

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

KATIANE PAULA BAGATINI

**ONTOGÊNESE E ANATOMIA DA RAIZ, ANATOMIA DO RIZOMA E FOLHAS DE
Senecio juergensii Mattf. (ASTERACEAE) (MARGARIDINHA DO BANHADO)
DOS AMBIENTES LÊNICO GRAMINOSO E LÓTICO, E VARIAÇÕES
MORFOANATÔMICAS DOS ESTÁDIOS VEGETATIVO E REPRODUTIVO
DESTES ÓRGÃOS NOS DOIS AMBIENTES**

CURITIBA

2008

KATIANE PAULA BAGATINI

**ONTOGÊNESE E ANATOMIA DA RAIZ, ANATOMIA DO RIZOMA E FOLHAS DE
Senecio juergensii Mattf. (ASTERACEAE) (MARGARIDINHA DO BANHADO)
DOS AMBIENTES LÊNICO GRAMINOSO E LÓTICO, E VARIAÇÕES
MORFOANATÔMICAS DOS ESTÁDIOS VEGETATIVO E REPRODUTIVO
DESTES ÓRGÃOS NOS DOIS AMBIENTES**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Botânica, Curso de Pós-Graduação em Botânica, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dra. Cleusa Bona

Co-orientadora: Prof^a. Dra. Maria Regina T. Boeger

CURITIBA

2008

DEDICATÓRIA

Dedico não apenas o término desta jornada de aprendizagem, mas toda minha vida acadêmica, profissional e pessoal à primeira e eterna mestra: Itamara Bagatini. Mãe, com seu carinho, seu amor incondicional, sua postura doce e correta você me ensinou os primeiros passos, as primeiras palavras, as brincadeiras e os tantos momentos felizes guardados hoje nas fotos e, principalmente, em minha memória. Na adolescência, mesmo com as diferenças, sempre foi amiga e companheira. Juntas, compartilhamos cada momento da graduação, da iniciação científica, das provas e das comemorações, sem me esquecer da saudade para que eu pudesse estar hoje concluindo o mestrado. Todos os momentos em que precisei de colo, de um ombro amigo, de uma simples palavra, você estava pronta pra se doar. Mãe, muito obrigada por estar sempre presente, seja nos momentos de dificuldade ou nos de alegria, apoiando e participando. Mesmo com a distância física, sempre estivemos juntas. Muito obrigada por ser a melhor mãe que eu poderia desejar ter. Te amo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, especialmente, à principal pessoa a me apoiar na realização deste sonho: meu companheiro, amigo e namorado Jacson Smael Daltoé.

À minha irmã e, acima de tudo amiga, Karine, que além do incentivo, motivação, me auxiliou na correção ortográfica. Ao irmão e amigo Marcelo pelo apoio, auxílio e compreensão. Pessoas com os quais cada momento é especial e inesquecível. Pessoas que mantiveram seu apoio incondicional e sua mais terna amizade, amor e carinho. Amos vocês!

Agradeço especialmente à Profa. Dra. Cleusa Bona pela excelente orientação, pelas sugestões e correções, que contribuíram muito para meu crescimento pessoal e profissional. Agradeço a confiança depositada, além, é claro, da sua paciência e dedicação.

Agradeço, da mesma forma à Profa. Dra. Maria Regina Torres Boeger, que, através de suas excelentes orientações, sugestões e correções, contribuiu para o meu crescimento pessoal e profissional.

Agradeço às Profas. Dras. Patrícia Soffiatti e Maria Cecília de Chiara Moço pelas correções, orientações e sugestões nos relatórios parciais.

Ao Biólogo Nilson Belém Filho, pela ajuda na confecção das lâminas e nas dúvidas referentes aos procedimentos laboratoriais.

À professora e amiga Márcia Bündchen por me apresentar ao magnífico mundo vegetal, por suas orientações e apoio durante meus primeiros passos enquanto botânica.

Aos grandes amigos e irmãos adotivos: Neimar Marcos Assmann e Fábio Borges dos Santos e a amiga Franciele Carla Petry, com os quais não apenas dividi a moradia, como também, construí uma segunda família. Com muito carinho, vocês são pessoas muito especiais.

Às grandes amizades construídas no decorrer da caminhada: Giovanna dos Santos; Renata Charvet Inckot; Manuela Dal Forno; Lucas Nogueira; Fabio Bosio; Fernanda Grisi; Fernanda Fanti; Ciane Biu; Gracielle Pavan; Luciana Pelegrini.

Aos amigos e colegas de pós-graduação: Alba; Alessandra; Alessandra; Ângela; Anna Luiza; Ceusnei; Dilma; Edinara; Eduardo; Elaine; Elton; Fabrício; Fernando; Júlio; Luciano; Marcelo; Mariângela; Rafael; Talita.

Agradeço ao Centro de Microscopia Eletrônica (CME), ao Laboratório de Botânica Estrutural e ao Laboratório de Anatomia Ecológica, da UFPR, que disponibilizaram espaço, material e condições técnicas da realização do trabalho prático.

Agradeço às Indústrias Pizzatto e ao Instituto EcoPLAN pelo apoio logístico nas coletas.

À Capes e ao CNPq, pelo auxílio financeiro.

E a todos aqueles que, diretamente ou indiretamente, contribuíram para a elaboração deste trabalho.

RESUMO

O regime de inundações e as condições ecológicas podem variar consideravelmente nos ambientes aquáticos, as quais trazem, como condição primordial para a sobrevivência das plantas, a adaptabilidade morfoanatômica e/ou fisiológica relacionada à disponibilidade de oxigênio e a velocidade do fluxo d'água. *Senecio juergensii* Mattf. (Asteraceae) é uma planta fixa emergente que ocorre em rios e alagados. Objetivou-se neste trabalho, analisar as variações morfoanatômicas da raiz, rizoma e folha de *S. juergensii*, durante o período de crescimento vegetativo e reprodutivo, bem como suas adaptações morfológicas em ambiente lântico e lótico. As coletas foram realizadas no Município de General Carneiro e Palmas-PR, nos meses de março e setembro/2006 nos dois ambientes: lótico e lântico. Em cada ambiente e para cada estágio de desenvolvimento foram coletadas amostras de sete indivíduos. Para a análise morfológica foram coletadas folhas completamente desenvolvidas; para análise anatômica foram coletadas amostras de raiz, rizoma e de folhas, fixadas em FAA 50 ou glutaraldeído e formaldeído. Para análise anatômica foram montadas lâminas semipermanentes e permanentes. Foram feitas mensurações morfológicas da folha (comprimento, largura, massa seca e área foliar e diâmetro do pecíolo) e anatômicas (diâmetro da raiz, espessura do limbo, da epiderme da face adaxial e abaxial, do parênquima paliçádico e esponjoso, índice estomático das faces adaxial e abaxial, e área lacunar da raiz, rizoma, pecíolo e limbo foliar). Foram calculadas as médias e respectivos desvios-padrão das variáveis quantitativas e os dados foram submetidos a análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo Teste de Tukey. As mensurações de diâmetro da raiz, área lacunar da raiz e do pecíolo e índice estomático das faces adaxial e abaxial da epiderme não tiveram variações entre os ambientes. Os valores referentes ao diâmetro do pecíolo, comprimento, largura, área e massa do limbo, e espessura da epiderme das faces adaxial e abaxial e do parênquima esponjoso foram estatisticamente maiores nas plantas do ambiente lótico. As áreas lacunares atingiram 66% na raiz, 47% no rizoma, 61% no pecíolo e 30% no limbo. A raiz adventícia de *S. juergensii* possui promeristema do tipo fechado, aerênquima esquizógeno no córtex interno e expansígeno no externo. Cilindro vascular com instalação do câmbio foi observado a poucos centímetros do ápice radicial em plantas de ambos os estádios. O rizoma possui estrutura lenhosa, epiderme com tricomas tectores, córtex parenquimático e feixes vasculares dispostos em anel delimitando córtex medula. O limbo foliar apresenta epiderme com tricomas tectores de grande porte e mesofilo dorsiventral. Ductos secretores ocorrem associados aos feixes vasculares no rizoma, pecíolo e limbo foliar. Endoderme com estrias de Caspary estão presentes em todos os órgãos, desde as raízes até as folhas. O aerênquima está presente em todos os órgãos. Morfoanatomicamente foram observadas poucas diferenças significativas entre as plantas de ambiente lântico e lótico e entre os estádios de desenvolvimento. Sendo que *S. juergensii* demonstrou pouca variabilidade fenotípica. A espécie está adaptada tanto ao ambiente lântico quanto lótico e apresenta características típicas de espécies aquáticas emergentes.

Palavras-chave: Morfoanatomia. Ambiente lântico. Ambiente lótico.

ABSTRACT

The flooding cycle and the ecologic conditions may vary considerably in aquatic environments. In these areas, the morphoanatomy of plants and/or physiological adaptability related to oxygen availability and water flow velocity are primordial to the survival of plants. *Senecio juergensii* Mattf. (Asteraceae) is an emerging plant that occurs in rivers and flooded areas, having great ecological importance. The study aimed to analyze the morphoanatomical variations of the root, rhizome and leaves of the *S. juergensii* during the vegetative and reproductive growth periods, as well as describe its survival strategies in lentic and lotic environments. Data samples were collected from lotic and lentic habitats in March and September of 2006 at General Carneiro and Palmas areas, at state of Paraná, Brazil. Samples of seven individual plants were taken for each habitat and for each development stage. In order to perform the morphological analysis, fully developed leaf samples were collected. For the anatomical analysis, samples of root, rhizomes and leaves, fixed in FAA 50 and Trump's Fixative. Permanent and semipermanent slides were mounted.

Morphological measurements of the leaf were taken (length, width, dry weight, foliar area, petiole diameter) as well as anatomical measurements (root diameter, lamina width, abaxial and adaxial epidermis width, palisade and spongy parenchyma width, stomatal ratio in the adaxial and abaxial surfaces, and the root, rhizome, and lacunar area of the petiole and lamina). The mean values and respective standard deviation for the quantitative variables were calculated and the data were submitted to a analysis of variance (ANOVA), and the mean values were compared by Tukey's Test. The root diameter, root and lacunar are of the petiole lacunar, and the stomatal ratio in the adaxial and abaxial surfaces did not show variation between habitats. The petiole diameter, length, width, area and weight of the lamina, and thickness of the adaxial and abaxial surfaces and the spongy parenchyma values were statistically higher on plants found in lotic habitats. Lacunar area reached 66% on the root, 47% on the rhizome, 61% on the petiole and 30% on the lamina. The *S. juergensii* adventitious root has a closed promeristem, schizogenic aerenchyma in the inner cortex and expansigenous in the outter cortex. The vascular bundles found in the cambium region were located a few centimeters from the root apex. The rhizome has a woody structure, non-glandular trichomes on the epidermis, parenchymatic cortex and vascular bundles arranged in a ring delimiting cortex medula. The foliar lamina has an epidermis with large non-glandular trichomes and a dorsal-ventral mesophyll. Secretory ducts occur in association with the vascular bundles in the rhizome, petiole and foliar lamina. An endodermis with Casparian strips surrounds the vascular bundles in all organs, from the roots to the leaves. The aerenchyma is present in all organs. Morphoanatomically, very few significant differences between plants from lentic and lotic habitats and between the different stages of development were observed. *S. juergensii* showed little phenotypic variability. The species is well adapted for both lentic and lotic habitats, and presents characteristics that are specific of aquatic emerging plant species.

Key words: Morphoanatomy. Habitat lentic. Habitat lotic.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figuras 01 à 06	- (01) Ambiente lêntico (Banhado Curicaca); (02) Ambiente lótico (Rio Neno); (03) <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico e fase vegetativa; (04) <i>S. juergensii</i> em ambiente lótico e fase vegetativa; (05) <i>S. juergensii</i> em ambiente lêntico e fase reprodutiva; e (06) <i>S. juergensii</i> em ambiente lótico e fase reprodutiva.....	44
Figuras 07 e 08	- (07) Diâmetro e (08) Área lacunar da raiz de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	49
Figura 09	- Área lacunar do rizoma de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	49
Figuras 10 e 11	- (10) Diâmetro e (11) Área lacunar do pecíolo de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	50
Figuras 12 e 13	- (12) Comprimento e (13) Largura do limbo de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	50
Figuras 14 e 15	- (14) Relação entre Comprimento e Largura do limbo e (15) Área foliar de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	52
Figuras 16 e 17	- (16) Massa seca e (17) Densidade foliar de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	52
Figura 18	- Área específica foliar de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	52
Figuras 19 e 20	- (19) Índice estomático adaxial e (20) abaxial de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	53
Figura 21	- Espessura do limbo de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	54
Figuras 22 e 23	- (22) Espessura da epiderme da face adaxial e (23) abaxial de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	54
Figuras 24 e 25	- (24) Espessura do parênquima paliçádico e (25) esponjoso de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	55
Figuras 26 e 27	- (26) Relação entre a espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso e (27) Área lacunar do limbo de <i>S. juergensii</i> em: ambiente lêntico em estágio vegetativo (LV); ambiente lêntico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR).....	55
Figuras 28 à 33	- Secções longitudinais (28, 29, 30 e 31) e transversais (32 e 33) da raiz de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico (28, 30, 32 e 33) e em ambiente lótico (29 e 31). (28 e 29) Ápice da raiz em estágio vegetativo, com lacunas (La) e coifa (Co); (30 e 31) Detalhe do meristema apical da raiz em	

	ambiente lêntico e estágio reprodutivo (30) e em ambiente lótico e estágio vegetativo (31), com promeristema composto por três camadas (setas) e a L2 originando a derivada interna (DI) e externa (DE); (32 e 33) Diferenciação do córtex, porção da raiz recoberta pela coifa (Co), protoderme (Pr), futura exoderme (Ex), córtex externo (CE) e interno (CI) com lacunas (La) e a roseta (Ro).....	66
Figuras 34 à 39	- Secções transversais da raiz de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico (34, 35, 36 e 37) e em ambiente lótico (38 e 39); (13) Epiderme (Ep) e exoderme (Ex) diferenciadas, córtex externo (CE) com aerênquima expansígeno do tipo favo de mel e córtex interno (CI) com aerênquima esquizógeno; (35 e 36) Epiderme com células de paredes espessadas (seta preta) e delgadas (seta branca), exoderme (Ex) com paredes anticlinais onduladas e córtex parenquimático; (37) Detalhe da rizoderme com pêlos radiciais (PR); (38) Exoderme (Ex) como camada de revestimento após a eliminação gradativa da epiderme (Ep); (39) Suberização da exoderme (Ex).....	67
Figuras 40 à 45	- Secções transversais da raiz de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico; (40 e 21) Porção da raiz recoberta pela coifa (Co), protoderme (Pr), futura exoderme (Ex), córtex externo (CE) e interno (CI), pró-endoderme (PEn) em divisão formando o córtex e periciclo (Pe); (42) Detalhe da pró-endoderme (PEn) em divisão, periciclo (Pe) e protofloema (PF); (43) Aspecto geral do córtex com epiderme (Ep), exoderme (Ex), córtex externo (CE) e interno (CI) e feixe vascular com xilema secundário (XS); (44 e 45) Início de crescimento secundário com a instalação do câmbio (Ca), endoderme (Em), periciclo (Pe), floema (FI) e metaxilema (MX).....	68
Figuras 46 à 51	- Secções transversais da raiz de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico (46, 48, 49, 50 e 51) e em ambiente lótico (47); (46) Aspecto do aerênquima interno, com células de paredes espessadas em alguns pontos; (47) Amido (seta) no córtex externo (CE) e interno; (48 e 49) Cilindro vascular circundado por endoderme (En) com estrias de Caspary (seta), periciclo (Pe), protoxilema (PX), metaxilema (MX) e floema (FI); (50) Divisão do periciclo (DRe) originando raiz lateral; (51) Região meristemática com prôcambio evidenciando a região do metaxilema (cabeça de seta preta), protofloema (seta branca) e protoxilema (seta preta).....	69
Figuras 52 à 56	- FIGURAS 52 à 56 – Secções transversais da raiz de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico (52, 53, 54 e 56) e em ambiente lótico (55); (52 e 53) Região meristemática com procâmbio evidenciando o protofloema (seta branca), protoxilema (seta preta), cercados pelo periciclo (Pe), pró-endoderme (PEn) e córtex interno (CI); (54 e 55) Diferentes estádios do desenvolvimento do cilindro vascular, com os elementos do floema (FI) (seta branca), protoxilema (seta preta), metaxilema (MX), parênquima medular (PM), endoderme (En) e periciclo (Pe); (56) Cilindro vascular com câmbio (Ca), xilema (XS) e floema (FS) secundários, periciclo (Pe) e endoderme (En).....	70
Figuras 57 à 62	- Secções transversais do rizoma de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico (57, 59, 60 e 62) e em ambiente lótico (58 e 61); (57) Córtex com aerênquima (A), colênquima (Cl), ductos secretores (DS), epiderme (Ep) e os feixes vasculares (FV) com xilema secundário (XS), floema (FI) e cercados por parênquima (P); (58) Epiderme (Ep), colênquima (Cl) e lacunas (La); (59) Tricomas (Tr), epiderme (Ep) e o colênquima (Cl); (60) Tricoma (Tr); (61) Periderme (Pr); (62) Vista geral do rizoma com aerênquima (A), os feixes vasculares (FV) e a medula (Me).....	74
Figuras 63 à 66	- Secções transversais do rizoma de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lêntico (63, 65 e 66) e em ambiente lótico (64); (63) Feixes vasculares (FV) delimitando o córtex e a medula (Me), presença de aerênquima (A) e ductos secretores (DS); (64) Ducto secretor (DS), as células epiteliais (CE), endoderme (En), periciclo (Pe), feixe vascular com crescimento secundário, xilema (XS) e floema (FS) secundários; (65) Porção externa do feixe vascular, ducto secretor (DS), células epiteliais (CE), endoderme (En)	

	com estrias de Caspary (seta), periciclo (Pe), floema secundário (FS), câmbio (Ca) e xilema secundário (XS); (66) Porção interna do feixe vascular, medula (Me), endoderme (En) com estrias de Caspary (seta), fibras (Fi) e xilema secundário (XS).....	75
Figuras 67 à 73	– Secções transversais do pecíolo de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lântico (67, 68, 69 e 71) e em ambiente lótico (70 e 72); (67 e 68) Epiderme (Ep), colênquima (Cl), aerênquima (A), ducto secretor (DS), feixe vascular (FV) com câmbio (Ca), floema (FS) e xilema (XS) secundários, e medula (Me); (69) Detalhe da epiderme (Ep) e colênquima (Cl); (70) Estômato (Es) e câmara estomática (CEs); (71) Aspecto geral com os feixes vasculares (FV) delimitando o córtex e medula (Me); (72) Detalhe da endoderme com estrias de Caspary delimitando o ducto; (73) Detalhe do feixe vascular com xilema secundário (XS), metaxilema (MX) e endoderme (En) com estria de Caspary (seta).....	79
Figuras 74 à 79	– Limbo foliar de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lótico; (74) Organização dorsiventral do mesofilo, epiderme da face adaxial (EpAd) e abaxial (EpAb), estômato (Es), câmara estomática (CEs), parênquima paliçádico (PP) e esponjoso (PE), colênquima (Cl), endoderme (En), xilema (X), câmbio (Ca) e floema (FI); (75, 76 e 77) Estômato (Es) com as células subsidiárias (CS) (MEV); (78 e 79) Epiderme em vista frontal, com tricomas (Tr) e estômatos (Es) (MEV).....	85
Figuras 80 à 85	– Limbo foliar de <i>Senecio juergensii</i> em ambiente lântico (81, 82, 83 e 85) e em ambiente lótico (80 e 84); (80) Presença de tricomas (Tr) de grande porte e estômatos (Es) (MEV); (81) Mesofilo com parênquima paliçádico (PP) e esponjoso (PE), ductos secretores (DS), xilema (X), floema (FI) e epiderme da face abaxial (EpAb); (82) Bordo do limbo com tricoma (Tr), ducto secretor (DS), feixe vascular (FV) e colênquima (Cl); (83) Visão parcial da região da nervura central, com estômatos da epiderme (setas), colênquima (Cl) e os feixes vasculares (FV) delimitando a medula (Me); (84) Região da nervura central com estômato (Es), câmara estomática (CEs), colênquima (Cl), endoderme (En), floema (FS) e xilema (XS) secundários; (85) Feixe vascular com endoderme (En), câmbio (Ca), floema (FS) e xilema (XS) secundários, metaxilema (MX) e colênquima (Cl).....	86

LISTA DE TABELAS

TABELA 01	- MENSURAÇÕES DO PH, TEMPERATURA, NÍVEL DE OXIGÊNIO (EM % E MG/L), ELETRICIDADE, CONDUTIVIDADE E SAIS TOTAIS DISSOLVIDOS EM AMBIENTE LÊNICO E LÓTICO.....	40
TABELA 02	- VELOCIDADE DA ÁGUA NO AMBIENTE LÓTICO DE ACORDO COM A PROFUNDIDADE.....	40
TABELA 03	- ANÁLISE DE ROTINA E GRANULOMETRIA DO SOLO DO AMBIENTE LÊNICO E LÓTICO.....	40
TABELA 04	- VALORES DE r DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO DE PEARSON DE ALGUMAS VARIÁVEIS ESTUDADAS DE <i>S. juergensii</i> ($p < 0,05$).....	56

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	14
2.1 FAMÍLIA ASTERACEAE	14
2.1.1 <i>Senecio juergensii</i> Mattf.	16
2.2 AMBIENTE AQUÁTICO E ESTRUTURA DAS PLANTAS.....	17
2.2.1 Plasticidade Fenotípica	17
2.2.2 Adaptações das Plantas às Condições de Hipoxia e Anoxia	19
2.2.3 Formação do Aerênquima	23
2.2.4 Morfologia das plantas aquáticas	29
2.2.5 Rizomas	33
2.2.6 Folhas.....	34
3 MATERIAL E MÉTODOS	38
3.1 COLETA	38
3.2 CARACTERIZAÇÃO DO AMBIENTE.....	38
3.3 ANÁLISE MORFOANATÔMICA.....	39
3.4 ANÁLISE EM MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA	42
3.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA	42
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	44
4.1 CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA.....	44
4.2 CARACTERES MORFOMÉTRICOS.....	46
4.2.1 Raiz e Rizoma	46
4.2.2 Folha	49
4.3 ANATOMIA.....	56
4.3.1 Raiz	56
4.3.2 Rizoma	70
4.3.3 Folha	75
4.3.3.1 Pecíolo	75
4.3.3.2 Limbo.....	79
5 CONCLUSÃO	86
REFERÊNCIAS	87
ANEXO	102

1 INTRODUÇÃO

Num país de proporções continentais, como é o caso do Brasil, são vastas as áreas alagadas e/ou passíveis de alagamento. A maioria das comunidades naturalmente inundadas encontra-se nas regiões tropicais, contudo, pouco se sabe sobre os mecanismos que possibilitam a sobrevivência das plantas nessas condições (PIMENTA *et al.*, 1996). O ambiente aquático é extremamente dinâmico, o que faz com que os vegetais devam apresentar grande adaptabilidade anatômica e/ou fisiológica (GROSSE & MEVI-SCHÜTZ, 1987). A variabilidade fenotípica, nesse sentido, tem sido reconhecida como um fator que permite às espécies suportarem a heterogeneidade ambiental (SULTAN, 1987).

