, 2007; Pires et al., 2018), a maioria aborda apenas respostas morfofisiológicas da espécie quando submetida ao alagamento parcial. Logo, a espécie pode ser um

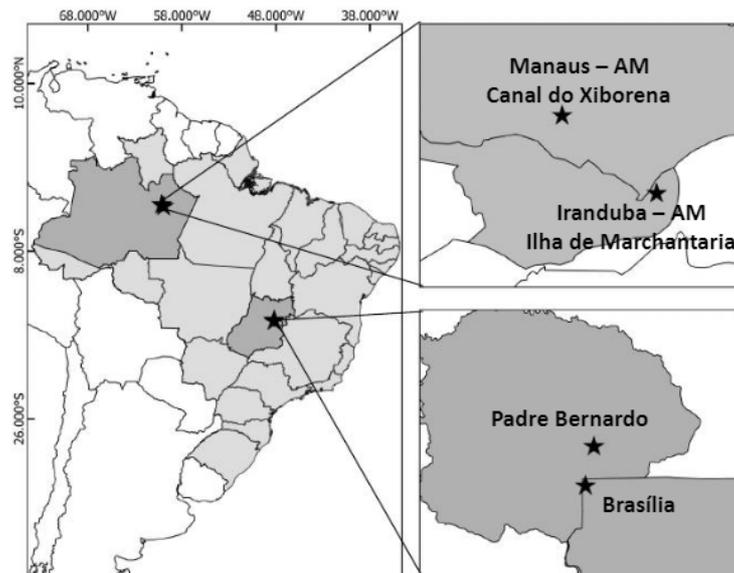
bom modelo para se obter informações das estratégias de sobrevivência em ambientes com regimes hídricos contrastantes e assim possibilitar um melhor entendimento dos mecanismos anatômicos de arbóreas sob condições de alagamento. Tais investigações poderão contribuir na elucidação de aspectos relevantes de sobrevivência das plantas em ambientes submetidos ao alagamento e fornecerão dados importantes para estudos de regeneração, além de contribuir para a compreensão de relações ecológicas.

Considerando os diferentes regimes hídricos entre áreas alagáveis da Amazônia e solos bem drenados do Cerrado, algumas hipóteses foram levantadas: a) *Genipa americana* procedente dos ecossistemas Amazônia e Cerrado diferem em relação à anatomia da raiz e do caule; b) Indivíduos procedentes da Amazônia desenvolvem características de tolerância ao alagamento mais significativas que em indivíduos do Cerrado; c) Existem características anatômicas presentes em *G. americana* que mitigam tanto o efeito do alagamento, quanto garantem a sobrevivência em ambientes secos do Cerrado.

## **2. Material e Métodos**

### ***2.1. Áreas de estudo e coleta de frutos para a obtenção de sementes***

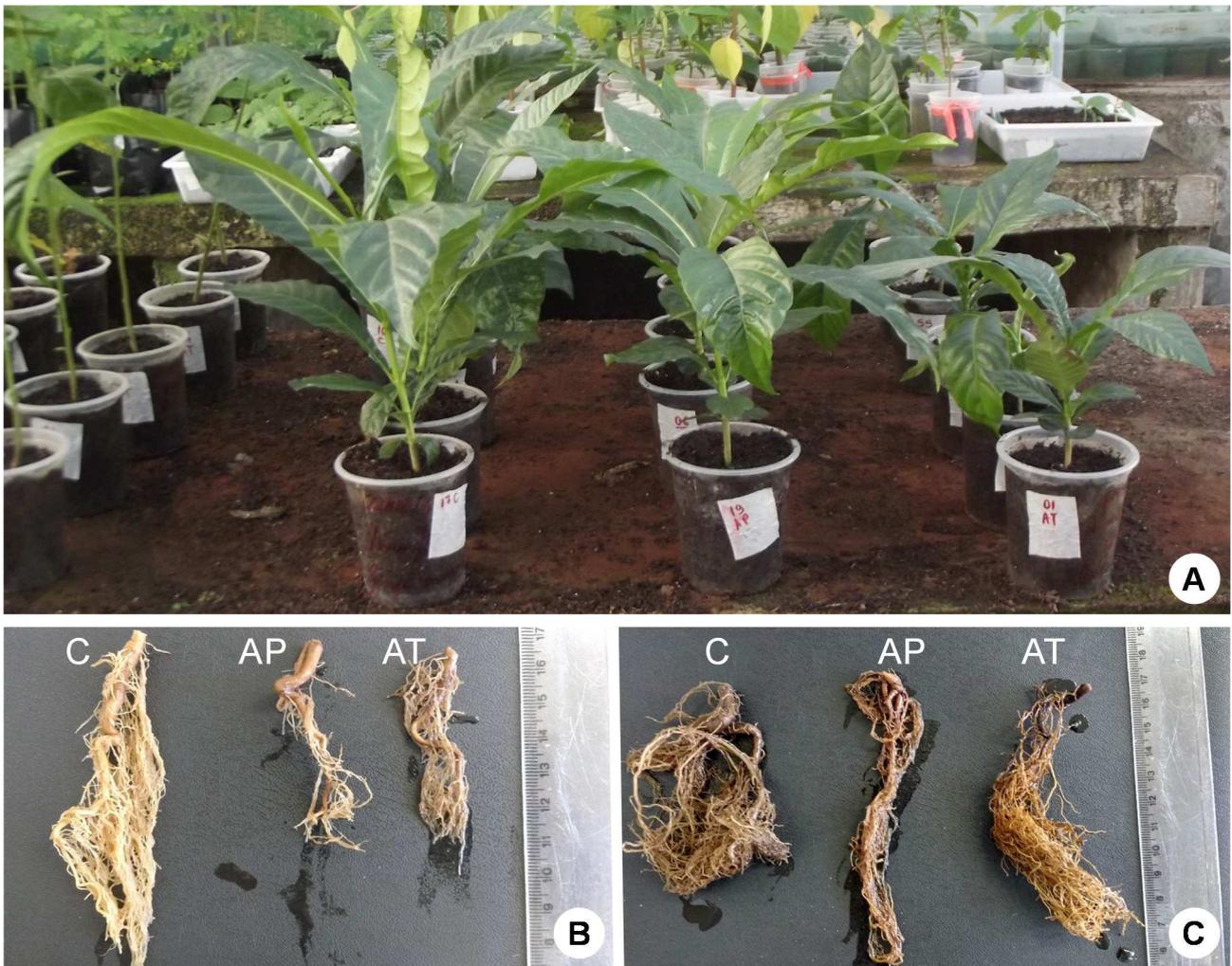
As sementes usadas no experimento foram provenientes de frutos maduros de *Genipa americana*. Foram coletadas de três matrizes em áreas de várzea (periodicamente alagadas) da Amazônia, banhadas pelo rio Solimões nas proximidades de Manaus – AM, no canal do Xiborena (3°11' 36.73" S; 59°56' 33.34" W) e Marchantaria (3°1'28" S; 60°8'48" W). Em áreas bem drenadas no Cerrado, foram coletados nas proximidades de Brasília – DF (S: L5°31' 03.3 W: 48°11' 38.7 e S: 15°25' 26.2 W: 48°10' 27.3) (Figura 1). Após a coleta, os frutos foram direcionados ao laboratório de Botânica da Universidade de Brasília (UnB) para obtenção das sementes. Estas serviram para a obtenção de plantas para o uso nos experimentos. A coleta de frutos e a realização do experimento ocorreu entre os anos de 2013 e 2014 ver Pires et al. (2018) para mais detalhes.



**Figura 1.** Locais de coleta das populações de *Genipa americana* em planícies alagáveis da Amazônia (Canal do Xiborena e Ilha da Marchantaria) e em solos bem drenados do Cerrado no Planalto Central (Comunidade Padre Bernardo - GO e Brasília-DF).

Para avaliar os efeitos do alagamento na anatomia da raiz e no caule, plantas com uma altura média de  $6 \pm 1,74$  cm (após 90 dias da germinação) foram submetidas a três diferentes condições hídricas (tratamentos): 1 - Controle (regas diárias até a capacidade de campo), 2 - Alagamento parcial (coluna de água até 2 cm acima do substrato) e 3 - Alagamento total (planta totalmente submersa), por um período de 30 dias. Em cada tratamento, foram utilizados lotes de 20 plantas por espécie de cada ecossistema de coleta (Amazônia ou Cerrado), totalizando 120 plantas. Para o experimento, utilizou-se baldes de polietileno de 50L e cada balde foi considerado uma unidade amostral.

Ao final do experimento todas as plantas sobreviveram e por meio de sorteio, cinco amostras de raiz e caule, por tratamento, foram coletadas para a realização dos estudos anatômicos (Fig. 2). O material botânico foi fixado em uma solução de FAA 70% (Jensen, 1962) e conservados em etanol 70% (Johansen 1940). Utilizaram-se raízes secundárias e caules dos seis grupos de plantas utilizados no experimento de alagamento: CAM (Oriundas da Amazônia - Controle); APAm (Amazônia – submetidas ao alagamento parcial); ATAm (Amazônia - Alagamento total); CCe (Oriundas do Cerrado - Controle); APCe (Cerrado - Alagamento parcial); ATCe (Cerrado - alagamento total).



**Figura 2.** Morfologia de *Genipa americana* L. da Amazônia (A) após 30 dias de experimento. B e C. Raiz das plantas da Amazônia (B) e do Cerrado (C). C – controle; AP – alagamento parcial e AT – alagamento total.

Secções transversais de caules e raízes secundárias em estrutura primária de crescimento, aproximadamente até cinco centímetros do ápice radicular e de caules até três cm a partir do colo foram obtidas com um micrótomo de deslize. Posteriormente foram clarificadas com solução aquosa a 20% de hipoclorito de sódio (Kraus e Arduin 1997), coradas com azul de alcian e safranina aquosa (4:1) (Luque et al., 1996 – com adaptação), desidratadas em série etanólica (50, 96 e 100%) e montadas entre lâminas e lamínulas permanentes, utilizando resina sintética (verniz vitral incolor Acrilex®) (Paiva et al., 2006). Para detecção de amido na raiz utilizou-se lugol (Johansen, 1940) e para confirmar a composição química dos cristais no córtex do caule, foi feito o teste de solubilidade em ácido clorídrico a 10% (Chamberlain, 1932).

Registros fotográficos das amostras foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM750, na resolução de 2048 x 1536 px, analisadas no *software* Leica Application Suite LAS EZ, 2010. Utilizando o *software Image-pro plus*, foram feitas 30 medições para cada característica analisada de cada indivíduo dos diferentes tratamentos. Na raiz, foram medidos o diâmetro total preferencialmente na região pilífera, do cilindro central e das células corticais, a espessura do córtex, número de camada

de células e percentual de espaços intercelulares. No caule quantificou-se a densidade de vasos (vasos/mm<sup>2</sup>), o percentual de vasos solitários e múltiplos/mm<sup>2</sup> e o diâmetro dos vasos (µm). As descrições anatômicas basearam-se nas recomendações de Evert (2006), IAWA Committee (1989) e Metcalfe e Chalk (1950), com adaptações.

Para avaliar as diferenças ou similaridades nas respostas anatômicas dos dados quantitativos (raiz: diâmetro total, do cilindro central e das células corticais, a espessura do córtex, número de camada de células e percentual de espaços intercelulares; caule: densidade de vasos (vasos/mm<sup>2</sup>), percentual de vasos solitários e múltiplos/mm<sup>2</sup> e diâmetro dos vasos), os dados foram submetidos à análise de variância ANOVA para comparar os fatores, tratamentos e a origem. A ANOVA foi acompanhada do teste de comparações múltiplas de Tukey, com um nível de significância a 5% ( $p \leq 0,05$ ). Para estas análises foi utilizado o programa Statistic 8.0.

### 3. Resultados

#### 3.1. Características gerais da raiz secundária em crescimento primário de *Genipa americana* L.

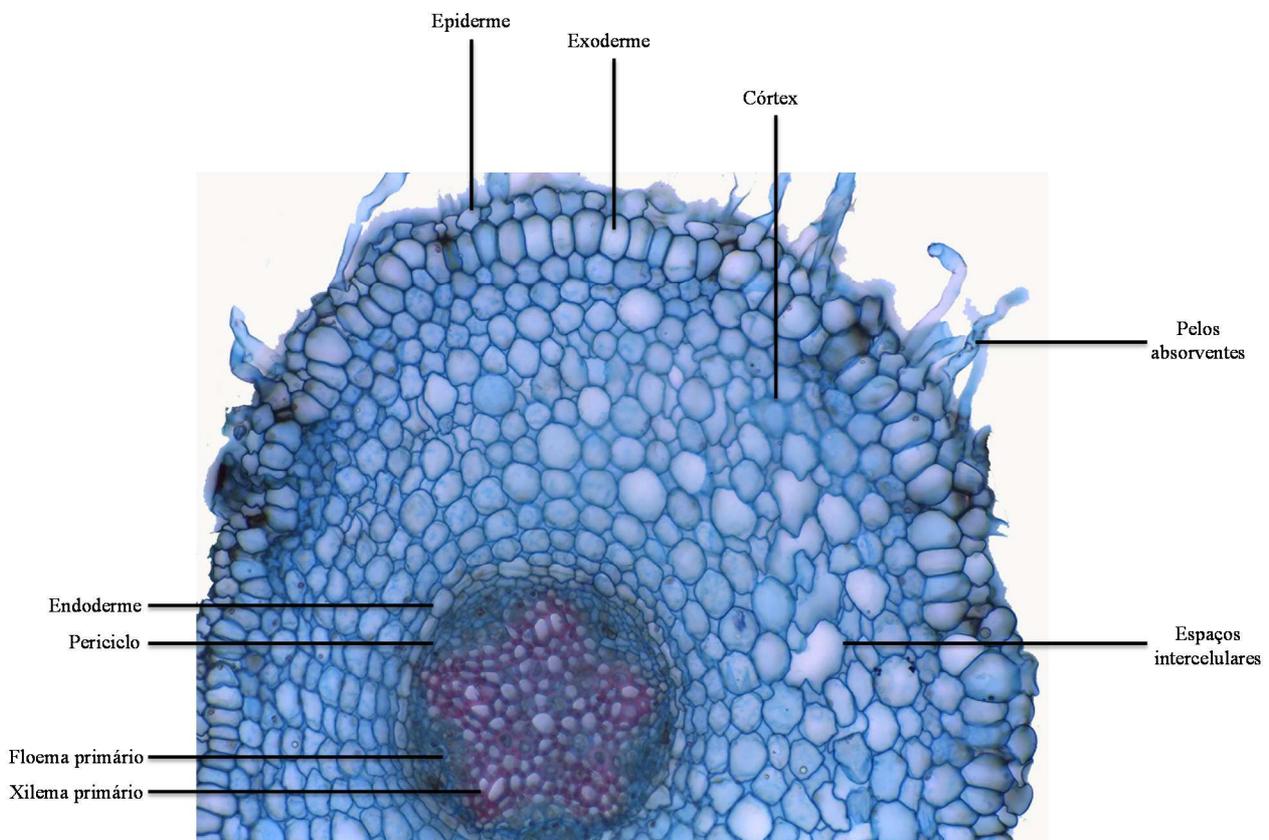
A raiz de *G. americana*, em secção transversal, possui o formato cilíndrico (Fig. 3), epiderme simples uniestratificada, sendo que as células epidérmicas comuns são tabulares, com espessamento na parede periclinal externa. O espessamento na parede das células é mais evidente nas plantas CCE em relação as CAM, assim como, nas plantas submetidas ao alagamento, independentemente da origem (Fig. 4G). Foram observados pelos longos e curtos, unicelulares com paredes delgadas, sem ramificações e com base podendo ser alargada ou não (Fig. 4A, B, D, E e F). Nas plantas APCe verificou-se pelos longos bicelulares (Fig. 4C). A quantidade de pelos nas plantas controle e submetidas ao alagamento parcial é aparentemente maior em relação às plantas submetidas ao alagamento total. Sob a epiderme encontra-se a exoderme uniestratificada com células mais alongadas em relação à epiderme. As paredes anticlinais dessas células são aparentemente mais espessas nas plantas do Cerrado, independente do tratamento e nas plantas da Amazônia submetidas ao alagamento.

As células do parênquima cortical são isodiamétricas, de tamanhos variáveis e com paredes delgadas. Os tratamentos de alagamento não afetaram o tamanho destas células. No entanto, as plantas da Amazônia apresentaram células significativamente menores, em relação às plantas do Cerrado ( $p \leq 0,05$ ) (Tab. 1).

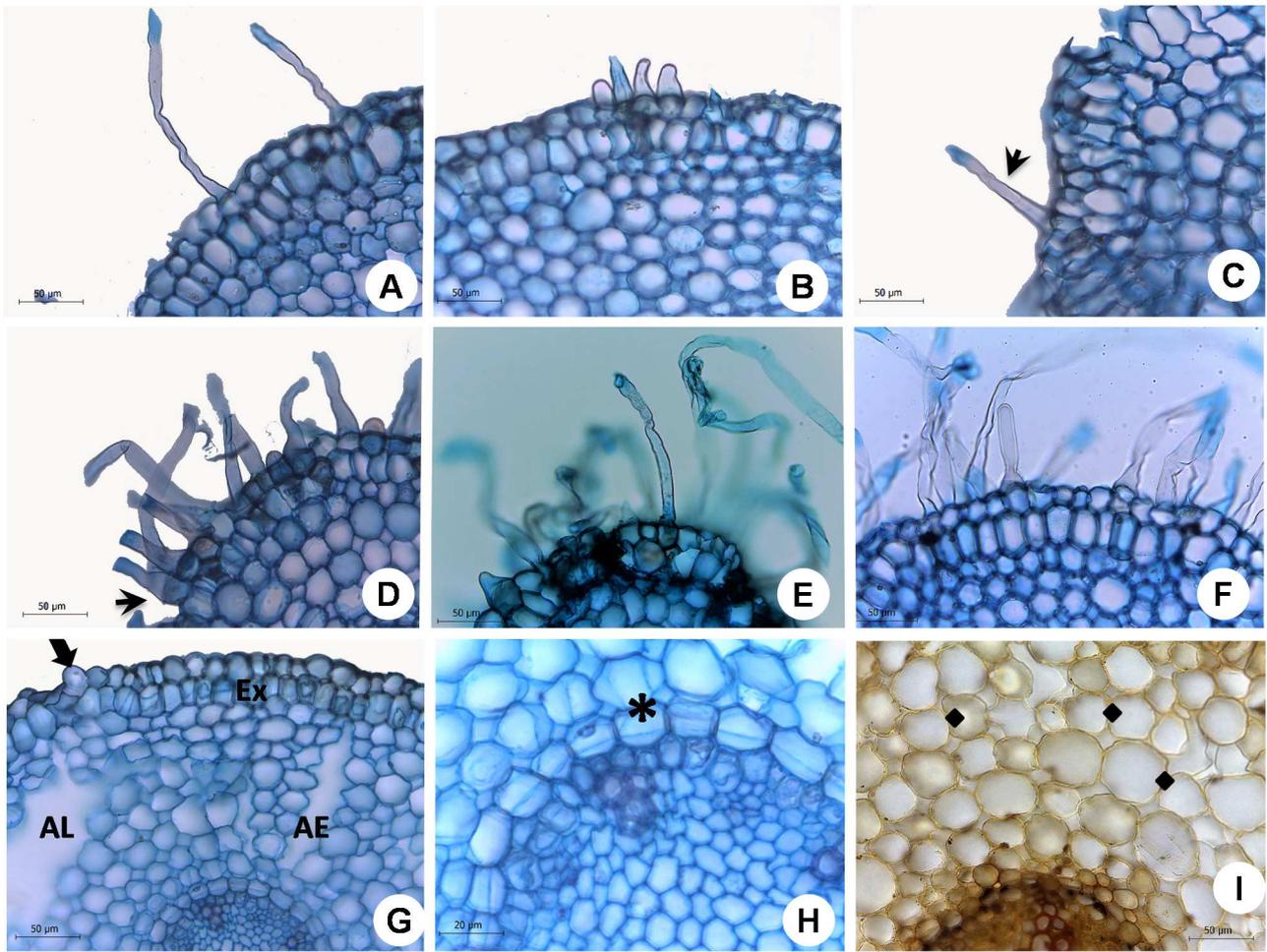
O número de camadas de células corticais variou entre origem e entre os tratamentos. As plantas CAM apresentaram um número de camadas menor que as plantas CCE. Nas plantas submetidas ao alagamento, independentemente do nível da água ou origem, houve decréscimo das

camadas do parênquima em relação ao controle (Tab. 1). Conseqüentemente, tanto a espessura do córtex quanto o diâmetro total da raiz foram significativamente menores ( $p \leq 0,05$ ) (Tab. 1).

Os espaços se intercelulares apresentam com formas variadas, sendo nas plantas CAM e ATAm predominantemente cúbicos, enquanto nas plantas APAm são triangulares na sua maioria. Já nas plantas do Cerrado são predominantemente cúbicos, com raros triangulares nas plantas ATCe (Fig. 4I). Aerênquimas lisígenos e esquizógenos no córtex foram vistos em todos os lotes, seja da Amazônia ou Cerrado, independentemente do tratamento (Fig. 4G) (Anexo 1). Nas plantas submetidas ao alagamento parcial, independente da origem e nas plantas ATCe, o percentual de aerênquimas/espaços intercelulares é significativamente maior em relação aos demais tratamentos (Tab. 1). A última camada do córtex, a endoderme, apresenta divisão celular em todos os tratamentos (Fig. 4H), independentemente da origem.



**Figura 3.** Visão geral do caule de *Genipa americana* L. em secção transversal procedentes do Cerrado – Controle.



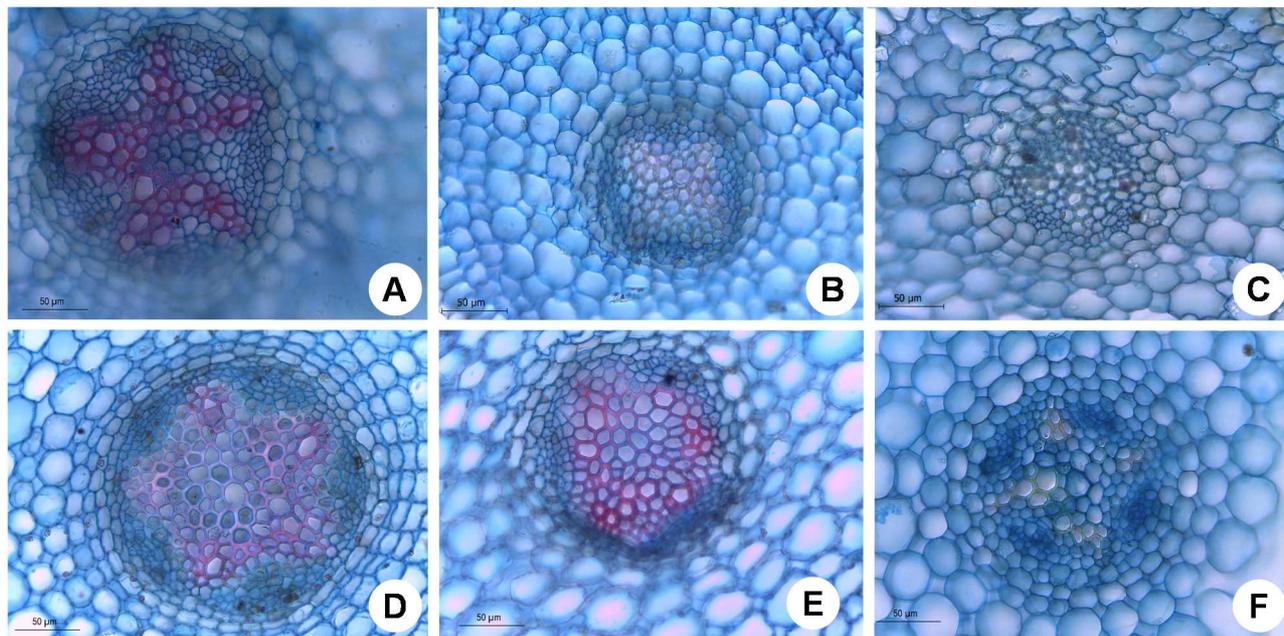
**Figura 4.** Detalhe da epiderme com os tipos de pelos radiculares em *Genipa americana* L. A e E. pelos unicelulares, longos e com parede celular delgada; B. pelos curtos, unicelulares com base alargada, C. pelos longos e bicelular; D-F. pelos curtos e pelos longos com base alargada. G. Detalhe do desenvolvimento de aerênquima lisígeno (AL) e esquizógeno (AE); Parede periclinal externa da epiderme mais espessa (seta) e exoderme (Ex) nas plantas APAM. H. Estrias de Caspary e endoderme em divisão nas plantas APAM (\*). I. Formato cúbico dos espaços intercelulares. Barras A, B, C, D, E, F, G e I - 50  $\mu$ m; H: 20  $\mu$ m.

O cilindro vascular das plantas da Amazônia é menor em relação às do Cerrado. Quando submetidas ao alagamento, independentemente do nível da água ou origem apresentaram um menor diâmetro em relação ao controle; entretanto, o cilindro das plantas ATCe foi ainda mais afetado ( $p \leq 0,05$ ) (Tab. 1). O sistema vascular é formado pelo periciclo unisseriado, xilema e floema primários.

Nas plantas da Amazônia o número de arcos variou entre dois e cinco, enquanto nas plantas do Cerrado, variou entre três a seis, sendo que o menor número foi observado nas plantas submetidas ao alagamento (Fig. 5) (Tab. 1). Em todos os tratamentos a região da medula se apresenta lignificada.

Grãos de amido são comuns nas células do córtex e cilindro vascular das plantas da Amazônia e APCe, porém muito reduzidos nas plantas CCE e ATCe, sendo nestes, evidentes apenas no cilindro vascular (Anexo 2).

Fungos *Phytophthora infestans* foram visualizados em todas as raízes de *G. americana*, independentemente da origem. No entanto, aparentemente em maior quantidade nas plantas ATAm (Anexo 3).



**Figura 5.** Cilindro central da raiz de *Genipa americana* L., evidenciando a variação no número de arcos de metaxilema (4-5) entre as plantas da Amazônia (A, B e C) e do Cerrado (D, E e F). A e D. Controle; B e E. Alagamento parcial e C e F. Alagamento total. Barra: 50 µm.

### 3.2. Características gerais do caule de *Genipa americana* L. em crescimento secundário

Em corte transversal, o caule apresenta formato circular (Fig. 6 e 7), epiderme uniestratificada, formada por células tabulares e recoberta por cutícula delgada. Em algumas regiões, a epiderme apresenta-se rompida, especialmente nas plantas submetidas ao alagamento total (Tab. 1) (Fig. 7B).

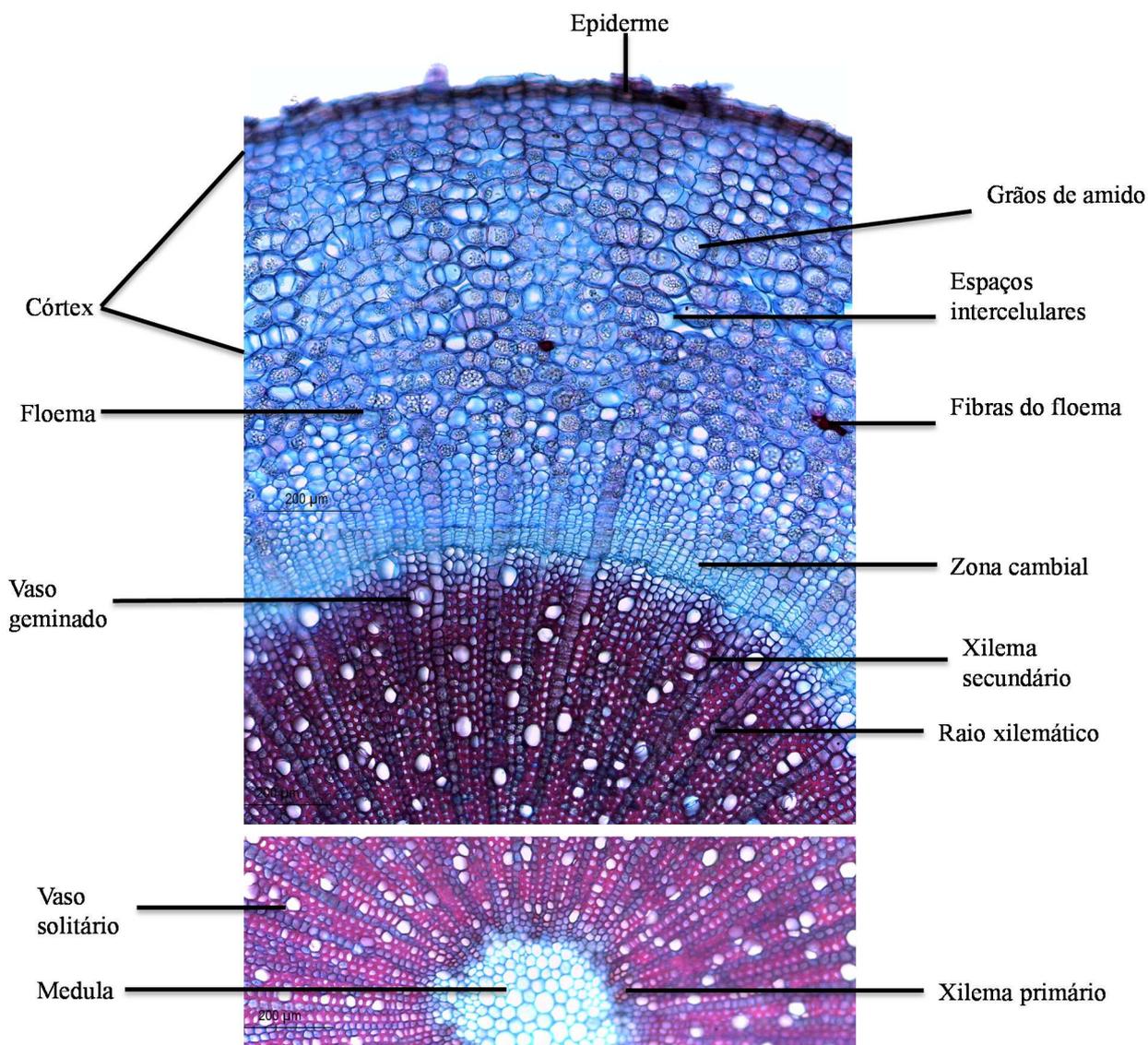
A periderme se encontra no início do desenvolvimento e o felema é formado por até três camadas de células levemente mais altas em relação às células epidérmicas comuns. Lenticelas hipertrofiadas estão presentes em todos os lotes, independentemente da origem ou tratamento (Fig. 7F, 8). Porém, a frequência e o tamanho das lenticelas são maiores nas plantas do Cerrado submetidas ao alagamento (Tab. 1).

No córtex há duas regiões distintas: uma próxima à epiderme, com até quatro camadas de células menores, com paredes celulares espessas e adjacentes, estas células são maiores com paredes delgadas e com intensa divisão anticlinal (Fig. 9H), exceto nas plantas APCe em que é menos nítida. Nas plantas do Cerrado, há um maior número de camadas próximas à região da epiderme em detrimento a outra região, independente do tratamento.

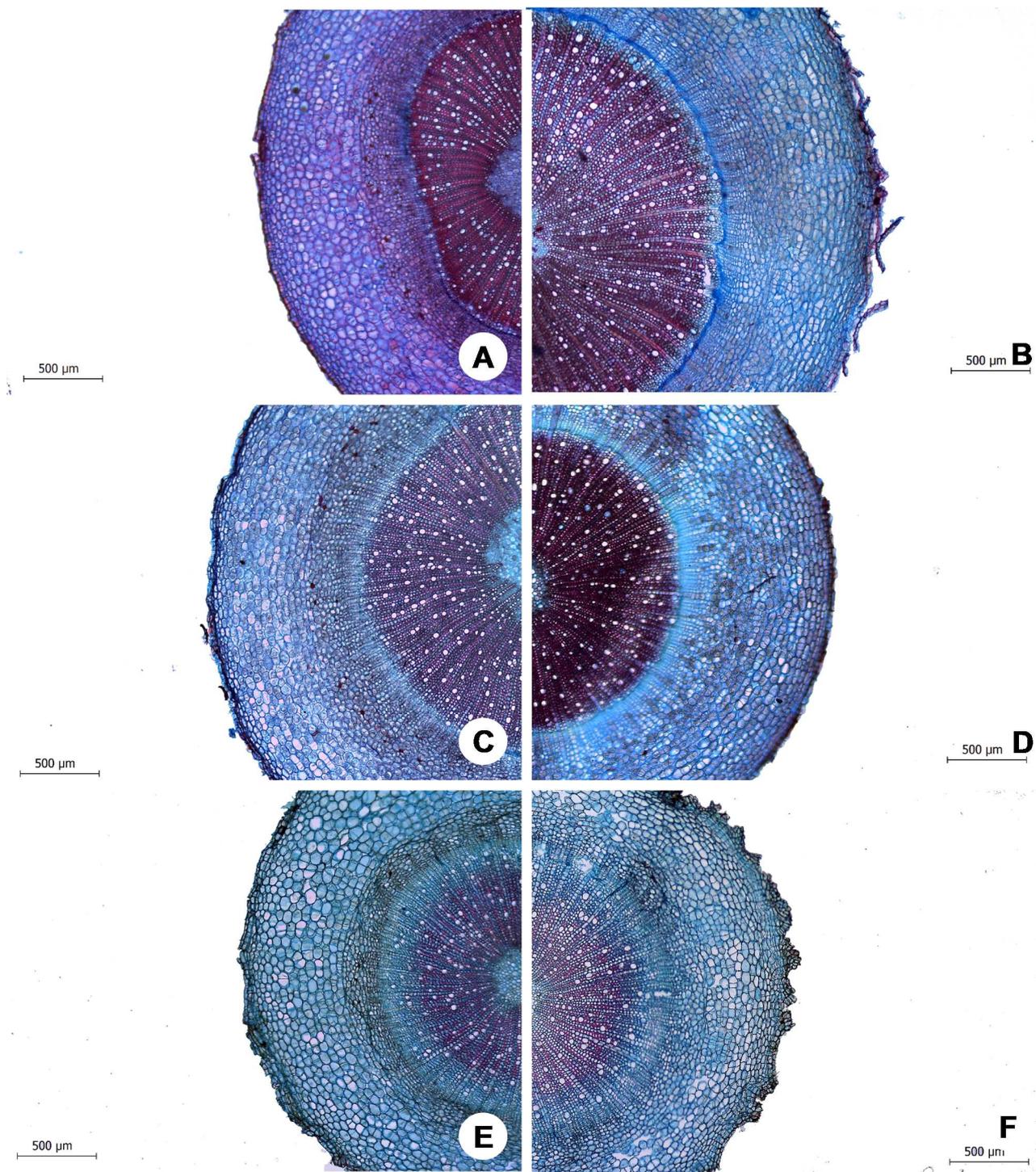
O número total de camadas do córtex foi pouco afetado pelo alagamento, somente as plantas ATAm e APCe tiveram uma leve diminuição no número de camadas (Tab. 1). Aerênquima de origem lisígena está presente no parênquima cortical, independente da origem ou tratamento (Fig. 9G e H), sendo mais evidentes nas plantas ATCe (Tab. 1).

A análise histoquímica confirmou que as drusas presentes no parênquima cortical do controle e alagamento parcial são de oxalato de cálcio (Fig. 9D, E e F). Esta substância não ocorre nas plantas submetidas ao alagamento total, independentemente da origem. Nas plantas CCe a quantidade dessas substâncias é aparentemente maior em relação aos demais tratamentos. Drusas foram visualizadas também na região do floema das plantas CCe, assim como na medula das plantas CAM e APAm.

Delimitando a região do córtex há uma bainha amilífera (Fig. 9B), semelhante à endoderme, formada por células retangulares e mais baixas em relação às células do córtex. Essa característica mostrou-se presente em todos os tratamentos independentemente da origem; no entanto, foi mais evidente nas plantas ATAm.



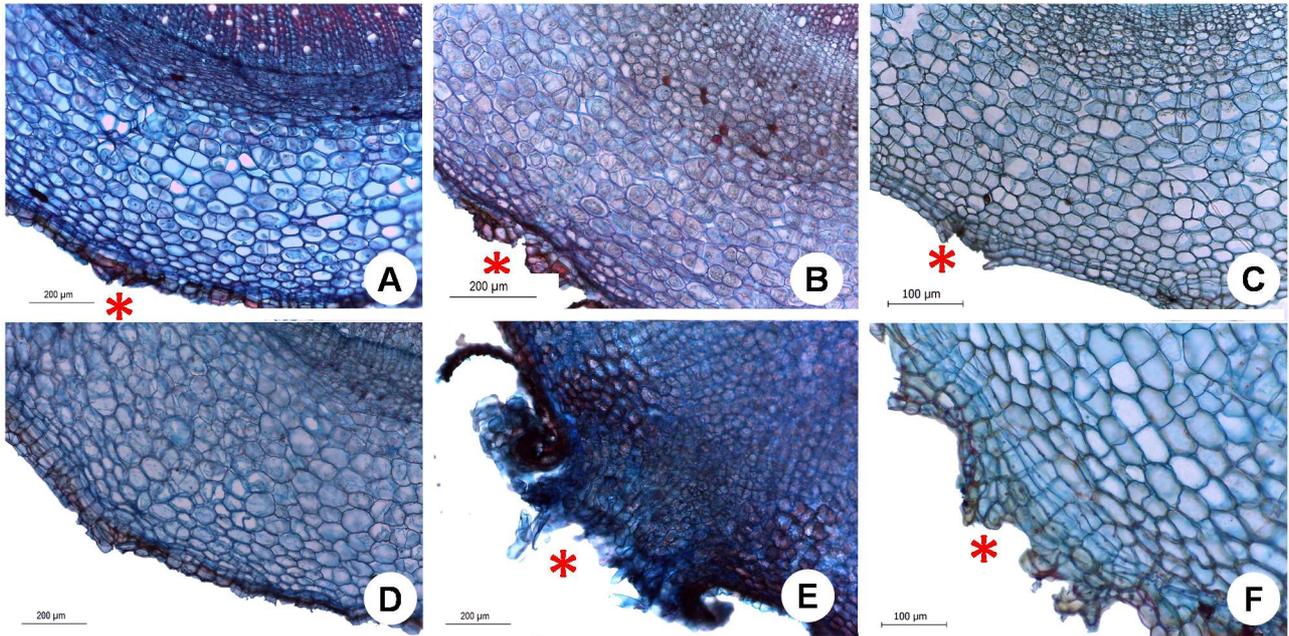
**Figura 6.** Visão geral do caule de *Genipa americana* L. em secção transversal procedentes do Cerrado e submetido ao alagamento parcial. Destaque para as características gerais da espécie.



**Figura 7.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L. Amazônia (A, C e E) e do Cerrado (B, D e F); A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente; B. Destacamento epidérmico evidente. F. Maior evidência de lenticelas nas plantas ATCe. Barra: 500 µm.

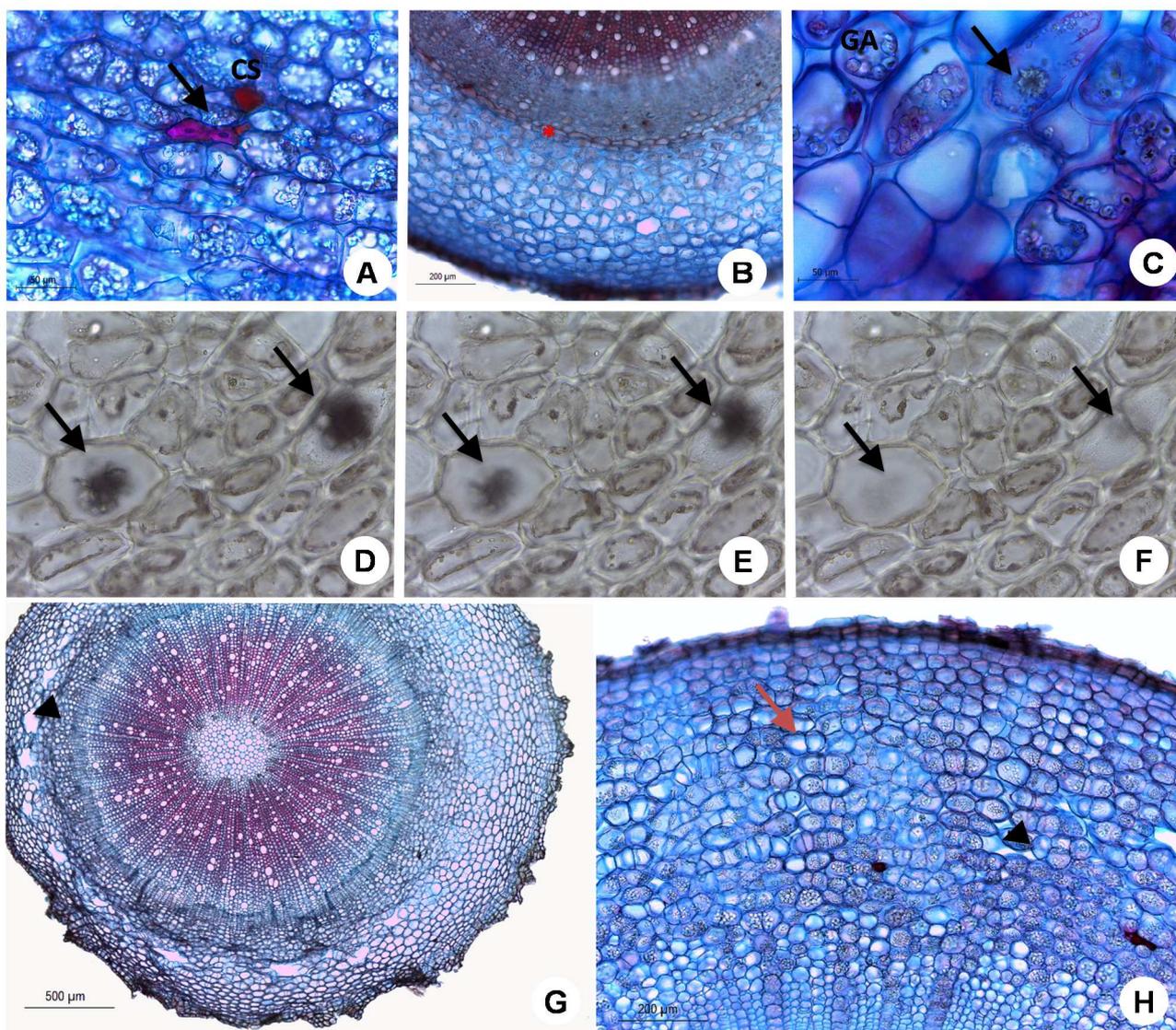
A região do floema (primário e secundário) é formada por elementos de tubo crivado, células companheiras, células parenquimáticas, canais secretores e fibras. Nessa região nota-se a presença de amido (Fig. 9A e C). No floema primário dos lotes controle e alagamento parcial, independentemente da origem, ocorrem algumas fibras isoladas, coradas em vermelho (Fig. 9A). Nas plantas APCE há

uma maior frequência das fibras, enquanto nas plantas submetidas ao alagamento total, independentemente da origem, as fibras são raras (Tab. 1). Observou-se também, que quanto maior a intensidade do alagamento, menor o desenvolvimento dessa região.



**Figura 8.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L., evidenciando lenticelas (\*) em todos tratamentos, independente da origem. A, B e C. Controle, alagamento parcial e alagamento total da Amazônia, respectivamente. D, E e F. Controle, alagamento parcial e alagamento total do Cerrado, respectivamente. Barras A, B, D e E: 200 µm; C e F: 100 µm.

A zona cambial é distinta, independentemente da origem ou tratamento, com uma média de sete camadas celulares (Tab. 1) (Anexo 4).



**Figura 9.** Secções transversais do caule de *Genipa americana* L. A. Detalhe das fibras no floema primário (seta) e canais secretores (CS); B. Detalhe da bainha amilífera (seta curta). C. Detalhe de drusa de oxalato de cálcio (seta) e grãos de amido (GA) nas células do parênquima cortical. D. E. e F. – Detalhe do teste histoquímico realizado para confirmar a composição química das drusas em plantas CCe (seta). G. Detalhe dos aerênquimas presentes no córtex das plantas ATCe. H. Células em divisão anticlinal (seta vermelha) e espaços intercelulares no córtex (seta curta). Barras A, C e G: 500  $\mu$ m; B e H: 200  $\mu$ m; C, D, E e F: 50  $\mu$ m.

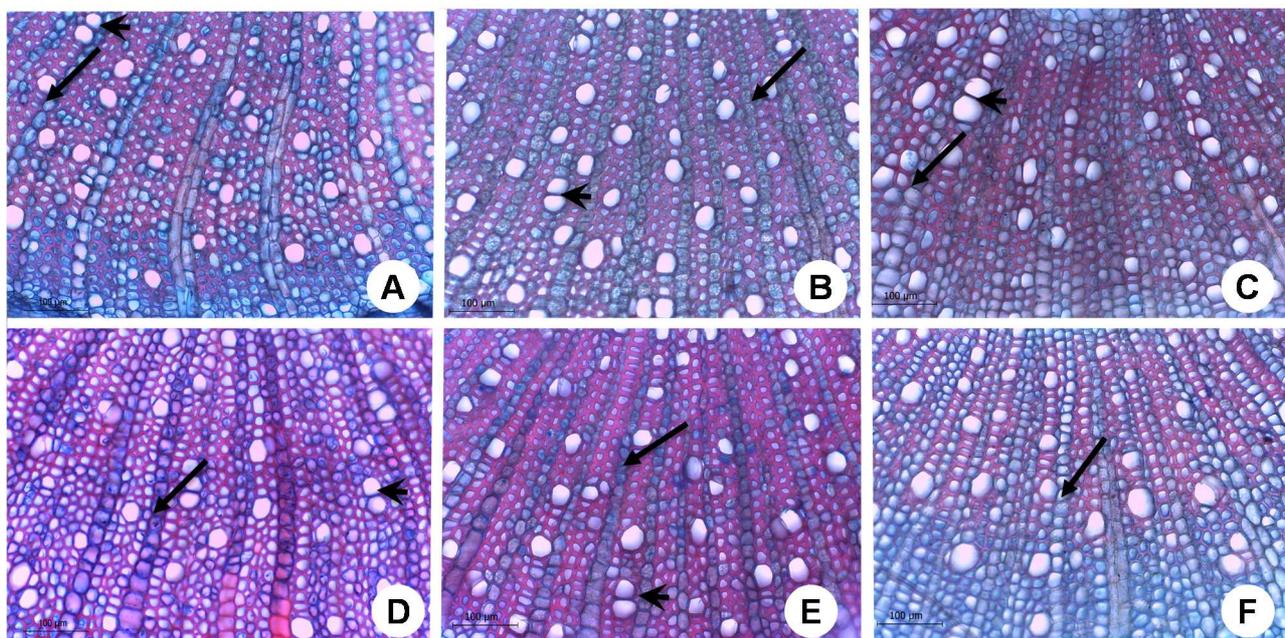
No xilema secundário, independentemente da origem das plantas ou do tratamento, as fibras possuem paredes finas a espessas. No entanto, nas plantas APCe as fibras são aparentemente mais espessadas em relação aos demais tratamentos. O parênquima axial é difuso e os vasos são predominantemente solitários e em menor percentual múltiplos de 2 a 3 (Tab. 1) (Fig. 10).

A densidade de vasos/ $\text{mm}^2$  das plantas CAM foi significativamente maior em relação às plantas CCe. Entre os tratamentos das plantas da Amazônia, o lote ATAm foi significativamente menor que CAM. Nas plantas do Cerrado, as plantas APCe apresentaram maior densidade de vasos/ $\text{mm}^2$  em relação aos tratamentos CCe e ATCe, que não diferiram entre si ( $p \leq 0,05$ ) (Tab. 1).

O diâmetro de vasos variou em relação à origem das plantas, sendo portanto, significativamente menor nas plantas CAM em relação às plantas CCe. Entre os tratamentos, houve

aumento significativo apenas no diâmetro de vasos das APAm e ATAm, que não diferiram entre si ( $p \leq 0,05$ ) (Tab. 1).

Os raios são na sua maioria unisseriados a bisseriados e uma menor frequência de raios multisseriados com até 3 células de largura (Anexo. 5). Nas plantas do Cerrado, as células são aparentemente mais largas.

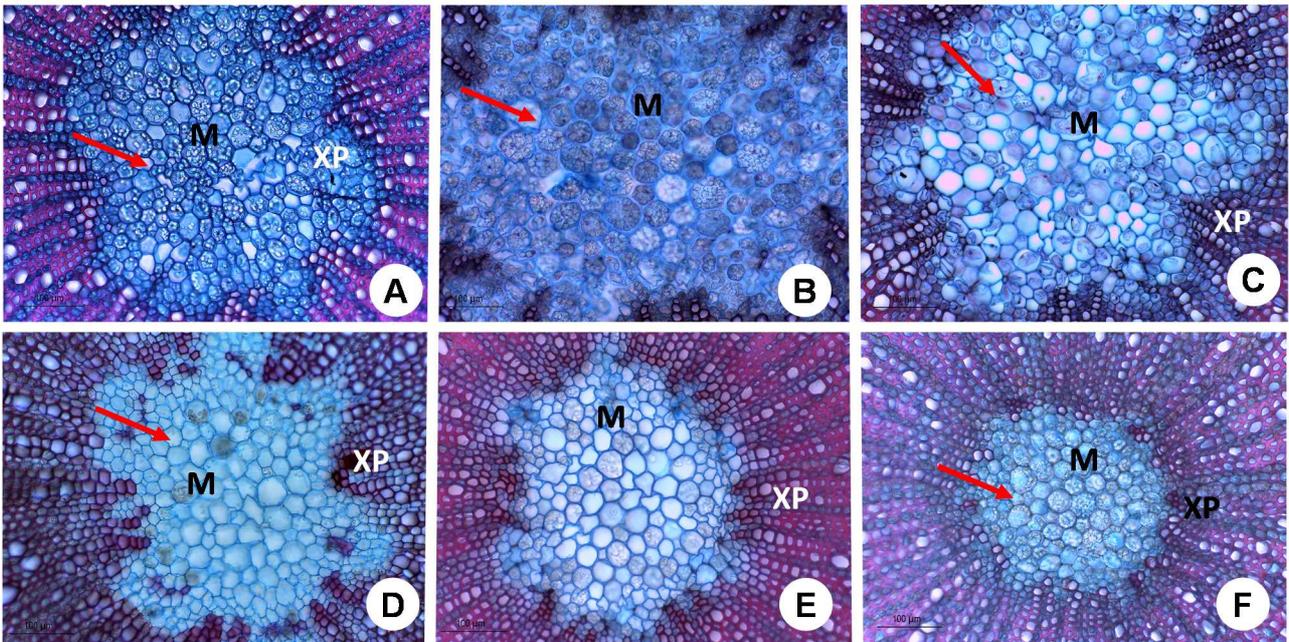


**Figura 10.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L. com origem da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F), evidenciando a região do xilema secundário (seta longa); Detalhe dos vasos geminados (seta curta). Barra: 100  $\mu$ m.

Nessa fase do desenvolvimento, os anéis de crescimento são indistintos e resquícios de xilema primário estão presentes na região próxima a medula de todos os espécimes (Fig. 11).

A região da medula é visualizada em todos os tratamentos, porém, nas plantas da Amazônia, APAm e ATAm é aparentemente maior em relação às plantas do Cerrado submetidas aos mesmos tratamentos (APCe e ATCe). As células da medula são isodiamétricas, com paredes ligeiramente espessadas, sem espaços intercelulares e a maioria encontra-se totalmente preenchida por grãos de amido. Nas plantas APAm algumas células se encontram colapsadas (Fig. 11).