A maior limitação para o crescimento de plantas em ambientes alagados é a redução na disponibilidade de oxigênio no solo (CALBO *et al.*, 1998), sendo que os órgãos submersos requerem oxigênio e não podem obtê-lo diretamente do seu ambiente. Em plantas emergentes, ou que não estão completamente submersas, uma possibilidade, portanto, é o fluxo interno de oxigênio criado pelas partes aéreas da planta (WILLIAMS & BARBER, 1961). Resultados da análise da falta de oxigênio, completa (anoxia) ou parcial (hipoxia), ser prejudicial à maioria dos vegetais superiores fizeram com que aumentasse o interesse em estudos relacionados às diferenças morfológicas, fisiológicas e anatômicas entre as espécies expostas a estas condições (MEDRI *et al.*, 2002).

BARRAT-SEGRETAIN (1996) acrescenta outro problema relacionado ao ambiente aquático, que consiste na velocidade de fluxo da água, a qual exerce força mecânica sobre a vegetação, podendo, inclusive, remover algumas macrófitas do substrato. Assim, outro fator limitante ao desenvolvimento dos vegetais é o movimento da água, sua velocidade e fluxo, que podem regular o crescimento e a distribuição de macrófitas aquáticas, principalmente as que apresentam hábito submerso (CHAMBERS *et al.*, 1991 *apud* RODRIGUES, 2006).

Respostas morfológicas adaptativas ao estresse de velocidade de fluxo da água podem induzir a variações características em uma determinada direção, que tendem a aumentar a funcionalidade do vegetal (SULTAN, 1987). As principais adaptações estão relacionadas à ancoragem da planta, diminuindo os riscos de desenraizamento e arrasto, sendo uma tendência à diminuição do tamanho do vegetal com o aumento da velocidade de fluxo (PUIJALON & BORNETTE, 2004).

Estratégias como a formação de aglomerados de plantas e o desenvolvimento de maior flexibilidade no caule também diminuem o efeito danoso da velocidade do fluxo de água (SAND-JENSEN & MEBUS, 1996).

Apesar da grande importância ecológica das plantas aquáticas, trabalhos abordando os estudos anatômicos dos órgãos vegetativos de hidrófitas brasileiras ainda são escassos (RODRIGUES 2006). BOVE *et al.* (2003) destacam que a bibliografia existente sobre o assunto não condiz com a grande diversidade brasileira. Um fator determinante para a escassa produção científica acerca deste tema é o recente início dos estudos (década de 60) (THOMAZ & BINI, 2003), demonstrando a diminuta importância atribuída, até recentemente, às áreas alagáveis e à diversidade ali existente.

Somente nos últimos anos as pesquisas relacionadas à anatomia de hidrófitas brasileiras vêm se intensificando (SCREMIN-DIAS, 1992; BONA, 1993; SCREMIN-DIAS & MAMEDE, 1994; SCREMIN-DIAS & ROCHA, 1994; BONA & ALQUINI, 1995a; BONA & ALQUINI, 1995b; BONA & MORRETES, 1997; POTT & POTT 1997; BONA 1999; SCREMIN-DIAS, 2000; BONA & MORRETES, 2003; RODRIGUES, 2006), o que é de fundamental importância para o entendimento das adaptações específicas em ambientes diversos, bem como para a conservação das espécies e do ambiente (RODRIGUES, 2006). Trabalhos relacionados a adaptações fenotípicas de plantas aquáticas expostas à correnteza ou à ondas, porém, ainda são raros (SIRJOLA, 1969; VOGEL, 1994; SAND-JENSEN & MEBUS, 1996; HE *et al.*, 1999; BOEGER & POULSON, 2003; FRITZ *et al.*, 2004; PUIJALON & BORNETTE, 2004).

O conhecimento da biologia e ecologia de macrófitas é de suma importância também para o manejo e recuperação dos ecossistemas aquáticos, principalmente no que se refere às características das espécies e à interação entre estas (BARRAT-SEGRETAIN, 1996).

A ausência de estudos morfoanatômicos de *Senecio juergensii* Mattf. (Asteraceae) e o desconhecimento de seu comportamento diante das variações ambientais, bem como o fato da espécie habitar tanto solos úmidos quanto alagados, além de rios, justificam o desenvolvimento deste trabalho.

Diante do exposto, o presente estudo objetiva analisar as variações morfoanatômicas da raiz, rizoma e folha de *Senecio juergensii*, durante o período de crescimento vegetativo e reprodutivo, bem como descrever as adaptações morfoanatômicas da espécie em ambiente lântico (lagoa) e lótico (rio).

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 FAMÍLIA ASTERACEAE

Senecio juergensii Mattf. é uma espécie pertencente à família Asteraceae, Divisão Magnoliophyta de CRONQUIST (1981) e TAHKAJAN (1969), classe Magnoliatae, subclasse Asteridae, ordem Asterales (APG II, 2003). *S. juergensii* é conhecida pelo nome popular de margaridinha do banhado (CABRERA, 1950).

A família Asteraceae é composta por ervas, anuais ou perenes, arbustos ou subarbustos, ou, menos frequentemente, árvores, e está amplamente distribuída entre as angiospermas. Asteraceae é a família botânica com o maior número de espécies entre as eudicotiledôneas, com mais de 23.000 espécies, divididas em 1.535 gêneros (AGUILERA *et al.*, 2004). Caracteriza-se por ter flores reduzidas, inflorescências tipicamente em capítulos, assentadas em um receptáculo comum cercado por brácteas involucrais, dispostas em uma ou mais séries. As flores individuais são andróginas ou unissexuais, possuindo ovário ínfero, bicarpelar, unilocular e uniovulado. Fruto do tipo aquênio. As folhas são geralmente alternas, raramente opostas ou verticiladas, e variam de simples a compostas pinadas ou palmadas; estípulas ausentes. Folhas sésseis ou pecioladas. O bordo do limbo pode ser inteiro, fendido ou lobado (CRONQUIST, 1981).

A ocupação de representantes dessa família em diferentes ambientes reflete na plasticidade fenotípica que, na maioria dos casos, se manifesta na estrutura interna dos órgãos vegetativos (CRONQUIST, 1981). Em função da variedade de hábitos, a família Asteraceae pode apresentar espécies com estruturas anatômicas bem diferenciadas, o que em alguns casos pode refletir a especialização ecológica (METCALFE & CHALK, 1950). O gênero *Senecio* é um dos maiores da família Asteraceae (FERREIRA *et al.*, 2001).

Ainda segundo PACIORNIK (1989), as Asteraceae têm sido submetidas, nas últimas décadas, a processos de investigações intensivas das relações filogenéticas e a quantidade e diversidade de produtos naturais que oferecem. Processos de investigação indicam este grupo vegetal como uma das mais promissoras fontes de princípios ativos com aplicações farmacológicas.

Em relação a Tribo *Senecioneae*, foi verificada a presença de alcalóides pirrolizidínicos, sesquiterpenos dos tipos eremofilano e furanoemorofilano. Quanto

ao gênero *Senecio*, por sua vez, foi relacionada a presença de flavonóides comuns (PACIORNIK, 1989).

Estruturas secretoras internas também são de ocorrência geral na família Asteraceae. A distribuição e a natureza dos tecidos e/ou estruturas secretoras podem variar não apenas de um organismo a outro, como também dentro de um mesmo organismo (METCALFE & CHALK, 1950; SALLEO, 1985; LUQUE *et al.*, 1997; MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002 e 2003; LUQUE & MENEZES, 2003; MEIRA & MARTINS, 2003; AGUILERA *et al.*, 2004; MACHADO *et al.*, 2004; MELO-DE-PINNA, 2004; VILHALVA & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006).

AGUILERA *et al.* (2004) descreveram a anatomia dos órgãos vegetativos de *Siegesbeckia orientalis* (Asteraceae) enfatizando a caracterização das estruturas secretoras e a natureza química dos produtos secretados, evidenciando que a espécie apresenta estruturas secretoras típicas da família Asteraceae e com potencial farmacológico.

LUQUE *et al.* (1999) trabalharam com anatomia foliar de 34 espécies do gênero *Lychnophora*. Analisaram a importância dos caracteres anatômicos e estruturais na definição e classificação entre seções da família Asteraceae, além de subsidiarem interpretações quanto às influências do ambiente rupestre. MELO-DE-PINNA (2004) enfatiza que a anatomia foliar de representantes de Asteraceae vem sendo utilizada por alguns autores na caracterização de tribos e alguns gêneros.

MELO-DE-PINNA (2004) relata a presença de hidatódios em duas espécies de *Richterago* (*R. polymorpha* e *R. riparia*) (Asteraceae), ocorrendo em solo encharcado ou em pedras imersas na lâmina d'água. A autora acredita que, pelo fato de terem sido observados indivíduos sem hidatódios nas duas espécies em solo seco, esta estrutura está relacionada ao controle interno de água.

Senecio é um gênero quase cosmopolita, incluindo próximo de 3000 espécies, sendo que no Brasil é representado por aproximadamente oitenta espécies, distribuídas, principalmente, na região sul do país. A taxonomia do gênero *Senecio* e dos gêneros relacionados é um dos mais complexos problemas na sistemática de Asteraceae. O gênero *Senecio* inclui um enorme número de espécies com muitas características florais e involucreis uniformes, mas com muitos hábitos vegetativos (CABRERA, 1950).

O gênero *Senecio* está distribuído por todo o mundo, com exceção do continente Antártico, de certas ilhas do Pacífico e da região Amazônica, sendo que a

maior concentração de espécies encontra-se nas regiões montanhosas da América, África e Ásia. No Brasil, o número de espécies do gênero *Senecio* está limitado à região extra-amazônica, com as maiores concentrações de espécies nas regiões montanhosas, como nas serras de Minas Gerais, na Serra da Mantiqueira, na serra do Paranapiacaba, na Serra Geral e na Serra do Mar (PAIVA, 2002).

CORDAZZO & SPANÓ (2002) investigaram a produção e germinação de sementes de *Senecio crassiflorus* oriundas de diferentes locais de dunas costeiras no sul do Brasil. HOLT & GOFFNER (1985) analisaram as alterações na estrutura e função de folhas de *Senecio vulgaris*, uma planta considerada daninha, em função de biótipos resistentes ou suscetíveis da espécie à herbicida. Sendo que, a nível anatômico, as diferenças qualitativas nas características das folhas entre os biótipos foram facilmente observadas, estas diferenças anatômicas nas folhas de *Senecio vulgaris* refletiram em fatores fisiológicos que, por sua vez afetaram a performance fotossintética.

2.1.1 *Senecio juergensii* Mattf.

Senecio juergensii Mattf. (Asteraceae) é uma espécie herbácea perene, emergente fixa (possuindo suas raízes e o rizoma parcialmente ou totalmente submersos), com folhas verticais acima da lâmina d'água, atingindo de um a um metro e meio de altura, aderida ao substrato em rios e terrenos alagados. As plantas de *S. juergensii* possuem o caule do tipo rizoma, do qual surgem o escapo floral e as folhas. (REITZ, 1975).

Seguindo a classificação adotada por BARRAT-SEGRETAIN (1996), *S. juergensii* é considerada uma macrófita helófito, pois as partes subterrâneas da planta estão permanentemente submersas, enquanto a folhagem é emergente. Já IRGANG & GASTAL (1996) classificam plantas com as mesmas características de *S. juergensii* como espécies emergentes enraizadas no substrato.

Para as plantas aquáticas a forma de vida é o seu hábito considerado em relação à superfície d'água, sendo que uma espécie pode apresentar mais de uma forma biológica, dependendo da condição do habitat quanto ao nível d'água e da idade quanto ao ciclo reprodutivo (POTT & POTT, 2000).

S. juergensii é uma erva característica e exclusiva dos banhados dos campos do planalto, onde apresenta vasta e expressiva dispersão. Espécie heliófita e

seletiva hidrófita, pode estar associada a *Senecio icoglossus*, formando densos agrupamentos. A espécie ocorre no Brasil nos estados de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (REITZ, 1975)

Assim como a família Asteraceae vem sendo intensamente pesquisada quanto à ocorrência de produtos com aplicação farmacológica (PACIORNIK, 1989), a espécie *Senecio juergensii* foi analisada quanto à presença de alcalóides pirrolizidínicos juntamente com outras quatro espécies do gênero *Senecio* (*S. brasiliensis*, *S. bonariensis*, *S. oleosus* e *S. conyzaefolius*). Foi observado em *S. juergensii* dois tipos de alcalóides pirrolizidínicos, quais sejam, sarracina, com abundância relativa de 65,2%; e juerguensina, com 44,8% de abundância relativa (PAIVA, 2002).

2.2 AMBIENTE AQUÁTICO E ESTRUTURA DAS PLANTAS

2.2.1 Plasticidade Fenotípica

O alagamento de um ecossistema pode ser permanente (pântanos e brejos) ou ter ciclo regulador diário (mangues) ou sazonal (planícies de inundação), e a vegetação pode ficar total ou parcialmente submersa. O regime de inundações e as condições ecológicas podem variar consideravelmente, não somente em relação à previsibilidade, duração, intensidade e frequência do evento, mas também devido a fatores como luminosidade, temperatura, pluviosidade e tipo de sedimento. Estes fatores influenciam na distribuição e ocorrência da vegetação (ERNST, 1990; ARMSTRONG *et al*, 1994). Assim, as macrófitas aquáticas estão sujeitas a uma variedade de condições adversas (GROSSE & MEVI-SCHÜTZ, 1987).

A vegetação aquática, desde as plantas enraizadas no substrato e ascendendo verticalmente entre a coluna de água, até as flutuantes livres abaixo da superfície d'água podem, inevitavelmente, enfrentar ambientes notavelmente contrastantes durante seu ciclo de vida (WELLS & PIGLIUCCI, 2000).

Segundo BRAENDLE & CRAWFORD (1999), as plantas silvestres alagadas sobrevivem ao alagamento como um resultado de processos adaptativos de longo tempo (respostas ecofisiológicas). As macrófitas aquáticas, de modo geral, apresentam grande plasticidade fisiológica, o que as tornam capazes de colonizar os

ambientes com as mais diversas características físicas e químicas (SCULTHORPE, 1967).

As plantas podem responder às variações ambientais em curto prazo, com mudanças fisiológicas, morfológicas e químicas e, em longo prazo, com mudanças genéticas (HLWATIKA & BHAT, 2002). A capacidade de determinadas espécies em responder fisiológica ou morfológicamente às variações ambientais é um fator determinante para sua sobrevivência, podendo estar associada a vantagens adaptativas (SCULTHORPE, 1967; WOOTEN, 1986).

Variações fenotípicas podem ser decorrentes tanto das propriedades genéticas da população, quanto da influência do ambiente na expressão de seus genótipos (FUZETO & LOMÔNACO, 2000). Assim sendo, o fenótipo é a interface da genética com os efeitos ambientais (SCHLICHTING, 2002).

A manifestação fenotípica provocada pela interação entre o ambiente e o genótipo é denominada plasticidade fenotípica (BRADSHAW, 1965). Plasticidade fenotípica significa, portanto, qualquer tipo de variação fenotípica induzida pelo ambiente, sem que mudanças genotípicas sejam necessárias (BRADSHAW, 1965) assim, espécies, e até mesmo populações, podem mostrar diferentes padrões de plasticidade individual e diferentes capacidades de resposta adaptativa ambiental. A plasticidade fenotípica pode ser expressa no crescimento em altura, na anatomia e morfologia das estruturas vegetativas e reprodutivas, na alocação absoluta e relativa de biomassa, na taxa fotossintética e na fenologia (SULTAN, 2003).

PRANCE (1980) define que a grande diferença de pH, nutrientes e matéria húmica influenciam no tipo de vegetação das áreas alagadas. SIRJOLA (1969) e SMITS *et al.* (1990), da mesma forma, sustentam a afirmação acima, evidenciando que as características morfológicas e/ou metabólicas das plantas aquáticas estão intimamente ligadas à composição química do sedimento e à velocidade de correnteza.

Os ambientes aquáticos apresentam grande heterogeneidade, principalmente relacionada ao nível de água, o que pode ter como consequência modificações nas plantas. Os órgãos vegetativos de macrófitas aquáticas têm várias adaptações que possibilitam a vida neste ambiente particular (BARRAT-SEGRETAIN, 1996).

A espécie emergente *Zizania texana* (Gramineae) responde ao aumento de velocidade de fluxo d'água diferentemente conforme o substrato. A biomassa da porção aérea foi significativamente maior com o substrato arenoso, além de ter

ocorrido interação significativa entre velocidade de fluxo e sedimento na alocação de biomassa na porção aérea (POWER, 1996).

FRITZ *et al.* (2004) observou, em *Justicia americana* (Acanthaceae), que o alagamento reduz a biomassa de macrófitas em ambiente lótico. De outro modo, a qualidade da luz vem sendo mostrada como um importante fator no controle do padrão de crescimento e zonação de macrófitas em riachos (FRITZ *et al.*, 2004).

Dados sobre espécies de *Polygonum* (Polygonaceae) confirmam o papel da plasticidade fenotípica como mecanismo gerador de variabilidade fenotípica e apontam sua importância nos processos adaptativos e evolutivos (SULTAN, 2003). A ligação entre a regulação gênica, mecanismos fisiológicos e a plasticidade morfológica ainda estão passando por exames minuciosos (SCHLICHTING, 2002).

2.2.2 Adaptações das Plantas às Condições de Hipoxia e Anoxia

Para suprir a baixa disponibilidade de oxigênio, as plantas geralmente respondem com a formação de raízes adventícias superficiais e também com o desenvolvimento de aerênquima (DREW, 1987; SMITS *et al.*, 1990; ARMSTRONG *et al.*, 1991; KOLB *et al.*, 1998; SCHUSSLER & LONGSTRETH, 2000). Aerênquima é o termo dado a tecidos vegetais que contém grandes espaços de ar, excedendo aqueles normalmente encontrados como espaços intercelulares (WILLIAMS & BARBER, 1961; EVANS, 2003). Um dos caracteres mais marcantes das hidrófitas é a presença de aerênquima (ARBER, 1920; WILLIAMS & BARBER, 1961; SCULTHORPE, 1967; FAHN, 1990).

ARMSTRONG *et al.* (1994) sugerem que uma única e grande raiz perde muito oxigênio e absorve pouco, ao passo que muitas raízes superficiais pequenas podem, relativamente, absorver mais e perder menos oxigênio para o meio. Essas raízes adventícias tendem a se concentrar nas camadas superiores do solo alagado, onde concentrações máximas de oxigênio podem ser esperadas (WILLIAMS & BARBER, 1961; SCULTHORPE, 1967).

Primórdios de raízes em muitas espécies de monocotiledôneas e eudicotiledôneas submetidas à submersão total ou parcial podem ser visualizados em poucos dias após o início do alagamento (JACKSON *et al.*, 1985a e BLOM *et al.*, 1994). Na espécie *Lepidium latifolium* (Brassicaceae), após sete dias de início do alagamento começaram a emergir as raízes adventícias (CHEN *et al.*, 2002).

KAWASE & WHITMOYER (1980) observaram que em girassóis ocorre o desenvolvimento normal de raízes adventícias em plantas mantidas por um período na água, porém o aerênquima só se desenvolve nas raízes quando mantida a condição de alagamento.

BLOM (1990) refere que a resposta de plantas terrestres que crescem em ambientes inundados é comparável à adaptação apresentada por plantas aquáticas. ARBER (1920) concorda, citando que é o habitat que vai induzir o aparecimento de aerênquima, sendo normalmente mais abundante em plantas aquáticas e reduzido no ambiente terrestre, neste caso, ele não é totalmente eliminado.

Evidências experimentais indicam a relação entre aerênquima e a habilidade de sobrevivência das raízes em ambientes deficientes em oxigênio (JACKSON *et al.*, 1985b). Porém, estudos relacionando os efeitos de fatores ambientais com a produção de aerênquima são principalmente concentrados em plantas cultivadas (SMIRNOFF & CRAWFORD, 1983).

O estabelecimento de um sistema lacunar contínuo, em muitas plantas aquáticas, facilita a difusão de oxigênio das folhas aéreas e flutuantes para o rizoma e órgãos submersos (GROSSE & MEVI-SCHUTZ, 1987; MATTHEWS & SEYMOUR, 2006), sendo este um fator importante para a sobrevivência em condições de anaerobiose (RAVEN, 1996).

O desenvolvimento de aerênquima em raízes otimiza a utilização do oxigênio disponível em duas principais direções: reduzindo a resistência ao transporte longitudinal de gases da porção aérea; e reduzindo a demanda de oxigênio por unidade de volume, devido ao menor número de células, aumentando o suplemento de oxigênio para o meristema apical da raiz (JACKSON *et al.*, 1985b; ARMSTRONG *et al.*, 1991; DREW *et al.*, 2000).

SMITS *et al.* (1990) observaram que a difusão de oxigênio no aerênquima tem diferenças marcantes entre as espécies, sendo que em *Littorella uniflora*, *Luronium natans* e *Isoetes lacustris* foi observado uma difusão média ao longo de toda a raiz, enquanto que em plantas de *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* e *Nymphoides peltata* a difusão ficou restrita ao ápice da raiz.

Algumas plantas exibem adaptações estruturais bastante óbvias, para a sobrevivência da espécie em ambientes adversos, outras adaptações, no entanto, são menos evidentes, como aquelas envolvendo a diversidade na estrutura da parede celular ou no formato celular (DICKSON, 2000). As diferenças anatômicas,

apesar de apresentar papel crucial na adaptação da espécie ao ambiente, não chegam a manifestar variações na morfologia externa.

A capacidade de difusão longitudinal de O₂ em raízes é determinada pelas características anatômicas, morfológicas e fisiológicas, tanto quanto pelas condições ambientais, como a temperatura e a demanda de O₂ na rizosfera. As características anatômicas que acentuam a difusão longitudinal de O₂ são: presença de grandes lacunas aerênquimáticas; formato das células corticais semelhantes a cubos; uma grande proporcionalidade da raiz sendo córtex; e uma barreira exterior ao aerênquima cortical, impedindo a perda de O₂ (ARMSTRONG *et al.*, 2000; COLMER, 2003).

Anatomicamente, esta barreira na porção externa do córtex pode ser constituída por diferentes tipos celulares: uma camada de fibras esclerenquimáticas de paredes com espessamente secundário; camadas de tecido com células bastante próximas, diminuindo o espaço intercelular e dificultando a passagem de gases; e deposição de suberização e/ou lignificação em camadas celulares externas. Esta barreira anatômica normalmente ocorre como forma de hipoderme e/ou exoderme (COLMER, 2003).

A endoderme também pode ter função na disponibilidade de oxigênio ao meristema apical da raiz. Quando exoderme e endoderme possuem lamelas suberizadas, estas podem prevenir a perda de oxigênio da raiz para o solo (ARMSTRONG *et al.*, 2000; ENSTONE & PETERSON, 2005). Um forte indício disto é a observação feita por ENSTONE & PETERSON (2005), que citam que as lacunas do aerênquima em *Zea mays* ocorrem tipicamente internas a células exodérmicas suberizadas e raramente ocorrem sob células exodérmicas não suberizadas.

A vantagem de uma barreira ao oxigênio em combinação com a formação de aerênquima é a conservação do oxigênio proveniente dos ramos. Parte deste oxigênio pode mover-se ao ápice da raiz e promover a continuidade do crescimento em um ambiente com déficit de oxigênio (COLMER, 2003).

Plantas aquáticas utilizam uma vasta gama de estratégias no combate ao perigo do alagamento, sendo os mecanismos de aeração extremamente importantes, não apenas para a adaptabilidade, mas também para a sobrevivência do vegetal (BRAENDLE & CRAWFORD, 1999).