Foi encontrado grãos de amido no parênquima cortical, região do floema primário e secundário, parênquima axial e região medular de *G. americana* em todos os tratamentos. No entanto, a deposição de grãos de amido no caule das plantas submetidas ao alagamento parcial é aparentemente maior.



**Figura 11.** Secção transversal do caule de *Genipa americana* L. da Amazônia (A, B e C) e Cerrado (D, E e F). A e D. Controle. B e E. Alagamento parcial. C e F. Alagamento total. Detalhe dos grãos de amido nas células da medula (seta). M – Medula; XP – Xilema Primário. Barra: 100 μm.

**Tabela 1.** Caracteres qualitativos e quantitativos (valores médios  $\pm$ desvio padrão) anatômicos avaliados na raiz e no caule de plantas jovens de *Genipa americana* L. procedentes da Amazônia e do Cerrado, submetidas a diferentes tratamentos de alagamento (Controle, Alagamento Parcial e Alagamento Total) por 30 dias. Letras maiúsculas representam diferenças entre a origem das plantas e letras minúsculas, representam diferenças entre os tratamentos. Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

Parâmetro	Amazônia			Cerrado		
	Controle	A Parcial	A Total	Controle	A Parcial	A Total
<b>Raiz</b>						
Diâmetro total ( $\mu\text{m}$ )	586,8 $\pm$ 110,4 <sup>Aa</sup>	480,4 $\pm$ 93,3 <sup>Ab</sup>	473,5 $\pm$ 22,0 <sup>Ab</sup>	817,4 $\pm$ 174,6 <sup>Ba</sup>	597,1 $\pm$ 63,1 <sup>Bb</sup>	589,9 $\pm$ 70,0 <sup>Bb</sup>
Diâmetro do cilindro central ( $\mu\text{m}$ )/estelo	152,9 $\pm$ 26,0 <sup>Aa</sup>	121,2 $\pm$ 8,6 <sup>Ab</sup>	118,8 $\pm$ 11,2 <sup>Ab</sup>	206,4 $\pm$ 46,5 <sup>Ba</sup>	164,5 $\pm$ 26,1 <sup>Bb</sup>	132,0 $\pm$ 21,4 <sup>Bc</sup>
Córtex ( $\mu\text{m}$ )	433,8 $\pm$ 90,5 <sup>Aa</sup>	359,0 $\pm$ 88,3 <sup>Ab</sup>	354,6 $\pm$ 20,4 <sup>Ab</sup>	610,9 $\pm$ 138,7 <sup>Ba</sup>	432,5 $\pm$ 74,0 <sup>Bb</sup>	457,0 $\pm$ 70,4 <sup>Bb</sup>
Diâmetro das células corticais ( $\mu\text{m}$ )	29,6 $\pm$ 6,5 <sup>Aa</sup>	25,9 $\pm$ 4,2 <sup>Aa</sup>	27,0 $\pm$ 6,9 <sup>Aa</sup>	36,17 $\pm$ 7,9 <sup>Ba</sup>	35,7 $\pm$ 8,3 <sup>Ba</sup>	34,6 $\pm$ 7,6 <sup>Ba</sup>
Nº de camadas do parênquima (média)	8	6,9	6,1	10,5	6,9	7,3
Nº de arcos do metaxilema	4-5	2 - 5	3-4	4 - 6	3 - 4	3-4
% de espaços intercelulares/área (Aerênquima)	11,9% <sup>Aa</sup>	26,5% <sup>Ab</sup>	12,4% <sup>Aa</sup>	10,92% <sup>Aa</sup>	21,98% <sup>Ab</sup>	27% <sup>Ab</sup>
Grãos de amido no córtex/cilindro vascular	++	++	++	+	++	+
<b>Caule</b>						
Nº de camadas do parênquima cortical - média	12	13	11	13	10	13
Lenticelas hipertrofiadas	+	++	++	+	+++	+++
Aerênquima lisígeno no córtex	+	+	+	++	++	+++
Fibras no floema 1º	++	++	+	++	+++	+
Diâmetro tangencial dos vasos (média) $\mu\text{m}$	25,04 $\pm$ 4,02 <sup>Aa</sup>	28,93 $\pm$ 4,19 <sup>Ab</sup>	29,62 $\pm$ 4,71 <sup>Ab</sup>	28,36 $\pm$ 3,76 <sup>Ba</sup>	30,33 $\pm$ 4,86 <sup>Ba</sup>	29,62 $\pm$ 4,13 <sup>Ba</sup>
(%) de vaso/ $\text{mm}^2$ - Solitário	84,89 <sup>Aa</sup>	89,05 <sup>Aac</sup>	86,62 <sup>Abd</sup>	94,35 <sup>Ba</sup>	94,58 <sup>Ba</sup>	89 <sup>Bb</sup>
(%) de vaso/ $\text{mm}^2$ M <sub>2</sub>	11,4 <sup>Aa</sup>	9,55 <sup>Aa</sup>	11,91 <sup>Aa</sup>	4,9 <sup>Ba</sup>	4,89 <sup>Ba</sup>	8,69 <sup>Ba</sup>
(%) de vaso/ $\text{mm}^2$ M <sub>3</sub>	2,65 <sup>Aa</sup>	1,07 <sup>Aa</sup>	1,23 <sup>Aa</sup>	0,68 <sup>Ba</sup>	0,52 <sup>Ba</sup>	2,04 <sup>Ba</sup>
(%) de vaso/ $\text{mm}^2$ M <sub>4</sub> ou mais	0,96 <sup>Aa</sup>	0,3 <sup>Aa</sup>	0,22 <sup>Aa</sup>	0,06 <sup>Aa</sup>	0 <sup>Aa</sup>	0,24 <sup>Aa</sup>
Densidade de vasos/ $\text{mm}^2$	78,5 $\pm$ 20,4 <sup>Aa</sup>	73,06 $\pm$ 10,1 <sup>Aab</sup>	68,2 $\pm$ 1 <sup>Ab</sup>	57,2 $\pm$ 9,4 <sup>Aa</sup>	67,8 $\pm$ 5,7 <sup>Ab</sup>	60,9 $\pm$ 10,3 <sup>Aa</sup>
Xilema 1º	+	+	+	+	+	+

Medula	+	++	++	+	+	+
Drusas de oxalato de cálcio - córtex	++	+	-	+++	+	-
Drusas de oxalato de cálcio - floema	-	-	-	+	-	-
Drusas de oxalato de cálcio - medula	+	+	-	-	-	-
Destacamento epidérmico	+	++	+++	++	+++	+++
Grãos de amido	+	++	+	+	++	+
Canais secretores	+	+	+	+	+	+

(-) ausência; (+) presença; (++) acentuado; (+++) muito acentuado. M<sub>2</sub> – múltiplo de 2; M<sub>3</sub> – múltiplo de 3; M<sub>4</sub> – múltiplo de 4.

**Tabela 2.** Resumo dos resultados publicados sobre as respostas morfoanatômicas de plantas submetidas ao alagamento.

Espécie	Autores	Tratamento	Lenticelas Hipertrofiadas	Aerênquima	Raízes Adventícias	Fissuras caulinares	↑ diâm vaso	↓ cilindro central	Córtex
<i>Sesbania virgata</i>	Davanzo-Fabro et al., 1998	AP		X	x	x	x		
<i>Peltophorum dubium</i>	Medri et al., 1998	AP	X	X	x				
<i>Sebastiania commersoniana</i>	Kolb et al., 1998	AP	X	X	x			x	↑
<i>Chorisia speciosa</i>	Povh et al., 2005	AP	X	X	x				
<i>Genipa americana</i>	Santiago e Paoli 2007	AP	X	X	x				
<i>Tabebuia cassinoides</i>	Kolb e Joly 2009	AP		X					
<i>Schinus terebinthifolius</i>	Ruas et al., 2011	AP	X	X					
<i>Sesbania virgata</i>	Alves et al., 2013	AP	X	X	X	X			↓
<i>Parkia gigantocarpa</i>	Viana et al., 2015	AP	X	X	x				
<i>Triplaris gardneriana</i>	Pontara et al., 2016	AP	X		x	X			↓

#### 4. Discussão

Independente da origem, *G. americana* apresentou mecanismos adaptativos que garantem a sobrevivência da espécie ao alagamento como lenticelas hipertrofiadas, espaços intercelulares (aerênquimas) e reserva de amido. Esses mecanismos são semelhantes aos citados por diversos autores para espécies tolerantes ao alagamento (ver Tab. 2). O funcionamento das lenticelas hipertrofiadas, bem como os espaços intercelulares são importantes na aeração de *G. americana* tanto sob alagamento parcial quanto total. Estas características adaptativas refletem uma alta plasticidade da espécie e favorece a abundante ocorrência de populações em áreas sujeitas a alagamentos periódicos (Santiago e Paoli, 2007), como observado nas florestas alagáveis na Amazônia. Ajustes adaptativos envolvendo respostas fenotípicas da planta às modificações ambientais, são mecanismos relevantes para a sobrevivência do indivíduo no ambiente (Maurenza et al., 2009).

Foram observadas a formação de lenticelas no caule das plantas controle, independentemente da origem. Sugere-se portanto, que estas estruturas sejam constitutivas (Davanso et al., 2002) para a espécie, o que de acordo com Medri et al., (1998); Ruas et al., (2011) pode favorecer a difusão interna do oxigênio na planta. Além de permitir a eliminação de componentes tóxicos como etanol e acetaldeído resultante do metabolismo anaeróbio (Koslowski, 1997).

O aumento na frequência e no tamanho das lenticelas como ocorreu em *G. americana* submetidas ao alagamento, podem de acordo com Davanso et al., (2002); Alves et al., (2013) estar atuando como importante mecanismo de tolerância ao alagamento. Resultado semelhante foi encontrado por Santiago e Paoli (2007) ao investigarem os efeitos do alagamento na mesma espécie. O desenvolvimento de lenticelas induzidas pelo alagamento também foram registrados em *Chorisia speciosa* (Povh et al., 2005), *Schinus terebinthifolius* (Ruas et al., 2011), *Sesbania virgata* (Alves et al., 2013) *Parkia gigantocarpa* (Viana et al., 2015) e *Triplaris gardneriana* (Pontara et al., 2016).

A procedência das plantas de *Genipa* não interferiu na formação constitutiva de aerênquima já que ocorreu tanto nas plantas da Amazônia quanto do Cerrado. Embora seja mais comum a formação constitutiva de aerênquimas em plantas de ambientes úmidos ou solos encharcados, estes podem também se formar em solos bem drenados ou pode ser induzida pelo alagamento (Colmer e Voesenek, 2009; Yamauchi et al., 2018).

De maneira oposta ao esperado, nas plantas de *G. americana* com origem do Cerrado, os espaços intercelulares no caule são aparentemente maiores em relação aos lotes da Amazônia. A aeração interna, promovida pelos aerênquimas constitutivos, fornece oxigênio necessário a produção de etileno, essencial à formação ou ampliação dos aerênquimas posteriormente (Yamauchi et al., 2018). Em condições de alagamento há um aumento na biossíntese do etileno, devido à dificuldade de difusão (Sasidharan e Voesenek, 2015), induzindo a formação de aerênquima por morte celular programada (Drew et al., 2000).

Quando submetidas ao alagamento parcial, as plantas apresentaram um aumento dos espaços intercelulares na raiz. A ampliação ou desenvolvimento de aerênquimas em condições de alagamento, também foi verificado em *Sebastiania commersoniana* (Kolb et al., 1998), *Himatanthus sucuuba* (Ferreira et al., 2006), *Parkia gigantocarpa* (Viana et al., 2015), *Lithraea molleoides* (Medri et al., 2007) *Cestrum axillare* (Melo et al., 2017) e *Populus deltoides* (Peng et al., 2017). Assim, após o alagamento do solo, os aerênquimas presentes possibilitariam que qualquer quantidade de oxigênio que esteja presente nas raízes seja utilizado na respiração (ver Mano e Omori, 2013; Yamauchi et al., 2018), sendo, portanto, essencial à sobrevivência das plantas, coletadas em ambos os ambientes, impostas a essas condições.

O padrão do aerênquima lisígeno presente na raiz e no caule de *G. americana* assemelha-se ao descrito por Santiago e Paoli (2007) e Erban e Duarte (2010) para a espécie. Estes espaços intercelulares são originados da dissolução de células, como descrito por Evans (2003). A presença de aerênquimas esquizolizígenos também foi verificada neste trabalho.

O arranjo das células e a disposição dos espaços intercelulares definem a porosidade da raiz em plantas sujeitas ao alagamento (Justin e Armstrong, 1987), e o arranjo cúbico favorece a formação de aerênquima (Rodrigues e Estelita, 2004; Povh et al., 2005) e foi associado à tolerância da planta ao alagamento em *Chorisia speciosa* (Povh et al., 2005) e *Cyperus giganteus* (Rodrigues e Estelita, 2004). Com esse tipo de arranjo, o contato entre as células é menor, favorecendo a sua separação (Rodrigues e Estelita, 2004). Provavelmente o arranjo cúbico, observado na região do córtex da raiz de *G. americana*, tenha contribuído para a formação dos aerênquimas, bem como a ampliação dos espaços intercelulares nessa região, o que sustenta a tolerância de *G. americana* a solos alagados.

O amido presente na raiz e no caule de *G. americana* em ambas as origens, independentemente do tratamento, pode funcionar como estoque de reserva energética que provavelmente garante a sobrevivência da espécie frente a um prolongado período de alagamento. Crawford e Brandle (1996) e Cosmo et al., (2010), observaram que nessas condições, plantas tolerantes a anóxia, fazem manutenção de uma reserva de amido com objetivo de manter os níveis de energia durante o período de estresse, o que de acordo com Braun (1970) e Ye et al., (2018), favorece a sobrevivência das plantas em condições adversas. Além disso, o amido pode ter sido importante fonte de carbono para o desenvolvimento de lenticelas hipertrofiadas na espécie em estudo (Kolb et al., 1998; Pontara et al., 2016).

A ocorrência da exoderme na raiz de *Genipa*, independentemente da origem, pode ser uma das estratégias adaptativas que garante o sucesso e a colonização da espécie tanto em ambientes alagados como na Amazônia, como bem drenados como no Cerrado. Segundo Armstrong, (1979); Armstrong et al., (1991); Armstrong et al., (2000) esse tecido pode evitar ou reduzir a perda de O<sub>2</sub> da raiz para o solo alagado e reduzir a entrada de fitotoxinas do solo. Ademais, de acordo com Bona e

Morretes (2003), pode substituir a epiderme em caso de destacamento, sendo portanto, um tecido protetor da raiz. Por outro lado, o aumento no tamanho das células da exoderme pode ser também considerado uma importante estratégia de adaptação de tolerância das plantas à seca (Chimungu et al., 2014).

Em condições de alagamento e consequente hipóxia, a endoderme tem papel fundamental na estocagem e distribuição de oxigênio, sobretudo para o ápice da raiz, o que propicia a respiração aeróbia da planta nessas condições (Sorrel, 1991), diminuindo, portanto, a mortalidade (Medri et al., 2007). Na espécie de estudo, a endoderme se apresentou bem desenvolvida e pode ter também contribuído na sobrevivência das plantas.

Os pelos absorventes na raiz de *G. americana* podem ter sido importantes para garantir a absorção da planta, mesmo que em menor quantidade nas plantas que sofreram com o alagamento total. Uma vez que de acordo com Davanso-Fabro, (1998); Bianchini et al., (2000) a presença ou o aumento de pelos na raiz retoma ao menos parcialmente a capacidade de absorção das plantas sob hipóxia; já que esta em condições de alagamento é bastante comprometida (Coutts, 1981; Batista et al., 2008).

Em geral, a descrição anatômica da raiz de *G. americana* está em conformidade com o observado por Santiago e Paoli (2007). No entanto, neste estudo, as plantas procedentes do Cerrado apresentaram epiderme com parede periclinal externa com maior espessamento, maior cilindro central, maior número de camadas do córtex, maior diâmetro das células corticais e, conseqüentemente, maior espessura do córtex e diâmetro total da raiz, quando comparadas com as plantas da Amazônia. Espécies procedentes de solos bem drenados como no Cerrado, geralmente apresentam um maior investimento na raiz, em função da menor disponibilidade hídrica (Taiz e Zeiger, 2009) e um maior espessamento da epiderme pode propiciar maior proteção da raiz em condições adversas (Ponnamperuma, 1984). Portanto, tais parâmetros podem variar de acordo com a origem das plantas, bem como a disponibilidade hídrica.

Foi observado a diminuição no crescimento da raiz de *G. americana* submetida ao alagamento independentemente do ambiente coletado, provavelmente devido a economia de energia, já que é um fator crucial à sobrevivência das plantas nessas condições. Uma vez que segundo Alves et al., (2013), quando alagadas, algumas plantas mostram significativas alterações anatômicas nas raízes. Podendo ocorrer redução no desenvolvimento de alguns órgãos ou da planta inteira durante o alagamento como uma estratégia de economia de energia (Pilati e de Souza, 2006). O que teria a finalidade de manter o funcionamento mínimo do metabolismo da planta nessas condições (Pisicchio et al., 2010).

O menor crescimento na raiz de *G. americana* foi verificado em razão do menor número de camadas de células corticais, que resultou na redução da espessura do córtex e consequente menor diâmetro total da raiz; isso também foi relatado para *Caesalpinia peltophoroides* (Henrique et al.,

2010) quando submetidas ao alagamento. Alterações na espessura dos tecidos são importantes na adaptação das plantas a diferentes condições de estresse (Henrique et al., 2010).

A redução na espessura do cilindro central foi significativa, especialmente nas plantas ATCe que reduziram em 35% em relação a CCe, semelhante ao que ocorreu em *Lithraea molleoides* (Medri et al., 2007), *Caesalpinia peltophoroides* (Henrique et al., 2010), *Heliocarpus papayanensis* (Psicchio et al., 2010) e *Aegiphila sellowiana* (Medri et al., 2011).

A variação no número de arcos do xilema verificada neste estudo, está relacionada provavelmente ao tamanho do cilindro vascular, nas plantas em que o cilindro vascular foi menor, o número de polos foi também menor. Segundo Povh et al., (2005), a variação na quantidade de arcos é comum para a maioria das espécies, podendo ocorrer até mesmo entre raízes do mesmo indivíduo. E pode estar relacionado com o diâmetro do cilindro central, como observado em *Otachyrium* (Graciano-Ribeiro, 2002) e *Chorisia speciosa* (Povh et al., 2005).

Independentemente da origem das plantas, as raízes de *G. americana* apresentaram periciclo distinto e uniestratificado, sendo uma característica da espécie, como observado por Santiago e Paoli (2007). Esse tipo de periciclo é comumente verificado para espécies de ambientes úmidos (Edson-Chaves e Graciano-Ribeiro, 2018).

A presença de fungos parasitas na raiz de *G. americana* requer investigações detalhadas que esclareçam a interação *Genipa americana/Phytophthora spp.* Estes são fungos parasitas (Putzke, 2002) que podem causar um grave apodrecimento em raízes (Sánchez Hernández et al., 1998, González et al., 2016).

As características anatômicas gerais observadas no caule de *G. americana*, como epiderme uniestratificada, presença de cutícula, parênquima cortical multiestratificado com espaços intercelulares, presença de drusas de oxalato de cálcio, canais secretores, floema formado por células parenquimáticas e elementos crivados, estão de acordo com o mencionado por Ermano e Duarte (2010) para a espécie. As diferenças anatômicas e as interações entre origem/tratamento são discutidas a seguir.

Drusas de oxalato de cálcio foram observadas no córtex das plantas controle e submetidas ao alagamento parcial. Tal constatação já foi citada por Metcalfe e Chalk (1950), e Ermano e Duarte (2010) para *G. americana*. Esses cristais podem atuar como reserva de substâncias a serem utilizadas no metabolismo da planta quando necessário (Metcalfe e Chalk, 1989), ou podem ter função atribuída à regulação do equilíbrio iônico (Franceschi; Horner, 1980), proteção contra herbivoria (Franceschi; Horner, 1980; Metcalfe e Chalk, 1989) ou pode ser uma substância protetora contra as adversidades do meio (Nakata, 2003). Além disso, Tooulakou et al., (2016) estudando *Amaranthus hybridus*, observaram que as drusas podem ser também uma rica fonte de carbono a ser utilizada na fotossíntese, uma vez que essas substâncias são decompostas para fornecer CO<sub>2</sub> necessário ao metabolismo

fotossintético em plantas que estão com seus estômatos fechados (em situação de déficit hídrico), logo, o metabolismo continua acontecendo regularmente.

Quando submetidas ao alagamento total não foram visualizadas drusas de oxalato de cálcio em *G. americana*. Sabe-se que nessas condições, a planta entra em seca fisiológica (Parolin, 2010), fecha os seus estômatos, não absorve CO<sub>2</sub> e conseqüentemente a fotossíntese é afetada. No entanto, algumas plantas tolerantes à submersão podem continuar realizando fotossíntese (Mommer e Visser, 2005; Vashist et al. 2011). Sugere-se, portanto, que a decomposição das drusas de oxalato de cálcio no caule de *G. americana* seja para suprir a necessidade de CO<sub>2</sub> no seu metabolismo fotossintético nas folhas, como sugerido por Tooulakou et al., (2016) para plantas que em situação de estresse não absorvem CO<sub>2</sub>. Provavelmente, *G. americana* mobiliza o CO<sub>2</sub> das drusas e continue realizando fotossíntese o que justificaria sua alta tolerância ao alagamento. A importância das drusas de oxalato de cálcio em plantas tolerantes a submersão ainda é pouco compreendida e demanda maiores investigações.

No floema de *G. americana*, verificou-se que quanto maior a intensidade do alagamento, menor foi o desenvolvimento dessa região. Resultado semelhante foi encontrado por Davanso-Fabro, (1980) e Pisicchio et al. (2010), sobretudo do floema secundário. Essa redução é provavelmente uma consequência do menor crescimento da planta em condições de alagamento.

Estudos realizados em ambientes com menor disponibilidade hídrica como no Cerrado relatam comumente elementos de vasos com menor diâmetro tangencial (Luchi, 2004; Wheeler et al., 2007; Sonsin et al., 2012), maior densidade dos vasos (Alves e Angyalossy-Alfonso 2000; Wheeler et al., 2007; Sonsin et al., 2012), menor percentual de vasos solitários (Voigt et al., 2010) e maior agrupamento de vasos (Fah et al., 1986; Sonsin et al., 2012), opondo-se ao encontrado para *G. americana* neste trabalho. As plantas CCE apresentaram o diâmetro dos elementos de vaso significativamente maior, uma menor densidade de vasos, maior percentual de vasos solitários e maior agrupamento de vasos em relação às plantas CAM. Resultados semelhantes foram encontrados quanto ao diâmetro de vasos em *Copaifera langsdorffi* (Marcati et al., 2001) e *Caryocar brasiliense* (Voigt et al., 2010).

Vasos com maior diâmetro são mais eficientes na condução de água (Carlquist, 1977; Baas et al., 1983), contudo menos seguros, enquanto vasos com menor diâmetro e com maior densidade proporcionam uma maior segurança na condutividade hidráulica (Baas e Carlquist, 1985; Denardi e Marchiori, 2005). Dessa forma, *G. americana* procedentes da Amazônia garante uma maior segurança hídrica, enquanto às procedentes do Cerrado apostam em uma maior eficiência na condução.

Provavelmente as plantas procedentes de áreas sujeitas ao alagamento na Amazônia apresentaram dimensões celulares semelhantes às espécies de ambientes com menor disponibilidade

hídrica, por permanecerem também expostas à longos períodos de seca severa (Parolin, 2009), além de que quando em período de cheias, o estresse causado pelo alagamento diminui a absorção de água (Coutts, 1981; Batista et al., 2008). Segundo Sperry (2003), o desenvolvimento do lenho está diretamente relacionado à disponibilidade hídrica e as estratégias para elevar a condutância hídrica e reduzir a cavitação. Entretanto, a variação no tamanho das células na planta não depende exclusivamente de fatores ambientais como a disponibilidade hídrica ou latitude (Marcati et al., 2001), mas também de fatores genéticos e atributos ontogenéticos (Voigt et al., 2010). Sugerem-se estudos com outras espécies, de ampla distribuição, provenientes de áreas alagáveis da Amazônia e de solos bem drenados do Cerrado, para uma discussão mais ampla.

O aumento no diâmetro dos vasos como ocorreu em *G. americana* da Amazônia quando submetida ao alagamento, corroboram os dados obtidos em *Sesbania virgata* (Davanso-Fabro et al., 1998), *Croton urucurana* (Luchi, 2004) e *Tabebuia cassinoides* (Carrera, 2008), que sugerem que vasos maiores possuem uma maior eficiência na condução de água; no entanto são mais propensos a embolia (Ellerby e Ennos, 1998). A densidade dos vasos reduziu em *G. americana* da Amazônia submetidas ao alagamento, semelhante ao encontrado em *Tabebuia cassinoides* (Carrera, 2008) e aumentou em *G. americana* APCE, como já verificado em plantas desta espécie submetidas ao alagamento (Luchi, 2004; Souza et al., 2015; Pontara et al., 2016).

Raios com células aparentemente maiores foram observadas em *G. americana* do Cerrado quando submetidas ao alagamento. De acordo com Yañez-Espinoza e Terrazas (2001), essas seriam mais eficientes na condução de água (a curta distância) e oxigênio lateralmente, tornando-se assim, interessantes para plantas submetidas a essas condições. Estas células podem também ser consideradas estruturas adaptativas em plantas submetidas ao alagamento, já que conduziriam oxigênio de forma mais eficiente no interior da planta (Carreira, 2008).