BONA (1993), trabalhando com as espécies anfíbias *Alternanthera philoxeroides* e *A. aquatica*, pôde observar a presença de grandes espaços de

origem esquizógena nas raízes flutuantes, o que não foi observado em raízes desenvolvidas em ambiente terrestre.

A formação de aerênquima é referida por SCULTHORPE (1967), SMITS *et al.* (1990) e ARMSTRONG *et al.* (1991) como uma adaptação, um meio de assegurar o suprimento de O₂ para as células, em ambientes com pouco ou nenhum oxigênio. SCHUSSLER & LONGSTRETH (1996 e 2000) complementam que o aerênquima reduz o estresse do alagamento por permitir uma passagem interna para o oxigênio à zona da raiz, ajudando na respiração e oxidação de compostos tóxicos.

Uma dúvida natural é sobre a origem do oxigênio transportado pela planta até os órgãos submersos, a qual pode ser externa, sendo que o oxigênio entra no vegetal por difusão através do estômato; ou interna, oxigênio provindo da fotossíntese durante os períodos de luz (WILLIAMS & BARBER, 1961).

LAING (1940b) observou que a iluminação em plantas aquáticas conduz a uma mudança no gradiente de oxigênio e dióxido de carbono ao longo dos órgãos do vegetal, sugerindo que isso ocorra em função do oxigênio provido pela fotossíntese. Assim, o oxigênio produzido pela fotossíntese pode não ser liberado para a atmosfera, mas transportado ao rizoma e utilizado na respiração (ARBER, 1920; SCULTHORPE, 1967; BRAENDLE & CRAWFORD, 1987; GROSSE & MEVI-SCHÜTZ, 1987; JUSTIN & ARMSTRONG, 1987; FAHN, 1990).

O desenvolvimento de gradiente de pressão em espécies com o sistema lacunar fechado pode gerar um movimento rápido de moléculas de gás pelo canal (SORRELL, 1991). A dinâmica do transporte de CO₂ e O₂ no aerênquima sugere que o balanço entre os processos de fotossíntese e respiração tem efeito na troca de CO₂ e O₂ nos espaços intercelulares (LI & JONES, 1995). Diferenças de pressão são detectadas entre mudanças de luminosidade e escuridão. O tamanho destas diferenças varia com a proporção da planta iluminada e de sua atividade fotossintética (LAING, 1940b; SORRELL & DROMGOOLE, 1988; SORRELL, 1991), o que afeta diretamente a proporção do transporte de gases na planta.

A macrófita *Nelumbo nucifera* apresenta um sistema contínuo de fluxo de gases por entre suas câmaras que estão interconectadas. O oxigênio provindo das folhas emergentes e/ou flutuantes é direcionado pela passagem através dos pecíolos até câmaras no rizoma, grande parte deste fluxo de oxigênio segue pelos canais do rizoma, em direção oposta à direção de crescimento, seguindo os nós e entrenós mais velhos, enquanto uma parte é direcionada aos nós e entrenós em

crescimento (MATTHEWS & SEYMOUR, 2006). Tendo em vista que o sistema de lacunas pode ser contínuo e/ou isolado, a continuidade é aceita para muitas espécies (SCULTHORPE, 1967; SORRELL & DROMGOOLE, 1988).

2.2.3 Formação do Aerênquima

O desenvolvimento do aerênquima vem sendo intensamente estudado fisiologicamente (SAAB & SACHS, 1996), enquanto o que acontece em nível celular ainda é bastante desconhecido. Segundo as concepções clássicas, o aerênquima pode se originar basicamente de três formas: pela separação de células, que é o aerênquima esquizógeno; pela lise celular, que forma aerênquima lisígeno; ou, ainda, pela junção desses dois fenômenos, sendo denominado de aerênquima esquizolisígeno (RAVEN, 1996; DREW *et al.*, 2000; EVANS, 2003). Os espaços de origem lisígena são identificados pela presença de restos de camadas celulares no espaço de ar do tecido maduro, enquanto espaços esquizógenos não apresentam restos de células no tecido (SMIRNOFF & CRAWFORD, 1983). Os diferentes tipos de formação de aerênquima produzem o mesmo resultado final, que é o desenvolvimento de um tecido repleto com espaços de ar, apesar disso, a formação de aerênquima esquizógeno parece ser um processo mais ordenado (EVANS, 2003).

No aerênquima lisígeno ocorre a separação e o colapso das células (ARMSTRONG *et al.*, 1991). SEAGO JUNIOR *et al.* (2005) citam que as lacunas de origem lisígena podem apresentar, no mínimo, três padrões de organização distintas: radial, tangencial e em pacote.

No desenvolvimento de aerênquima lisígeno, células formadas durante o início de desenvolvimento morrem e são removidas, originando os espaços de ar (KAWASE & WHITMOYER, 1980). Em algumas instâncias é possível identificar as células que vão morrer para a formação do aerênquima lisígeno nos estádios iniciais de desenvolvimento do órgão (EVANS, 2003).

A forma como acontece a lise de células corticais em raízes sugere que a produção de aerênquima dependa de um controle genético de morte celular programada e não ocorra como o resultado de colapso celular não controlado (SMIRNOFF & CRAWFORD, 1983; HE *et al.*, 1996; JONES & DANGL, 1996; SAAB & SACHS, 1996; SCHUSSLER & LONGSTRETH, 1996; DREW, 1997). A morte

celular programada é considerada um importante mecanismo no desenvolvimento de tecidos vegetais (GREENBERG, 1996; JONES & DANGL, 1996). Esta morte celular programada é caracterizada pelas mudanças iniciais na organização nuclear das células e desagregação ordenada do conteúdo celular (SCHUSSLER & LONGSTRETH, 2000).

BALUSKA *et al.* (1993) observaram que conjuntos de microtúbulos corticais ordenados se tornavam desorganizados em certas células do córtex da raiz de *Zea mays*, induzindo a formação de aerênquima. Estas observações sugerem que a desagregação de microtúbulos corticais pode ser um evento inicial na lise celular.

SCHUSSLER & LONGSTRETH (2000) observaram que em *Sagittaria lancifolia* L. (Alismataceae) a formação de aerênquima lisígeno se inicia com mudanças na estrutura nuclear das células, com a condensação da cromatina, fragmentação e ruptura da membrana nuclear e modificações no vacúolo e no citoplasma. Segundo SCHUSSLER & LONGSTRETH (1996), a formação do aerênquima lisígeno em *Sagittaria lancifolia* tem início com o aparecimento de pequenos espaços esquizógenos entre as fileiras radiais de células, porém, não souberam explicar se isso é um precursor necessário à lise celular. KAWASE (1979) sugere que a plasmólise precedia a desintegração da parede celular, como um estágio inicial na formação de aerênquima lisígeno.

SAAB & SACHS (1996) e EVANS (2003) citam que a hipoxia é um dos iniciadores fisiológicos do aerênquima em espécies, afirmando induzir a formação de aerênquima do tipo lisígeno. No entanto, é importante ressaltar que as mudanças celulares relacionadas à formação de aerênquima não são meramente uma consequência direta da baixa disponibilidade de oxigênio, mas o resultado da iniciação de um ciclo de morte celular (GUNAWARDENA *et al.*, 2001).

JACKSON *et al.* (1985a) observaram que em arroz (*Oryza sativa*) o aerênquima forma-se rapidamente quando em ambiente bem aerado, como uma parte integral do desenvolvimento normal da raiz, não estando claro se a falta de aeração também promove sua formação. JACKSON & DREW (1984 *apud* JACKSON *et al.*, 1985a), porém, constataram que em milho, o aerênquima forma-se menos rapidamente e extensivamente quando em soluções bem aeradas, mas o processo é acelerado pela falta de aeração.

Já EVANS (2003) cita que baixas pressões parciais de oxigênio iniciam o desenvolvimento do aerênquima, porém, em condições de anoxia, o processo é

retardado e o tecido permanece intacto até que a morte por necrose ocorra. Isso acontece em função da necessidade de energia gerada a partir do oxigênio para o desenvolvimento do tecido aerenquimático, uma vez que, sem disponibilidade nenhuma de oxigênio as células meristemáticas morrem.

A sobrevivência de algumas células na estrutura do aerênquima lisígeno é claramente importante para a integridade estrutural das raízes e também para o transporte apoplástico e simplástico dos nutrientes (DREW & FOURCY, 1986 *apud* EVANS, 2003). ARMSTRONG & ARMSTRONG (1994) concluíram que essas células isoladas, ou fileiras radiais de células do aerênquima lisígeno maduro, são ainda metabolicamente ativas, pois desenvolveram cloroplastos quando iluminadas. As células corticais do aerênquima esquizógeno, da mesma forma, desenvolveram cloroplastos sob iluminação.

Um questionamento chave para o entendimento da formação de aerênquima lisígeno refere-se a dúvida quanto a condição que leva algumas células à morte, e não à outras adjacentes e/ou aparentemente idênticas. Uma possibilidade é que as células morram por necrose, que é uma forma não controlada de morte celular, que ocorre quando as células são expostas a variações das condições fisiológicas suficientes para superar seus mecanismos de tolerância. Outra possibilidade é a existência de um tipo de morte celular programada, semelhante ao que ocorre com células animais, na qual a desintegração das células é orientada geneticamente (DREW *et al.*, 2000; EVANS, 2003).

A comprovação da ocorrência de morte celular programada em vegetais é reforçada pela existência de diferenciações anatômicas nas células que vão sofrer lise. Por exemplo, em raízes de *Sagittaria lancifolia*, as células que sofrerão lise são maiores em diâmetro do que as células do córtex que permaneceram intactas (SGHUSSLER & LONGSTRETH, 1996).

KAWASE (1979) afirma o papel da enzima celulase no desenvolvimento do aerênquima, porém, cita que a celulase sozinha não é a causa da desintegração celular, uma vez que não são todas as células corticais que são afetadas uniformemente pela celulase. O autor acredita que uma das repostas à questão de quais células sofrerão lise está na competição entre células corticais vizinhas por água. Células corticais com paredes flexíveis submetidas a ação da celulase podem reagir em duas direções: algumas desidratam, sofrem plasmólise e morte celular;

enquanto as outras absorvem a água perdida pelas primeiras, hidratando-se e aumentando o turgor celular, desenvolvendo o aerênquima (KAWASE, 1979).

KAWASE (1979), KAWASE & WHITMOYER (1980), ARMSTRONG *et al.* (1991), SAAB & SACHS (1996), DREW *et al.* (2000) e COAN *et al.* (2002) sugerem que o etileno esteja envolvido no desenvolvimento do aerênquima lisígeno. As altas concentrações de etileno encontradas em plantas sob condições de alagamento desencadeiam um aumento da atividade de celulase, levando ao desenvolvimento do aerênquima, como um processo em cadeia. JACKSON *et al.* (1985b) comprovaram o papel do etileno na formação de aerênquima em raízes de *Zea mays*, assim como a necessidade de um suplemento mínimo de oxigênio para o desenvolvimento das lacunas de ar, pois, sob condições de anoxia, ocorre necrose celular sem o aumento dos espaços intercelulares. Portanto, o oxigênio é requerido tanto para a produção do etileno, como para a manutenção das células durante a formação das lacunas aeríferas.

BRAENDLE & CRAWFORD (1999) citam que em espécies aquáticas nativas emergentes, o etileno raramente tem ação considerável na formação de aerênquima. Nessas espécies a formação do aerênquima normalmente é fixada geneticamente. Porém, EVANS (2003) define que a indução à formação de aerênquima do tipo lisígeno é iniciada por estímulos internos e externos.

JACKSON *et al.* (1985a) observaram um leve retardo na formação de aerênquima quando dióxido de carbono foi aplicado nas raízes de arroz. Tais autores sugerem que isso ocorra devido a interferência do dióxido de carbono na ação do etileno, o qual pode, em determinados casos, agir como um antagonista competitivo da ação deste. Tendo em vista que, sob condições de alagamento, é comum o acúmulo tanto de dióxido de carbono quanto de etileno, a formação do aerênquima, bem como o tipo de aerênquima formado, é uma resposta, entre outras coisas, à interação de dióxido de carbono e etileno.

EVANS (2003) cita que também o cálcio tem um papel indireto na formação do aerênquima. DANTAS *et al.* (2001) observaram que a hipoxia induziu o aumento na atividade da enzima celulase e, conseqüentemente, o desenvolvimento de aerênquima lisígeno. Porém, os autores observaram que o fornecimento exógeno de cálcio reduziu em cerca de 40% a presença de espaços intercelulares. Assim, estes autores puderam concluir que o cálcio atua na manutenção da integridade da parede celular.

Recentemente, com a difusão da utilização da microscopia eletrônica, a lise de células na formação de aerênquima lisígeno está sendo revista. LONGSTRETH & BORKHSENIUS (2000) constataram que, apesar da aparente desintegração do conteúdo celular observada em estudos anteriores com a espécie *Sagittaria lancifolia* (SCHUSSLER & LONGSTRETH, 1996 e 2000), as células corticais do aerênquima lisígeno desta espécie e de outras duas espécies (*Thalia geniculata* e *Pontederia cordata*) continuavam vivas, com a presença de organelas intactas. O aerênquima, nestas espécies, parece se desenvolver em função do encolhimento das células corticais na dimensão perpendicular ao raio da raiz. O distanciamento das fileiras de células corticais também resulta no aumento das lacunas aeríferas (LONGSTRETH & BORKHSENIUS, 2000).

O processo de formação do aerênquima esquizógeno tem sido descrito em um número de espécies histologicamente. Porém grandes lacunas permanecem em relação ao conhecimento sobre a regulação de seu processo de desenvolvimento (ARMSTRONG *et al.*, 1991; EVANS, 2003). Em nível celular se conhece mais sobre o aerênquima lisígeno (EVANS, 2003).

Aerênquima esquizógeno ocorre quando os espaços intercelulares se formam durante o desenvolvimento, sem que haja morte celular, sendo formado pelo crescimento diferencial, com separação das células adjacentes na região da lamela média (EVANS, 2003). As enzimas envolvidas na formação deste tipo de aerênquima são enzimas de afrouxamento da parede celular, como a xiloglucano endotransglicosilase (XET) (SAAB & SACHS, 1996).

O processo de formação de aerênquima esquizógeno é, portanto, uma face do desenvolvimento do vegetal, normalmente envolvendo a formação de células corticais especializadas, que dividem e aumentam de tamanho diferencialmente, criando espaços de ar ordenados. Porém, a regulação do desenvolvimento de espaços esquizógenos não está completamente elucidada, principalmente com relação aos mecanismos de controle da separação das células (EVANS, 2003).

A natureza da composição da lamela média na formação de espaços de ar esquizógenos ainda não é inteiramente clara, mas parece envolver a produção de uma superfície hidrofóbica, ao invés de microfibrilas polissacarídeas (RAVEN, 1996).

Em oposição às definições e nomenclaturas citadas até o momento neste trabalho, as quais são utilizadas pela maioria dos autores, SEAGO JUNIOR *et al.* (2005) revisaram o assunto e adotam outra concepção com relação a formação do

aerênquima. Os autores acreditam que o aerênquima se forme, além de por esquizogenia e lisogenia, por divisão e expansão celular. O embasamento dos autores analisou o processo de formação do aerênquima em 85 espécies de 41 famílias e 21 ordens. SEAGO JUNIOR *et al.* (2005) caracterizaram o desenvolvimento e organização das lacunas do córtex. No desenvolvimento expansígeno ocorre a expansão de espaços intercelulares em lacunas, ou câmaras de ar, pela divisão e alargamento celular, sem a separação e colapso ou morte celular. A divisão desigual das células resulta em células maiores, denominadas de hexágonos semi-regulares, e células estreitas. Essa divisão desigual com células hexagonais origina um aerênquima denominado de aerênquima favo de mel ou expansígeno favo de mel. O aerênquima expansígeno pode ocorrer em angiospermas basais, em monocotiledôneas e eudicotiledôneas. Em alguns casos é difícil determinar a origem das lacunas de ar corticais, se pela expansão e divisão celular, ou pela separação celular. Pode ocorrer um misto de aerênquima expansígeno com o aerênquima esquizógeno, este aerênquima misto é encontrado em algumas espécies da família Fabaceae e está relacionado ao tipo de meristema apresentado pelas espécies desta família, meristema do tipo aberto (SEAGO JUNIOR *et al.*, 2005).

O formato celular interfere no desenvolvimento de espaços de ar. No córtex da raiz, células com formato hexagonal normalmente contêm espaços de ar de dimensões restritas, ou seja, sem o desenvolvimento de porosidade acentuada, os espaços individuais são triangulares (em secção transversal). É provável o desenvolvimento de aerênquima em tecidos com formato de células hexagonal, mas o aerênquima tende a ter uma extensão maior com células em formato cúbico (ARMSTRONG *et al.*, 1991).

Em função da fragilidade do tecido lacunar e do perigo de alagamento das cavidades em caso de injúria, algumas plantas, providas de aerênquima, desenvolvem camadas de células ao longo das lacunas, interrompendo o sistema lacunar. Essas divisórias, denominadas de diafragmas, protegem todo o sistema de aeração, impedindo a passagem da água e permitindo a passagem dos gases (ARBER, 1920; SCULTHORPE, 1967; RAVEN, 1996). Os diafragmas também dão maior resistência mecânica ao órgão, e, muitas vezes, as células braciiformes possuem paredes espessadas como em *Limnobiium laevigatum* (BONA & ALQUINI, 1995b).

SMITS *et al.* (1990) observaram que o aerênquima de *Luronium natans* era interrompido a intervalos regulares por estruturas tubulares que conectavam o estelo com o córtex. SCHUSSLER & LONGSTRETH (1996 e 2000) visualizaram em *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae) a existência de diafragma no pecíolo e na raiz. BONA & ALQUINI (1995a) constataram que alguns dos diafragmas em *Hydrocleis nymphoides* são vascularizados.

Na espécie aquática *Scirpus validus* e em folhas em outras espécies aquáticas, as células que formam os diafragmas têm origem das células mães identificadas no meristema intercalar em entrenós aéreos (EVANS, 2003).

De acordo com PETERSON (1992), a falta de diafragmas de células parenquimáticas é considerada um caráter primitivo; esses diafragmas parecem aumentar a resistência mecânica e impedir a passagem de água de uma lacuna para outra.

Com relação a filogenia do aerênquima, MOSER (1951 *apud.* SIFTON, 1957) observou a existência de cavidades nos corpos de frutificação de vários Discomycetos, em contraste com a ausência, reportada anteriormente para Basidiomycetos. Já em algas, são encontradas lacunas separadas por diafragmas compostos de hifas transversais. Quanto às câmaras de ar em Bryophytas existem controvérsias com relação a origem, se endógena ou exógena. As plantas vasculares apresentam maior progresso com relação ao estudo de aerênquima (SIFTON, 1957).

2.2.4 Morfologia das plantas aquáticas

Nas últimas décadas o estudo morfológico vem sofrendo mudanças fundamentais em termos conceituais, teóricos e filosóficos. Essas mudanças levam a questionamentos diferentes e podem redirecionar a pesquisa em morfologia, uma vez que a idéia de uma dinâmica constante é adotada (SATTLER & RUTISHAUSER, 1997).

Muitas espécies vegetais modificam sua morfologia caulinar e/ou foliar refletindo a disponibilidade de água. Respostas características ao alagamento incluem rápido alongamento do caule, para elevar os tecidos fotossintetizantes acima da lâmina d'água, e a produção de tecidos aerenquimáticos num esforço de

diminuir a resistência a difusão de O₂ (BLOM, 1990; BLOM & VOESENEK, 1996; BRAENDLE & CRAWFORD, 1999; WELLS & PIGLIUCCI, 2000).

A formação de aerênquima em resposta ao acúmulo de etileno em plantas submetidas ao alagamento ocasiona outras alterações morfológicas em vegetais, como, por exemplo, o alongamento dos pecíolos (VOESENEK *et al.*, 1990) e o aumento da espessura da base do caule (PIMENTA *et al.*, 1996). Isso ocorre em função do afrouxamento e distensão das células internas ao felogênio, proporcionando aumento em altura e espessura (VOESENEK *et al.*, 1990; PIMENTA *et al.*, 1996).

As raízes desenvolvidas em solos permanentemente alagados apresentam menor crescimento e biomassa (ARMSTRONG *et al.*, 1991). Essas raízes normalmente são mais curtas e de diâmetro maior (WILLIAMS & BARBER, 1961; JACKSON *et al.*, 1985b).

Em plantas emergentes, SCULTHORPE (1967) cita que durante o início do desenvolvimento, quando as folhas estão submersas, a pouca disponibilidade de oxigênio estimula o alongamento da folhagem até o momento em que esta consiga ultrapassar a lâmina d'água. A velocidade de fluxo d'água também é um fator que afeta o crescimento, principalmente enquanto o ápice caulinar estiver submerso (FRITZ *et al.*, 2004).

Adaptações morfológicas e anatômicas, resultantes do estresse de inundação, podem estar relacionadas a aspectos fisiológicos, como o balanço hormonal (ARRUDA & CALBO, 2004), sendo que o ácido abscísico e a citocinina podem funcionar como mensageiros na planta sob estresse, regulando a abertura estomática (OLIVELLA *et al.*, 2000).

Segundo RIDGE (1987), a intensidade do alongamento dos caules, pecíolos e escapos florais varia de espécie para espécie, dependendo do grau de adaptação das mesmas, bem como da idade da planta. Em *Bacopa* sp, BONA (1999) pode observar diferenças significativas com relação ao comprimento dos entrenós entre plantas terrestres e aquáticas, e entre o caule emerso e submerso.

Em quatro espécies do gênero *Ranunculus* ocorreu o alongamento do pecíolo de plantas jovens e adultas em condições de alagamento, sendo que esse alongamento teve proporções distintas entre as espécies (HE *et al.*, 1999). Durante os períodos de cheia, os indivíduos de *Echinodorus paniculatus* emitem longos pecíolos, o que projeta suas folhas acima da lâmina d'água (SCREMIN-DIAS, 2000).

Estudos com *Ludwigia sedoides*, coletada em solo seco e solos alagados, mostraram que a menor disponibilidade hídrica afeta a área foliar; o tamanho dos pecíolos e entrenós; tamanho, densidade e distribuição dos tricomas e estômatos (SCREMIN-DIAS, 1992). RESENDE (1996) observou em *Neptunia plena* alterações no comprimento do pulvínulo, no tamanho dos folíolos e estípulas, diferenças no tamanho e distribuição dos estômatos.

PUIJALON & BORNETTE (2004), trabalhando com duas espécies aquáticas perenes que ocorrem ao longo de um mesmo gradiente de aumento de velocidade de fluxo, puderam observar que, em *Berula erecta* (Apiaceae), houve uma diminuição da altura, comprimento da raiz, área foliar total e individual e massa com o aumento da velocidade de fluxo; já em *Mentha aquatica* (Lamiaceae) ocorreu um aumento significativo da altura, comprimento da raiz, número de folhas, área foliar total, massa seco da folha e raiz, e diminuiu a área foliar individual com o aumento da velocidade.

Em plantas submersas a redução do tamanho é uma resposta consistente à estimulação mecânica por fluxo de água, e tem sido previamente descrita para plantas vasculares (SAND-JENSEN & MEBUS, 1996; BOEGER & POULSON, 2003; PUIJALON & BORNETTE, 2004).

As plantas são flexíveis e interagem com o fluxo d'água. O padrão dos ramos, o comprimento e a dureza das folhas/ramos podem influenciar a efetiva área de superfície exposta perpendicularmente ao fluxo e, deste modo, a concreta pressão de arrasto (SAND-JENSEN & MEBUS, 1996).

SCHUTTEN & DAVY (2000) citam que a força hidráulica exercida sobre as macrófitas, induzida pela correnteza d'água, pode ser explicada satisfatoriamente em relação a três fatores: tamanho da parte aérea, velocidade de correnteza e o fator espécie-específico. Deste modo, as macrófitas emergentes estão menos condicionadas ao primeiro fator.

Tem-se conhecimento de que macrófitas influenciam os sistemas lóticos em diferentes direções, sendo que reduzem a velocidade de correnteza e, deste modo, aumentam a sedimentação, além de prover substrato para a microflora epifítica (GILLER & MALMQUIST, 1998).

SAND-JENSEN & MEBUS (1996) observaram que a maior velocidade de fluxo sobre o dossel do vegetal corresponde a menor concentração de biomassa vegetal e superfície de área foliar. Os autores comprovaram também que diferenças

morfológicas entre as espécies atuam de forma diferente na diminuição da velocidade de fluxo d'água (SAND-JENSEN & MEBUS, 1996).

A altura da lâmina d'água também afeta a alocação de biomassa em macrófitas emergentes. O padrão de alocação em relação a profundidade é diretamente relacionado a limitação de luz. A limitação de luz, por sua vez, é comum em riachos, devido ao sombreamento ocasionado pela mata ciliar. Desse modo, as plantas evitam a correnteza se restringindo às margens dos riachos e córregos, intensificando o sombreamento sobre elas. Em *Justicia americana*, o sombreamento pela mata ciliar foi inversamente correlacionado com a alocação de biomassa total (FRITZ *et al.*, 2004). Riachos com tamanho reduzido, principalmente com pouca distância entre as margens, são frequentemente muito sombreados, afetando o desenvolvimento de macrófitas (GILLER & MALMQUIST, 1998).

Além da redução do tamanho e o formato do vegetal, a área de atrito com a água também é citada como uma alteração em espécies expostas ao aumento da velocidade do fluxo de água, assim como a disposição do vegetal em relação ao fluxo d'água, se vertical ou horizontal (SAND-JENSEN & MEBUS, 1996; SCHUTTEN & DAVY, 2000). A forma do vegetal torna-se uma função imediata da velocidade de fluxo e da escala de arrasto sofrida com a velocidade, ocorre, assim, uma “reconfiguração” de estruturas biológicas expostas a velocidades de fluxo variáveis (VOGEL, 1994).

VOGEL (1994) observou que espécies de algas que se encontram em local protegido do fluxo de água normalmente apresentam lâminas mais largas e irregulares. Estas, quando expostas ao aumento da correnteza, sofrem maior arrasto em comparação às algas consideradas alongadas, que possuem formato mais compacto com o aumento da velocidade de fluxo. O autor cita, ainda, o fato das algas normalmente não serem consideradas como organismos especialmente sofisticados, apesar disso, a magnitude das diferenças intra-específicas em resposta a condição de movimento a qual estão expostas parece ser substancialmente maior do que aquelas encontradas em plantas terrestres vasculares. Nesse sentido, plantas terrestres vasculares também estão expostas às condições de estresse de movimento, mesmo em ambiente terrestre (VOGEL, 1994).

Outro diferencial entre espécies expostas à maior ou menor velocidade de fluxo de água é seu investimento em biomassa aérea ou estruturas de ancoragem. Espécies presentes em locais abrigados da velocidade de fluxo crescem cerca de

cinco vezes mais e tem aproximadamente cinco vezes maior biomassa, porém, a ancoragem é 40% menor. Plantas expostas a áreas de correnteza investem 47% de sua massa seca em ancoragem, enquanto os vegetais protegidos investem aproximadamente 11%. O investimento em estruturas que gerem um alicerce à vegetação melhora a ancoragem e diminui o arrasto das plantas, ocasionado pela velocidade d'água (VOGEL, 1994).

SIRJOLA (1969) observou que espécies com maior tolerância à correnteza apresentam rápido crescimento, maior desenvolvimento do sistema subterrâneo, habilidade de desenvolver raízes adventícias de seus nós e maior flexibilidade dos caules.

2.2.5 Rizomas

Segundo SCULTHORPE (1967), a estrutura do rizoma pode variar consideravelmente, podendo ser lenhoso, esponjoso ou firme, muito espesso ou delgado, altamente ramificado e rastejante, ou, muitas vezes, curto. O rizoma de *Echinodorus tenellus* sofre espessamento pouco acentuado, enquanto em *E. paniculatus* este órgão possui um espessamento considerável. O espessamento do rizoma nessas espécies ocorre em função do meristema de espessamento primário, típico de monocotiledôneas, localizado na região pericíclica (SCREMIN-DIAS, 2000).

Apesar da variação da estrutura, a principal função, de ser perene, é evidente em todos os tipos de rizoma. Essa variação estrutural dos rizomas em espécies aquáticas também é estendida para a quantidade de lacunas aeríferas, as quais diferem consideravelmente entre as espécies, e sua proporção pode estar relacionada ao tamanho e formato do rizoma (SCULTHORPE, 1967).

Em *Echinodorus tenellus* e *E. paniculatus*, espécies anfíbias, o parênquima cortical apresenta aspecto aerenquimatoso, sendo interrompido por pequenos diafragmas de células brachiformes na segunda espécie (SCREMIN-DIAS, 2000).

Em rizomas submersos, a prevenção ao alagamento de todo sistema de aeração, no caso de alguma injúria local, é de vital importância. Com os canais internos cheios de água a aeração é afetada, o que, conseqüentemente, afeta o suplemento de oxigênio às células. Assim, a proteção contra o alagamento de rizomas é garantida pela segmentação funcional do sistema de aeração, representado pelos diafragmas nodais (SOUKUP *et al.*, 2000).

SOUKUP *et al.* (2000) observaram, em *Phragmites australis*, a existência de diafragmas compostos por três camadas de tecido: esclerênquima com tecido vascular; uma fina camada de parênquima; e outra camada de parênquima, essa mais espessa. Os autores observaram que o parênquima de espessura menor constitui uma camada hidrofílica, que atua como uma barreira temporária ao avanço da água, sendo que no decorrer das semanas subseqüentes ocorre a formação de calos que impermeabilizam as porções intactas do rizoma (SOUKUP *et al.*, 2000).

Echinodorus tenellus e *E. paniculatus* podem ter seus córtexs parcial ou totalmente destruídos durante o período de seca, restando somente a endoderme, de paredes altamente espessadas e lignificadas, como estrato protetor do cilindro vascular. Este consumo do córtex rizomático normalmente ocorre sob condições ambientais desfavoráveis, enquanto a planta necessita de suplemento de carboidratos (SCREMIN-DIAS, 2000). SCULTHORPE (1967) também faz referência ao rizoma enquanto órgão de reserva e da utilização desta reserva, em períodos desfavoráveis, para a sobrevivência do vegetal, sendo que sob condições normais ocorre o acúmulo de carboidratos, os quais são oriundos da fotossíntese.

SCULTHORPE (1967) cita que rizomas de espécies submersas normalmente são fortalecidos com porções de fibras esclerenquimáticas percorrendo longitudinalmente o córtex interno ou externo.

Em plantas adultas de *Echinodorus paniculatus* ocorre uma intensa lignificação dos tecidos constituintes do cilindro central do rizoma, resultando em um sistema subterrâneo altamente resistente (SCREMIN-DIAS, 2000).

Rizomas superficiais, como aqueles de *Nuphar lutea* e *Menyanthes trifoliata*, podem obter suplemento de oxigênio pela fotossíntese, a qual ocorre nas células superficiais da porção superior que podem ser clorofiladas. Porém, esse suplemento de oxigênio é reduzido em função da penetração de luz a ser afetada pelo denso dossel de folhas flutuantes e emergentes (SCULTHORPE, 1967).

2.2.6 Folhas

As folhas e ramos aéreos de hidrófitas emergentes apresentam muita similaridade, tanto morfológica quanto anatômica, à folhagem dos vegetais terrestres, principalmente no que diz respeito às características estruturais

relacionadas com problemas fisiológicos e mecânicos da existência aérea (SCULTHORPE, 1967).

Embora os órgãos emergentes não apresentem grandes diferenças dos ramos de espécies terrestres, aqueles exibem adaptações locais ao ambiente aquático (SCULTHORPE, 1967). Folhas de hidrófitas, tanto emergentes quanto submersas, variam consideravelmente em resposta às mudanças no habitat (DICKSON, 2000).

As variações na estrutura vegetal, que são normalmente afetadas pelos fatores ambientais, são particularmente bem expressadas na morfologia e anatomia da folha. A folha vem sendo considerada o órgão de maior variabilidade anatômica da planta, e adaptações foliares são historicamente utilizadas como indicadores das condições ambientais (DICKSON, 2000). Os primórdios foliares respondem, no mínimo parcialmente, às condições ambientais às quais estão expostos, dentro, é claro, do alcance da sua plasticidade (WOOTEN, 1986).

Uma única folha ou galho enfrenta dois ambientes bem distintos durante o seu desenvolvimento: a água e o ar (KAUL, 1973). O principal problema fisiológico enfrentado pelas folhas que surgem de rizomas no substrato é o risco da deficiência de oxigênio até o crescimento acima da lâmina de água. A folhagem jovem é, necessariamente, submersa durante seu desenvolvimento inicial, sendo que esta pode ser capaz de respiração anaeróbica por um período de tempo. Uma vez a folhagem estando emersa, o intercâmbio de gases entre a atmosfera e os tecidos internos começa, e o oxigênio requerido para a respiração estará rapidamente disponível (SCULTHORPE, 1967).

Uma característica muito comum em plantas aquáticas é um mesmo indivíduo apresentar diferentes formas foliares, de acordo com a localização da folha: submersa, flutuante e/ou emergente. Essa resposta do vegetal às condições ambientais é conhecida como heterofilia foliar e é considerada como uma forma de plasticidade fenotípica adaptativa. Essas diferenças entre folhas submersas e emergentes se estendem a vários aspectos anatômicos, como a densidade estomática, espessura da cutícula, presença de cloroplastos na epiderme e organização do mesofilo (SCULTHORPE, 1967; DICKSON, 2000; WELLS & PIGLIUCCI, 2000). Um exemplo disto pode ser o parênquima clorofiliano no mesofilo de *Echinodorus tenellus* e *E. paniculatus*, o qual varia de aspecto entre as folhas submersas e emergentes (SCREMIN-DIAS, 2000).

Respostas das folhas a vários níveis diferentes de água indicam diferenças genéticas entre as espécies de *Sagittaria* estudadas por WOOTEN (1986). O autor cita que o limite da plasticidade fenotípica da morfologia foliar pode ser um fator determinante para a habilidade das plantas sobreviverem em habitats particulares.

Apesar da tendência inicial de descrever as folhas com relação a sua posição na coluna de água, a associação entre forma foliar e submersão é menos direta do que se acredita. Em adição à submersão, estas espécies exibem plasticidade em resposta ao comprimento do dia, quantidade de luz, temperatura, umidade relativa ou combinações destes fatores (WELLS & PIGLIUCCI, 2000).

A heterofilia é também mediada pelo efeito de dias longos nos ramos aéreos. No entanto, a submersão anula esse efeito, possivelmente por afetar a demanda de luminosidade. Algumas espécies exibem heterofilia em resposta ao balanço entre os comprimentos de luz vermelho e vermelho-extremo, assim como o balanço hormonal pode influenciar a morfologia foliar (WELLS & PIGLIUCCI, 2000).

Diferenças na altura da lâmina d'água envolvem muitos fatores como qualidade e quantidade de luz, temperatura e troca de gases (SCULTHORPE, 1967; WOOTEN, 1986; FRITZ *et al.*, 2004). Assim, a submersão de macrófitas emergentes é, comumente, um efeito gerador de estresse (SCULTHORPE, 1967; FRITZ *et al.*, 2004). A extensão das diferenças morfológicas induzidas pela submersão varia consideravelmente, sendo que em algumas espécies as formas emergentes e aquáticas diferem apenas no grau de lignificação, enquanto em outras os espécimes são tão distintos que podem ser confundidos e enquadrados em outros táxons (SCULTHORPE, 1967).

Uma resposta à flutuação no nível de água é a aparente associação entre a morfologia foliar e a submersão. As folhas de formas submersas são, frequentemente, mais alongadas, finas e muito filamentosas, enquanto aquelas produzidas por um ápice caulinar emergente são espessas, exibindo redução da área de superfície relativa ao seu volume (SCULTHORPE, 1967; WELLS & PIGLIUCCI, 2000). SCREMIN-DIAS (2000) observou que a morfologia de *Echinodorus tenellus* foi fortemente influenciada pelo ambiente, onde as folhas apresentaram formato linear quando submersas, e lanceoladas quando a planta se estabeleceu em solo livre de inundação.

COOLING *et al.* (2001) observaram a diferenciação entre o alongamento do pecíolo em plantas de *Villarsia reniformis* em relação ao aumento da profundidade

da lâmina d'água. Nas folhas jovens que foram completamente submersas, deixando suas lâminas embaixo da água, ocorreu a maior taxa de alongamento do pecíolo ao dia: 10,4 cm. Folhas mais velhas não apresentaram capacidade de alongamento do pecíolo e morreram quando submersas. Com a diminuição do nível de água foram produzidas novas folhas com pecíolos menores, que coincidiram com a altura do nível d'água.

HOSTRUP & WIEGLEB (1991) observaram que na espécie *Littorella uniflora*, após a emergência, as folhas submersas morrem em um curto espaço de tempo e novas folhas aéreas são formadas em poucos dias, já as folhas aéreas podem sobreviver ao alagamento por um longo período de tempo.

Hipóteses que atribuem um propósito adaptativo para a heterofilia na base de cada característica presumem uma forte correlação entre morfologia e anatomia a nível ultraestrutural e fisiológico de organização (WELLS & PIGLIUCCI, 1996).

LAING (1940a) observou que em folhas de *Nuphar advenum* existem evidências de que a respiração aeróbica e anaeróbica ocorre simultaneamente enquanto as concentrações de oxigênio forem baixas. Nos pecíolos, o decréscimo do percentual de respiração não mostrou nenhuma relação com a concentração de oxigênio.

Em função do fluxo de gases ocorrente em espécies emergentes, uma grande proporção do mesofilo em muitas folhas destas espécies é ocupada por lacunas, as quais podem aumentar de tamanho durante o desenvolvimento (SCULTHORPE, 1967).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 COLETA

As coletas foram realizadas em ambientes lêntico e lótico nos municípios de General Carneiro e Palmas, ambos no estado do Paraná: ambiente lêntico (Banhado Curicaca) (FIGURA 01), situado a 26°23'33,8" sul, 51°23'45" oeste e altitude de 1090 m, na Fazenda Santa Cândida, no município de General Carneiro; e ambiente lótico (Rio Neno) (FIGURA 02), situado a 26°21'06,2" sul, 51°56'31,2" oeste e altitude de 1118 m, na fazenda Lageado Grande, município de Palmas.

Foram feitas duas coletas, uma no mês de março/2006, enquanto a planta se encontrava em fase vegetativa (FIGURAS 03 e 04), e outra no mês de setembro/2006, estando a planta na fase reprodutiva (FIGURAS 05 e 06). Foram coletadas amostras de sete indivíduos, em cada ambiente e em cada coleta.

Para análise morfológica foram coletadas duas folhas completamente desenvolvidas de cada indivíduo. Para análise anatômica, por sua vez, foram coletadas amostras de raiz (do ápice até a base), de rizoma e de folhas (terço mediano do pecíolo, do bordo, da região internervural e nervura central do limbo). O material foi imediatamente fixado, parte em solução F.A.A. 50 (na proporção de 1:1:18) (JOHANSEN, 1940) e outra parte em Glutaraldeído 1% e Formaldeído 4% em tampão fosfato (MCDOWELL & TRUMP, 1976). Após a fixação, o material foi armazenado em álcool 70%.

3.2 CARACTERIZAÇÃO DO AMBIENTE

Nos pontos de coleta foram mensurados o pH, a temperatura, o nível de oxigênio (em % e mg/L), a eletricidade, a condutividade, os sais totais dissolvidos na água com o analisador multiparâmetro Consort C535 (TABELA 01) e a velocidade da água relacionada a profundidade, no caso do ambiente lótico, com o equipamento Flow Probe FP 101 (TABELA 02). Amostras de solo foram coletadas, desidratadas e enviadas ao Laboratório de Análise de Solos da UFPR, para análise de rotina, granulométrica e de macronutrientes (TABELA 03).

TABELA 01 – MENSURAÇÕES DO pH, TEMPERATURA, NÍVEL DE OXIGÊNIO (EM % E MG/L), ELETRICIDADE, CONDUTIVIDADE E SAIS TOTAIS DISSOLVIDOS EM AMBIENTE LÊNITICO E LÓTICO

	pH	T (°C)	O ₂ (%)	O ₂ (mg/L)	E (mv)	C (μS)	STD (mg/L)
Ambiente Léntico	6,8	20,3	Δ 100-90	8,5	-5	172	84
Ambiente Lótico	7,2	16,0	95,5	9,25	+14	23,3	12,5

TABELA 02 – VELOCIDADE DA ÁGUA NO AMBIENTE LÓTICO DE ACORDO COM A PROFUNDIDADE

Velocidade (cm/s)	Profundidade (cm)
27,71	11
22,27	12
20,72	13
27,61	14
29,59	14
15,53	17
46,61	19

TABELA 03 – ANÁLISE DE ROTINA E GRANULOMETRIA DO SOLO DO AMBIENTE LÊNITICO E LÓTICO.

	Ambiente Léntico	Ambiente Lótico
pH (CaCl ₂)	5,60	4,60
pH (SMP)	6,10	5,00
Al ⁺³ (cmol./dm ³)	0,00	0,70
H ⁺ +Al ⁺³ (cmol./dm ³)	4,60	12,10
Ca ⁺² (cmol./dm ³)	3,70	2,70
Mg ⁺² (cmol./dm ³)	1,80	0,90
K ⁺ (cmol./dm ³)	0,94	0,61
SB (cmol./dm ³)	6,44	4,21
T (cmol./dm ³)	11,04	16,31
P (mg/dm ³)	3,60	12,90
S (mg/dm ³)	-	-
C (g/dm ³)	79,0	50,4
V (%)	58	26
M (%)	0	14
Ca/Mg	2,1	3,0
Areia Grossa (g/Kg)	4,0	74,5
Areia Fina (g/Kg)	2,0	61,0
Silte (g/Kg)	594,0	339,5
Argila (g/Kg)	400,0	525,0
Nitrogênio	12,2	7,3

Nota: pH – potencial de hidrogênio; Al⁺³ – alumínio trocável; H⁺+Al⁺³ – acidez potencial; Ca⁺² – cálcio; Mg⁺² – magnésio; K⁺ - potássio; SB – soma de bases; T – soma de bases mais a acidez potencial; P – fósforo; S – enxofre disponível; C – carbono; V – saturação por bases; M – acidez ativa; Ca/Mg – relação entre cálcio e magnésio.

3.3 ANÁLISE MORFOANATÔMICA

Para as mensurações morfológicas foram coletadas duas folhas completamente desenvolvidas, as quais foram prensadas e desidratadas em estufa a 60°C, por aproximadamente 48 horas. Na folha, foram feitas as seguintes

mensurações: comprimento do limbo (CL), largura do limbo (LL), área foliar (AF), massa seca foliar (MS) e diâmetro do pecíolo (DP). A relação entre comprimento e largura do limbo foliar foi dada pela razão entre os dois elementos (CL/LL). A partir da área e da massa seca foliar foi calculada a Área Específica Foliar (AEF), de acordo com a fórmula proposta por WITKOWSKI e LAMONT (1991). A densidade foliar (DF) foi calculada a partir da massa seca, da área foliar e da espessura do limbo, onde: $(PS \text{ (g)}/AF \text{ (mm}^2)) \cdot (1/EL \text{ (mm)})$ (WITKOWSKI & LAMONT, 1991).

Para as medidas de comprimento e largura foi utilizada régua milimetrada. A área foliar foi calculada através de imagem digitalizada em scanner de mesa e analisada através do programa Sigma Scan Pro (Version 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA). A massa seca foi obtida em balança analítica de precisão.

Foram feitas as seguintes mensurações anatômicas: diâmetro da raiz (DR); área lacunar da raiz (ALR); área lacunar do rizoma (ALRiz); área lacunar do pecíolo (ALP); espessura do limbo (EL), da epiderme da face adaxial (EEAd), da epiderme da face abaxial (EEAb), do parênquima paliçádico (EPP), e do parênquima esponjoso (EPE); área lacunar do limbo (ALL) e índice estomático das faces abaxial e adaxial (IEAb. e IEAd.). Foi calculada a proporcionalidade da espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso pela razão entre os dois (EPP/EPE).

A espessura do limbo e demais tecidos foliares, diâmetro da raiz e as áreas lacunares foram mensuradas a partir de cortes transversais em lâminas histológicas, sendo as mensurações referentes a folha e rizoma feitas a partir de lâminas semi-permanentes, e as mensurações referentes a raiz feitas em lâminas permanentes. A espessura do limbo e demais tecidos foliares, assim como o diâmetro da raiz, foram mensurados em microscópio com ocular micrometrada.

As áreas lacunares foram calculadas a partir de desenhos do tecido em microscópio fotônico com câmara clara acoplada. Esses desenhos foram digitalizados e a área lacunar foi estimada através do programa Sigma Scan Pro (Version 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA). Foram mensuradas três amostragens por segmento de cada indivíduo.

O índice estomático foi mensurado através da razão entre o número de estômatos e o número de células epidérmicas, dividida pelo coeficiente de correção. A contagem de estômatos e de células epidérmicas foi feita em uma área de 0,16 mm², utilizando projeção de imagem em câmara clara. Foi feita amostragem de três segmentos de cada indivíduo em cada face. Para este fim foram confeccionadas

lâminas semipermanentes com secções paradérmicas de ambas as faces da epiderme foliar.

Para análise anatômica, foram montadas lâminas semipermanentes e/ou permanentes. As lâminas semipermanentes foram confeccionadas segundo técnicas convencionais de corte a mão livre e montagem em gelatina glicerizada (BERLYN & MIKSCHE, 1976), ou através da inclusão em polietileno com amostras provenientes dos dois estádios de desenvolvimento e ambientes. Amostras de rizoma, do pecíolo e do limbo (bordo, região internervuras e nervura central) foram incluídas em Polietienoglicol 1500. O material foi colocado em solução de polietileno e álcool 70% (proporção 1/1), em um recipiente com tampa, na estufa. Permaneceu por aproximadamente 24 horas com o recipiente tampado. Após esse período, foi retirada a tampa para evaporação do álcool e acrescentado polietileno puro, permanecendo por aproximadamente 48 horas. Polietileno derretido foi colocado em moldes de papel para inclusão do material vegetal. Os blocos foram mantidos em geladeira para solidificação. Depois de polimerizados, foram montados sobre pedaços de madeira e seccionados transversalmente em micrótomo de rotação, com espessura entre 15 a 30 µm.

Os cortes provenientes do material incluído em polietileno foram corados com fucsina básica e azul de astra e utilizados para testes microquímicos. Foram realizados testes microquímicos com Lugol (JOHANSEN, 1940) para detecção de amido; Sudan III (SASS, 1951) para detectar compostos lipídicos; Cloreto férrico (JOHANSEN, 1940) para detectar compostos fenólicos e Floroglucina ácida (SASS, 1951) para detecção de lignina.