Considerando os resultados encontrados neste estudo, verificou-se que a maioria dos caracteres anatômicos de *G. americana* são semelhantes entre as origens, bem como suas respostas ao alagamento. É provável que a alta tolerância da espécie ao alagamento parcial e total resulte, pelo menos em parte, de combinações morfo-anatômicos e metabólicas presentes na espécie. Sendo as mais relevantes, a presença de pelos absorventes, exoderme, aerênquimas, lenticelas hipertrofiadas, reserva de amido e redução em alguns tecidos visando economia de energia durante o período alagado. Além de drusas de oxalato de cálcio, que podem ter sido importantes na manutenção do metabolismo em plantas submetidas ao alagamento total. Estes, provavelmente são os caracteres anatômicos determinantes na sobrevivência e colonização da espécie em áreas alagadas.

Além disso, deve se ressaltar que atributos anatômicos como exoderme, aerênquima e reserva de amido mitigam tanto o efeito negativo causado pela restrição hídrica quanto pelo alagamento.

Garantindo, portanto, seu excelente desempenho em solos bem drenados do Cerrado e em ambientes alagados na Amazônia.

Em relação à origem das plantas, verificou-se que a espécie possui diferentes estratégias para lidar com a condutividade hídrica. Essas diferenças foram verificadas quanto ao diâmetro, densidade e agrupamento de vasos. Verificou-se ainda que plantas do Cerrado possuem um maior crescimento da raiz. Essas diferenças podem estar diretamente relacionadas com as fortes pressões ambientais sofridas pela espécie no seu ambiente de origem. Estudos que elucidem as relações hídricas em uma maior diversidade de plantas procedentes de áreas alagáveis da Amazônia e de solos bem drenados do Cerrado são sugeridos.

## **5. Referências**

- Alves, E.S. e Angyalossy-Alfonso, V., 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. Growth rings and vessels. *Iawa Journal* 20, 3-30.
- Alves, J. D., Zanandrea, I., Deuner, S., Goulart, P. de F. P., Souza, K. R. D. de, Santos, M. de O., 2013. Antioxidative responses and morpho-anatomical adaptations to waterlogging in *Sesbania virgata*. *Trees, Berlin* 27, 717-728.
- Armstrong, W., Cousins, D., Armstrong, J., Turner, D. W., Beckett, P. M. Oxygen distribution in wetland plant roots and permeability barriers to gas-exchange with the rizosphere: a microelectrode and modeling study with *Phragmites australis*. *Annals of Botany, London*, v. 86, p. 687-703, 2000.
- Armstrong, W., Justin, S. H. F. W., Beckett, P. M. e Lythe, S. 1991. Root adaptation to soil waterlogging. *Aquatic Botany* 39, 57-73.
- Armstrong, W., Beckett, P.M., 1987. Internal aeration and the development of stelar anoxia in submerged roots. A multishelled mathematical model combining axial diffusion of oxygen in the cortex with radial losses to the stele, the wall layers and the rhizosphere. *New Phytol* 105, 221–245.
- Armstrong, W., 1979. Aeration in higher plants. *Adv Bot Res* 7, 225–332.
- Bailey-Serres, J., Voisenek, L. A. C. J., 2008. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annu Rev Plant Biol* 59, 313–339.
- Baas, P. e Carlquist, S. A., 1985. Comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *International Associate of Wood Anatomists Journal* 6,349-353.
- Baas, P., Wheeler, E. e Fahn, A., 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin* 4,141-159.
- 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. *Interciencia* 25:436-441.
- Bona, C. e Morretes, B.L., 2003. Anatomia das raízes de *Bacopa salzmanii* (benth.) Wettst. ex Edwall e *Bacopa monnierioides* (cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambientes aquático e terrestre. *Acta Botânica Brasília* 17, 155-170.
- Braun, H. J. 1970. Funktionelle histologie der sekundären sprossachse. I. Das Holz. In *Encyclopedia of plant anatomy*. Bornträger, G. IX, 1-190.
- Carlquist, S., 1977. Ecological factors in wood evolutions: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64, 887-896.
- Carrera, U. S., 2008. Variação intra-específica na anatomia da folha e do lenho de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC. (Bignoniaceae) em ambientes distintos [dissertação]. Rio de Janeiro: Escola Nacional de Botânica Tropical.
- Chamberlain, C. J., 1932. *Methods in plant histology*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Chimungu, K.M. Brown, J. P., 2014. Large cortical cell size improves drought tolerance in maize *Plant Physiol* 166, 2166-2178.

- Colmer, T.D. e Voisenek L.A.C.J., 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology* 36, 665–681.
- Cosmo, N.L., Kuniyoshi, Y.S. e Botosso, P.C., 2010. Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. *Act. Bot. Bras.* 24, 747-755.
- Coutts, M.P., 1981. Effect of waterlogging on dormant sitka spruce seedlings. *Annals of Botany* 47, 747-753.
- Davanso, V. M., Souza, L. A., Medri, M. E., Pimenta, J. A., Bianchini, E., 2002. Photosynthesis, growth and development of *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae) in flooded soil. *Braz Arch Biol Technol* 45, 375–384.
- Davanso-Fabro, V. M. 1998. Tolerância à inundação: aspectos morfo-anatômicos e ecofisiológicos do desenvolvimento de *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae). Dissertação, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brasil.
- Denardi, L. e Marchiori, J. N. C. 2005. Anatomia ecológica da madeira de *Blepharocalyx salicifolius* (H. B. K.) Berg. *Ciência Florestal* 15,119-127.
- Drew, M. C., He, C. J., Morgan, P.W., 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends Plant Sci* 5, 123-127.
- Drew, M.C., 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48, 223-250.
- Edson-Chaves, B., e Graciano-Ribeiro, D., 2018. Root anatomy of five South American taxa of *Saccharum* L. (Poaceae): Taxonomic and ecological implications. *Flora* 246-247, 42–51.
- Ellerby, D.J. & Ennos, A. R., 1998. Resistances to fluid flow of model xylem vessels with simple and scalariform perforation plates. *Journal of Experimental Botany* 49, 979–985.
- Erbano, M. e Duarte, M. R., 2010. Morfoanatomia de folha e caule de *Genipa americana* L., Rubiaceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 20, 825-832.
- Evans, D. E., 2003. Aerenchyma formation. *New Phytol* 161, 35-49.
- Evert, R. F., 2006. *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function and Development*. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 3 ed. 601 p.
- Ferreira, C., Piedade, D. S., Bonates, M. T. F. L. C., 2006. Seed germination and seedling survival of *Himatanthus sucuuba* (Spruce) Wood., in response to flooding in the varzeas of the Central Amazon. *Acta Amazonica* 36, 413-418.
- Franceschi, V. R., Horner, H. T., 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review* 46, 361-427.
- González, M., Serrano, M.S., e Sánchez, M.E., 2016. First Report of *Pythium spiculum* Causing Root Rot on Wild-olive in Spain. *Plant Disease*. 100, 1023.
- Graciano-Ribeiro, D., 2002. Caracteres anatômicos aplicados à taxonomia e variações ambientais das espécies de *Otachyrium* da América do Sul. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, SP.

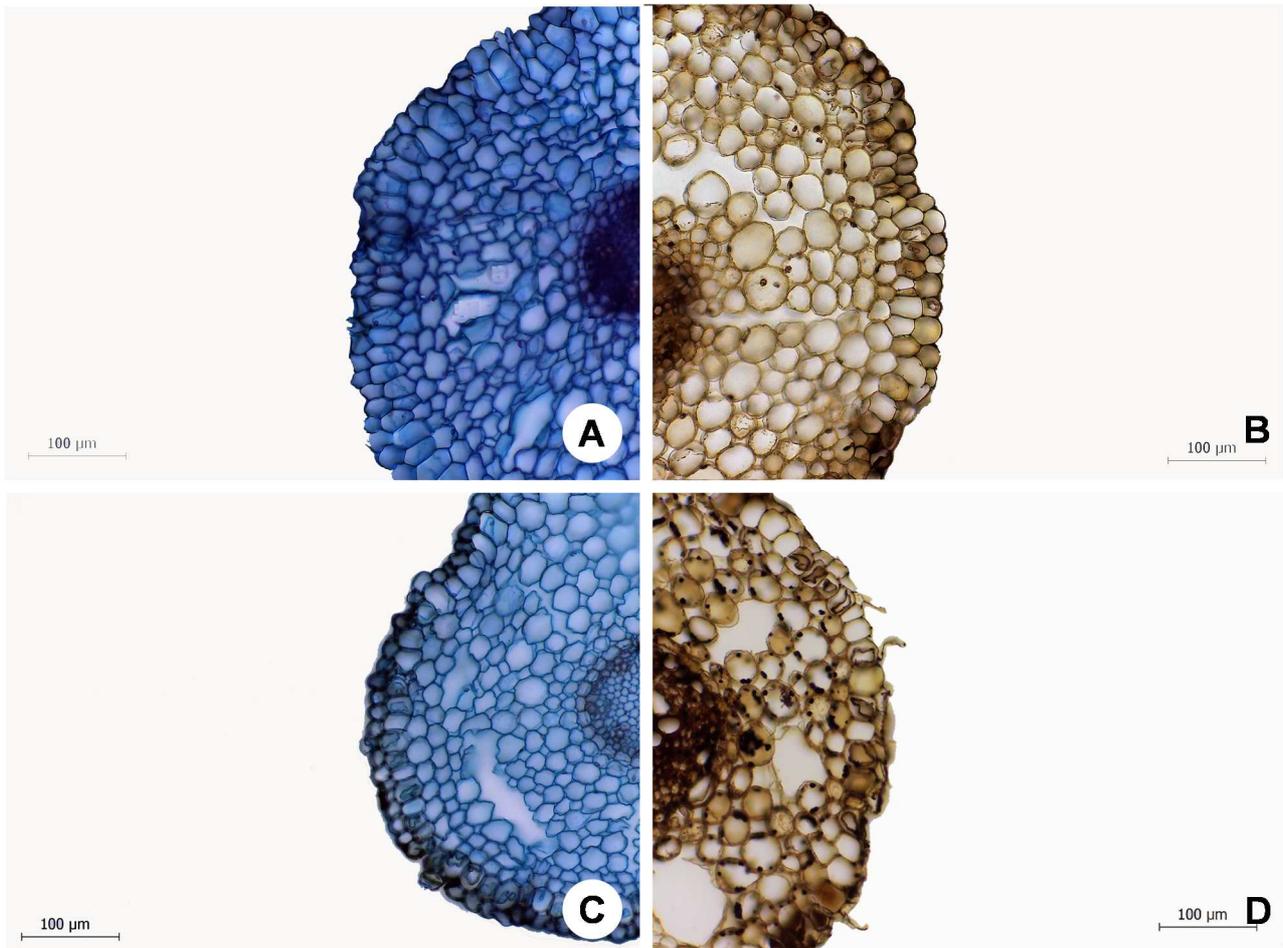
- Henrique, P. D., Alves, J. D., Goulart, P. D. P, Deuner, S., Silveira, N. M., Zanandrea, I., De Castro, E. M., 2010. Características fisiológicas e anatômicas de plantas de *Sibipiruna* sob hipoxia. *Cienc Rural* 40, 70-76.
- Hoffman, W. A., Birgit, O., Franco, A. C., 2004. "Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary." *Oecologia* 140, 252-260.
- Iawa Committee. 1989. Iawa list of microscopic features for hardwood Identification. *Iawa Bulletin* 10, 219-332.
- Jensen, W. A., 1962. *Botanical Histochemistry*. Freeman, San Francisco.
- Johansen, D. A., 1940. *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc.
- Justin, S. H. F. W., Armstrong, W., 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*, Cambridge 106, 465-495.
- Kissmann, C., Veiga, E. B., Eichenberg, M. T., Habermann, G., 2014. Morphological effects of flooding on *Styrax pohlii* and the dynamics of physiological responses during flooding and postflooding conditions. *Aquatic Botany* 119, 7-14.
- Kolb, R.M., Medri, M.E., Bianchini, B., Pimenta, J.A., Giloni, P.C. e Correa, G.T., 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista Brasileira de Botânica* 21, 305-312.
- Kraus, J. E., Arduin, M., 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Seropédica: EDUR.
- Liu, Z., Cheng, R., Xiao, W., Guo, Q., Wang, Y., Wang, N., Wang, Y., 2015. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence, non-structural carbohydrate content and growth responses of *Distylium chinense* during complete submergence and subaerial re-emergence. *Aquatic Botany* 124, 70-77.
- Lorenzi, H. e Matos, F. J. de A., 2008. *Plantas Medicinais no Brasil: Nativas e Exóticas*. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Luchi, A. E., 2004. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica* 27, 271-280.
- 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 Brasílica* 10,199-212.
- Mano, Y., Omori, F., 2013. Relationship between constitutive root aerenchyma formation and flooding tolerance in *Zea nicaraguensis*. *Plant Soil* 370, 447-460.
- Marcati, C. R., Angyalossy-Alfonso, V. e Benetati, L., 2001. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerradão. *Revista Brasileira de Botânica* 24, 311-320.
- Maurenza, D., Marengo, R. A. e Piedade, M. T. F., 2009. Efeito da inundação de longa duração sob o crescimento de *Pouteria glomerata* (Sapotaceae), uma arbórea da várzea da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 39, 519-526.
- Medri, C., Medri, M. E., Ruas, E. A., Souza, L. A., Medri, O. S., Sayhun, S., Bianchini, E., Pimenta, J. A., 2011. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham.

- (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. *Acta Botanica Brasilica*, Feira de Santana 25(2), 445-454.
- Medri, M. E., Ferreira, A. C., Kolb, R. M., Bianchini, E., Pimenta, J. A., Davanso-Fabro, V. M. e Medri, C., 2007. Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. submetidas ao alagamento. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 29, 15-22.
- Medri, M. E., Bianchini, E., Pimenta, J. A., Delgado, M. F. e Correa, G. T., 1998. Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de *Peltophorum dubium* (Spr.) Taub. submetida ao alagamento e aplicação de Ethrel. *Revista Brasileira de Botânica* 21, 261-267.
- Melo, L. A., Melo, H. C., Davide, A. C., Castro, E. M. e Santos, J. de P., 2017. Estaquia e efeito da deficiência hídrica ou inundação sobre características morfoanatômicas de *Cestrum axillare* Vell. *Ciência Florestal*, Santa Maria 27, 325-337.
- Metcalf, C. R. e Chalk, L., 1989. *Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction.* Oxford University Press, Oxford. 297p.
- Metcalf, C.R. e Chalk, L., 1950. *Anatomy of the Dicotyledons Vol. II.* Clarendon Press, Oxford, 1067-1074.
- Mommer, L. e Visser, E. J. W., 2005. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. *Ann Bot* 96, 581-589.
- Nakata, P. A., 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science, Perpignan* 164, 901-9.
- Oliveira, S. A., Ferreira, C. S., Graciano-Ribeiro, D., Franco, A. C., 2015. Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. *Acta Botanica Brasilica* 29, 478-488.
- Paiva, J. G. A., Frank-De-Carvalho, S. M., Magalhães, M. P., Graciano-Ribeiro, D., 2006. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 20, 257-264.
- Parolin, P., 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103, 359-335.
- Parolin, P., 2010. Flood-tolerant trees of amazonian floodplains also tolerate drought. Instituto Anchieta de Pesquisas. *Pesquisa Botânica* (61).
- Peng, Y., Zhou, Z., Tong, R., Hu, X., & Du, K., 2017. Anatomy and ultrastructure adaptations to soil flooding of two full-sib poplar clones differing in flood-tolerance. *Flora* 233, 90-98.
- Pilati, R., De Souza, L. A., 2006. Morfo-anatomia do desenvolvimento de *Celtis iguanaea* (JACQ.) SARG. (ULMACEAE) submetida ao alagamento e à submersão. *Acta Científica Venezuelana* 57, 28-35.
- Pires, H. R de A., Franco, A. C., Piedade, M. T. F., Scudeller, V. V. S., Kruijt B., Ferreira, C. S., 2018. Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil, *AoB PLANTS* 10, Issue 6, 1.
- Pisicchio, C. M., Bianchini, E., Pimenta, J. A., Sert, M. A., Davanso-Fabro, V. M., Medri, M. E., 2010. *Heliocarpus popayanensis* (Malvaceae) tolera a hipoxia do substrato. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 32, 201-209.

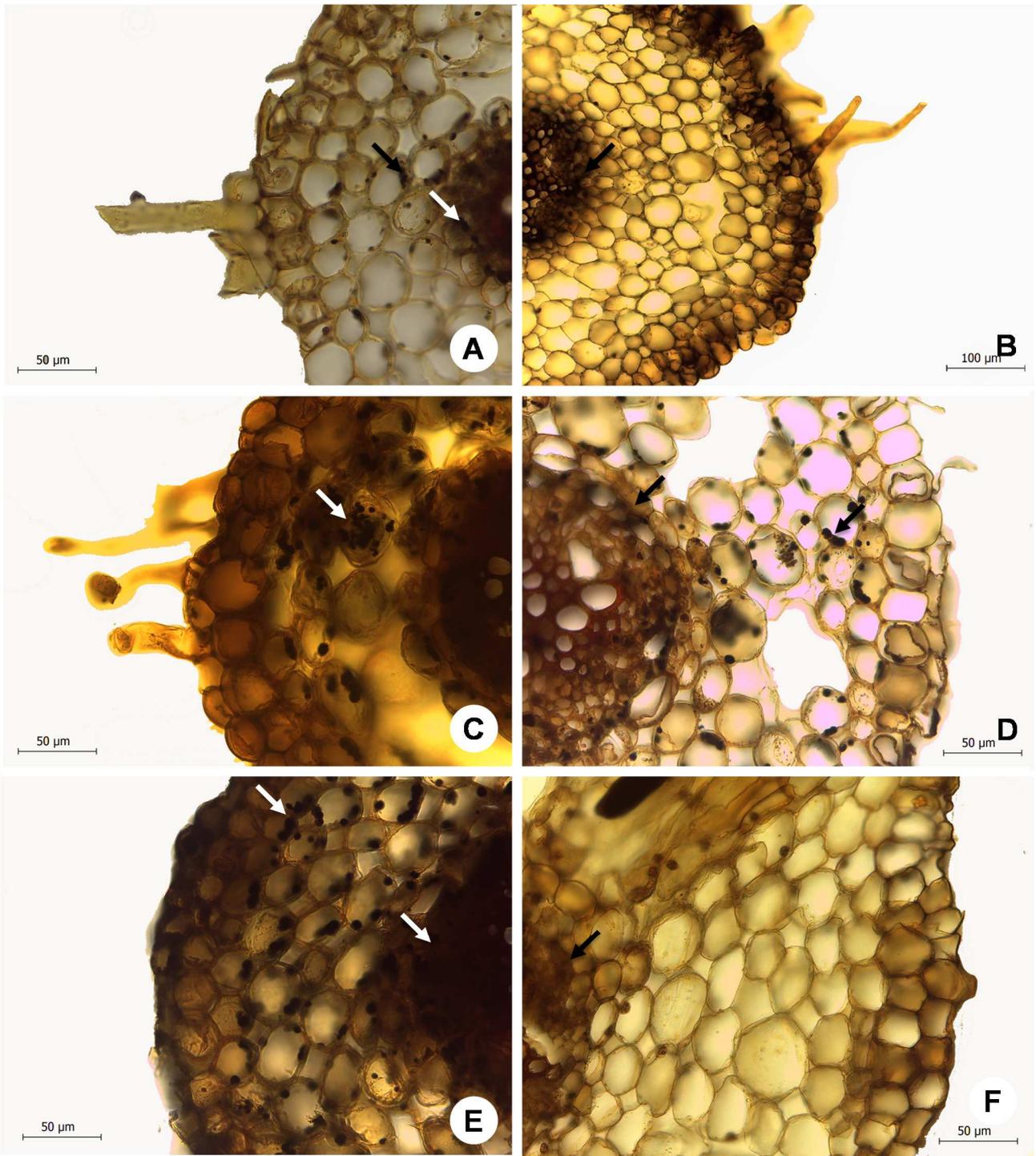
- Ponnamperuma, F. N., 1984. Effects of flooding on soil. In *Flooding and plant growth* (T.T. Kozłowski, Coord.). Academic Press, London, p.10-45
- Pontara, V., Bueno, M. L., Scremin-Dias, E., 2016. Flooding avoidance *Triplaris gardneriana* Wedd. (Polygonaceae): growth and morphoanatomical aspects *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 38, 341- 346.
- 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.
- Putzke, J. e Putzke, M.T.L., 2002. Os Reinos dos Fungos. Santa Cruz do Sul: EDUNISC 214p. v.2.
- Rodrigues, A. C. e Estelita, M. E., 2004. Anatomia da raiz de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) em desenvolvimento. *Revista Brasileira de Botânica* 4, 629-638.
- Ruas, E. A., Ruas, C. F., Medri, P. S., Medri, C., Bianchini, E., Pimenta, J. A., Rodrigues, L. A., Ruas, P. M., 2011. Anatomy and genetic diversity of two populations of *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) from the Tibagi River basin in Paraná, Brazil. *Genetics and Molecular Research* 10, 526-536.
- Sánchez-Hernández, M.E., Ruiz-Dávila, A., Pérez de Algaba, A., Blanco-López, M.A., Trapero-Casas, A., 1998. Occurrence and aetiology of death of young olive trees in southern Spain. *Eur J Plant Pathol* 104, 347-357.
- Santiago, E. F., Paoli, A. A. S., 2007. Respostas morfológicas em *Guibourtia hymenifolia* (Moric.) J. Leonard (Fabaceae) e *Genipa americana* L.(Rubiaceae), submetidas ao estresse por deficiência nutricional e alagamento do substrato. *Revista Brasileira de Botânica* 30, 129-138.
- Sasidharan, R., e Voesenek, L. A. C. J., 2015. Ethylene-Mediated Acclimations to Flooding Stress. *Plant Physiology* 169, 3-12.
- Sonsin, J.O., Gasson, E.P., Barros, C.F., Marcati, C.R., 2012. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two Cerrado habitats (cerrado and adjacent gallery forest). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170,257-276.
- Sorrel, B. K., 1991. Transient pressure gradient in the lacunar system of the submerged *Egeria densa* Planch. *Aquat Bot.*, Gainesville 39, 99-108.
- Souza, M. A. R., Guedes, M. C., Aguiar, O. J. R., Figueiredo, M. F., 2015. Influência do alagamento do solo na anatomia da madeira de *Mora paraenses* (Ducke) Ducke (Pracuúba) no estuário amazônico. II Congresso Brasileiro de Ciência e Tecnologia da Madeira.
- Sperry, J. S., 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *Int. J. Plant Sci.* 164, 115–S127.
- Taiz, L., Zeiger, E. *Fisiologia Vegetal*. 4ª Ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- Tooulakou, G., Giannopoulos, A., Nikolopoulos, D., Bresta, P., Dotsika, E., Orkoula, M.G., Kontoyannis, C.G., Fasseas, C., Liakopoulos, G., Klapa, M.I., Karabourniotis, G., 2016. “Alarm photosynthesis”: calcium oxalate crystals as an internal CO<sub>2</sub> source in plants. *Plant Physiol.* 171, 00111.02016.
- Vashisht, D., Hesselink, A., Pierik, R., Ammerlaan, J. M. H., Bailey–Serres, J., Visser, E. J. W., Pedersen, O., van Zanten, M., Vreugdenhil, D., Jamar, D. C. L., Voesenek L. A. C. J. e Sasidharan,

- R., 2011. Natural variation of submergence tolerance among *Arabidopsis thaliana* accessions. *New Phytologist* 190, 299–310.
- Viana, A. J., Waldemar, G. S. F., Benedito, K. S. L., A., Tan, D. K. Y., Ferreira, O. N., C, Da Costa, P., A. C., Moraes, C., R. L., Lobo, C. R. C., Kikuchi, T. Y. S. and Okumura, R. S., 2015. Negative interference on growth and morpho-anatomical modifications in young '*Parkia gigantocarpa*' plants under waterlogging [online]. *Australian Journal of Crop Science* 9(6), 523-531.
- Voigt, A. R. A., Soffiatti, P., Filho, M. T., Lisi, C. S., Boeger, M. R. T., 2010. Anatomia comparada do lenho de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) em fisionomias de cerradão e cerrado sensu stricto. *Revista Rodriguésia* 61(4), 603-613.
- Wheeler, E. A. e Baas, P., Rodgers, S., 2007. Variations in dicot wood anatomy: a global analysis based on the insidewood database. *IAWA Journal* 28, 229-258.
- Yamauchi, T., Colmer, T.D., Pedersen, O., Nakazono, M., 2018. Regulation of Root Traits for Internal Aeration and Tolerance to Soil Waterlogging-Flooding Stress. *Plant Physiol* 176, 1118–1130.
- Yamauchi, T., Shimamura, S., Nakazono, M., Mochizuki, T., 2013. Aerenchyma formation in crop species: a review. *Field Crops Research* 152, 8-16.
- Ye, X., Meng, J., Zeng, B., Wu, M., 2018. Improved flooding tolerance and carbohydrate status of flood-tolerant plant *Arundinella anomala* at lower water temperature. *PLoS ONE* 13(3).