As amostras para confecção de lâminas permanentes foram desidratadas em série alcoólica ascendente e incluídas em hidroxietilmetacrilato (historresina – Leica ®), seguindo-se as recomendações do fabricante. Essas foram seccionadas em micrótomo de rotação, sendo coradas com azul de toluidina (O'BRIEN *et al.*, 1965) ou dupla coloração com azul de toluidina 0,12% em bórax 5% e fucsina básica (JUNQUEIRA, 1990 *apud* KRAUS & ARDUIN, 1997) e montadas em resina sintética (Permout ®). Foram realizadas secções transversais do limbo e pecíolo foliar, do rizoma e da raiz, e secções longitudinais da raiz, na região do ápice e a 1 cm do ápice.

Para a análise da superfície da epiderme e contagem de estômatos foram realizados cortes paradérmicos em ambas as faces da folha. Esses cortes foram

feitos a mão livre, com o auxílio de lâmina de aço. As amostras foram coradas com safranina e/ou fucsina básica, montadas em gelatina glicerinada e vedadas com esmalte de unha incolor.

Para análise dos elementos vasculares do rizoma e da raiz foi feita a dissociação de fragmentos destes órgãos. A dissociação foi feita com Solução de Franklin (FRANKLIN, 1945 modificado por KRAUS & ARDUIN, 1997) em frascos fechados, mantidos em estufa a 60°C por aproximadamente 72 horas. Após a dissociação, o material foi lavado com água destilada, desidratado em série alcoólica ascendente, corado com safranina (álcool/xilol 1:1), desidratado em xilol e montado em lâminas permanentes com resina sintética (Permount®).

As análises microscópicas e os registros fotográficos foram realizados em microscópio fotônico Axielab ou estereoscópio da marca ZEISS com câmara digital (Sony ®) acoplada.

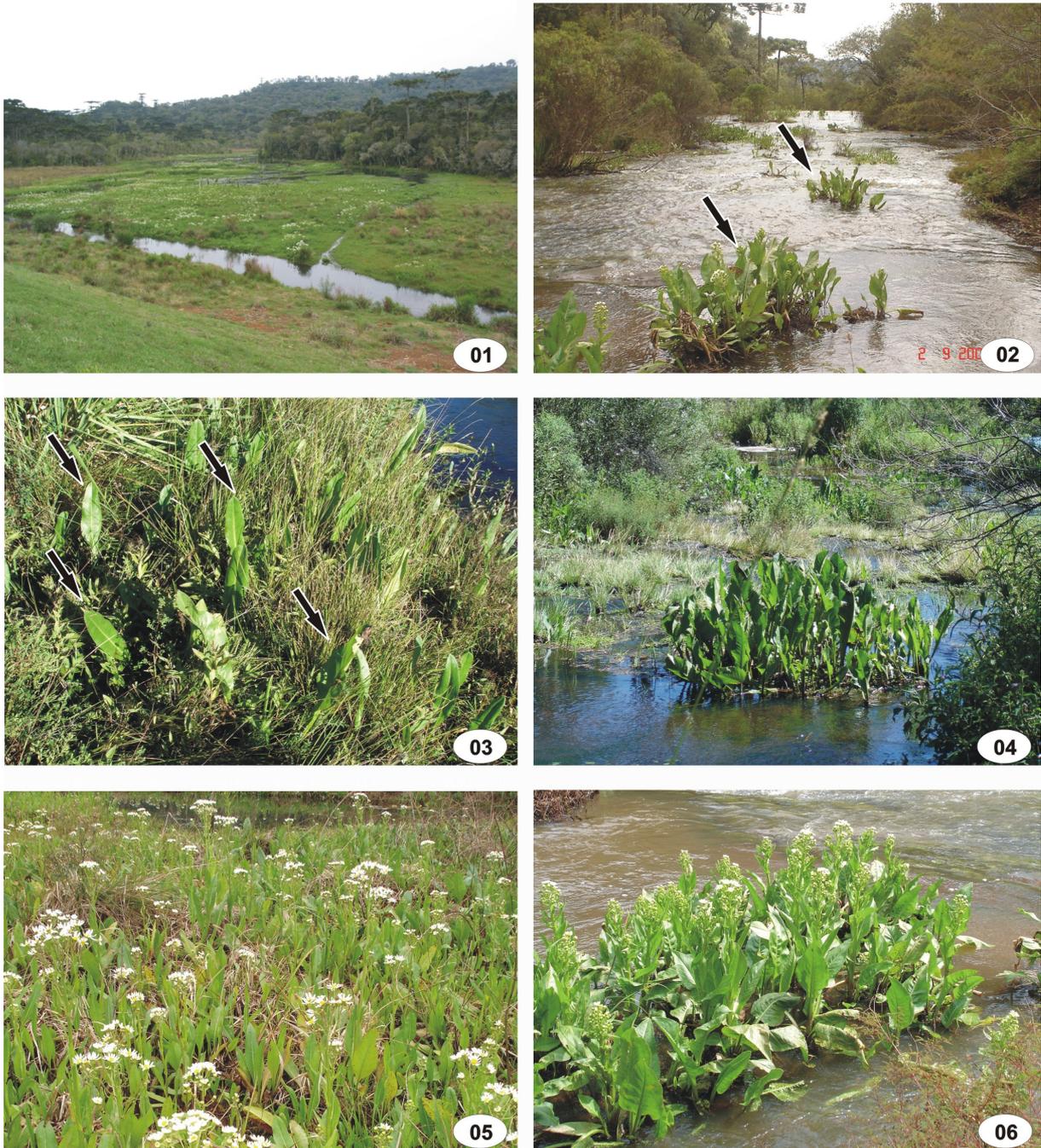
3.4 ANÁLISE EM MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA

Para análise da superfície foliar foram preparadas amostras do terço mediano da folha, de ambas as faces. As amostras previamente fixadas em F.A.A. 50 e armazenadas em álcool 70% foram desidratadas em série alcoólica ascendente até álcool absoluto. Após a desidratação o material foi submetido ao método de ponto crítico no equipamento Balzers CPC 10 e, em seguida, foi efetuada a colagem, com fita adesiva de cobre, das amostras nos suportes. Os suportes com o material foram submetidos à metalização com ouro no equipamento Balzers Sputtering SCD 030. A análise e o registro eletromicrográfico do material foram efetuados no Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) JEOL JSM-6360LV, no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR.

3.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Foram calculadas as médias e respectivos desvios-padrão de todas as variáveis quantitativas. As variâncias dos tratamentos foram avaliadas quanto a sua homogeneidade pelo teste de Bartlett, com um nível de significância de 5%. As variáveis cujas variâncias mostraram-se heterogêneas foram transformadas. Na análise de variância (ANOVA), as médias foram comparadas pelo Teste de Tukey

com nível de 5% de probabilidade, através do programa Statistic versão 6.0 (StatSoft, Inc. Tulsa, OK, USA, 1998).



FIGURAS 01 à 06 – (01) Ambiente lântico (Banhado Curicaca); (02) Ambiente lótico com indivíduos de *Senecio juergensii* (seta) (Rio Neno); (03) *Senecio juergensii* (seta) em ambiente lântico e fase vegetativa; (04) em ambiente lótico e fase vegetativa; (05) em ambiente lântico e fase reprodutiva; e (06) em ambiente lótico e fase reprodutiva.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA

As raízes de *S. juergensii* se desenvolvem a partir do caule, sendo, portanto, classificadas como raízes adventícias. Essas inúmeras raízes adventícias podem ser encontradas em diferentes profundidades, desde superficiais até completamente enterradas no substrato tanto em ambiente lêntico quanto lótico. A ocorrência de raízes em diferentes profundidades é citada por ARMSTRONG *et al.* (1991) como sendo de ocorrência normal em plantas aquáticas. Espécies expostas a déficit de oxigenação normalmente apresentam raízes horizontais, as quais se posicionam nas porções da lâmina d'água com maior aeração (ARMSTRONG *et al.*, 1991).

Em *S. juergensii* o rizoma apresenta aspecto lenhoso, com estrutura caulinar e entrenós e nós indistintos. Uma característica comum foi os rizomas apresentarem uma das extremidades em decomposição, enquanto que a outra originava o escapo floral e emitia estolões, que formavam novas touceiras. Na família Asteraceae o sistema subterrâneo pode ser formado tanto por estruturas caulinares quanto mistas (MACHADO *et al.*, 2004; VILHALVA & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006).

SOUKUP *et al.* (2000) citam que os rizomas formam sistemas muito dinâmicos, onde partes podem crescer, morrer ou sofrer danos durante a translocação natural de biomassa. MATIAS *et al.* (2003) atribuem a maior riqueza de espécies da família Cyperaceae e os maiores índices de valores de importância destas à presença de um sistema subterrâneo complexo, formado por rizomas e tubérculos que garantem a propagação vegetativa. O rizoma como órgão de reserva e de propagação vegetativa foi visualizado em outras espécies da família Asteraceae (SAJO & MENEZES, 1986; MACHADO *et al.*, 2004; VILHALVA & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006).

Segundo BRAENDLE & CRAWFORD (1999), a maioria das espécies herbáceas anfíbias em zonas temperadas são rizomáticas ou tuberosas, sendo que estes órgãos atuam na regeneração como propagação vegetativa, que é mais utilizada pela planta do que a produção de sementes. BARRAT-SEGRETAIN (1996) cita que muitas plantas aquáticas têm órgãos vegetativos especializados, e esses órgãos são essenciais para a multiplicação e a ocupação de áreas novas.

S. juergensii apresentou uma vasta rede de estolões, os quais geram vantagens para o estabelecimento da espécie no ambiente aquático. SCREMIN-DIAS (2000) observou que em *Echinodorus tenellus* a propagação por estolão também foi vantajosa para o estabelecimento da espécie em ambiente aquático. MADSEN (1991) cita que a propagação vegetativa normalmente exige um investimento menor de recursos e requer estruturas menos especializadas, sendo que em ambientes aquáticos os propágulos vegetativos são, geralmente, suficientes para a perpetuação da espécie. Segundo SCULTHORPE (1967), os estolões normalmente são de vida curta e produzidos durante o período de grande atividade vegetativa, tendo como principal função emitir estruturas para a perpetuação da espécie.

O sistema subterrâneo de *S. juergensii* promove a fixação das plantas e a estabilização do substrato, principalmente no ambiente lótico. Esta estabilização do substrato e fixação do vegetal em função da existência de um sistema subterrâneo vasto e bem ramificado foi verificada também na macrófita emergente *Justicia americana* (FRITZ *et al.*, 2004) e nas hidrófitas em forma de roseta, *Littorella uniflora* e *Lobelia dortmanna* (SCULTHORPE, 1967). A ancoragem em substratos frouxos exige um sistema ramificado de rizomas vigorosos e raízes adventícias que atuem na estabilização do substrato (SCULTHORPE, 1967; DAWSON & ROBINSON, 1984).

As folhas de *S. juergensii* são estruturas eretas verticalizadas, com lâmina elíptica ou elíptica-lanceolada, aguda no ápice e acunhada na base, dentada ou crenada na margem. Trata-se de uma espécie longamente peciolada e com folhas emergentes, o que restringe a sua localização aos ambientes aquáticos superficiais. Lagos e/ou rios com maior profundidade encobririam a folhagem de *S. juergensii*, o que afetaria drasticamente o suplemento de oxigênio para os órgãos submersos e a luminosidade para a fotossíntese.

O formato e a arquitetura da porção aérea afetam a distribuição de macrófitas em relação à altura da lâmina de água. Espécies completamente submersas, com folhas sésseis e arquitetura do dossel difusa, podem ser melhores adaptadas à profundidade, enquanto espécies com pecíolos e folhas flutuantes ou emergentes são adequadas a ambientes rasos (CENZATO & GANF, 2001). CENZATO & GANF (2001) citam que folhas emergentes ou flutuantes têm maior resistência à

dissecação e estão aptas a utilizar o CO₂ atmosférico, enquanto que folhas submersas não o são

Os caracteres morfológicos observados em *Senecio juergensii* demonstram a adaptação da espécie a ambientes aquáticos pouco profundos, o que é característico de plantas emergentes. A espécie não apresentou diferenças morfológicas entre os ambientes lântico e lótico, sugerindo sua aclimatização aos mesmos.

4.2 CARACTERES MORFOMÉTRICOS

4.2.1 Raiz e Rizoma

A análise morfométrica das raízes de *Senecio juergensii* mostrou que não houve diferença significativa entre os ambientes lótico e lântico e entre os estádios vegetativo e reprodutivo com relação ao diâmetro (FIGURA 07) e a área lacunar (FIGURA 08), ao contrário do que se esperava. Alguns estudos indicam a influência da velocidade da água no desenvolvimento diferenciado do sistema lacunar e, conseqüentemente, no acréscimo de lacunas no córtex radicial pela ação física da água (USHERWOOD *et al.*, 1997; BOEGER, 1994; BOEGER & POULSON, 2003). Provavelmente os resultados obtidos nesse estudo relacionam-se com a pouca profundidade em que as plantas se encontram (± 15 cm), o que faz com que estas não precisem de um sistema muito desenvolvido de ancoragem, apesar da velocidade da água (TABELA 02) ser alta, vegetais situados a profundidades maiores apresentam variações morfológicas com o aumento da velocidade da água (POWER, 1996; BOEGER & POULSON, 2003; PUIJALON & BORNETTE, 2004).

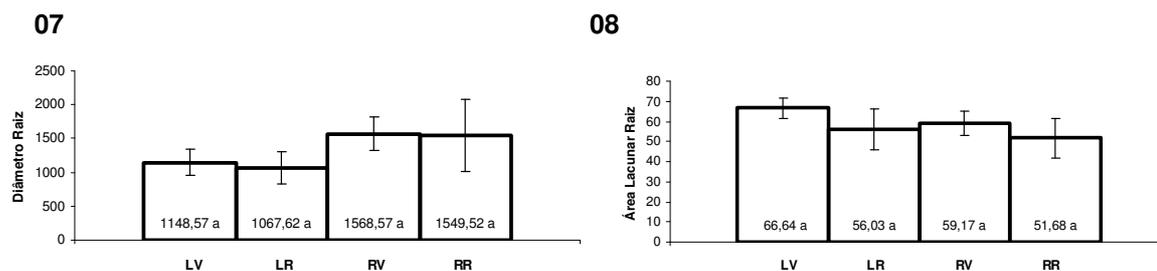
Outro fator que deve ter contribuído para os resultados semelhantes é o fato desta espécie ser emergente e, assim, não ter suas folhas expostas à velocidade d'água, portanto, diminuindo a força mecânica exercida sobre a planta como um todo (SIRJOLA, 1969).

A porcentagem de área lacunar do córtex radicial de *S. juergensii* variou entre 66,64 e 51,68% (FIGURA 08). O sistema lacunar pode apresentar diferenças marcantes entre os tipos de raízes e ao longo de uma mesma raiz (COLMER, 2003). Porém, a presença de grandes volumes gasosos intercelulares no parênquima cortical da raiz tem sido observada em espécies adaptadas a locais inundados

(JUSTIN & ARMSTRONG, 1987; WATKIN *et al.*, 1998; HE *et al.*, 1999; ARRUDA & CALBO, 2004) e em espécies aquáticas (JUSTIN & ARMSTRONG, 1987; SMITS *et al.*, 1990; WHITE & GANF, 2001; MARICLE & LEE, 2002).

A ação da velocidade da água sobre o sistema lacunar tem sido pouco explorada na literatura. Os poucos estudos sobre o crescimento da vegetação aquática em ambientes lóticos enfocam sobre levantamentos florísticos em relação a diferentes velocidades de água (SIRJOLA, 1969; BILBY, 1977), alocação de biomassa (MADSEN, 1991; BOEGER, 1992; CAMARGO & FLORENTINO, 2000; SCHUTTEN & DAVY, 2000; FRITZ *et al.*, 2004), a força hidrodinâmica aplicada sob as macrófitas (DAWSON & ROBINSON, 1944) e a formação de aglomerados de plantas que diminuem a velocidade de fluxo (MADSEN & WARNCKE, 1983; SAND-JENSEN & MEBUS, 1996). Os efeitos do gradiente de velocidade da água sobre as características morfológicas de espécies submersas e emergentes foram abordados em poucos estudos (SCHUTTEN & DAVY, 2000; BOEGER & POULSON, 2003; PUIJALON & BORNETTE, 2004).

Plantas emergentes, sob a ação da correnteza, tendem a diminuir a superfície das suas folhas, assim como o comprimento do caule e dos entrenós, para evitar o dano físico da velocidade, como quebra do caule (BOEGER & POULSON, 2003). Em plantas submersas, como *Berula erecta* e *Mentha aquatica*, a velocidade da água ocasionou respostas diferentes entre as duas espécies, sendo que as folhas responderam de forma mais efetiva na diminuição do efeito da velocidade do que as raízes (PUIJALON & BORNETTE, 2004). Em espécies emergentes e rizomatosas como *Typha domingensis*, o tipo de substrato parece ser importante na morfologia das raízes. Plantas que cresceram em substrato argiloso apresentaram maior diâmetro da raiz em comparação ao substrato arenoso (WHITE & GANF, 2001), em condições diferenciadas de velocidade. A emergente *Zizania texana* apresentou interação significativa entre o fluxo de água e o tipo de sedimento no que diz respeito à alocação de biomassa entre as porções subterrânea e acima do solo (POWER, 1996).



FIGURAS 07 e 08 – (07) Diâmetro e (08) Área lacunar da raiz de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

A área lacunar do rizoma de *S. juergensii* foi significativamente menor no ambiente lântico em estágio vegetativo (FIGURA 09). A área lacunar do rizoma de *S. juergensii* não diferiu entre os dois estádios do desenvolvimento no ambiente lótico (FIGURA 09). Os valores médios de área lacunar variaram entre 34,59 e 47,40%, valores típicos em raízes (SMITS *et al.*, 1990; WHITE & GANF, 2001; MARICLE & LEE, 2002) e em rizomas de plantas aquáticas (WHITE & GANF, 2001). A proporção das lacunas aeríferas varia entre diferentes espécies também em função do tamanho do órgão. Em rizomas volumosos como de *Nuphar*, *Nymphaea* ou *Peltandra* o aerênquima ocupa a maior proporção cortical (SCULTHORPE, 1967).

Segundo WILLIAMS & BARBER (1961), a existência de lacunas nas porções subterrâneas de plantas aquáticas pode estar associada à eficiência mecânica do vegetal. A principal força de ancoragem de uma planta é o atrito entre a planta e o substrato. Porém, nos ambientes aquáticos este atrito é diminuído pela presença da água. Assim, as macrófitas aquáticas necessitam de um vasto sistema subterrâneo de ancoragem, o qual não pode ter seu diâmetro drasticamente reduzido em função da conseqüente diminuição da superfície de atrito e sua eficiência de fixação (WILLIAMS & BARBER, 1961).

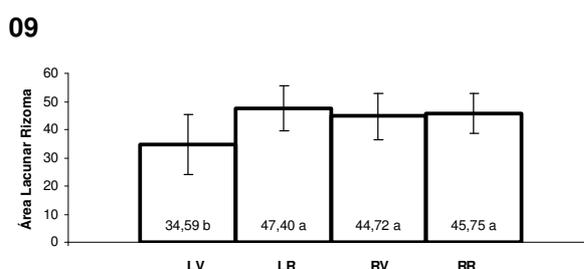
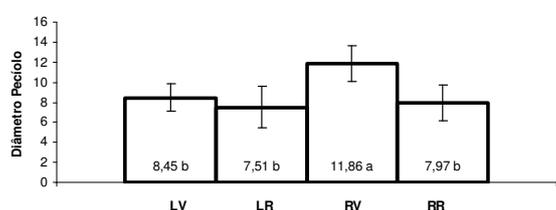


FIGURA 09 – Área lacunar do rizoma de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

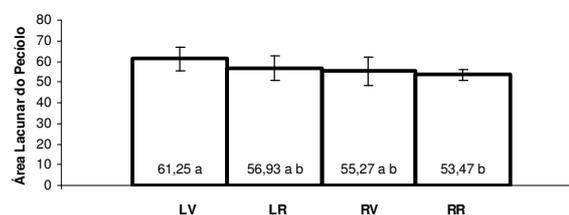
4.2.2 Folha

O diâmetro do pecíolo de *S. juergensii* em ambiente lótico foi estatisticamente maior na fase vegetativa em comparação a fase reprodutiva e ao ambiente lântico (FIGURA 10). A área lacunar do pecíolo foi estatisticamente maior no ambiente lântico em relação ao lótico. Não houve diferença entre os estádios vegetativo e reprodutivo nos dois ambientes (FIGURA 11).

10



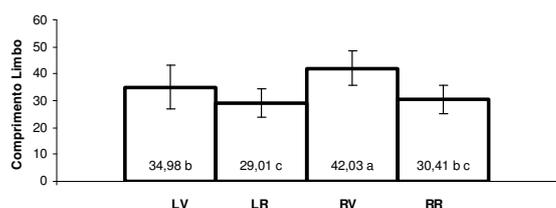
11



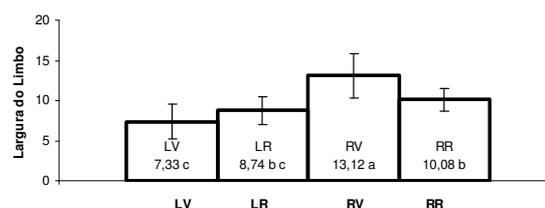
FIGURAS 10 e 11 – (10) Diâmetro e (11) Área lacunar do pecíolo de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

O comprimento e a largura do limbo foram significativamente maiores nas plantas do ambiente lótico em estágio vegetativo em relação ao estágio reprodutivo, e das plantas no ambiente lântico, em ambos os estádios (FIGURAS 12 e 13). O diâmetro do pecíolo de *S. juergensii* (FIGURA 10) aumentou proporcionalmente com o aumento do comprimento e largura do limbo, da área e da massa foliar (FIGURAS 12, 13, 15 e 16). Esse aumento no diâmetro do pecíolo de *S. juergensii* provavelmente é uma resposta direta do incremento do tamanho da folha que, conseqüentemente, necessita de maior suporte mecânico.

12



13



FIGURAS 12 e 13 – (12) Comprimento e (13) Largura do limbo de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

As folhas de *S. juergensii* foram menores em comprimento no estágio reprodutivo em ambos os ambientes. A relação dada pelo comprimento e largura foliar mostrou que as folhas do ambiente lótico, em estágio reprodutivo, tiveram a maior proporcionalidade, enquanto que o oposto foi verificado para as folhas do ambiente lêntico em estágio vegetativo, que diferenciaram-se significativamente (FIGURA 14).

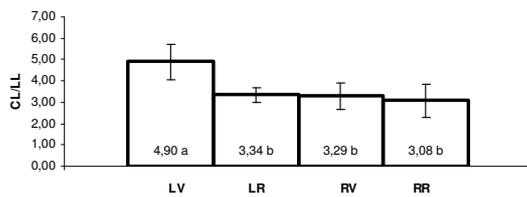
As mensurações de área (FIGURA 15) e massa seca foliar (FIGURA 16) evidenciam que as folhas de *S. juergensii* com maior superfície e massa se encontram no ambiente lótico, nas plantas em estágio vegetativo, e essas características podem estar relacionadas a fatores como a competição por luz e nutrientes (FIGURAS. 03, 04, 05 e 06), e não diretamente a velocidade de correnteza d'água, como citado por FRITZ *et al.* (2004).