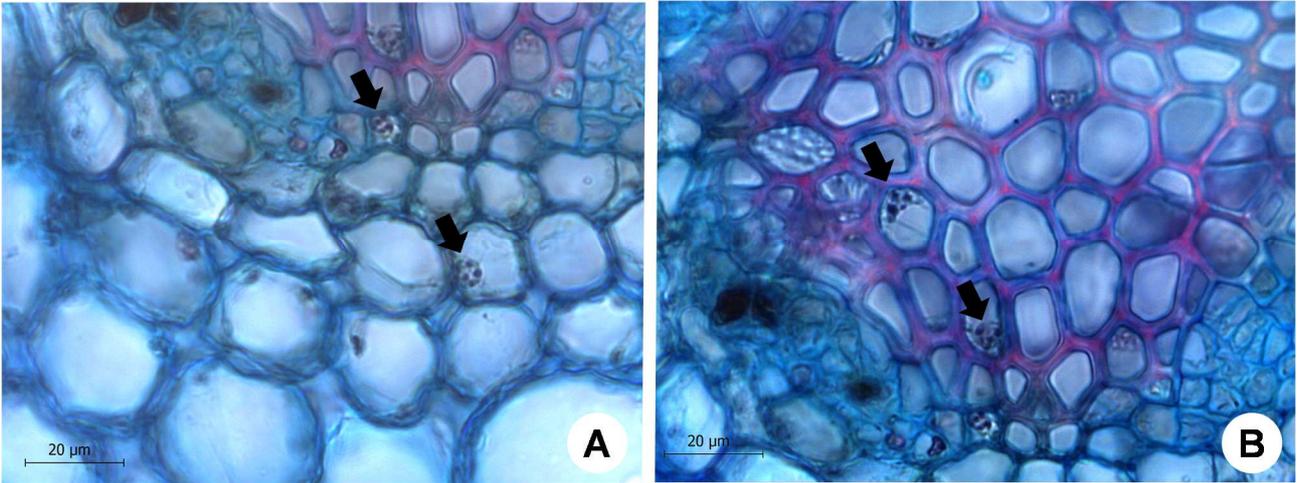
## Anexos



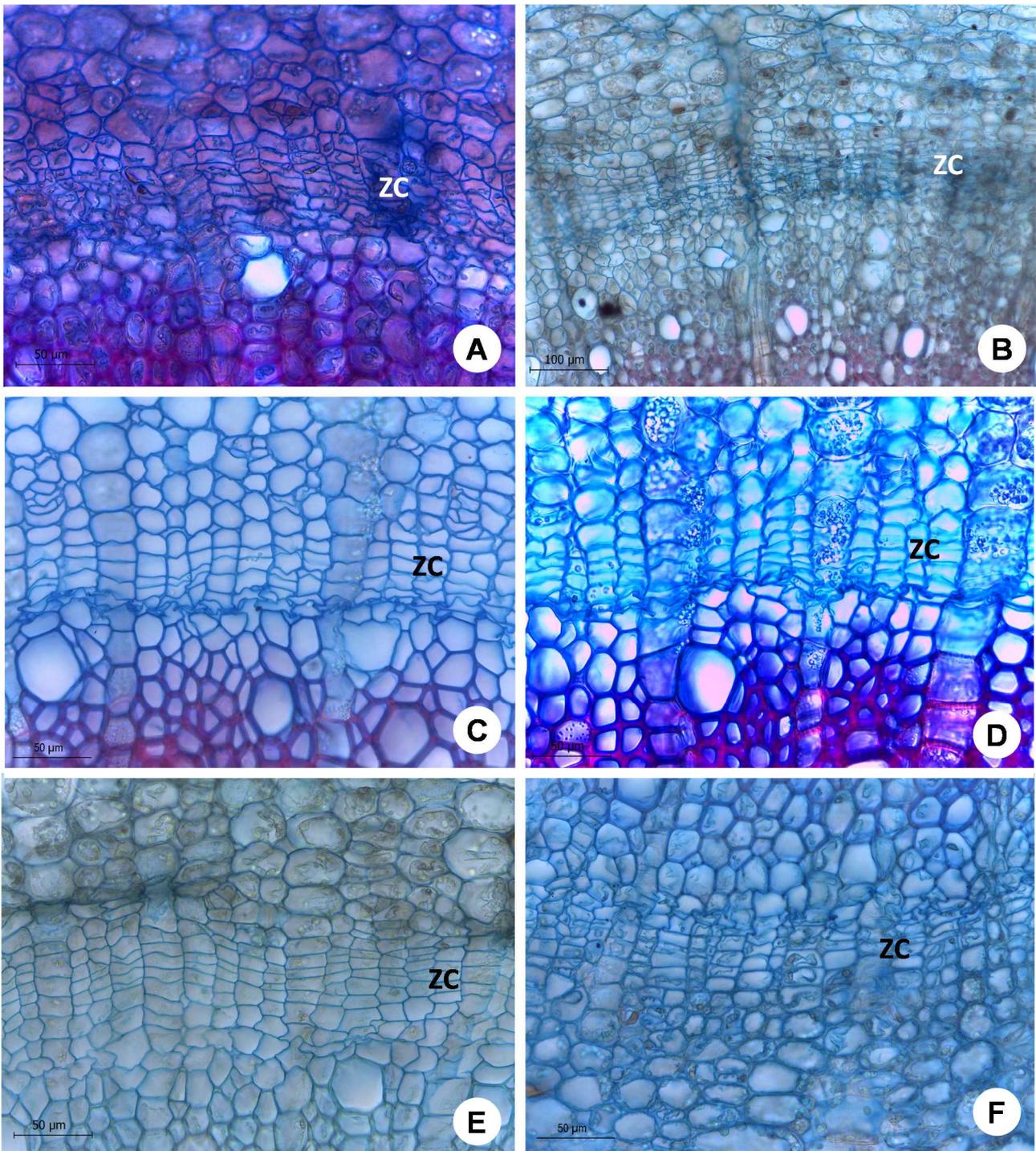
**Anexo 1.** Secção transversal da raiz em crescimento primário de *Genipa americana* L. evidenciando aerênquimas. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; Barra: 100 µm.



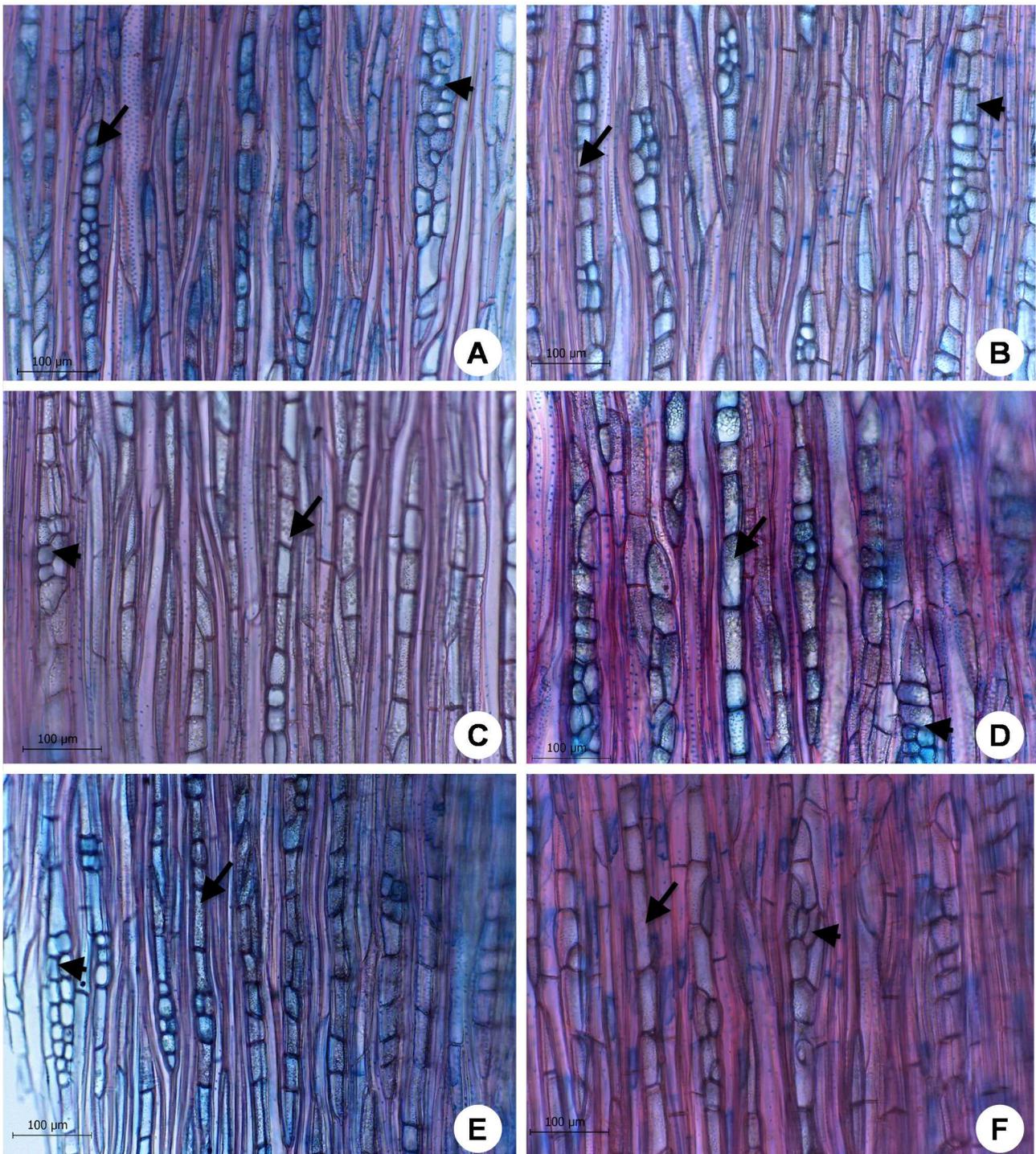
**Anexo 2.** A, C e E. Secção transversal da raiz de *G. americana* oriundas da Amazônia (CAM, APAM e ATAM, respectivamente) e B, D e F. do Cerrado (CCe, APCe, ATCe, respectivamente). Detalhe do teste histoquímico evidenciando maior quantidade de grãos de amido na raiz das plantas APAM, APCe e ATAM, tanto no córtex, quanto no cilindro vascular (seta). Barras A, C, D, E e F: - 50 µm; B: 100 µm.



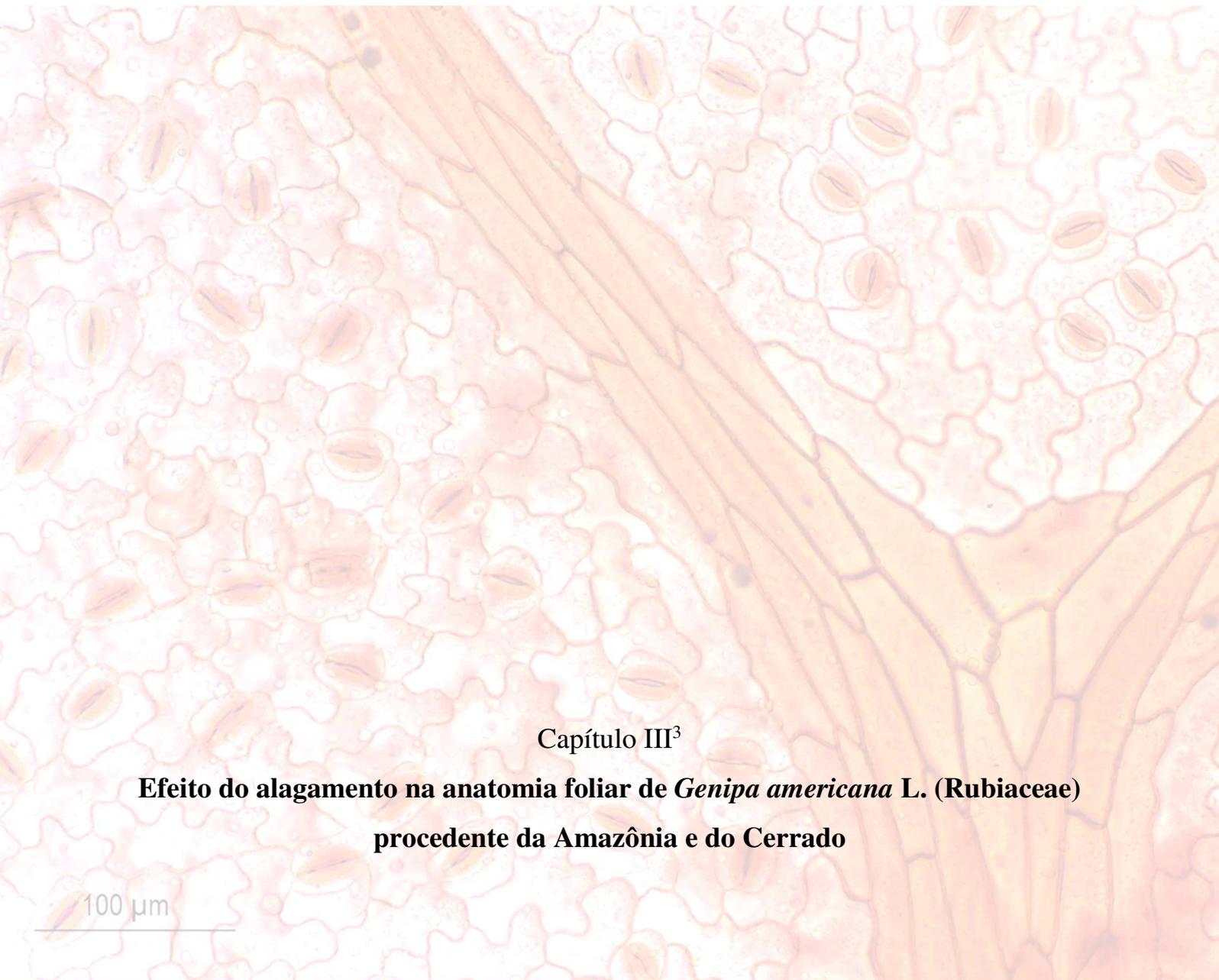
**Anexo 3.** Secção transversal da raiz de *Genipa americana* L. do Cerrado submetida aoa alagamento parcial, evidenciando a presença de fungos *Phytophthora infestans* (Seta). Barra - 20 µm.



**Anexo 4.** Detalhe da zona cambial (ZC) de *Genipa americana*. A, C e E. plantas oriundas da Amazônia (CAm, APAm e ATAm, respectivamente) e B, D e F, plantas oriundas do Cerrado (CCe, APCE e ATCe, respectivamente). Barra B: 100 μm; A, C, D, E e F: 50 μm.



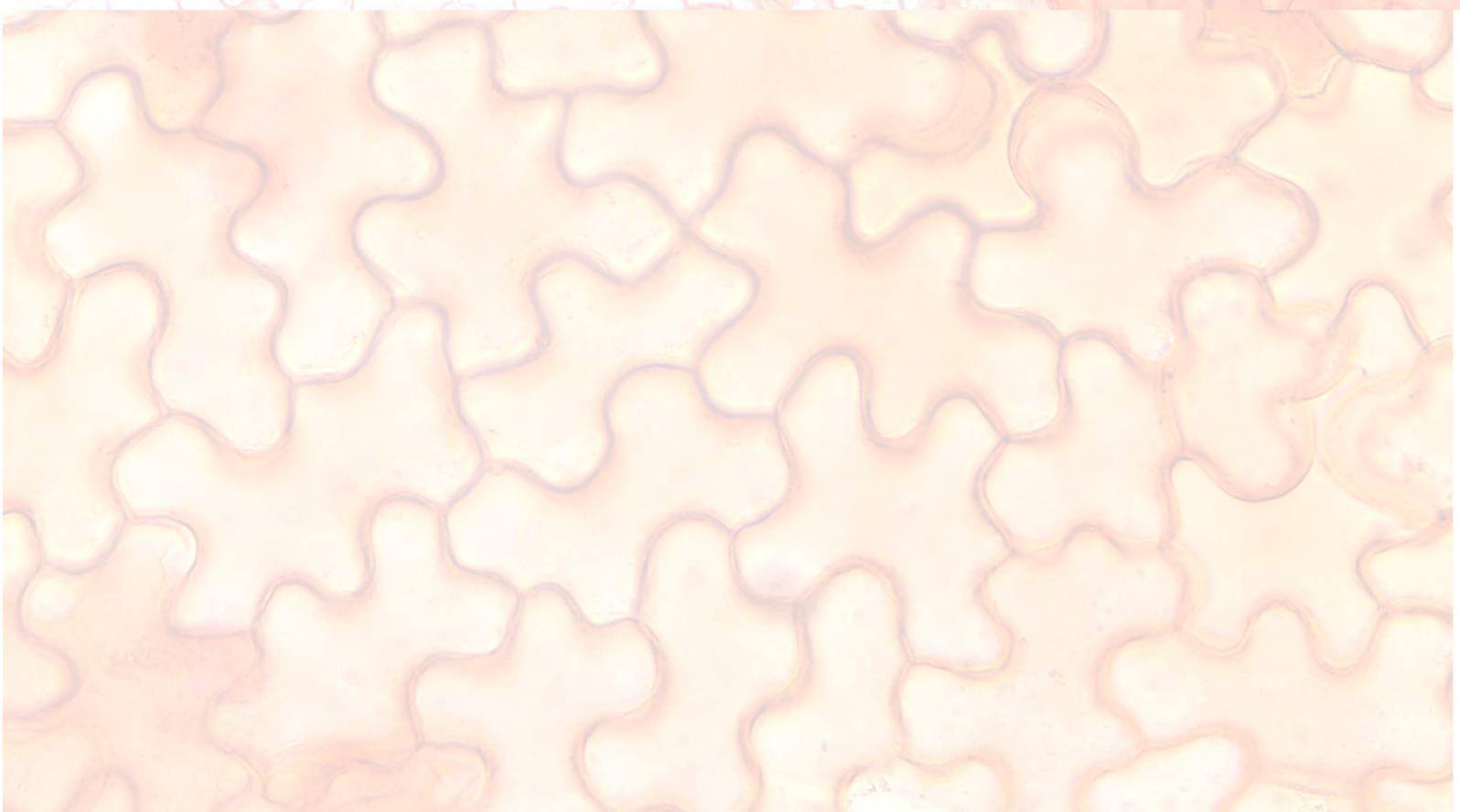
**Anexo 5.** Secção longitudinal tangencial de *Genipa americana* L. Evidenciando raios unisseriados (seta maior) e bisseriados (seta menor). A, C e E. Plantas da Amazônia (CAm, APAm e ATAm, respectivamente), B, D e F Plantas do Cerrado (CCe, APCe e ATCe). Barra:100 - µm.



Capítulo III<sup>3</sup>

**Efeito do alagamento na anatomia foliar de *Genipa americana* L. (Rubiaceae)  
procedente da Amazônia e do Cerrado**

100  $\mu\text{m}$



---

<sup>3</sup>Para este capítulo seguiram-se as normas da revista Acta Amazônica.

## **Resumo**

*Genipa americana* é uma espécie de ampla distribuição, facilmente encontrada na Amazônia (várzea) e no Cerrado (solos bem drenados), sendo recomendada para a recuperação de áreas degradadas, especialmente em ambientes submetidos a alagamentos periódicos. O objetivo do trabalho foi comparar a anatomia foliar de plantas procedentes da Amazônia e do Cerrado, bem como o efeito do alagamento parcial e total neste órgão, por um período de 30 dias. As diferenças mais relevantes entre a origem das plantas foram na espessura do parênquima esponjoso e do mesofilo como um todo e no tamanho dos estômatos que se apresentaram maiores nas plantas do Cerrado. A nervura central se apresentou menor nas plantas do Cerrado, quando comparadas às da Amazônia. Os diferentes níveis de alagamento causaram alterações na espessura do mesofilo, da lâmina foliar, dos parênquimas esponjoso e paliádico, da epiderme abaxial, na densidade estomática, no tamanho dos estômatos e da nervura central. Nas plantas da Amazônia estas alterações foram mais expressivas nas plantas submetidas ao alagamento parcial, enquanto nas plantas do Cerrado ambos os níveis de alagamento desencadearam tais alterações. Concluiu-se que tanto as pressões ambientais a que as populações estão submetidas em seus ecossistemas de origem quanto o estresse causado pelos diferentes níveis de alagamento modulam as respostas na anatomia foliar para a espécie.

**Palavras chave:** estresse causado pelo alagamento, pressões ambientais, espécie arbórea

## **Abstract**

*Genipa americana* is a widely distributed species, commonly found in the Amazon (floodplain) and Cerrado (well-drained soils), and is recommended for the recovery of degraded areas, especially in environments subject to periodic flooding. The objective of this study was to compare the leaf anatomy of plants from the Amazon and Cerrado, as well as the effect of partial and total flooding on this organ over a period of 30 days. The most relevant differences between plant origin were in the thickness of the spongy parenchyma and the mesophyll as a whole and in the size of the largest stomata in the Cerrado plants. The central vein was smaller in the Cerrado plants when compared to those of the Amazon. The different levels of flooding caused changes in the thickness of the mesophyll, leaf blade, spongy and palisadic parenchyma, abaxial epidermis, stomatal density, stomatal size and central rib. In the Amazonian plants these alterations were more expressive in the plants subjected to partial flooding, while in the Cerrado plants both levels of flooding triggered such alterations. It was concluded that both the environmental pressures to which the populations are subjected in their original ecosystems and the stress caused by the different flooding levels modulate the responses in the leaf anatomy for the species.

**Key words:** stress caused by flooding, environmental pressures, tree species

## 1. Introdução

Espécies nativas arbóreas com ampla distribuição têm sido cada vez mais indicadas na recuperação ou restauração de áreas degradadas (Nascimento *et al.* 2015; Pires *et al.* 2018), especialmente por sua capacidade de se aclimatarem a ambientes com diferentes pressões ambientais. Sendo a disponibilidade hídrica um dos principais fatores ambientais que determinam o estabelecimento destas plantas (Lambers *et al.* 2008; Nascimento *et al.* 2015).

As folhas são os principais órgãos de fotossíntese, apresentando grande plasticidade fenotípica em relação às condições ambientais a que são submetidas (Fahn, 1982; Dias *et al.* 2003; Braga *et al.* 2009; Sanches *et al.* 2009). Modificações anatômicas foliares podem ser consideradas decisivas na capacidade de aclimação das plantas em condições ambientais distintas (Hanba *et al.* 2002; Schluter *et al.* 2003).

A depender das condições ambientais, há espécies que apresentam estruturas morfo-anatômicas foliares distintas (Fahn 1986; Dias *et al.* 2003) como parâmetros estomáticos que podem variar tanto entre espécies arbóreas de um mesmo ambiente (Boeger e Wisniewski 2003) quanto entre populações de uma única espécie que colonizam ambientes diferentes (Lessen *et al.* 2004; Pearce *et al.* 2006). Variações na espessura da lâmina foliar e do parênquima paliçádico, na produção de fibras e na densidade e localização estomática são, em sua maioria, relacionadas com a disponibilidade hídrica (Esau 1974; Rôças *et al.* 2001; Raven *et al.* 2001). Tais variações, apontam para a capacidade que as plantas possuem de ajustar tais características em resposta às condições ambientais (Abrams *et al.* 1994), além de garantir a sobrevivência às condições adversas do meio (Gobbi *et al.* 2011).

Quando plantas são submetidas ao alagamento, devido a diminuição na disponibilidade de oxigênio, diversas modificações foliares são registradas, como aumento na concentração de ácido abscísico, implicando em fechamento estomático (Lleras 1974; Pezeshki 1993; Gong *et al.* 2007; Batista *et al.* 2008), produção de etileno e desidratação foliar (Kozlowski 1997; Pareek *et al.* 2010). Além disso, são também observadas variações no tamanho dos estômatos (Medri *et al.* 2012; Nascimento *et al.* 2015; Melo *et al.* 2017), na densidade estomática (Melo *et al.* 2017), na espessura do mesofilo e do xilema (Nascimento *et al.* 2015; Medri *et al.* 2011) e no tamanho da nervura central. A formação e a expansão foliar podem também ser afetadas, além de acelerar a senescência (Kozlowski 1984).

Trabalhos que investigam a estrutura anatômica das plantas podem indicar ou explicar sua adaptação ao ambiente (Gavilanes 2016), sendo, portanto, muito significativos, principalmente quando ligados a ecologia e a fisiologia comparada (Metcalf e Chalk 1950). A escassez de informações anatômicas foliares de espécies procedentes de ecossistemas com contrastantes regimes hídricos, bem como de suas respostas ao alagamento, como apoio na seleção de espécies nativas para recuperação de áreas degradadas, motivou este estudo com *Genipa americana*.

*Genipa americana* L. é uma arbórea com até 14 m de altura (Lorenzi 2008), amplamente distribuída pelo Brasil e facilmente encontrada no Cerrado. A maior concentração da espécie, entretanto, ocorre em ecossistemas sujeitos ao alagamento, como nas planícies alagáveis da Amazônia (IBFG 2015; Pires *et al.* 2018), que podem permanecer por até seis meses alagadas ao longo do ano (Parolin 2000). A ocorrência da *G. americana* (jenipapeiro) nessas áreas sugere que a espécie possua mecanismos de tolerância ao alagamento (Vieira *et al.* 2006; Pires *et al.* 2018) e, conseqüentemente, ao déficit hídrico. Desse modo, além de contribuir com a oferta de alimentos para a fauna e possuir resistência ao fogo, sendo, portanto, recomendada para recuperação de áreas degradadas (Vieira *et al.* 2006), a espécie é um excelente modelo para a realização de tais estudos.

Embora o jenipapeiro seja de grande importância ecológica e apresente grande potencial na restauração de áreas degradadas, estudos referentes às respostas anatômicas foliares da espécie sob condições de alagamento ainda necessitam de complementações, em especial quando estas plantas pertencem a ambientes com regimes hídricos contrastantes.

Visto que as pressões seletivas encontradas por *G. americana* na Amazônia e no Cerrado são diferentes, o presente trabalho teve como objetivo registrar as diferenças anatômicas foliares da espécie procedente destes dois ecossistemas, além das respostas desse órgão a diferentes níveis de alagamento.

## 2. Material e Métodos

Os frutos de *G. americana* foram coletados na Amazônia e no Cerrado em áreas de vegetação nativa. Na Amazônia, as coletas foram feitas em áreas alagadas de várzea, banhadas pelo rio Solimões nas proximidades de Manaus – AM, nas ilhas do Xiborena (3°11' 36.73" S; 59°56' 33.34" W) e Marchantaria (3°1'28" S; 60°8'48" W). No Cerrado, a coleta foi realizada em áreas bem drenadas, nas proximidades de Brasília – DF (S: 15°31' 03.3 W: 48°11' 38.7 e S: 15°25' 26.2 W: 48°10' 27.3). Após a coleta, os frutos foram encaminhados ao laboratório de Botânica da Universidade de Brasília (UnB) para o beneficiamento das sementes que deram origem às plantas jovens usadas nos experimentos. Maiores detalhes sobre a coleta de frutos e a realização do experimento encontram-se Pires *et al.* (2018).