Em folhas emersas, a velocidade d'água atua de forma mais atenuada no tamanho e formato foliar, como em *S. juergensii*, que é uma espécie emergente, onde as folhas ficam totalmente emersas devido a pouca profundidade da água. A velocidade da água, dependendo de seu fluxo e vazão do rio, pode atuar mais intensamente, em alguns períodos (mais chuvosos) do ano, sobre o pecíolo. Em folhas submersas, a velocidade d'água pode influenciar negativamente sobre o limbo foliar, reduzindo-o em comprimento e em espessura, como observado em *Veronica anagallis-aquatica* (BOEGER & POULSON, 2003). Nas plantas submersas, *Berula erecta* e *Mentha aquatica*, o aumento da velocidade da água ocasionou mudanças nas folhas, com a diminuição de tamanho na primeira espécie e aumento da hidrodinâmica na morfologia da segunda (PUIJALON & BORNETTE, 2004).

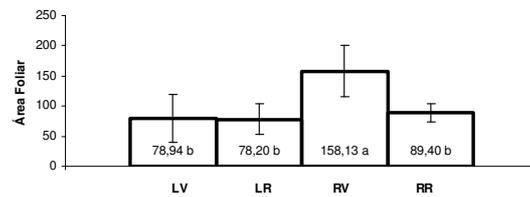
Os valores diferenciais da área foliar quanto ao estágio de desenvolvimento de *S. juergensii* (FIGURA 15) podem ser um reflexo do investimento preferencial feito pelo vegetal de acordo com o momento do ciclo reprodutivo. O custo associado à propagação reprodutiva é geralmente mais alto do que para a propagação vegetativa, assim, em média 5% da biomassa total do vegetal é alocada para a propagação sexual em algumas herbáceas perenes. O início da alocação diferencial de nutrientes pode ocorrer em função de algum sinal ambiental ou fisiológico, e, a partir deste, a planta desvia a energia e a fixação de carbono da produção de biomassa para a produção de estruturas reprodutoras, o que vai ocasionar mudanças na planta inteira (MADSEN, 1991).

A área foliar específica foi significativamente menor e a densidade foliar foi estatisticamente maior no ambiente lântico em estágio vegetativo (FIGURAS 17 e 18). Acredita-se que em *S. juergensii* os fatores envolvidos na densidade e área específica foliar estejam mais relacionados à competitividade por luz e nutrientes do que com a velocidade d'água, devido a ocorrência de um maior número de gramíneas no ambiente lântico, durante o estágio vegetativo, que pode ter afetado o desenvolvimento de *S. juergensii* (FIGURAS. 03, 04, 05 e 06).

14

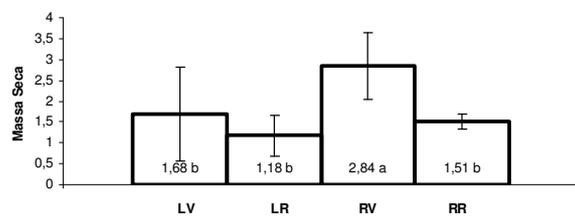


15

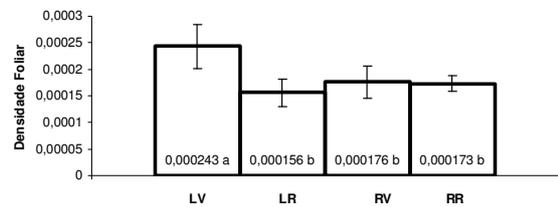


FIGURAS 14 e 15 – (14) Relação entre Comprimento e Largura do limbo e (15) Área foliar de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

16



17



FIGURAS 16 e 17 – (16) Massa seca e (17) Densidade foliar de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

18

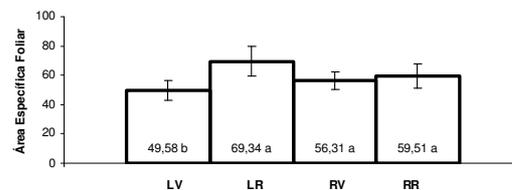
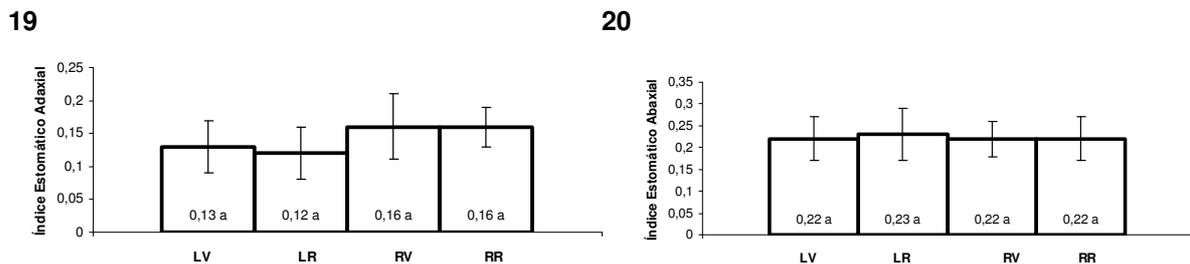


FIGURA 18 – Área específica foliar de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

O índice estomático de *S. juergensii* se manteve constante em cada face da folha nos diferentes ambientes e estádios (FIGURAS 19 e 20). Os maiores valores foram registrados na face abaxial da folha (FIGURA 20), o que a define como anfihipoestomática (NAPP-ZINN, 1973, 1974). O anfiestomatismo é registrado na família Asteraceae (HOFT & GOFFNER, 1985; MEIRA & MARTINS, 2003; AGUILERA *et al.*, 2004; DUARTE & LOPES, 2004; MELO-DE-PINNA, 2004; ARANTES *et al.*, 2005; MILAN *et al.*, 2006) e em macrófitas emergentes (KAUL, 1972; BOEGER & POULSON, 2003; BOEGER *et al.*, 2007), assim como, a verticalidade das folhas de *S. juergensii* também justifica a ocorrência de estômatos em ambas as faces da epiderme foliar, bem como a maior ocorrência destes na face abaxial. Folhas verticalmente orientadas tendem a ser anfiestomáticas, o que parece regular a distribuição de luz e níveis de CO₂ dentro da folha, maximizando, assim, a fotossíntese por unidade de área (SMITH *et al.*, 1998; BOEGER & GLUZEZAK, 2006).



FIGURAS 19 e 20 – (19) Índice estomático adaxial e (20) abaxial de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

As folhas de *S. juergensii* foram mais delgadas no ambiente lântico em fase vegetativa, nas quais o parênquima paliçádico e o esponjoso apresentaram menor espessura, sendo que o parênquima esponjoso é o tecido que sofreu maiores variações de espessura (FIGURAS 21, 24 e 25). Estruturalmente, folhas variam em espessura em relação a intensidade da luz a qual estão expostas durante seu desenvolvimento (VOGELMANN *et al.*, 1996; DICKSON, 2000). Possivelmente, a menor disponibilidade luminosa no ambiente lântico, na fase vegetativa, se deve à ocorrência de gramíneas entre os indivíduos de *S. juergensii*, que podem ter gerado sombreamento parcial sobre as folhas da espécie em estudo.

21

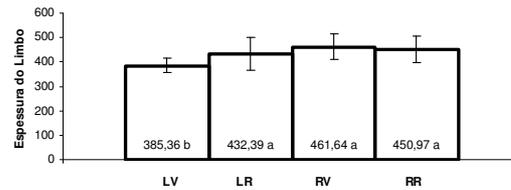
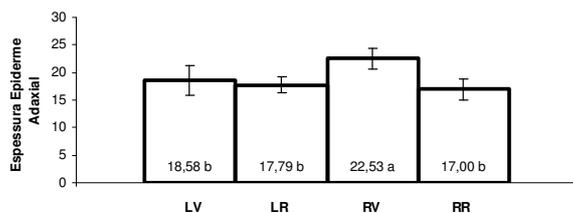


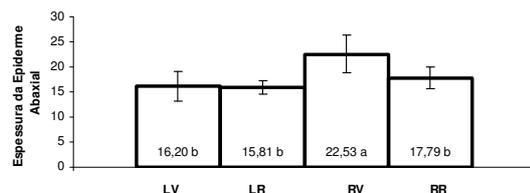
FIGURA 21 – Espessura do limbo de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

A espessura da epiderme, tanto na face superior quanto na inferior foi maior no ambiente lótico em estágio vegetativo (FIGURAS 22 e 23). As folhas de *S. juergensii* provenientes deste ambiente e estágio de desenvolvimento apresentaram maiores valores de diâmetro do pecíolo, comprimento e largura do limbo, área e massa seca foliar em comparação às demais folhas (FIGURAS 10, 12, 13, 15 e 16). Dessa forma, acredita-se que essa variação na espessura da epiderme das folhas seja uma resposta ao ambiente mais iluminados. As plantas do ambiente lótico estão cercadas por um número menor de espécies, ocorrendo uma menor competição por luminosidade, assim estas plantas estão sob maior condição de iluminação, tanto pela iluminação direta quanto pela reflexão luminosa na água.

22



23

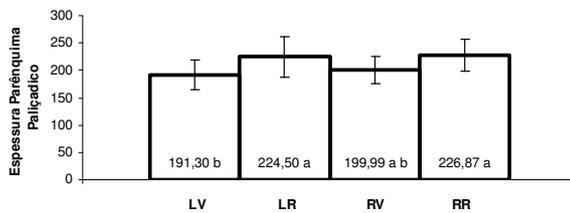


FIGURAS 22 e 23 – (22) Espessura da epiderme da face adaxial e (23) abaxial de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estágio vegetativo (LV); ambiente lântico em estágio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estágio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estágio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

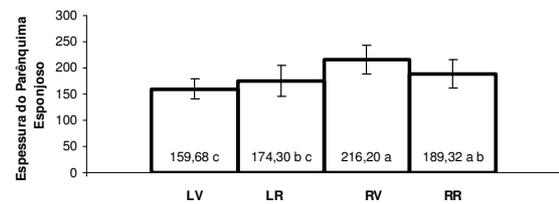
A espessura do parênquima paliçádico, nas folhas de *S. juergensii*, foi menor no estágio vegetativo do ambiente lântico em relação aos demais estádios e ambiente. Os valores médios do parênquima paliçádico, em estágio vegetativo, não se diferenciaram entre os dois ambientes (FIGURA 24). O parênquima esponjoso da folha de *S. juergensii* foi mais espesso no ambiente lótico em estágio vegetativo (FIGURA 25).

A área lacunar do limbo foliar não apresentou diferenças significativas entre as folhas dos dois ambientes e/ou estádios de desenvolvimento (FIGURA 27). A existência destes espaços intercelulares no limbo foliar pode estar relacionada, além do fluxo de gases e seu papel na oxigenação dos órgãos submersos (ARBER, 1920; SCULTHORPE, 1967; BRAENDLE & CRAWFORD, 1987; GROSSE & MEVISCHÜTZ, 1987; JUSTIN & ARMSTRONG, 1987; ROWLATT & MORSHEAD, 1992; LI & JONES, 1995; SCHUSSLER & LONGSTRETH, 1996; MATTHEWS & SEYMOUR, 2006), com a sustentação e resistência mecânica do órgão (WILLIAMS & BARBER, 1961; ROWLATT & MORSHEAD, 1992; BOEGER, 1994; USHERWOOD *et al.*, 1997; BOEGER & POULSON, 2003)

24

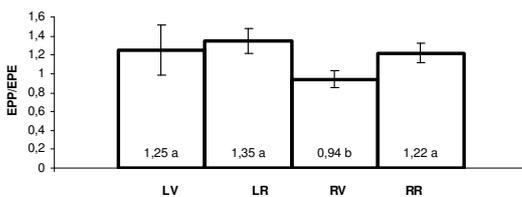


25

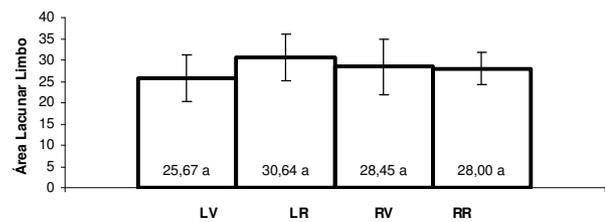


FIGURAS 24 e 25 – (24) Espessura do parênquima paliçádico e (25) esponjoso de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estádio vegetativo (LV); ambiente lântico em estádio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estádio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estádio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

26



27



FIGURAS 26 e 27 – (26) Relação entre a espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso e (27) Área lacunar do limbo de *S. juergensii* em: ambiente lântico em estádio vegetativo (LV); ambiente lântico em estádio reprodutivo (LR); ambiente lótico em estádio vegetativo (RV); e ambiente lótico em estádio reprodutivo (RR). Médias seguidas pela mesma letra não diferem estatisticamente pelo teste de tukey a 5% de probabilidade

A Tabela 04 apresenta as correlações entre algumas variáveis analisadas para as folhas de *S. juergensii*. Os valores de área foliar, comprimento e largura do limbo e massa seca estão altamente relacionados.

TABELA 04 – VALORES DE r DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO DE PEARSON DE ALGUMAS VARIÁVEIS ESTUDADAS DE *S. juergensii* ($p < 0,05$)

	Área foliar	Massa seca	Espessura Parênquima Paliçádico	Espessura Parênquima esponjoso
Comprimento Limbo	0,8210	0,7852		
Largura limbo	0,9181	0,8063		
Área foliar	-	0,9020		
Espessura Limbo	-	-	0,6953	0,7611

Os caracteres morfométricos das plantas de *S. juergensii* apresentaram variações significativas entre as plantas do ambiente lântico e lótico. Com relação ao estágio de desenvolvimento, as plantas de *S. juergensii* tiveram o maior desenvolvimento em estágio vegetativo, principalmente no ambiente lótico, para o diâmetro do pecíolo, comprimento do limbo, largura do limbo, área e massa seca foliar. Da mesma forma, CAMARGO & FLORENTINO (2000) observaram a diminuição da biomassa vegetativa quando a planta se encontrava em estágio de desenvolvimento reprodutivo, sugerindo, portanto, o investimento preferencial em estruturas reprodutivas nesta fase.

Os resultados demonstram que as raízes de *S. juergensii* não sofreram variações morfométricas com relação aos dois ambientes e, conseqüentemente, com o aumento da velocidade da água. Alguns dos fatores marcantes para este resultado é, provavelmente, a pouca profundidade da coluna d'água em ambos os ambientes e o hábito emergente da espécie. A parte aérea de *S. juergensii* apresentou diferenças significativas entre os ambientes e estádios de desenvolvimento. Tais diferenças estão, principalmente, relacionadas ao tamanho da folha em ambiente lótico e estágio vegetativo, sendo que as folhas provenientes do ambiente lântico e ambiente lótico em estágio reprodutivo apresentaram similaridade quanto as mensurações. Pode-se observar, desta forma, que os ajustes morfológicos ocorreram apenas na porção aérea, indicando a pouca plasticidade fenotípica da espécie em relação aos seus órgãos submersos, os quais acreditava-se estarem expostos a uma maior variação ambiental.

4.3 ANATOMIA

4.3.1 Raiz

S. juergensii apresentou, no ápice de sua raiz, coifa normal com columela, assemelhando-se do ápice de uma planta terrestre. Não houve diferenças visíveis nas coifas entre as plantas dos dois ambientes (FIGURAS 28 e 29), nem mesmo quanto ao estágio de desenvolvimento. A coifa das espécies anfíbias *Bacopa salzmanii* e *B. monnieroides*, da mesma forma, não sofreu alterações entre as plantas aquáticas e terrestres (BONA & MORRETES, 2003). Segundo SCULTHORPE (1967), é comum espécies aquáticas apresentarem coifas bem desenvolvidas, principalmente aquelas com raízes flutuantes, porém, o autor não faz menção à coifa em espécies aquáticas emergentes fixas.

A raiz adventícia de *S. juergensii*, em secção longitudinal, possui promeristema com estrutura típica de eudicotiledôneas, ou seja, do tipo fechado (FAHN, 1990; APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO, 2006), onde as três regiões (cilindro vascular, córtex e epiderme) têm, cada qual, a própria fileira de células iniciais. A camada L1 origina tanto a coifa, por divisões periclinais, quanto a protoderme, por divisões anticlinais. A camada L2, pelas divisões anticlinais e periclinais, dá origem ao meristema fundamental, enquanto a camada L3 origina o procâmbio (FIGURAS 30 e 31). Não foram observadas diferenças quanto a organização do meristema apical de acordo com os diferentes ambientes e estádios de desenvolvimento.

Como em *S. juergensii*, a espécie da família Asteraceae *Ianthopappus corymbosus*, também apresenta raiz adventícia com a zona de meristema fechado (MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002). Esse mesmo padrão de organização do meristema foi observado nas espécies anfíbias *Bacopa monnieroides* e *B. salzmanii* (BONA & MORRETES, 2003). Tal padrão, em que a raiz possui três regiões distintas, cada qual com sua própria inicial, é uma característica derivada. Meristemas apicais que possuem inicial comum a todos os histógenos podem ser filogeneticamente mais primitivos (VORONIN, 1956 *apud* ESAÚ, 1974).

Segundo SEAGO JUNIOR *et al.* (2000), nas raízes de plantas aquáticas, o tipo de meristema apical, se aberto ou fechado, tem conseqüência no padrão de células do córtex maduro e sua capacidade para a formação de aerênquima. Esses

mesmos autores observaram que as espécies aquáticas, *Caltha palustris* e *Nymphaea odorata*, têm o meristema apical da raiz aberto. Iniciais corticais providas de um meristema do tipo aberto produzem camadas de células sem regularidade, por não ter um padrão de divisões periclinais na pro-endoderme (JUSTIN & ARMSTRONG, 1987). No caso de *S. juergensii*, concorda-se com as observações feitas por SEAGO JUNIOR *et al.* (2000), em que o tipo de meristema é fechado e o aerênquima é bem desenvolvido e regular (FIGURAS 30 e 31).

O meristema apical da raiz do tipo fechado, que é característico de eudicotiledôneas, normalmente origina aerênquima do tipo esquizógeno, devido a organização das camadas celulares. De outra forma, o meristema apical da raiz do tipo aberto, que normalmente é visualizado em espécies monocotiledôneas, tende a originar aerênquima esquizolisígeno, no qual ocorre a separação das células, sendo que, posteriormente, algumas células sofrem lise (SEAGO JUNIOR *et al.*, 2005). Meristemas do tipo aberto, devido a sua organização, originam, por esquizogenia, lacunas aeríferas de tamanho reduzido, sendo que a lise celular aumenta a proporção das lacunas. O tipo de meristema fechado e o aerênquima esquizógeno observados em *S. juergensii*, por sua vez, é semelhante ao observado por SEAGO JUNIOR *et al.* (2005).

O ápice da raiz de *S. juergensii*, em secção transversal da região meristemática, apresenta três a quatro camadas de células de coifa, com citoplasma hialino devido aos vacúolos grandes. A primeira camada interna à coifa é a protoderme, enquanto que a segunda camada, a futura exoderme. Ambas são compostas por células justapostas, com citoplasma denso e núcleos relativamente grandes (FIGURAS 32, 33 e 34).

A protoderme de *S. juergensii* se diferencia em uma epiderme uniestratificada, constituída de células de formato irregular e menores que as células exodérmicas e do parênquima cortical (FIGURAS 32, 33 e 34). O tamanho reduzido das células epidérmicas é uma característica descrita por GUTTENBERG (1968) como sendo comum entre plantas aquáticas. Dois tipos de células podem ser identificadas na repiderme de *S. juergensii*: células com paredes anticlinais e periclinal externa espessadas, e células com paredes delgadas (FIGURAS 35 e 36). Essas se encontram organizadas de forma aleatória, sem um padrão definido e de forma idêntica nos distintos ambientes estudados. Acredita-se que esse arranjo, variando entre células com paredes espessadas e células com paredes delgadas, ocorra em

função da necessidade de proteção mecânica, sem afetar a absorção de nutrientes. A função de proteção mecânica normalmente é associada à exoderme, a qual pode ter suas paredes espessadas e lignificadas (GUTTENBERG, 1968; FAHN, 1990; BONA, 1993; SEAGO JUNIOR *et al.*, 1999 e 2000; MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002; BONA & MORRETES, 2003), porém, a exoderme em *S. juergensii* apresentou paredes delgadas, sem lignificação e com pouca suberização, apoiando, assim, a ocorrência da epiderme como camada de suporte mecânico.

Em microscopia fotônica não foi detectada a presença de cutícula na epiderme da raiz de *S. juergensii* (FIGURAS 35 e 36). Foram observados poucos pêlos radiciais nas raízes provenientes dos dois ambientes (FIGURA 37). O fato de *S. juergensii* apresentar número reduzido de pêlos radiciais está de acordo com as observações feitas por WILLIAMS & BARBER (1961), MAUSETH (1988), FAHN (1990) e BONA (1993), para angiospermas aquáticas. BONA (1993) observou que em raízes adventícias flutuantes de *Alternanthera philoxeroides* raramente ocorrem pêlos radiciais, enquanto que nas raízes adventícias terrestres esses são comuns. No entanto, ARBER (1920) e SCULTHORPE (1967) afirmam ser comum a presença de tais pêlos em raízes de plantas aquáticas, principalmente naquelas em que as raízes penetram no solo, sendo o caso da espécie estudada. Já GUTTENBERG (1968) cita que nos diversos grupos de plantas aquáticas existem as que possuem pêlos e outras que possuem somente raízes laterais que desempenham função similar. WILLIAMS & BARBER (1961) citam que raízes de plantas com déficit de oxigenação normalmente são mais espessas e com menos pêlos radiciais, sendo que a razão entre o volume e a superfície é compensada. Acredita-se que o desenvolvimento de um número maior de raízes adventícias em *S. juergensii* compensa a razão entre volume e superfície, diminuída pela existência de poucos pêlos radiciais.

Em *S. juergensii* a epiderme é gradativamente eliminada à medida que se afasta do ápice da raiz (FIGURA 38). Nas plantas provenientes do ambiente lótico, ainda em porções jovens da raiz, a epiderme pode estar ausente ou apresentar células com formato irregular. Nas porções mais velhas da raiz ocorre o desprendimento parcial da epiderme, ficando, em alguns pontos, a exoderme como tecido de revestimento, enquanto que em outros pontos as células epidérmicas persistem (FIGURA 38). BONA & MORRETES (2003) citam este mesmo padrão em *Bacopa salzmanni* e *B. monnierioides*, onde a epiderme é descartada em alguns

pontos e em outros persiste, com aspecto colabado. Esse descarte da epiderme, por sua vez, não foi observado por MELO-DE-PINNA & MENEZES (2002) na espécie da família Asteraceae, *lanthopappus corymbosus*, onde, em estrutura secundária, as raízes adventícias apresentam uma epiderme unisseriada com espessamento de parede em “O”.

Os testes microquímicos revelaram a presença de compostos fenólicos na epiderme e exoderme da raiz em ambos os ambientes.