Para avaliar os efeitos do alagamento na anatomia da folha, plantas com uma altura média de 6±1,74 cm (após 90 dias da germinação), escolhidas aleatoriamente, foram submetidas a três diferentes condições hídricas (tratamentos), por um período de 30 dias: 1 - Controle (regas diárias até a capacidade de campo); 2 - Alagamento parcial (coluna de água até 2 cm acima do substrato) e; 3 - Alagamento total (planta totalmente submersa). Em cada tratamento, foram utilizados lotes de 20 plantas por espécie de cada ecossistema de coleta (Amazônia ou Cerrado), totalizando 120 plantas.

Após o período citado, por meio de sorteio, foram coletadas cinco amostras de folhas completamente expandidas de cada um dos seis grupos de plantas utilizados no experimento de alagamento que foram assim denominadas: Plantas procedentes da Amazônia utilizadas como controle (CAm), Plantas da Amazônia submetidas ao alagamento parcial (APAm), Plantas da Amazônia submetidas ao alagamento total (ATAm), Plantas procedentes do Cerrado utilizadas como controle (CCe), Plantas do Cerrado submetidas ao alagamento parcial (APCe), Plantas do Cerrado submetidas ao alagamento total (ATCe). O material coletado foi fixado em uma solução de FAA 70 (formol, ácido acético e álcool etílico 70%, 1:1:18 v/v) e, após 24 horas esta solução foi trocado por etanol 70% para conservação até sua utilização (Johansen 1940).

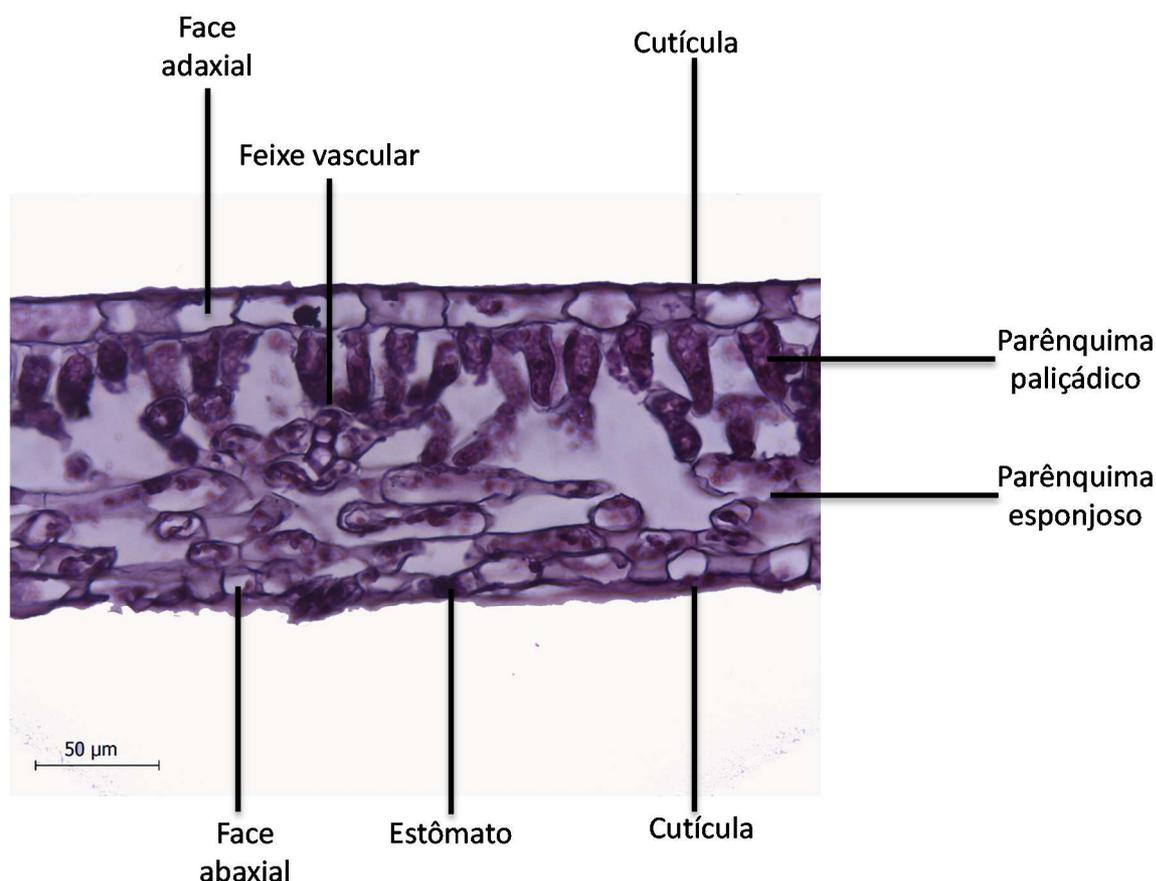
Com o auxílio de um micrótomo de mesa foram feitas secções transversais das amostras na região mediana do limbo foliar, que foram clarificadas em hipoclorito de sódio (20%) e coradas com azul de Alcian e safranina aquosa (4:1) (Kraus e Arduin 1997). Posteriormente as secções foram desidratadas em série etanólica (50, 96 e 100%) e as lâminas foram montadas em resina sintética (verniz vitral incolor Acrilex®) (Paiva *et al.* 2006). Para observação da epiderme foliar e seus anexos, foi utilizado o método de destacamento de epiderme (secção paradérmica). Fragmentos do limbo foliar com aproximadamente 1 cm<sup>2</sup> foram colocados em solução de Franklin a 60°C (Kraus e Arduin 1997) até que as faces se separassem. Após a separação das epidermes, as mesmas foram lavadas, coradas com safranina e montadas sob lâmina usando glicerina.

As fotomicrografias das amostras foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM750 e analisadas com o uso do *software* Leica Application Suite LAS EZ, 2010. Para a contagem dos estômatos, bem como obtenção de medidas, utilizou-se o *software Image-pro plus*. Os seguintes parâmetros foram avaliados: densidade estomática, diâmetro polar e equatorial dos estômatos e espessura da lâmina foliar, do mesofilo, do parênquima paliçádico e esponjoso, da nervura mediana e das epidermes adaxial e abaxial. Para avaliar o tamanho estomático, foram realizadas medições em 100 estômatos (diâmetro polar e equatorial) para cada indivíduo amostrado na lente objetiva de 20x. A densidade dos estômatos (nº de estômatos/mm<sup>2</sup>) foi obtida de 20 campos aleatórios, com a lente objetiva de 10x. As médias dos demais dados foram obtidas a partir de 30 medidas.

Os dados quantitativos foram submetidos à análise de variância ANOVA fatorial para comparar os fatores tratamentos (controle, alagamento parcial e alagamento total) e a origem (Amazônia x Cerrado). A ANOVA foi acompanhada do teste de comparações múltiplas de Tukey, com um nível de significância de 5% ( $p < 0.05$ ). Utilizou-se o programa Statistic 8.0.

### 3. Resultados

Em secção transversal (Fig. 1), as folhas de *G. americana* possuem epiderme uniestratificada, com células epidérmicas comuns tabulares. As paredes periclinal externa e anticlinal são mais espessas em relação a periclinal interna. A cutícula é delgada e lisa em ambas as faces (Fig. 1). Nas plantas submetidas ao alagamento total, algumas células epidérmicas apresentam paredes periclinais externas ligeiramente convexas (Anexo 1).



**Figura 1.** Visão geral da lâmina foliar de *Genipa americana* L. em secção transversal.

A espessura da epiderme da face adaxial é maior nas plantas provenientes da Amazônia (CAm) do que nas do Cerrado (CCe), entretanto, a diferença não é significativa. Diferenças significativas foram observadas entre as origens no alagamento parcial, com epiderme adaxial das plantas da Amazônia (APAm) com 17,2% maior em relação ao mesmo tratamento do Cerrado (APCe). Entre os tratamentos, essa mesma medida só diferiu entre as plantas com origem do Cerrado, em que ATCe foi 22,1% maior em relação a APCe.

Na face abaxial a altura das células não apresentou diferenças significativas quando foram comparadas as origens das plantas; também não foram encontradas diferenças significativas na altura destas células nas plantas submetidas aos diferentes tratamentos e nesta face os estômatos se apresentaram situados no mesmo nível destas células (Tab. 1).

A espessura da epiderme na face adaxial ( $25,26 \pm 6,18 \mu\text{m}$ ) é maior que a da face abaxial ( $18,35 \pm 3,72 \mu\text{m}$ ).

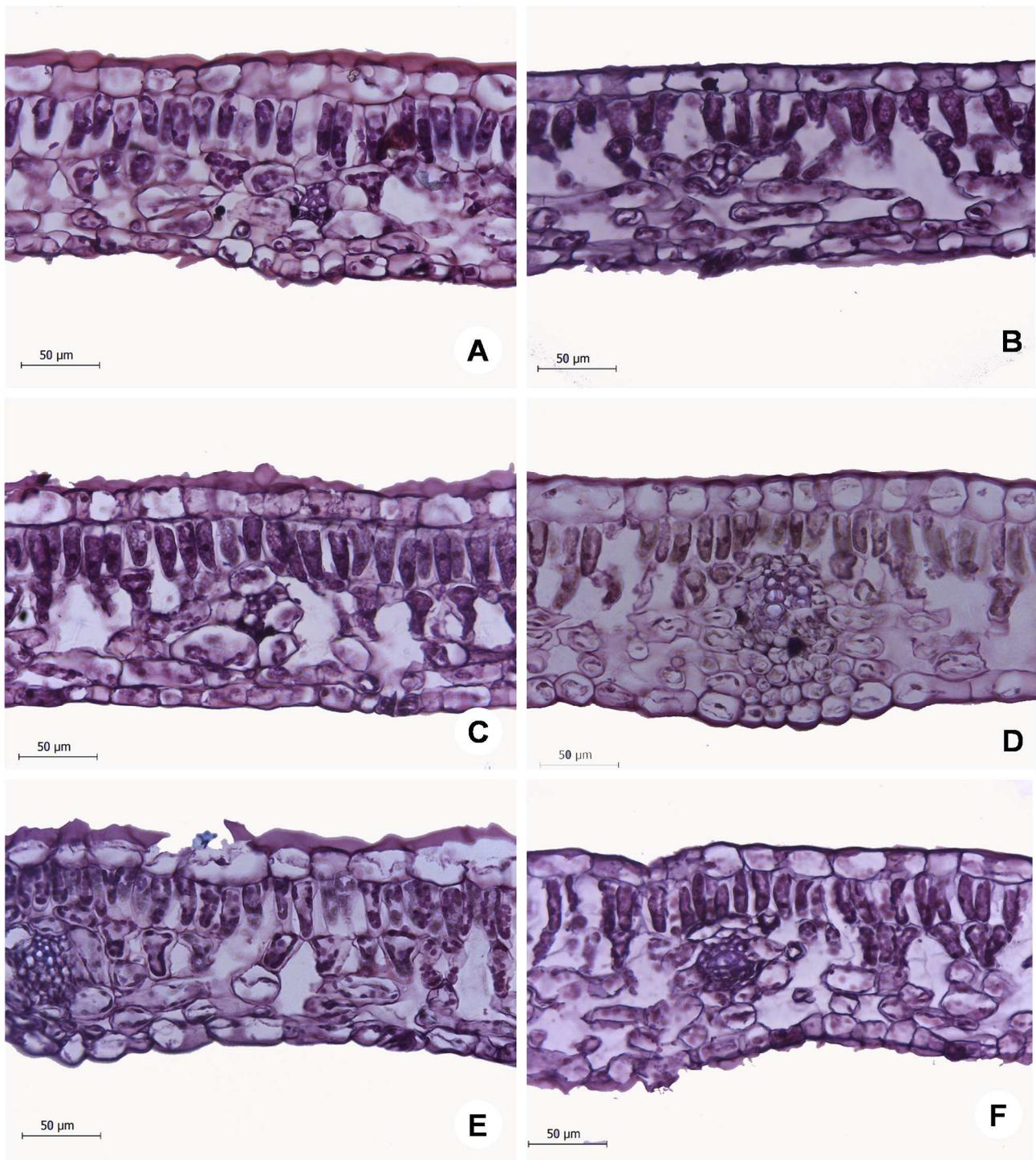
O mesofilo da espécie é dorsiventral (Fig. 1 e 2). Em relação a origem das plantas, verificou-se que o mesofilo das plantas CCe e ATCe é significativamente mais espesso, quando comparado às plantas CAm e ATAm. Entre as plantas submetidas ao alagamento parcial, não houve diferença significativa ( $p \leq 0.5$ ). Entre os tratamentos, diferenças significativas ocorreram apenas nas plantas APAm que se apresentou mais espesso em relação ao CAm. Nas plantas do Cerrado, o alagamento não afetou a espessura do mesofilo ( $p \leq 0.5$ ) (Tab. 1).

O parênquima paliçádico, formado por 1-2 camadas de células alongadas e justapostas, com paredes celulares delgadas e com conteúdo aparente. Na camada subjacente a epiderme as células são aparentemente mais alongadas e sem espaços intercelulares, em relação a segunda camada destas células em que os espaços intercelulares são evidentes (Fig. 1 e 2). Verificou-se que estas camadas de células são mais espessas apenas nas plantas APCe, em relação a APAm. Entre os tratamentos, verificou-se que o alagamento não afetou as plantas da Amazônia, enquanto nas plantas do Cerrado essa medida foi maior nas plantas APCe e ATCe em relação ao CCe, que não diferiram entre si ( $p \leq 0.5$ ) (Tab. 1).

O parênquima esponjoso é constituído por células elípticas, geralmente de tamanhos variados, paredes delgadas, com conteúdo presente e grandes espaços intercelulares (Fig. 1 e 2). No entanto, células alongadas dispostas horizontalmente (células bráquiformes) também podem ocorrer, especialmente nas plantas do Cerrado. Este parênquima é multiestratificado, com duas a três camadas de células nas plantas da Amazônia e com três e quatro camadas nas plantas com origem do Cerrado. Quando se comparou a origem das plantas a espessura desse tecido foi maior nas plantas CCe e ATCe, em relação às CAm e ATAm ( $p \leq 0.5$ ) (Tab. 1). Entre os tratamentos, verificou-se que o alagamento desencadeou um aumento na espessura desse tecido nas plantas APAm e uma diminuição nas plantas APCe, em relação aos demais tratamentos ( $p \leq 0.5$ ) (Tab.1). Os espaços intercelulares do parênquima esponjoso são aparentemente maiores nas plantas do Cerrado submetidas ao alagamento.

A espessura da lâmina foliar das plantas APCe e ATCe foi maior em relação as plantas APAm e ATAm, respectivamente. Entre os tratamentos das plantas da Amazônia verificou-se um aumento na espessura da lâmina foliar apenas nas plantas APAm, enquanto nas do Cerrado esse aumento na espessura da lâmina ocorreu tanto nas plantas APCe, quanto nas plantas ATCe, em relação ao controle ( $p \leq 0.5$ ) (Tab. 1).

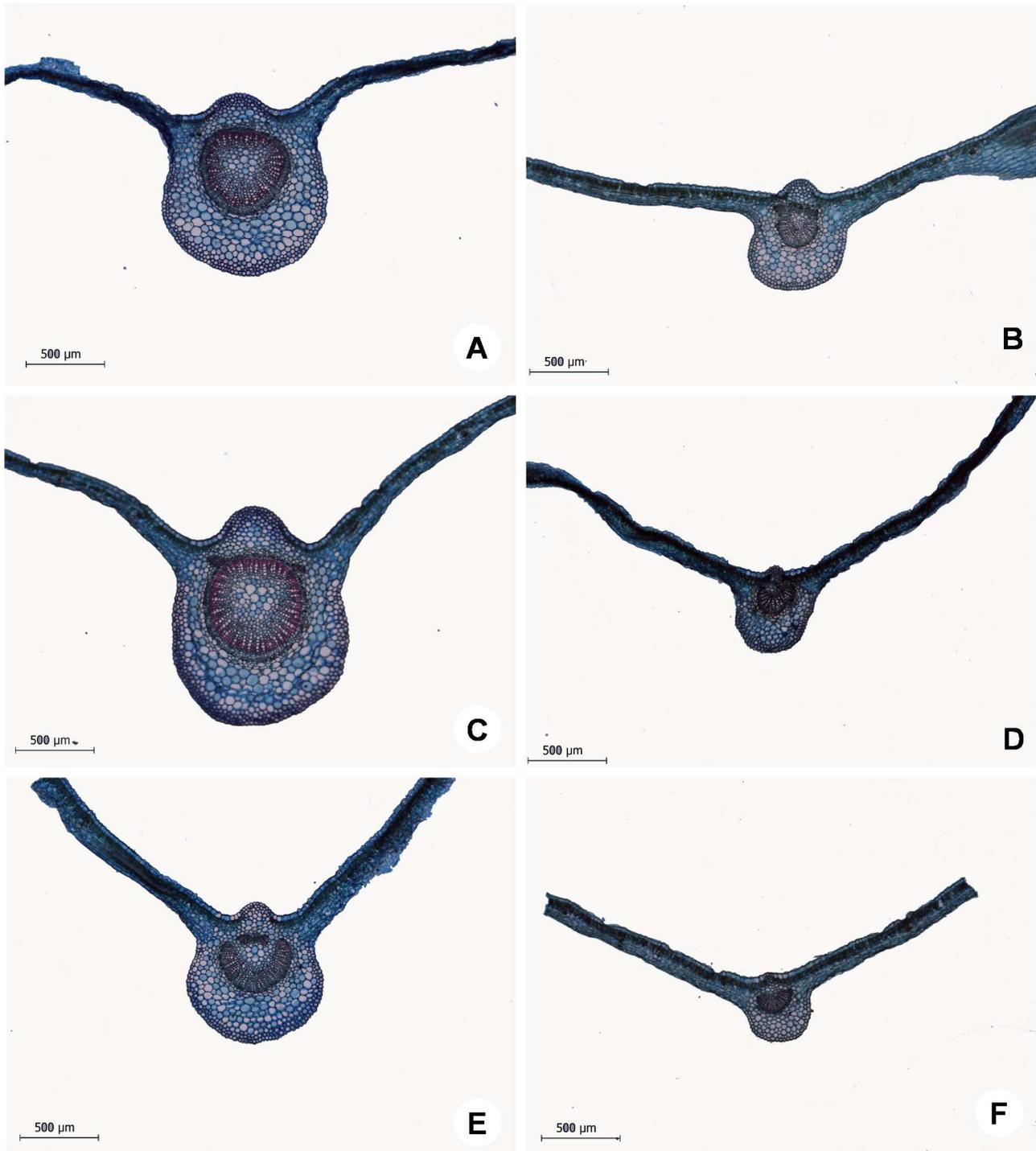
Os feixes vasculares são relativamente pequenos, do tipo colateral, envoltos por uma bainha de feixe parenquimática e localizam-se logo abaixo do parênquima paliçádico (Fig. 2).



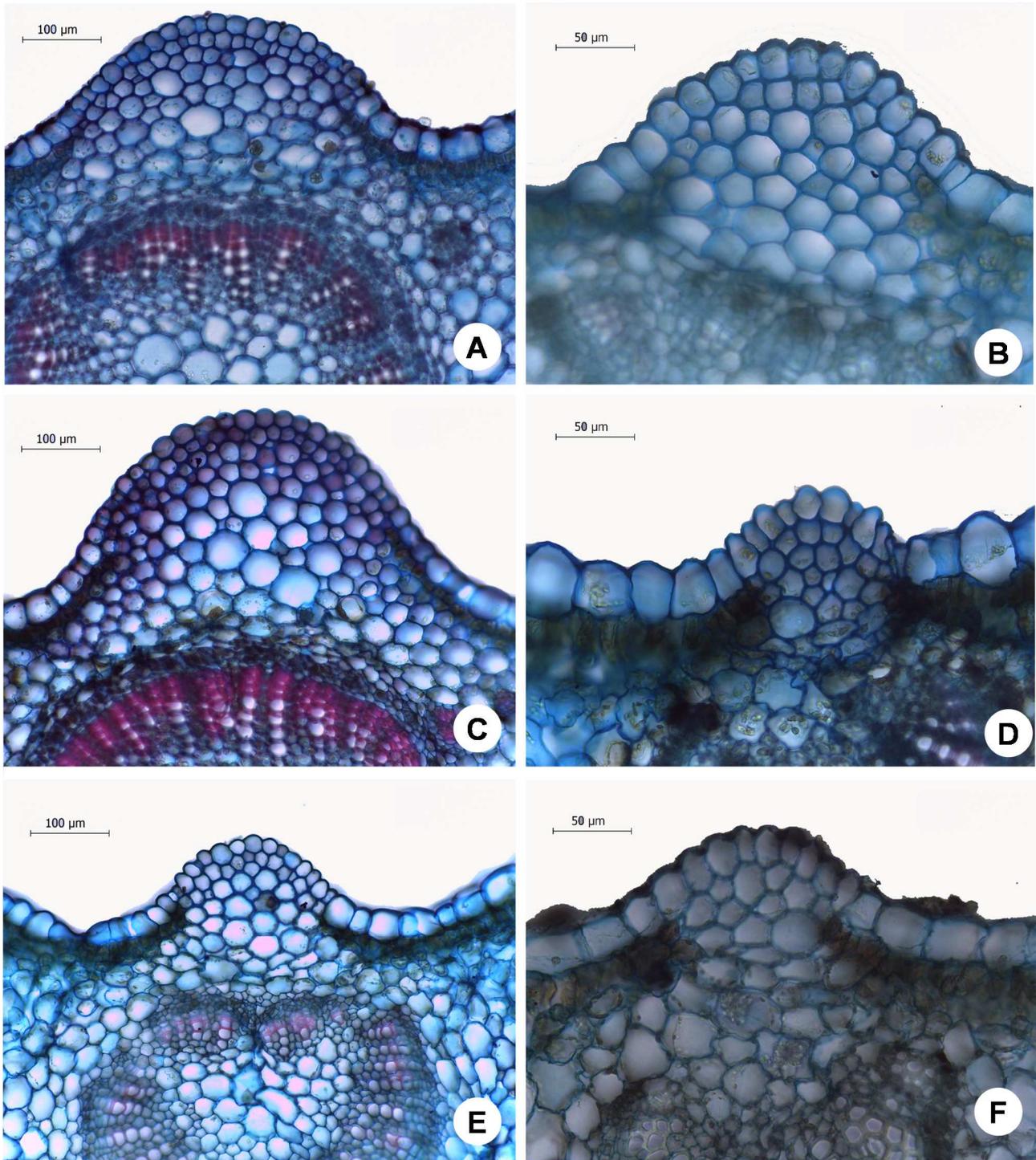
**Figura 2.** Secções transversais da lâmina foliar de *Genipa americana* L. evidenciando os feixes vasculares. Mesofilo dorsiventral em todos os tratamentos. A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total da Amazônia e do Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm.

A nervura central é plano-convexa a biconvexa, sendo a superfície abaxial mais proeminente, especialmente nas plantas da Amazônia (Fig. 3). É constituída por epiderme uniestratificada e, adjacentes a estas células, na face abaxial, observa-se estratos de células colenquimáticas do tipo angular, mais evidentes nas plantas da Amazônia (Fig. 4). A altura da nervura central das plantas da

Amazônia é significativamente maior que a das plantas do Cerrado, independentemente do tratamento (Fig. 3). Entre os tratamentos, o alagamento causou redução significativa apenas nas plantas submetidas ao alagamento total, independentemente da origem ( $p \leq 0.5$ ) (Tab. 1). As células próximas a epiderme são aparentemente menores em relação às demais células dessa região.

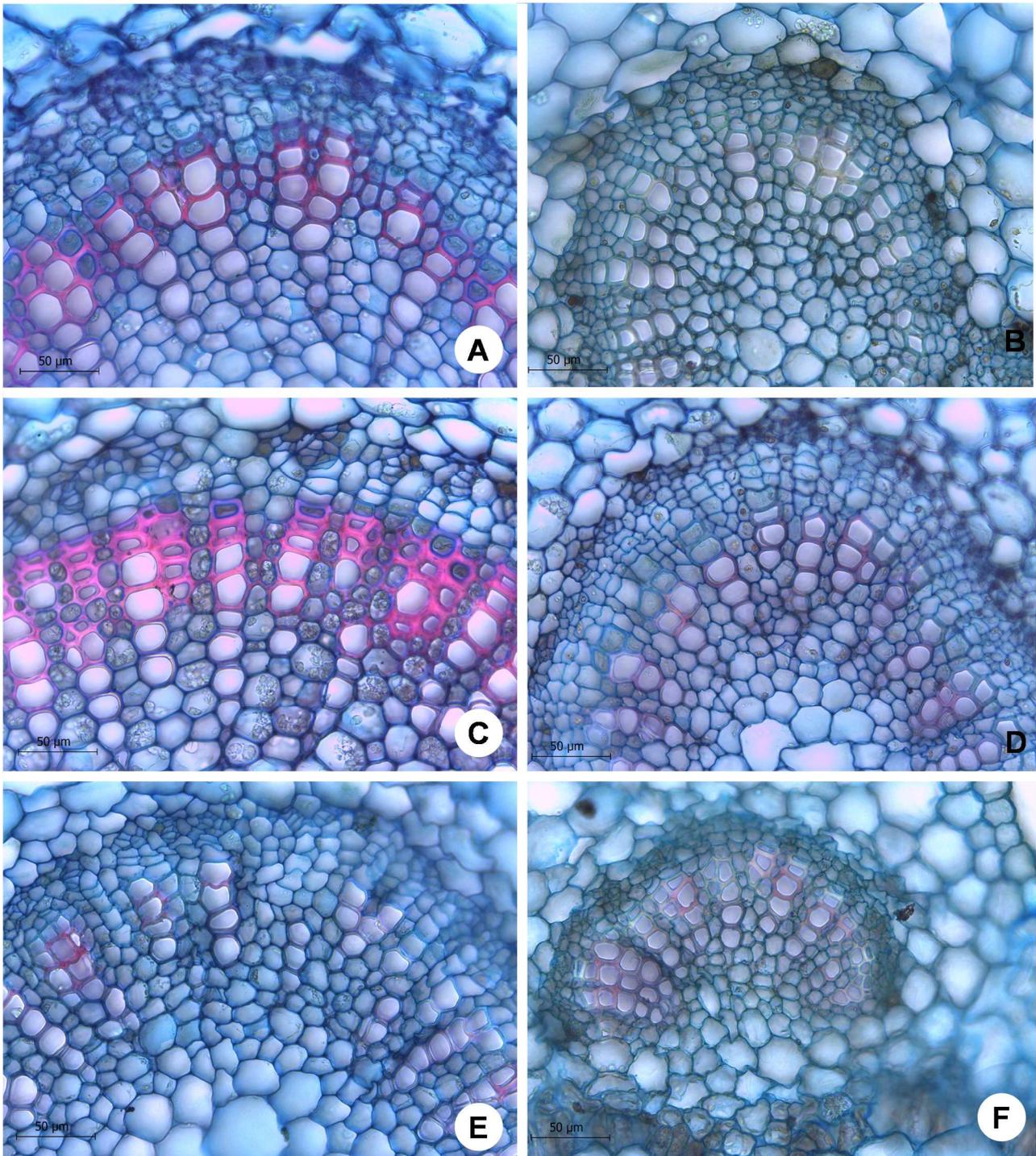


**Figura 3.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L. Visão geral das plantas Amazônia (A, C e E) e do Cerrado (B, D e F); A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 500 µm.



**Figura 4.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L. evidenciando o desenvolvimento da face adaxial e do colênquima angular. A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. A C e E Barra: 100  $\mu\text{m}$ ; B D e F Barra: 50  $\mu\text{m}$ .

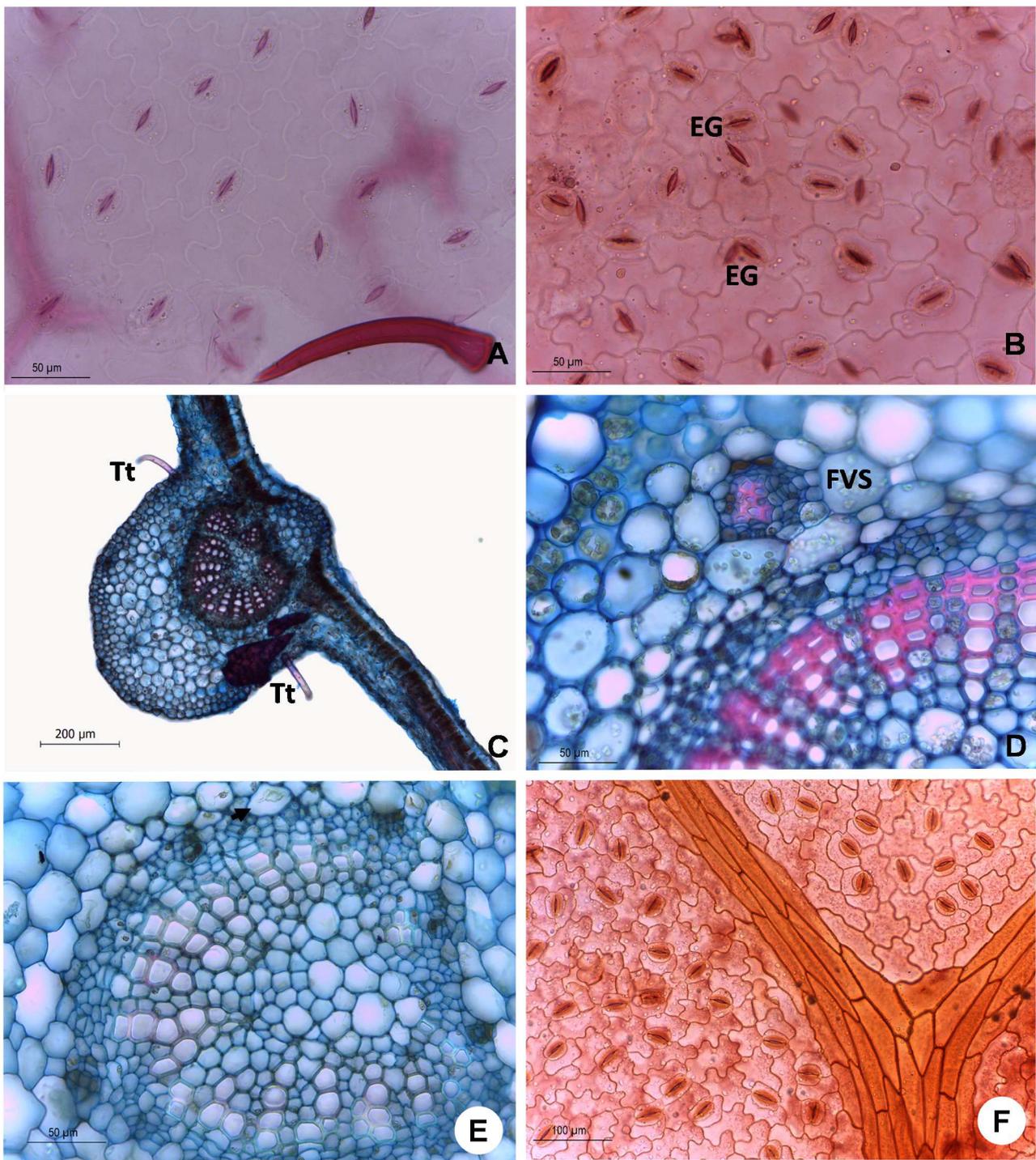
O sistema vascular é bem desenvolvido e do tipo colateral, circundado por camadas de células de parênquima cortical que mostrou variações quando foram comparadas a origem e os tratamentos (Tab. 1). Nas plantas dos tratamentos ATAm e APCE, o feixe se apresenta interrompido (arco interrompido) ou sem medula (arco aberto), evidenciando um menor desenvolvimento. O arco aberto foi também observado nas plantas ATCe (Fig. 5). Nas plantas CAM e APAm foram observados feixes vasculares secundários (Fig. 6D). O diâmetro dos elementos de vaso é semelhante entre as plantas controle e submetidas ao alagamento total, sendo mais reduzidos apenas entre as plantas do Cerrado submetidas ao alagamento parcial ( $p \leq 0.5$ ) (Tab. 1). Entre os tratamentos de alagamento, verificou-se uma redução do diâmetro nos tratamentos ATAm, APACe e ATCe ( $p \leq 0.5$ ) (Tab. 1).



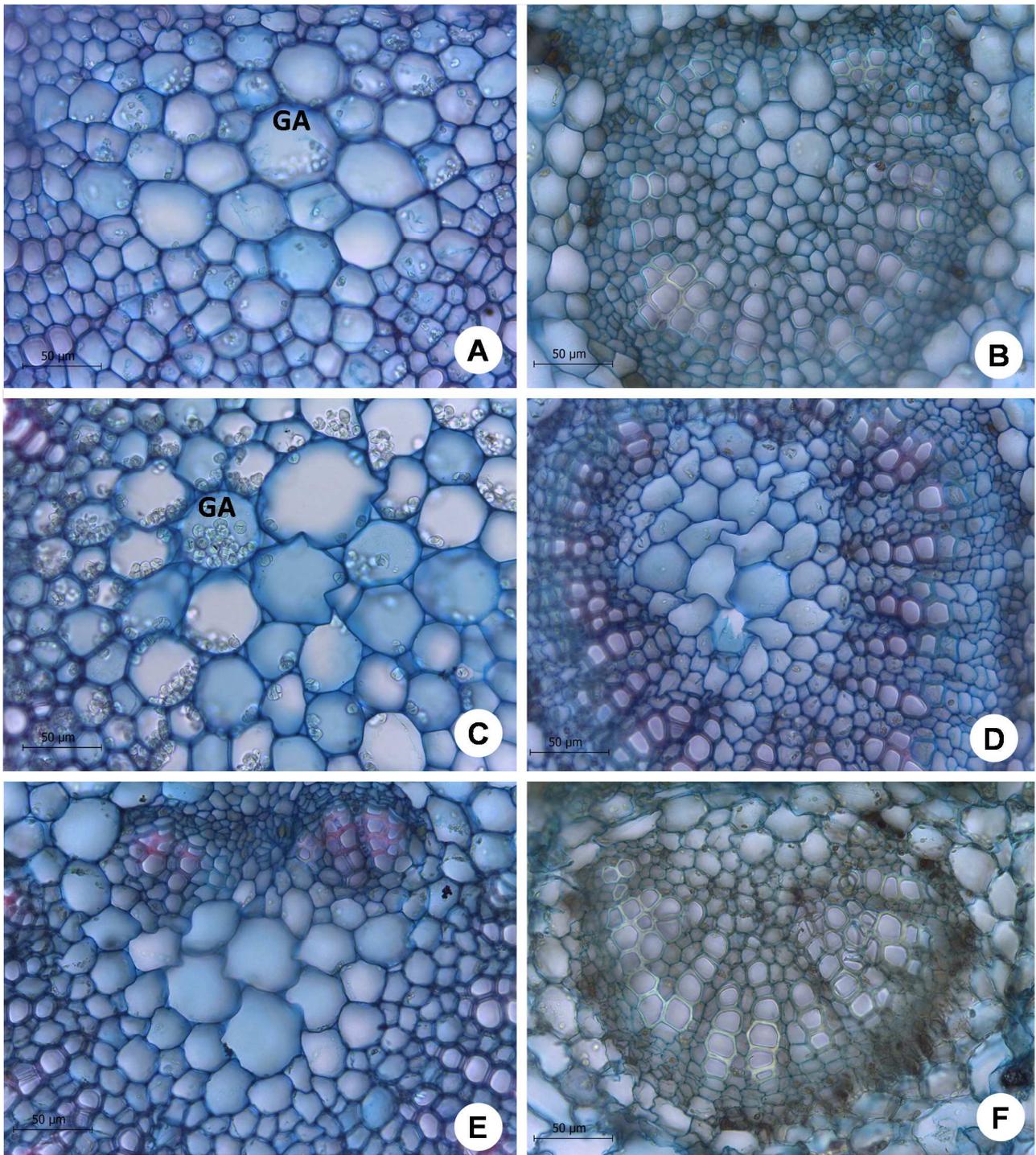
**Figura 5.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L. evidenciando o desenvolvimento do sistema vascular, com arco interrompido nas plantas ATCe. A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm.

O parênquima medular possui células de paredes finas com grãos de amido, drusas de oxalato de cálcio e cristais (Fig. 7). Os grãos de amido presentes nas células da medula, são mais evidentes nas plantas CAM e APAM, em relação aos demais tratamentos. A medula é reduzida nas plantas APAM, APCe, ATAm e ausente nas plantas ATCe.

Drusas de oxalato de cálcio e laticíferos estão presentes tanto no parênquima, quanto na medula da nervura central, independentemente do tratamento ou origem (Fig. 6E).



**Figura 6.** A. Tricoma tector (Tt) na face abaxial em vista paradérmica; B. Estômato geminado (EG); C. tricoma tector (Tt) na face abaxial em vista transversal; D. feixe vascular secundário (FVS); E. Laticíferos (seta); F. Células epidérmicas alongadas sobre nervura de maior porte. Barras A, B, D e E – 50µm; C - 200 µm; F - 100 µm.



**Figura 7.** Secções transversais da nervura central da folha de *Genipa americana* L, evidenciando o parênquima medular com grãos de amido apenas nos tratamentos CAM e APAm (A e C). A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e do Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm.

Em vista frontal (secção paradérmica), as células epidérmicas de ambas as faces possuem contorno sinuoso e são irregulares quanto ao tamanho (Fig. 8). Quando sobre nervuras de maior porte, apresentam um formato alongado (Fig. 6F). Os estômatos são do tipo paracíticos e estão presentes

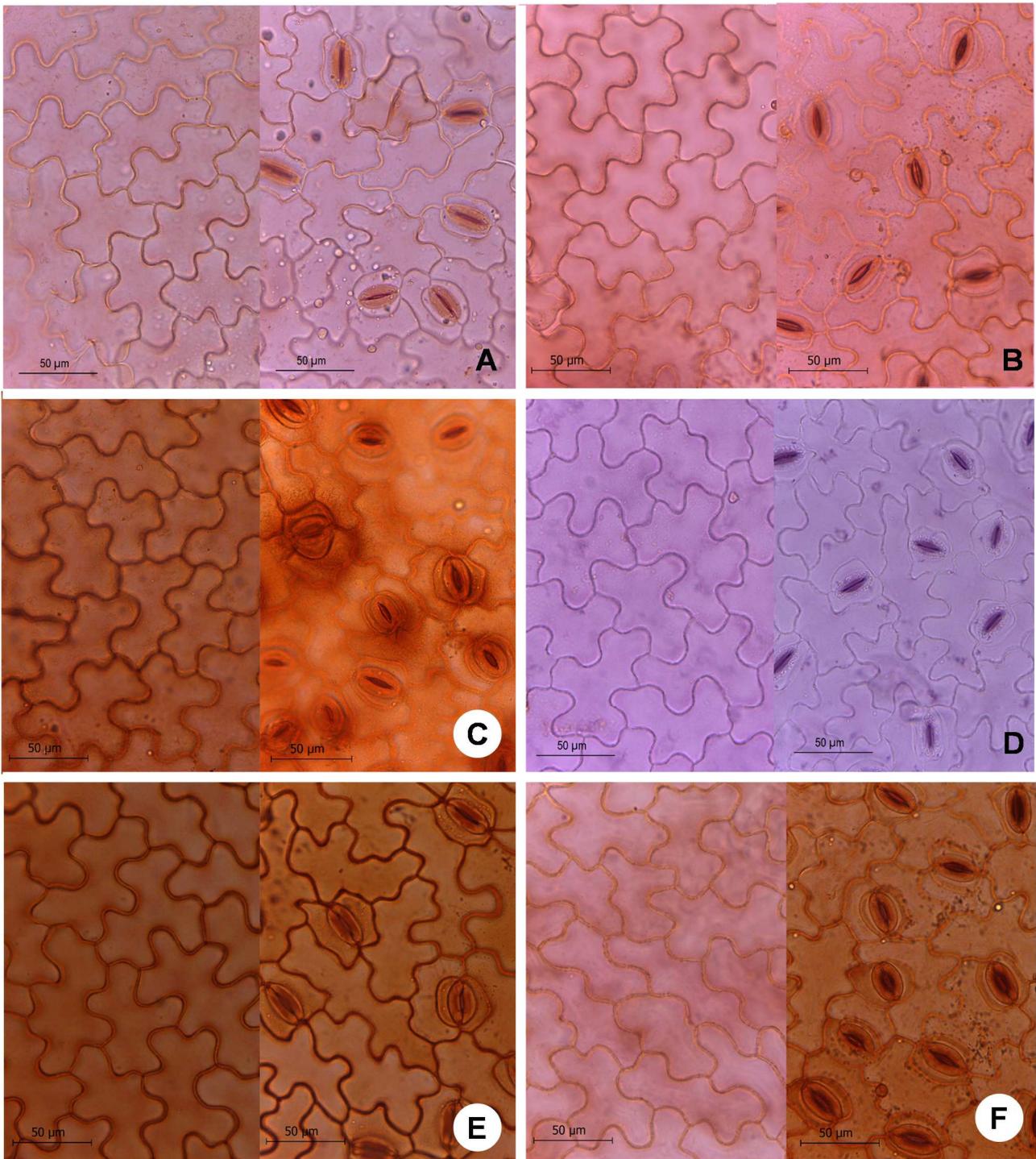
apenas na face abaxial, sendo a folha portanto hipoestomática (Fig. 8). Estas estruturas se distribuem de maneira irregular ou sem um arranjo perceptível, e possuem células-guarda reniforme. Estômatos geminados ou muito próximos foram observados em todos os tratamentos, embora não muito frequentes (Fig. 6B).

A densidade estomática variou tanto entre origens, quanto entre tratamentos (Tab. 1). Entre as origens essa variação ocorreu apenas nas plantas da Amazônia submetidas ao alagamento parcial, que apresentaram densidade estomática 23,1% maior em relação ao controle. Já entre os tratamentos, as plantas APAm apresentaram uma densidade estomática 23,2% maior que o controle e uma diminuição de 16% quando submetidas ao alagamento total, ambas em relação ao controle. Entre as plantas do Cerrado, houve redução de 11% e 3,7% nas plantas APCe e ATCe, respectivamente, em relação ao controle.

O diâmetro polar e equatorial dos estômatos também diferiu significativamente (Tab. 1). Observou-se que o diâmetro polar dos estômatos nas plantas CCe foi 10,84% maior, em relação a CAM e 8,23% maior nas plantas ATAm, em relação a ATCe. Já em relação aos tratamentos, a mesma medida foi 11,04 e 8% maior em ATAm em relação ao CAM e APAm, respectivamente. Entre os tratamentos das plantas do Cerrado, o diâmetro polar reduziu 7 e 8% nos tratamentos APCe e ATCe, respectivamente em relação ao controle.

O diâmetro equatorial dos estômatos diferiu apenas entre as plantas submetidas ao alagamento parcial, que foi 2,4% maior nas plantas APCe. Entre os tratamentos das plantas da Amazônia, a mesma medida diminuiu 5% nas plantas APAm e aumentou 4,1% nas plantas ATAm, em relação ao CAM. Já entre os tratamentos das plantas do Cerrado, o diâmetro equatorial variou apenas entre APCe, que foi 6,11% menor em relação as plantas ATCe.

Raros tricomas tectores foram encontrados na face abaxial da epiderme nos tratamentos CCe e ATCe, sendo mais evidentes próximos a nervura central. Estes são unicelulares, com parede celular espessa e quatro vezes maiores que a espessura da epiderme (Fig. 6A e C).



**Figura 8.** Secções paradérmicas da folha de *Genipa americana* L. evidenciando as células com contornos irregulares na face adaxial (a direita) e os estômatos na abaxial (a esquerda). A e B. Controle da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e do Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm.

**Tabela 1.** Caracteres qualitativos e quantitativos (valores médios  $\pm$ desvio padrão) anatômicos avaliados da folha de plantas jovens de *Genipa americana* L. procedentes da Amazônia e do Cerrado, submetidas a diferentes tratamentos de alagamento (Controle, Alagamento Parcial e Alagamento Total) por 30 dias. Letras maiúsculas representam diferenças entre a origem das plantas e letras minúsculas, diferenças entre os tratamentos. Médias seguidas por letras iguais não diferem pelo teste de Tukey ( $p \leq 0.05$ ).

Parâmetro	Amazônia			Cerrado		
	Controle	A Parcial	A Total	Controle	A Parcial	A Total
Espessura da epiderme abaxial – ( $\mu\text{m}$ )	18.77 $\pm$ 3.06 <sup>Aa</sup>	18.89 $\pm$ 5.74 <sup>Aa</sup>	18.5 $\pm$ 3.52 <sup>Aa</sup>	16.75 $\pm$ 3.02 <sup>Aa</sup>	18.47 $\pm$ 2.27 <sup>Aa</sup>	18.72 $\pm$ 3.64 <sup>Aa</sup>
Espessura da epiderme adaxial – ( $\mu\text{m}$ )	28.02 $\pm$ 7.6 <sup>Aa</sup>	25.11 $\pm$ 6.71 <sup>Aa</sup>	26.89 $\pm$ 5.04 <sup>Aa</sup>	24.19 $\pm$ 4.54 <sup>Aa</sup>	20.79 $\pm$ 2.92 <sup>Bab</sup>	26.70 $\pm$ 6.62 <sup>Aac</sup>
Espessura do mesofilo – ( $\mu\text{m}$ )	93.18 $\pm$ 9.31 <sup>Aa</sup>	106.2 $\pm$ 10.4 <sup>Ab</sup>	99.28 $\pm$ 14.42 <sup>Aa</sup>	106.22 $\pm$ 12.55 <sup>Ba</sup>	114.93 $\pm$ 11.7 <sup>Aa</sup>	114.27 $\pm$ 14.31 <sup>Ba</sup>
Espessura do parênquima paliçádico – ( $\mu\text{m}$ )	42.41 $\pm$ 5.34 <sup>Aa</sup>	41.83 $\pm$ 3.98 <sup>Aa</sup>	47.32 $\pm$ 9.1 <sup>Aa</sup>	36.56 $\pm$ 6.71 <sup>Aa</sup>	54.19 $\pm$ 14.02 <sup>Bb</sup>	52.44 $\pm$ 8.27 <sup>Ab</sup>
Espessura do parênquima esponjoso – ( $\mu\text{m}$ )	50.76 $\pm$ 8.55 <sup>Aa</sup>	64.40 $\pm$ 11.4 <sup>Ab</sup>	51.95 $\pm$ 9.58 <sup>Aa</sup>	69.66 $\pm$ 10.85 <sup>Ba</sup>	60.73 $\pm$ 17.47 <sup>Abc</sup>	61.82 $\pm$ 11.62 <sup>Bac</sup>
Espessura da lâmina foliar – ( $\mu\text{m}$ )	133.52 $\pm$ 9.23 <sup>Aa</sup>	143.93 $\pm$ 8.95 <sup>Ab</sup>	142.81 $\pm$ 16.37 <sup>Aa</sup>	139.64 $\pm$ 13.44 <sup>Aa</sup>	159.98 $\pm$ 11.04 <sup>Bb</sup>	156.19 $\pm$ 15.21 <sup>Bb</sup>
Densidade estomática mm <sup>2</sup>	159.65 $\pm$ 24.4 <sup>Aa</sup>	207.8 $\pm$ 17.52 <sup>Ab</sup>	134.2 $\pm$ 17.53 <sup>Ac</sup>	172.4 $\pm$ 30 <sup>Aa</sup>	159.85 $\pm$ 11.4 <sup>Bab</sup>	153.73 $\pm$ 23.35 <sup>Ac</sup>
Tamanho dos estômatos (polar) – ( $\mu\text{m}$ )	28.20 $\pm$ 2.7 <sup>Aa</sup>	29.14 $\pm$ 2.61 <sup>Aa</sup>	31.7 $\pm$ 2.98 <sup>Ab</sup>	31.63 $\pm$ 3.04 <sup>Ba</sup>	29.4 $\pm$ 3.03 <sup>Ab</sup>	29.09 $\pm$ 2.47 <sup>Bb</sup>
Tamanho dos estômatos (equatorial) – ( $\mu\text{m}$ )	17.04 $\pm$ 1.3 <sup>Aa</sup>	16.18 $\pm$ 1.84 <sup>Ab</sup>	17.77 $\pm$ 1.89 <sup>Ab</sup>	17.28 $\pm$ 1.67 <sup>Aa</sup>	16.58 $\pm$ 1.67 <sup>Bab</sup>	17.66 $\pm$ 1.96 <sup>Aac</sup>
Drusas de oxalato de cálcio	+	+	+	+	+	+
Laticíferos	+	+	+	+	+	+
Altura da nervura central – ( $\mu\text{m}$ )	981.09 $\pm$ 185.7 <sup>Aa</sup>	1007.4 $\pm$ 175.2 <sup>Aa</sup>	866.55 $\pm$ 39.2 <sup>Ab</sup>	683.91 $\pm$ 36.03 <sup>Ba</sup>	730.19 $\pm$ 178.3 <sup>Ba</sup>	534.07 $\pm$ 69.8 <sup>Bb</sup>
Nº de camadas de células do par. da NC adaxial	4 - 7	5 - 7	3 - 6	4 - 5	4 - 5	2 - 3
Nº de camadas de células do par. da NC abaxial	7 - 9	6 - 7	5 - 7	5 - 6	6 - 7	6 - 7
Diâmetro dos elementos de vasos da NC	17.91 $\pm$ 2.6 <sup>Aa</sup>	18.73 $\pm$ 2.67 <sup>Aab</sup>	16.65 $\pm$ 1.62 <sup>Aac</sup>	17.9 $\pm$ 2.84 <sup>Aa</sup>	15.71 $\pm$ 2.32 <sup>Bb</sup>	15.51 $\pm$ 2.45 <sup>Ab</sup>
Tricomas tectores	-	-	-	+	-	+
Feixes acessórios na NC	+	+	-	-	-	-
Arco fechado interrompido	-	-	+	-	+	-
Arco aberto	-	-	+	-	+	+

#### 4. Discussão

A anatomia da folha de *Genipa americana* segue o padrão estrutural descrito por Erban e Duarte (2010) e Vasconcelos *et al.* (2017). A presença de cutícula delgada na epiderme, estômatos do tipo paracíticos, presença de tricomas, epiderme uniestratificada, mesofilo dorsiventral, parênquima paliçádico com até duas camadas de células e feixes vasculares do tipo colateral assemelham-se com as características descritas por estes autores. Entretanto, quando foi verificada as origens das plantas e suas respostas aos 30 dias de alagamento parcial e total foram encontradas diferenças entre algumas características anatômicas neste órgão.

A epiderme foliar está associada a defesa das plantas contra lesões mecânicas e ações de patógenos (Castro *et al.* 2009). Assim, uma epiderme mais espessa pode garantir maior eficiência na defesa das plantas (Mussury *et al.* 2012). Variações na espessura da epiderme podem ser consideradas em algumas espécies características distintas entre ambientes (Melo Júnior *et al.* 2012). Embora as condições hídricas nem sempre induzam tais modificações (Grisi *et al.* 2008; Batista *et al.* 2010), neste estudo verificou-se que as plantas procedentes da Amazônia, quando submetidas ao alagamento parcial apresentam maior espessura da epiderme em relação as plantas do Cerrado submetidas ao mesmo tratamento, favorecendo uma maior proteção diante de condições adversas.

Espécies como *Heliocarpus popayanensis* podem não sofrer variações na espessura da epiderme quando submetidas ao alagamento (Pischico *et al.* 2010). Porém, neste estudo verificou-se que o alagamento afetou significativamente apenas a epiderme adaxial das plantas APCe que se apresentou menor em relação aos demais tratamentos. A redução na espessura da epiderme nestas plantas, pode estar relacionada a alteração hormonal comum em plantas submetidas ao alagamento. Menores taxas de auxina em plantas sob condições de alagamento podem induzir essa redução, como ocorreu em *Aegiphila sellowiana* (Medri *et al.* 2011).