A exoderme de *S. juergensii* é constituída por um único tipo de células, as quais são grandes, justapostas e semelhantes às células do parênquima cortical. Se diferenciam apenas por apresentarem suberização de parede e, em alguns pontos, as paredes anticlinais sinuosas (FIGURAS 35, 36, 37 e 38). A suberização das células exodérmicas foi constatada principalmente nas raízes em que a epiderme havia sido descartada (FIGURA 39). Segundo GUTTENBERG (1968), a presença de paredes anticlinais sinuosas na camada sub-epidérmica está relacionada à perda da elasticidade após a deposição de suberina. A deposição de lamelas na camada exodérmica é variável e parece depender mais das condições ambientais do que da idade das células (ENSTONE & PETERSON, 2005). BONA (1993) observou que as raízes adventícias de *Alternanthera aquatica* que ficavam no solo lodoso desenvolviam exoderme e parênquima cortical com paredes espessadas, enquanto que nas raízes aquáticas, a exoderme era pobremente desenvolvida. A exoderme em espécies de plantas terrestres e/ou anfíbias tende a possuir uma estrutura com espessamento maior em comparação com espécies aquáticas. Isto provavelmente está relacionado às condições do substrato, principalmente devido a dureza deste e o atrito sofrido pelas raízes.

Em *S. juergensii* a suberificação da exoderme provavelmente está relacionada à prevenção na perda de oxigênio para o solo em função da grande quantidade de lacunas de ar, as quais podem ocupar até 60% do córtex radicial (FIGURA 08) (ARMSTRONG *et al.*, 1991; ARMSTRONG *et al.*, 2000; ENSTONE & PETERSON, 2005).

O córtex em *S. juergensii* tem origem a partir de dois grupos celulares que se separam da L2 (FIGURAS 30 e 31). A célula derivada externa da L2 forma a exoderme e duas a três camadas do córtex externo, enquanto que a derivada interna da L2 é a pro-endoderme, que, através de divisões periclinais, forma o córtex interno com aerênquima radiado (FIGURAS 40, 41 e 42). Na região meristemática

da raiz, a camada externa do parênquima cortical é composta de células justapostas que sofrem vacuolização gradativa. Nas demais camadas do córtex, as células, ainda com características meristemáticas, se dispõem em fileiras radiais, delimitando pequenos espaços de ar (FIGURA 40). Durante a diferenciação do córtex interno ocorrem somente divisões periclinais a partir da pro-endoderme, que formam septos unisseriados de células, esses gradativamente se separam longitudinalmente formando lacunas radiadas (FIGURAS 40, 41 e 42). O início da formação do aerênquima do córtex externo ocorre devido as divisões anticlinais nas células dos septos, formando um arranjo em “Y” (FIGURAS 32 e 40). A partir desta primeira divisão anticlinal, novas divisões anticlinais e periclinais ocorrem, formando rosetas com um pequeno espaço central, que se expandem a medida que as células crescem (FIGURAS 32 a 34). As lacunas aeríferas formadas são maiores no córtex interno e menores no córtex externo (FIGURAS 43).

SEAGO JUNIOR *et al.* (2005) reclassificaram os tipos de aerênquima de acordo com sua origem e desenvolvimento. Para os autores, o tipo esquizógeno seria formado por divisões celulares, expansão celular e separação de paredes, correspondendo ao aerênquima presente na parte interna do córtex da raiz de *S. juergensii*. Já o aerênquima formado na parte externa do córtex seria do tipo expansígeno favo de mel, por ser originado de divisões e expansão celular, sem haver separação das paredes. A ocorrência de divisões celulares oblíquas e a expansão celular nas células do córtex externo levam ao alargamento dos espaços intercelulares (SEAGO JUNIOR *et al.*, 2005). A função de sustentação exercida pelo sistema lacunar de raízes subterrâneas de macrófitas aquáticas é citada, principalmente, para aerênquimas cujo formato celular se assemelha a um favo de mel (WILLIAMS & BARBER, 1961). Esta organização foi visualizada nas raízes de *S. juergensii*.

Em *S. juergensii* a pró-endoderme origina a maior parte do córtex através de divisões periclinais. Essas divisões resultam de duas células de tamanho igual, sendo que a externa se diferencia em parênquima cortical e a interna se mantém como pró-endodérmica (FIGURA 42). Essa mesma origem tem sido mostrada em muitas espécies. Em *Caltha palustris* e *Eriocaulon elichrysoides* a pró-endoderme formou apenas algumas camadas corticais internas (SEAGO JUNIOR *et al.*, 2000; COAN *et al.*, 2002). O córtex também tem origem na pró-endoderme em *Echinodorus paniculatus* (SCREMIN-DIAS, 2000), em *Bacopa salzmanii* e *B.*

monnieroides (BONA & MORRETES, 2003) e em *Cyperus papyrus* (MENEZES *et al.*, 2005). Nas espécies pertencentes à família Asteraceae, *Ianthopappus corymbosus*, *Smallanthus sonchifolius* e espécies de *Richterago* também ocorre endoderme meristemática formando várias camadas de células do córtex interno (MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002; MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2003; e MACHADO *et al.*, 2004).

Após cessar as divisões periclinais a pró-endoderme em *S. juergensii* se diferencia em endoderme, com o desenvolvimento de delgadas estrias de Caspary (FIGURAS 44 e 45). Esse mesmo processo de diferenciação da endoderme é documentada para outras espécies da família Asteraceae (MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002; MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2003; MACHADO *et al.*, 2004), bem como para espécies aquáticas (SCREMIN-DIAS, 2000; SEAGO JUNIOR *et al.*, 2000).

Nas raízes completamente desenvolvidas de *S. juergensii* o córtex é constituído de aproximadamente 15 a 20 camadas de células. Essas apresentam formatos e tamanhos irregulares e paredes primárias delgadas ou ligeiramente espessadas (FIGURAS 43 e 46). No ambiente lótico em fase vegetativa foi observada a presença de grãos de amido, compostos fenólicos e compostos graxos no córtex (FIGURA 47). A primeira camada do córtex externo de *S. juergensii* pode apresentar micorrizas. A presença dessas na região cortical de raízes aquáticas é registrada com freqüência (SCREMIN-DIAS, 2000; BONA & MORRETES, 2003).

As lacunas de ar nas raízes de *S. juergensii* são evidentes antes da diferenciação do cilindro vascular (FIGURAS 28, 29, 40 e 41). Essa característica é típica de plantas aquáticas, que normalmente estão expostas a ambientes com baixos níveis de oxigênio, situação em que o aerênquima é fundamental para suprir de oxigênio as células apicais do meristema da raiz. A maior dificuldade para as plantas sujeitas a submersão é suportar a deficiência de oxigênio na água e solos submersos e as fitotoxinas liberadas pelos microorganismos anaeróbicos. Além disso, a falta de oxigenação pode ocasionar a morte das células meristemáticas (ARMSTRONG *et al.*, 1991; THOMSON *et al.*, 1990). Desta forma, é comum em plantas aquáticas a extensão do aerênquima até muito próximo da zona meristemática, suprimindo a necessidade de aeração desta região (LONGSTRETH & BORKHSENIUS; 2000). THOMSON *et al.* (1990), por sua vez, citam a necessidade de espaços intercelulares para a manutenção da funcionalidade do

meristema apical da raiz. BONA & MORRETES (2003) citam que as espécies *Bacopa salzmanii* e *B. monnierioides* são bem adaptadas ao ambiente aquático, pois os espaços intercelulares surgem muito próximos da zona meristemática, em região ainda recoberta pela coifa.

Alguns autores registram que o aerênquima não se desenvolve igualmente ao longo de toda altura da planta, gerando lacunas pouco desenvolvidas próximo ao ápice da raiz (BROUWER, 1978 *apud* SMIRNOFF & CRAWFORD, 1983; SCHUSSLER & LONGSTRETH, 1996). Um exemplo é a espécie *Sagittaria lancifolia*, que, mesmo sendo aquática, não apresenta o aerênquima desenvolvido próximo a região meristemática. Nesta espécie, a lise e a separação celular se iniciam a partir de 20 a 40 mm de distância do ápice (SCHUSSLER & LONGSTRETH, 1996). O processo de formação do aerênquima lisígeno, por envolver morte celular, pode ocorrer de forma mais lenta em comparação com o esquizógeno, justificando, desta forma, a menor quantidade de lacunas próximo ao meristema da raiz.

Aerênquima esquizógeno, observado no córtex interno da raiz de *S. juergensii*, é menos freqüente em raízes. Segundo SCULTHORPE (1967), as lacunas do tipo esquizógenas são mais comuns no córtex do caule, no pecíolo e mesofilo das folhas, enquanto os órgãos desprovidos de luz, como é o caso da raiz, geralmente possuem lacunas lisígenas. Nesse sentido, SCHUSSLER & LONGSTRETH (1996) observaram que o aerênquima nas raízes de *Sagittaria lancifolia* é produzido preferencialmente por lise celular, enquanto que nas porções aéreas o aerênquima é do tipo esquizogênico. O fato de *S. juergensii* não apresentar restrições à fotossíntese, que gera alto suprimento de oxigênio, e estar em águas pouco profundas pode justificar a formação de aerênquima esquizógeno na raiz.

As raízes de *S. juergensii* não apresentaram diafragmas no aerênquima. SEAGO JUNIOR *et al.* (2005) citam que diafragmas ou esclereídes não foram encontrados nos aerênquimas expansígenos em raízes de eudicotiledôneas. A ocorrência de diafragmas normalmente está associada à sustentação mecânica do órgão, e, em função disso, ele é registrado principalmente nas folhas e caules (KAUL, 1971; KAUL, 1972; KAUL, 1973; KAUL, 1974; ROWLATT & MORSHEAD, 1992; BONA & ALQUINI, 1995a; BONA & ALQUINI, 1995b; BONA, 1999; BLAYLOCK & SEYMOUR, 2000; KUO-HUANG *et al.*, 2000; AFREEN *et al.*, 2007) e pouco comum em raízes (SMIRNOFF & CRAWFORD, 1983; ARMSTRONG &

ARMSTRONG, 1988; SEAGO JUNIOR *et al.*, 2000; COAN *et al.*, 2002; SEAGO JUNIOR, 2002).

A endoderme da raiz de *S. juergensii* não apresentou diferenças entre os dois ambientes (lêntico e lótico) (FIGURAS 44, 45, 48 e 49). Em *S. juergensii* observou-se a presença de amido e compostos fenólicos na endoderme. A presença de estrias de Caspary nas paredes anticlinais da endoderme é citada por MELO-DE-PINNA & MENEZES (2002 e 2003) para *Ianthopappus corymbosus* e espécies do gênero *Richterago* da família Asteraceae. Segundo GUTTENBERG (1968), grande parte das plantas submersas não apresentam endoderme desenvolvida por não necessitarem de um isolamento. Endoderme com paredes delgadas foi citada por CHATIN & SCHWENDENER (*apud.* GUTTENBERG, 1968) para plantas aquáticas. Os autores registraram que o meio aquático é responsável pela diferenciação de endodermes de paredes delgadas ou fracamente espessadas. No entanto, SCHWENDENER (*apud.* GUTTENBERG, 1968) chama a atenção para o fato de que plantas aquáticas que vivem em locais onde a água pode baixar, ficando sujeitos ao estresse hídrico, apresentam endodermes altamente reforçadas.

O periciclo em *S. juergensii* é bem evidente, constituído por um estrato de células parenquimáticas de grande porte. Essas células apresentam paredes primárias delgadas (FIGURAS 44 e 45). Periciclo com paredes delgadas é comum à maioria das hidrófitas (GUTTENBERG, 1968; LI & JONES, 1995; BONA & MORRETES, 2003), sendo que este tecido também é responsável pela origem das raízes laterais (FIGURA 50), como referido por FAHN (1990).

No ápice radicial o procâmbio ocupa toda região central (FIGURAS 40 e 41), a diferenciação do sistema vascular se inicia com os elementos de metaxilema, os quais tem sua maturação mais lenta, assim a conclusão da maturação dos elementos vasculares é visível, primeiramente, no floema. Quatro pólos de floema, formados por células com citoplasma mais denso, são visíveis antes do final da cobertura da coifa (FIGURAS 51, 52 e 53). No centro destes pólos, uma ou duas células aumentam a vacuolização do citoplasma e originam os primeiros elementos crivados, o protofloema com formato pentagonal (FIGURAS 54). O floema primário de *S. juergensii* é composto por poucos tubos crivados, estando associadas a cada elemento de tubo crivado duas a três células companheiras (FIGURAS 54).

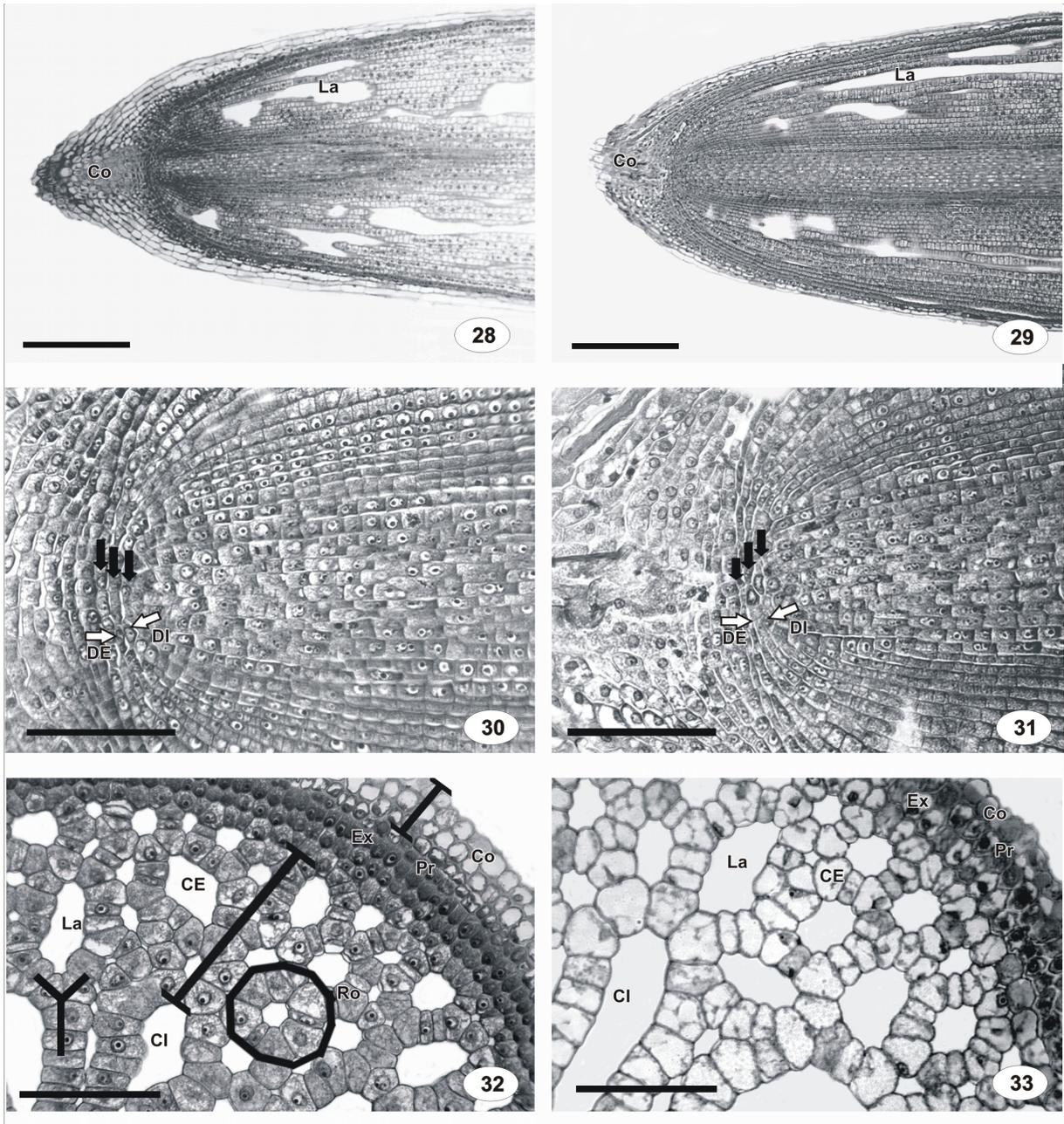
Após o desenvolvimento completo do floema é que se inicia a diferenciação dos elementos do protoxilema nas raízes de *S. juergensii*. O protoxilema é formado

por poucos elementos de vaso, que se encontram intercalados com o floema. Após o completo desenvolvimento dos elementos do protoxilema, internamente a estes se diferenciam os vasos de metaxilema (FIGURAS 51, 52, 53, 54 e 55). As células do metaxilema são facilmente diferenciáveis das demais células do cilindro vascular devido ao seu grande volume (FIGURAS 54 e 55). Na porção central está presente pequena quantidade de parênquima formado por células irregulares com paredes delgadas (FIGURA 55).

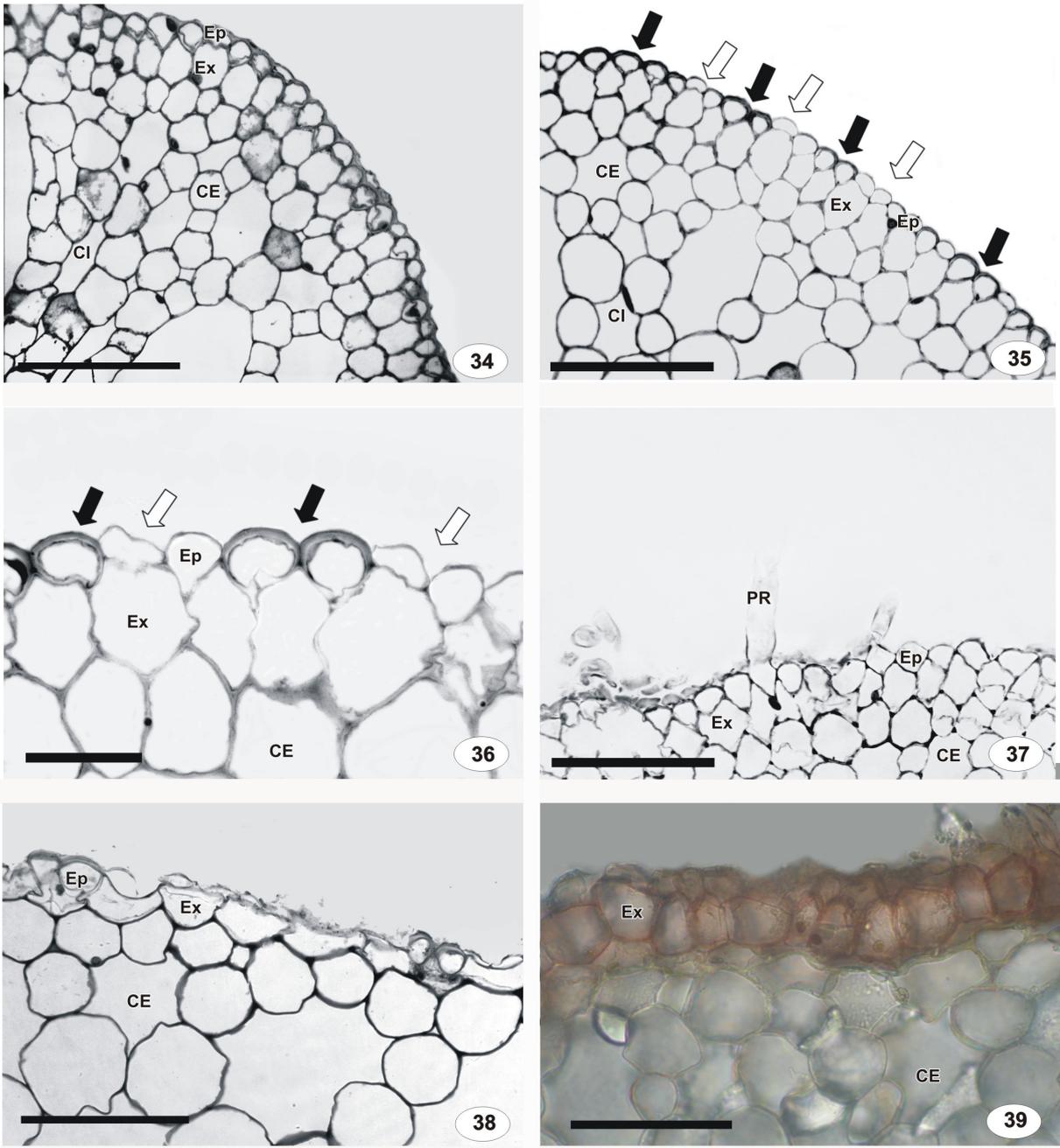
O cilindro vascular da raiz de *S. juergensii* é predominantemente tetrarco (FIGURAS 51, 52, 53 e 54). Porém, podem ocorrer de três a seis pólos de xilema e floema primários. Essa variação ocorre independente da altura da raiz e do ambiente. Segundo ESAÚ (1974), o número de pólos de protoxilema geralmente é característico nos grandes grupos de plantas, mas não é obrigatoriamente estável. MACHADO *et al.* (2004) observaram que na raiz da espécie *Smallanthus sonchifolius* (Asteraceae) o cilindro vascular é um protostelo que varia de tetrarco a poliarco. ESAÚ (1974) observa também que frequentemente o número de cordões xilemáticos é mais elevado na região basal de uma determinada raiz do que no seu ápice, mas também pode acontecer a disposição contrária. Essa relação citada pela autora entre o número de pólos de protoxilema e a região da raiz seccionada não foi observada em *S. juergensii*. BONA & MORRETES (2003) citam a variação no número de pólos xilemáticos para as espécies *Bacopa salzmanni* e *B. monnierioides*, mas, assim como em *S. juergensii*, não ocorreu variação no número de pólos de acordo com a altura em que a raiz foi seccionada.

A instalação do câmbio na região fascicular é visível a poucos centímetros acima do ápice da raiz de *S. juergensii*, tanto no ambiente lêntico quanto no lótico (FIGURAS 44 e 45). O xilema secundário das raízes é constituído de vasos de grande porte. Os elementos de vaso são circundados por pequena quantidade de parênquima e fibras. O floema secundário se encontra em pequena quantidade e é constituído por células parenquimáticas, elementos de tubo crivado e células companheiras (FIGURAS 43 e 56).