A cutícula delgada presente nas folhas de *G. americana* pode favorecer a troca gasosa da espécie sob condições de alagamento. A cutícula é um dos fatores determinantes na absorção de CO<sub>2</sub> em plantas alagadas. Cutículas com menor espessura diminuem a resistência de difusão possibilitando uma maior eficiência nas trocas gasosas subaquáticas (Frost-Christensen *et al.* 2003; Mommer *et al.* 2007).

Em plantas submetidas ao alagamento é comum que ocorra um aumento na quantidade de tricomas, especialmente na face abaxial, como observado em *Heliocarpus popayanensis* (Pischico *et al.* 2010) e *Aegiphila sellowiana* (Medri *et al.* 2011). No entanto, em *G. americana* esse aumento não foi evidenciado. Quando as plantas foram comparadas quanto às suas origens, os tricomas foram vistos apenas nas plantas do Cerrado. Segundo Rossatto *et al.* (2009), os tricomas podem ser importantes na adaptação das plantas a ambientes sazonais, em que estas ficam normalmente expostas a baixa umidade e alta incidência de luminosidade como ocorre no Cerrado. Estas estruturas podem

reduzir a absorção da radiação, possibilitando a diminuição da temperatura foliar (Klich *et al.* 1997; Furquim *et al.* 2018), além de manter uma atmosfera saturada ao redor da folha (Larcher 2000; Sakita, 2013). Assim, a presença de tricomas em *G. americana* provavelmente seja uma adaptação da espécie referente ao estresse ambiental característico do Cerrado.

A folha hipoestomática observada em *G. americana* corrobora as informações de Erban e Duarte (2010) e Vasconcelos *et al.* (2017), sendo provavelmente uma importante estratégia adaptativa para a espécie colonizar com êxito ecossistemas contrastantes, especialmente no Cerrado, onde a folha recebe alta intensidade luminosa. Estômatos restritos a face abaxial são considerados uma adaptação à economia de água em plantas com maior exposição a luz solar (Lleras, 1977), sendo portanto uma importante estratégia fotoprotetora (Dickison, 2000) e restringindo a perda excessiva de água por evapotranspiração (Taiz e Ziger, 2009).

Diferentemente do esperado, a densidade estomática não diferiu significativamente quanto a origem das plantas. Segundo Pearce *et al.* (2006) e Grisi *et al.* (2011), a densidade estomática é maior em plantas de ambientes secos, como o Cerrado, em relação àquelas que se desenvolvem em condições úmidas, sendo portanto, uma adaptação associada a redução na disponibilidade hídrica (Pearce *et al.* 2006).

Somente as plantas APAm apresentaram um aumento nesse parâmetro quando submetidas ao alagamento, enquanto nos demais tratamentos a densidade estomática foi menor em relação ao controle. Um aumento na densidade estomática também foi verificado em *Caesalpinia peltophoroides* (Henrique *et al.* 2010) e *Cestrum axillare* (Melo *et al.* 2017), em condições semelhantes. Segundo Bai *et al.* (2013) em condições de alagamento, plantas tolerantes podem aumentar a densidade estomática devido ao fechamento de estômatos, em resposta a um aumento na produção de ácido abscísico. Lima Jr. *et al.* (2005) e De Melo Júnior *et al.* (2012) argumentam que, o aumento da densidade estomática favorece uma maior eficiência na condutância de gases na planta sob condições severas, evitando o comprometimento da fotossíntese. Este aumento, portanto, implica em aumento na taxa fotossintética, sendo uma importante estratégia de plantas tolerantes a estas condições estressantes (Batista *et al.* 2008, Castro *et al.* 2009). Dessa forma, infere-se que plantas da Amazônia possuem maior eficiência nestas respostas quando submetidas ao alagamento parcial.

Contudo algumas espécies podem reduzir a densidade estomática (Kuwabara *et al.* 2003) ou não sofrer alterações neste parâmetro quando submetidas ao alagamento, como relatado por Grisi *et al.* (2011) em *Schinus terebinthifolius*.

As plantas de *G. americana* apresentaram respostas diferentes para o tamanho dos estômatos, a depender da altura da coluna de água. Quando submetidas ao alagamento parcial, verificou-se uma diminuição no diâmetro polar e equatorial no tratamento APCe, enquanto no tratamento APAm essa redução ocorreu apenas no diâmetro equatorial. A redução dos estômatos é comum em plantas

submetidas ao alagamento do substrato, como verificado em *Aegiphila sellowiana* por Medri *et al.* (2011) e em *Swietenia macrophylla* por Nascimento *et al.* (2015). Esta redução pode ser propícia ao controle hídrico da planta (Aasamaa *et al.* 2001).

Nas plantas submetidas ao alagamento total, verificou-se um aumento do diâmetro polar e equatorial dos estômatos das plantas da Amazônia, enquanto nas plantas do Cerrado esse aumento foi verificado apenas quanto ao diâmetro equatorial. O aumento dos estômatos dessas plantas, provavelmente está relacionado a uma redução na densidade estomática, sendo portanto uma adaptação da planta a um ambiente com transpiração comprometida e, conseqüentemente, menor absorção de água. Quando submetidas ao alagamento as plantas ficam, fisiologicamente, sujeitas a um déficit hídrico em consequência das alterações nas membranas celulares das raízes (Medri *et al.* 2011). Sob essas condições (Grisi *et al.* 2008; Batista *et al.* 2010) e de uma menor densidade estomática (Ribeiro *et al.* 2012), as plantas tendem a aumentar o tamanho dos estômatos, viabilizando assim um maior consumo de água (Galmes *et al.* 2007).

A alteração no tamanho dos estômatos em plantas submetidas ao alagamento total pode variar entre espécies. Grisi *et al.* (2011), estudando o efeito do alagamento total em *Schinus terebinthifolius*, constatou a atrofia dos estômatos e considerou esta alteração um direcionamento adaptativo da planta em condições anóxicas.

Algumas plantas quando submetidas ao alagamento apresentam uma redução na espessura da lâmina foliar, como observado em *Schinus terebinthifolius* (Grisi *et al.* 2011) e *Swietenia macrophylla* (Nascimento *et al.* 2015). Neste estudo, de maneira contrária, as espessuras da lâmina foliar e do mesofilo apresentaram um aumento nas plantas APAm, provavelmente em consequência do aumento na espessura do parênquima esponjoso neste mesmo tratamento. Já nas plantas do Cerrado, o aumento da espessura da lâmina foliar ocorreu tanto nas plantas APCe quanto nas plantas ATCe, em consequência do aumento na espessura do parênquima paliçádico. Segundo Else *et al.* (2001), folhas mais espessas proporcionam melhor adaptação às condições ambientais adversas. Sob alagamento, o aumento na espessura do mesofilo, pode ter papel importante na redistribuição de fotoassimilados e conseqüente economia de água (Batista *et al.* 2008). Mudanças na espessura desses tecidos possibilitam melhor adaptabilidade da planta a condições de estresse (Henrique *et al.* 2010).

O aumento na espessura do mesofilo é comum em plantas submetidas ao alagamento, como verificado em *Aegiphila sellowiana* (Medri *et al.* 2011). Este aumento pode ocorrer tanto devido ao aumento do parênquima paliçádico quanto do parênquima esponjoso (Batista *et al.* 2008; Medri *et al.* 2011; Grisi *et al.* 2011; Ribeiro *et al.* 2012). As variações na espessura estão provavelmente relacionadas a eficiência fotossintética em *G. americana* sob condição de alagamento. Parênquimas foliares mais espessos possibilitam maior capacidade fotossintética à planta (Ribeiro *et al.* 2012), já que o parênquima paliçádico influencia diretamente na utilização de luz disponível (Fahn, 1983;

Castro *et al.* 2009; Xiao *et al.* 2009; Souza *et al.* 2010) e o esponjoso garante melhor captação e circulação do CO<sub>2</sub> (Seymour, 2006; Castro *et al.* 2009). Segundo Mommer e Visser (2005), a fotossíntese subaquática está diretamente relacionada a capacidade de troca gasosa nas folhas submersas, conseqüentemente implicando na sobrevivência das plantas especialmente quando submetidas ao alagamento total. A sobrevivência das plantas alagadas depende diretamente destas modificações foliares (Mommer *et al.*, 2007).

A presença de células braciiformes observadas no parênquima esponjoso, especialmente nas plantas procedentes do Cerrado, podem estar relacionadas a ação hormonal. Para Grisi *et al.* (2011), o hormônio etileno comum em plantas sujeitas ao alagamento do substrato e conseqüente redução do oxigênio, pode influenciar o desenvolvimento de células braciiformes.

O menor desenvolvimento da nervura central das plantas do Cerrado em relação àquelas procedentes da Amazônia, provavelmente está relacionado ao estresse causado pela deficiência hídrica e de nutrientes a que estas plantas estão naturalmente submetidas. As plantas do Cerrado tendem a apresentar uma menor área foliar (Forquim *et al.* 2018) e um maior investimento nas raízes em relação a parte aérea, devido principalmente a disponibilidade de água e nutrientes, que se tornam fatores limitantes ao crescimento da planta (Gleeson e Tilman, 1992).

O alagamento total desencadeou uma redução da nervura central tanto das plantas da Amazônia, quanto das do Cerrado e, conseqüentemente, menor desenvolvimento do sistema vascular. Estas respostas já foram verificadas em plantas submetidas ao alagamento (Medri *et al.* 2011), sendo consideradas características adaptativas de plantas submersas (Fahn 1982; Rocha e Martins, 2011).

A menor evidência de grãos de amido nas plantas de *G. americana* procedentes do Cerrado provavelmente está relacionada a sazonalidade hídrica a que estas plantas estão naturalmente expostas. Segundo Forquim (2018), em períodos de seca, as plantas direcionam seus fotoassimilados para o sistema subterrâneo.

A presença de laticíferos na folha de *G. americana* provavelmente favoreça a sobrevivência da espécie. A substância presente nestas estruturas, pode proteger a planta contra herbivoria e microrganismos, além de selar lesões (Farrell *et al.* 1991; Demarco *et al.* 2006).

## 5. Conclusões

Os principais ajustes anatômicos observados nas folhas de *Genipa americana* relacionados a origem de coleta das plantas foram da espessura do parênquima esponjoso e, do mesófilo e, no tamanho dos estômatos, que se apresentaram maiores nas plantas do Cerrado, quando comparadas às plantas da Amazônia. A nervura central se apresentou menor nas plantas do Cerrado, em relação às da Amazônia. Estas diferenças indicam que estas plantas possuem distintos mecanismos de aclimação às condições ambientais presentes na Amazônia e no Cerrado.

Os diferentes níveis de alagamento causaram alterações nas espessuras da lâmina foliar, do parênquima esponjoso e do mesofilo, na densidade estomática, no tamanho dos estômatos e, na altura nervura central nas plantas da Amazônia, sendo estas alterações mais expressivas nas plantas submetidas ao alagamento parcial. Já nas plantas do Cerrado o alagamento desencadeou alterações nas espessuras da lâmina foliar, do parênquima paliçádico, do parênquima esponjoso, do mesofilo e, da epiderme abaxial, no tamanho dos estômatos, na altura nervura central e no diâmetro dos elementos de vaso. Nas plantas do Cerrado, as alterações ocorreram tanto em plantas submetidas ao alagamento parcial quanto total e, para a maioria dos parâmetros, ambos os níveis de alagamento afetam a planta de maneira semelhante.

Conclui-se, portanto, que existem variações na anatomia foliar de *G. americana* tanto relacionadas às pressões ambientais distintas a que as populações estão submetidas, quanto em consequência do alagamento, que varia com a origem da planta e com o nível de alagamento.

## 6. Referências bibliográficas

- Aasamaa, K.; Sober, A.; Rrabi, M. 2001. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 765-774.
- Abrams, MD; Kubiske, ME; Mostoller, SA. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology* 75: 123-133.
- Bai T, Li C, Li C, Liang D, Ma F. 2013. Contrasting hypoxia tolerance and adaptation in *Malus* species is linked to differences in stomatal behavior and photosynthesis. *Physiologia Plantarum* 147: 514-523.
- Batista, CUN; Medri, ME; Bianchini, E; Medri, C; Pimenta, JA. 2008. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. *Acta Botânica Brasileira* 22: 91-98.
- Batista, LA; Guimarães, RJ; Pereira, FJ; Carvalho, GR; Castro, EM. 2010. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. *Revista Ciência Agronômica* 41: 475-481.
- Boeger, MRT; Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 61-72.
- Braga, CS; Barbosa, VHB; Gazzola, CE; Dias, HCT. 2009. Relação entre área basal e a precipitação efetiva em um fragmento de Mata Atlântica na Zona da Mata norte mineira. In Seminário de Recursos hídricos da bacia do Paraíba do Sul: recuperação de áreas degradadas, serviços ambientais e sustentabilidade, Taubaté 661-665.
- Castro, EM; Pereira, FJ; Paiva, R. 2009. *Histologia Vegetal: estrutura e função dos órgãos vegetativos*. Lavras: UFLA.
- Demarco, D; Kinoshita, LS; Castro, MDM. 2006. *Laticíferos articulados anastomosados: novos registros para Apocynaceae*. Brazilian Journal of Botany.
- De Melo Júnior, JCF; Bona, C; Ceccantini, G. 2012. Anatomia foliar de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae): interpretações ecológicas em diferentes condições edáficas de Cerrado. *Biotemas*, 25: 29-36.
- Dias, J.; Pimenta, JA; Medri, ME. 2003. Aspectos morfológicos e anatômicos de folhas de Sol e Sombra de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil, Capítulo III Florestas Estacionais 455-457. Fortaleza.
- Dickison, WC. 2000. *Integrative plant anatomy*. Califórnia: Academic Press.
- Else, MA; Coupland, D; Dutton, L; Jackson, MB. 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.

- Erbano, M; Duarte, MR. 2010. Leaf and stem morpho-anatomy of *Genipa americana* L., Rubiaceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia* 20: 825-832.
- Fahn, A. 1982. *Plant anatomy*. São Paulo: Pergamon Press.
- Fahn, A. 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany* 57: 631-637.
- Farrell, BD; Dussourd, DE; Mitter, C. 1991. Escalation of plant defense: do latex/resin canals spur plant diversification? *American Naturalist* 138:881-900.
- Frost-Christensen, H.; Bolt Jorgensen, L.; Floto, F. 2003. Species specificity of resistance to oxygen diffusion in thin cuticular membranes from amphibious plants. *Plant Cell and Environment* 26: 561-569.
- Furquim, LC; Santos, MP; Andrade, CAO; Oliveira, LA; Evangelista, AWP. 2018. Relação entre plantas nativas do cerrado e água. *Científica* 5:146-156.
- Galmes, J.; Flexas, J; Savé, R; Medrano, H. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with diferente growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant Soil* 290:139-155.
- Gleeson, SK; Tilman, D. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *American Naturalist* 139:1322-1343.
- Gobbi, KF; Garcia, R; Venttrella, MC; Gracez Neto, AF; Rocha, GC. 2011. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capimbraquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. *Revista Brasileira de Zootecnia* 40:1436-1444.
- Gong, J.; Zhang, X.; Huang, Y.; Zhang, CL. 2007. The effects of flooding on several hybrid poplar clones in Northern China. *Agroforest System* 69:77-88.
- Grisi, FA; Alves, JD; Castro, EM de; Oliveira, C.; Bioagiotti, G.; Melo, LA de. 2008. Avaliações anatômicas foliares em mudas de café 'Catuaí' e 'Siriema' submetidas ao estresse hídrico. *Ciência e Agrotecnologia* 32:1730-1736.
- Hanba, YT; Kogami, H; Terashima, L. 2002. The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. *Plant Cell and Enviroment* 25:1021-1030.
- Henrique, P de C.; Alves, JD; Goulart, P de FP; Deuner, S; Silveira, NM; Zanandrea, I.; Castro, EM de. 2010. Características fisiológicas e anatômicas de plantas de sibipiruna submetidas à hipoxia. *Ciência Rural* 40:70-76.
- Klich, MG; Brededan, RE; Villamil, SC. 1997. Leaf anatomy and ultrastructure of *Poa ligularis* after defoliation and water strees. *Proceedings of the 18th International Grassland Congress* 1:37-38.
- Kozlowski, TT. 1984. *Responses of woody plants to flooding*. In *Flooding and Plant growth* (T. T. Kozlowski, ed). Academic Press, London 129-163.
- Kozlowski, TT. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph, Victoria* 1: 1-29.

- Kuwabara, A.; Ikegami, K.; Koshihara, T.; Nagata, T. 2003. Effects of ethylene and abscisic acid upon heterophylly in *Ludwigia arcuata* (Onagraceae). *Planta* 217:880-887.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, Ed. Rima.
- Lleras, E. 1974. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: A working hypothesis. *Acta Amazonica* 7:473-476.
- Lleras, E. 1977. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. *Acta Amazonica*, Manaus 7:473- 476.
- Medri, C.; Medri, ME; Ruas, EA; Souza, LA; Medri, PS; Sayhun, S; Pimenta, JA. 2011. Morfoanatomia de órgãos vegetativos de plantas juvenis de *Aegiphila sellowiana* Cham. (Lamiaceae) submetidas ao alagamento do substrato. *Acta Botanica Brasilica*, 25:445-454.
- Metcalf, CR e Chalk, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons Vol. II*. Clarendon Press, Oxford 1067-1074.
- Nascimento, ME; Cunha, RLM; Galvão, JR; Filho, PP da CA; Nascimento, MKC; Cunha, RF; Barbosa, AVC. 2015. Aspectos Morfoanatômicos e Fisiológicos de *Swietenia macrophylla* King submetida a duas condições de inundação. *Revista de Agricultura* 90:237-249.
- Parolin, P. 2009. Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains, *Annals of Botany*, 103:359-376.
- Parolin, P.; De Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Junk, WJ. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *The Botanical Review* 70:357-380.
- Parolin, P. 2000. Phenology and CO<sub>2</sub> assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. *J. Trop. Ecol.* 16:465-473.
- Pareek, A.; Sopory, SK; Bohnert, HJ; Govidjee. 2010. *Abiotic stress adaptation in plants: physiological, molecular and genomic foundation*. Dordrecht: Springer.
- Pearce, DW; Millard, S; Bray, DF; Rood, SB. 2006. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology* 26:211-218.
- Pezeshki, SR. 1993. Differences in patterns of photosynthetic responses to hypoxia in flood tolerant and flood-sensitive tree species. *Photosynthetica, Olomouc* 28:423-430.
- Pires, HR de A.; Franco, AC; Piedade, MTF; Scudeller, VVS; Kruijt, B.; Ferreira, CS. 2018. Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil, *AoB Plants* 10, Issue 6, 1.
- Raven, PH; Evert, RF; Eichhorn, SE. 2001. *Biologia vegetal*. 6. Ed Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Ribeiro, MDNO; de Carvalho, SP; Pereira, FJ; de Castro, EM. 2012. Anatomia foliar de mandioca em função do potencial para tolerância à diferentes condições ambientais. *Revista Ciência Agronômica* 43:354-361.

Rôças, G; Scarano, FR; Barros, CF. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of Linnean Society* 136:236-238.

Rocha, DC; Martins, D. 2011. Adaptações morfoanatômicas de Cyperaceae ao ambiente aquático. *Planta Daninha* 29:7-15.

Rossatto, DR; Hoffmann, WA; Franco, AC. 2009. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil central. *Acta Botânica Brasilica* 23.

Sakita, HY. 2013. *Anatomia foliar de espécies lenhosas do Cerrado sentido restrito do Brasil Central*. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas). Faculdade de Ciências e Letras, UNESP.

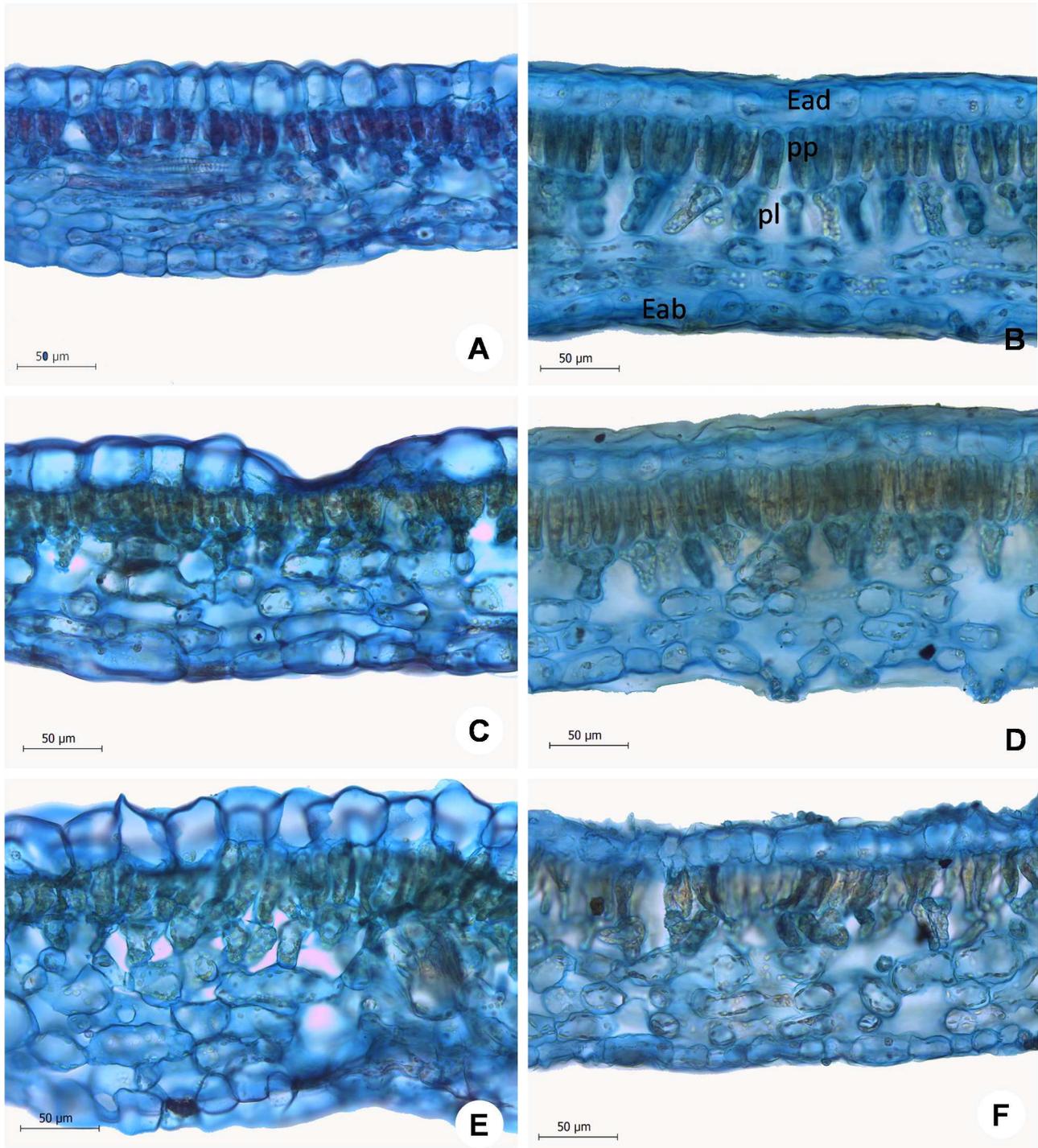
Sanches, MC; Mielke, MS; Souza, CSD; Vieira, AJD; Lopes, MMM; Silva Júnior, MB. 2009. Morfologia foliar de indivíduos jovens e adultos de *Caesalpinia echinata* Lam. numa floresta semidecídua do sul da Bahia. *Revista Árvore* 33:885-893.

Souza, TC; Magalhães, PC; Pereira, FJ; Castro, EM; Silva Júnior, JM; Parentoni, SN. 2010. Leaf plasticity in successive selection cycles of 'Saracura' maize in response to soil flooding. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 45:16-24.

Taiz, L; Zeiger, E. 2009. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre: Artmed.

Schlüter, U.; Muschak, M.; Berger, D.; Altmann, T. 2003. Photosynthetic performance of an *Arabidopsis* mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. *Journal of Experimental Botany* 54:867-874.

## Anexos



**Anexo 1.** Secções transversais da lâmina foliar de *Genipa americana* L.. E e F. células epidérmicas com parede periclinal externa ligeiramente convexas. A e B. Controle com origem da Amazônia e Cerrado, respectivamente; C e D. Alagamento Parcial da Amazônia e Cerrado, respectivamente; E e F. Alagamento Total, da Amazônia e Cerrado, respectivamente. Barra: 50 µm.

## Considerações finais

Os resultados e discussões apresentados nos capítulos desta tese permitem as seguintes conclusões:

- Existem diferenças anatômicas na raiz e no caule de plantas de *Guazuma ulmifolia* tanto relacionadas a origem das plantas, quanto em suas respostas ao alagamento parcial e total. Sendo que as maiores variações foram observadas no caule das plantas do Cerrado;
- Em *Geipa americana*, verificou-se que a maioria dos caracteres analisados na raiz e no caule são semelhantes entre as origens, bem como suas respostas frente ao alagamento. Há atributos anatômicos que mitigam tanto o efeito negativo causado pela restrição hídrica, quanto pelo alagamento. Garantindo, portanto, seu excelente desempenho em solos secos do Cerrado e em ambientes alagados na Amazônia. Entretanto, quanto a origem das plantas, a espécie possui diferentes estratégias para lidar com a condutividade hídrica;
- Na folha de *G. americana* verificou-se variações tanto relacionadas às pressões ambientais a que as populações estão submetidas naturalmente, quanto em consequência ao alagamento. Nas plantas da Amazônia o alagamento parcial induziu maiores variações, enquanto que nas plantas do Cerrado, ambos os níveis de alagamento afetaram a planta de maneira semelhante;
- As variações anatômicas encontradas tanto em *G. americana* quanto em *G. ulmifolia*, indicam que estas possuem distintos mecanismos de aclimação às condições ambientais presentes na Amazônia e no Cerrado.