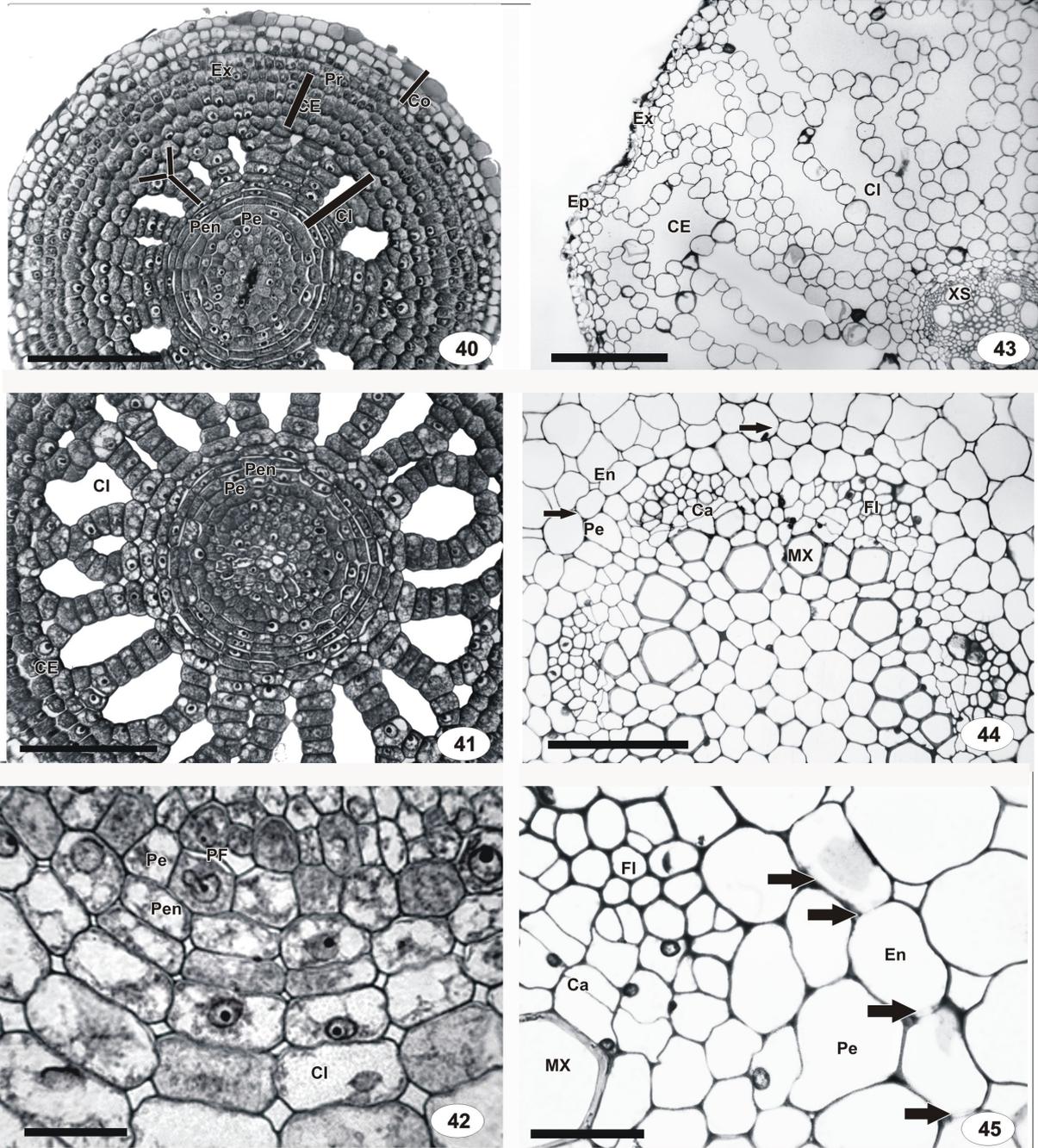
Com o uso da floroglucina ácida, pode-se observar em *S. juergensii* a pouca lignificação dos elementos de vaso do xilema. As raízes de *S. juergensii* que apresentaram o maior grau de lignificação foram aquelas provenientes do ambiente lótico em fase vegetativa. SCULTHORPE (1967) cita que Magnoliopsida e Liliopsida aquáticas exibem vários graus de redução na lignificação.



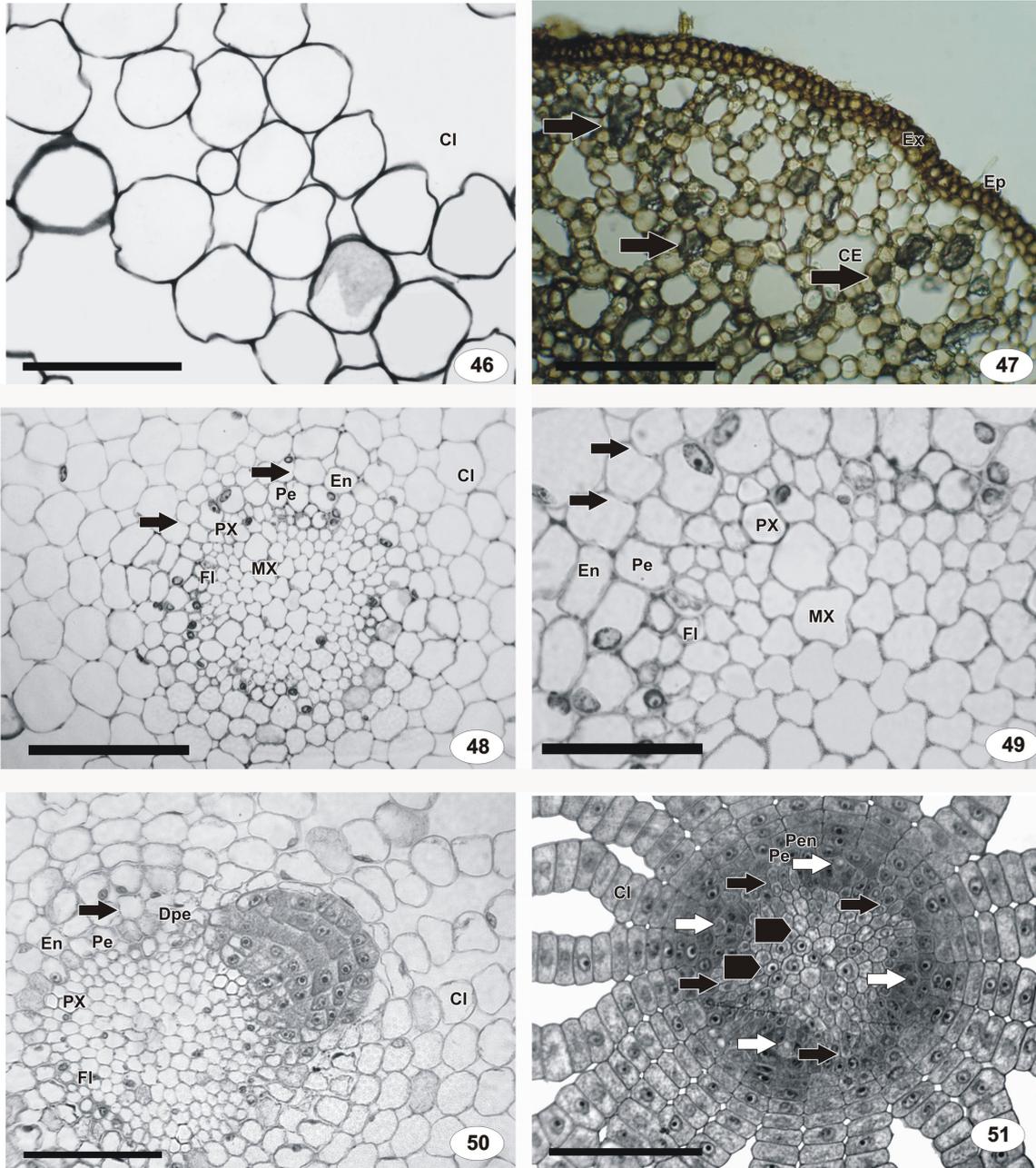
FIGURAS 28 à 33 – Secções longitudinais (28, 29, 30 e 31) e transversais (32 e 33) da raiz de *Senecio juergensii* em ambiente lântico (28, 30, 32 e 33) e em ambiente lótico (29 e 31). (28 e 29) Ápice da raiz em estágio vegetativo, com lacunas (La) e coifa (Co); (30 e 31) Detalhe do meristema apical da raiz em ambiente lântico e estágio reprodutivo (30) e em ambiente lótico e estágio vegetativo (31), com promeristema composto por três camadas (setas) e a L2 originando a derivada interna (DI) e externa (DE); (32 e 33) Diferenciação do córtex, porção da raiz recoberta pela coifa (Co), protoderme (Pr), futura exoderme (Ex), córtex externo (CE) e interno (CI) com lacunas (La) e a roseta (Ro); (Figuras 28 e 29 barra = 30 μm); (Figuras 30, 31, 32 e 33 barra = 10 μm).



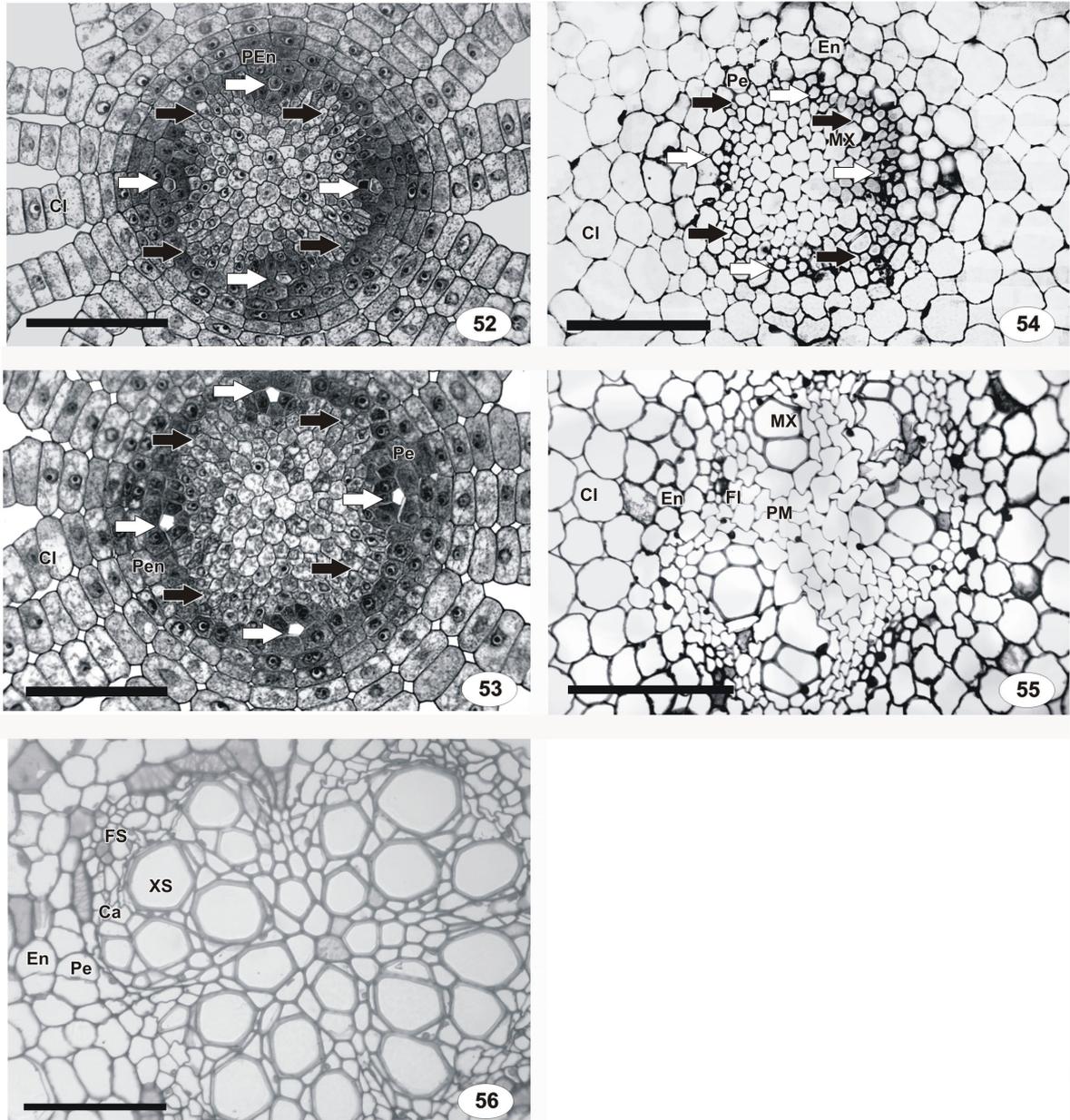
FIGURAS 34 à 39 – Secções transversais da raiz de *Senecio juergensii* em ambiente lântico (34, 35, 36 e 37) e em ambiente lótico (38 e 39); (34) Epiderme (Ep) e exoderme (Ex) diferenciadas, córtex externo (CE) com aerênquima expansígeno do tipo favo de mel e córtex interno (CI) com aerênquima esquizógeno; (35 e 36) Epiderme com células de paredes espessadas (seta preta) e delgadas (seta branca), exoderme (Ex) com paredes anticlinais onduladas e córtex parenquimático; (37) Detalhe da rizoderme com pêlos radiciais (PR); (38) Exoderme (Ex) como camada de revestimento após a eliminação gradativa da epiderme (Ep); (39) Suberização da exoderme (Ex); (Figuras 34, 35, 37, 38 e 39 barra = 10 μ m) (Figuras 36 barra = 3 μ m).



FIGURAS 40 à 45 - Secções transversais da raiz de *Senecio juergensii* em ambiente lântico; (40 e 41) Porção da raiz recoberta pela coifa (Co), protoderme (Pr), futura exoderme (Ex), córtex externo (CE) e interno (CI), pró-endoderme (PEn) em divisão formando o córtex, e periciclo (Pe); (42) Detalhe da pró-endoderme (PEn) em divisão, periciclo (Pe) e protofloema (PF); (43) Aspecto geral do córtex com epiderme (Ep), exoderme (Ex), córtex externo (CE) e interno (CI) e feixe vascular com xilema secundário (XS); (44 e 45) Início de crescimento secundário com a instalação do câmbio (Ca), endoderme (Em), periciclo (Pe), floema (FI) e metaxilema (MX); (Figuras 40, 41 e 44 barra = 10 µm) (Figuras 42 e 45 barra = 3 µm) (Figura 43 = 30 µm).



FIGURAS 46 à 51 – Secções transversais da raiz de *Senecio juergensii* em ambiente lântico (46, 48, 49, 50 e 51) e em ambiente lótico (47); (46) Aspecto do aerênquima interno, com células de paredes espessadas em alguns pontos; (47) Amido (seta) no córtex externo (CE) e interno; (48 e 49) Cilindro vascular circundado por endoderme (En) com estrias de Caspary (seta), periciclo (Pe), protoxilema (PX), metaxilema (MX) e floema (Fl); (50) Divisão do periciclo (DRe) originando raiz lateral; (51) Região meristemática com prôcambio evidenciando a região do metaxilema (cabeça de seta preta), protofloema (seta branca) e protoxilema (seta preta); (Figuras 46, 48, 49, 50 e 51 barra = 10 μ m) (Figura 47 = 30 μ m).



FIGURAS 52 à 56 – Secções transversais da raiz de *Senecio juergensii* em ambiente lântico (52, 53, 54 e 56) e em ambiente lótico (55); (52 e 53) Região meristemática com procâmbio evidenciando o protofloema (seta branca), protoxilema (seta preta), cercados pelo periciclo (Pe), pró-endoderme (PEn) e córtex interno (Cl); (54 e 55) Diferentes estádios do desenvolvimento do cilindro vascular, com os elementos do floema (Fl) (seta branca), protoxilema (seta preta), metaxilema (MX), parênquima medular (PM), endoderme (En) e periciclo (Pe); (56) Cilindro vascular com câmbio (Ca), xilema (XS) e floema (FS) secundários, periciclo (Pe) e endoderme (En); (Figuras 52, 53, 54, 55 e 56 barra = 10 µm).

4.3.2 Rizoma

A epiderme do rizoma de *S. juergensii* é unisseriada com células de formato cilíndrico (FIGURAS 57, 58 e 59). Algumas células epidérmicas apresentam suberização de parede (FIGURA 60). Em muitos locais a epiderme é descartada e se forma uma periderme com paredes suberizadas (FIGURA 61). A formação de periderme foi citada também para a espécie *lanthopappus corymbosus* (Asteraceae), onde a epiderme do rizóforo é substituída por uma periderme originada a partir de um felogênio sub-hipodérmico (MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002). No rizoma de *S. juergensii* ocorrem tricomas tectores com as paredes suberificadas (FIGURA 60). LUQUE & MENEZES (2003) registraram a presença de tricomas tectores e glandulares nos talos de espécies do gênero *Lychnophora* (Asteraceae).

Internamente a epiderme ocorre uma camada de células que pode apresentar paredes anticlinais onduladas (FIGURAS 58 e 59), e, internamente a essa primeira camada do córtex observa-se uma faixa de colênquima lamelar. Esta camada de colênquima foi observada independentemente do ambiente em que a planta se desenvolveu (lêntico ou lótico). O número de camadas de tecido colenquimatoso em *S. juergensii* não é contínuo por todo o rizoma, sendo maior próximo aos locais onde se desenvolvem as raízes adventícias.

O córtex do rizoma é composto de aerênquima esquizógeno com células parenquimáticas arredondadas (FIGURAS 57, 58 e 62), havendo a presença de amido. As vastas lacunas aeríferas de *S. juergensii* não apresentam diafragmas (FIGURA 57). SCREMIN-DIAS (2000) observou que o córtex do rizoma de *Echinodorus paniculatus* é constituído por aerênquima com espaços intercelulares reduzidos, sendo as lacunas interrompidas por diafragmas de células braciiformes. GROSSE & MEVI-SCHULZ (1987) citam que os rizomas e raízes de plantas aquáticas requerem adaptações especiais para a sobrevivência no substrato alagado, como por exemplo, o estabelecimento de um sistema lacunar contínuo através da planta, o que facilita a difusão de oxigênio das folhas flutuantes ou aéreas para o rizoma e raízes submersos. A presença de lacunas aeríferas em todos os órgãos de *S. juergensii* sugere esta difusão de gases entre órgãos emersos e submersos, conforme cita GROSSE & MEVI-SCHULZ (1987).

Na porção interna do córtex do rizoma ocorrem ductos secretores, os quais normalmente estão próximos aos feixes vasculares. Os ductos, em *S. juergensii*, são de origem esquizógena, com uma camada de células epiteliais delimitando a cavidade central (FIGURAS 63 e 64). MACHADO *et al.* (2004) e VILHALVA & APPEZZATO-DA-GLÓRIA (2006) citam a presença de canais secretores na região cortical dos sistemas subterrâneos de *Smallanthus sonchifolius*, *Calea verticillata* e *Isostigma megapotamicum* (Asteraceae). Nas espécies da família Asteraceae, *lanthopappus corymbosus* e espécies do gênero *Richterago*, MELO-DE-PINNA & MENEZES (2002, 2003) citam a presença de canais secretores, de origem esquizógena, já nas raízes. A família Asteraceae é caracterizada pela diversidade de estruturas secretoras desde as raízes até as folhas (METCALFE & CHALK, 1950). Ao contrário do observado pelos autores METCALFE & CHALK (1950), MELO-DE-PINNA & MENEZES (2002, 2003) e MACHADO *et al.* (2004), nas raízes de *S. juergensii* não ocorreram estruturas secretoras.

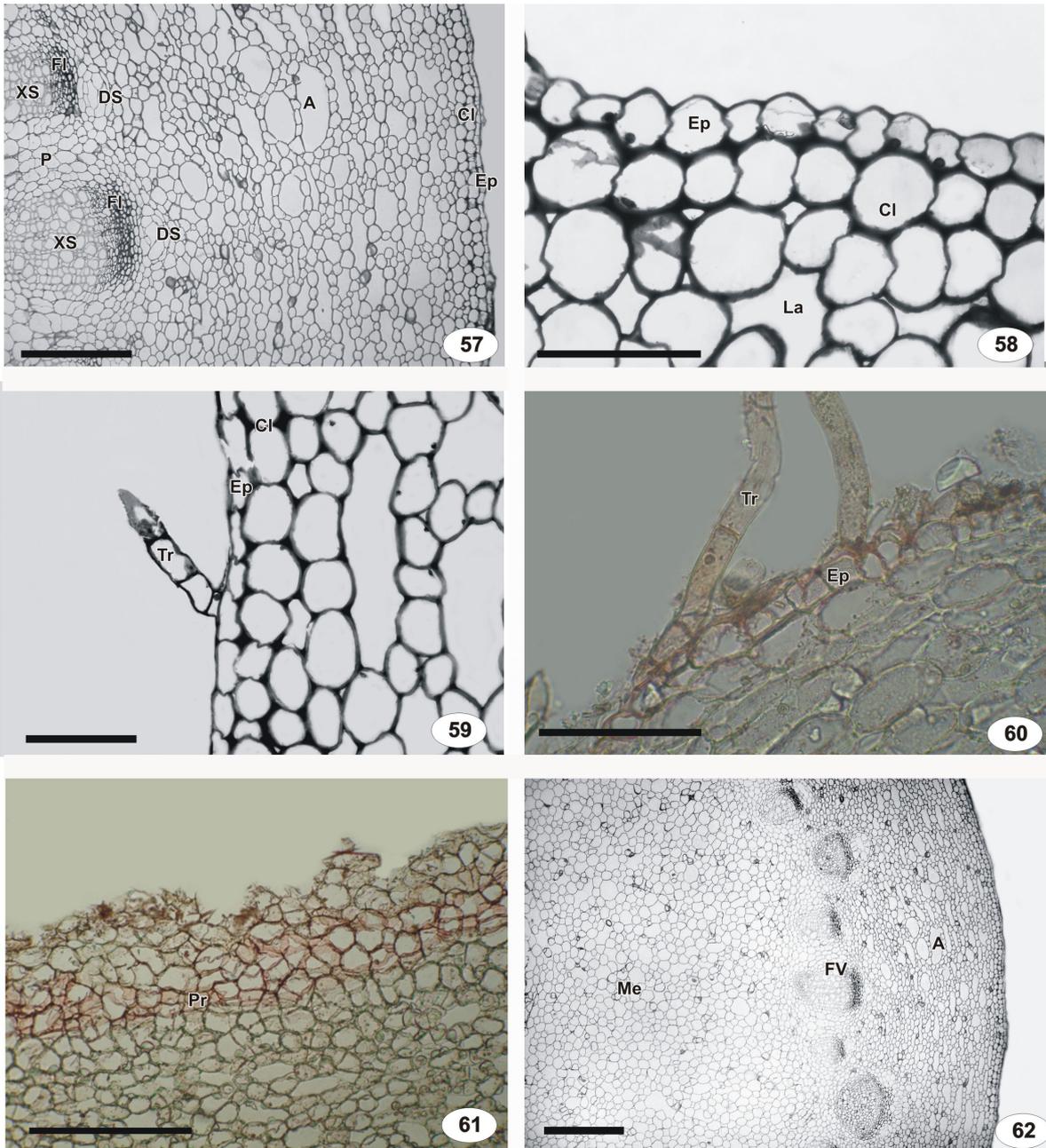
No rizoma de *S. juergensii* cada feixe vascular colateral é circundado por uma endoderme, a qual possui delgadas estrias de Caspary (FIGURAS 65 e 66), além da presença de amido. LUQUE & MENEZES (2003) citam que a endoderme é evidenciada no talo de espécies de *Lychnophora* (Asteraceae) na forma de uma bainha amilífera. MENEZES *et al.* (2005) observaram a completa continuidade entre os tecidos da raiz com aqueles do rizoma, incluindo a endoderme. SCREMIN-DIAS (2000), por sua vez, observou que os rizomas das espécies anfíbias *Echinodorus tenellus* e *E. paniculatus* possuem o sistema vascular delimitado pela endoderme com sutis estrias de Caspary, porém, a autora não cita a presença de amido como ocorre em *S. juergensii*.

Os feixes vasculares se dispõem em forma de anel, delimitando o córtex e a medula (FIGURA 62), ocorrendo feixes de menor tamanho internos a este anel. Em *S. juergensii* os feixes vasculares apresentam crescimento secundário, onde o câmbio se instala apenas na região fascicular. O câmbio em *S. juergensii* produz internamente xilema secundário e, externamente, floema secundário (FIGURAS 63, 64, 65 e 66). O xilema secundário é mais desenvolvido nas plantas de *S. juergensii* provenientes do ambiente lótico, em estágio reprodutivo. Os rizóforos de *Smallanthus sonchifolius* (Asteraceae) apresentam organização muito similar ao rizoma de *S. juergensii*. Em *Smallanthus sonchifolius* o sistema vascular é representado por feixes colaterais, que também se dispõem em um anel em torno da

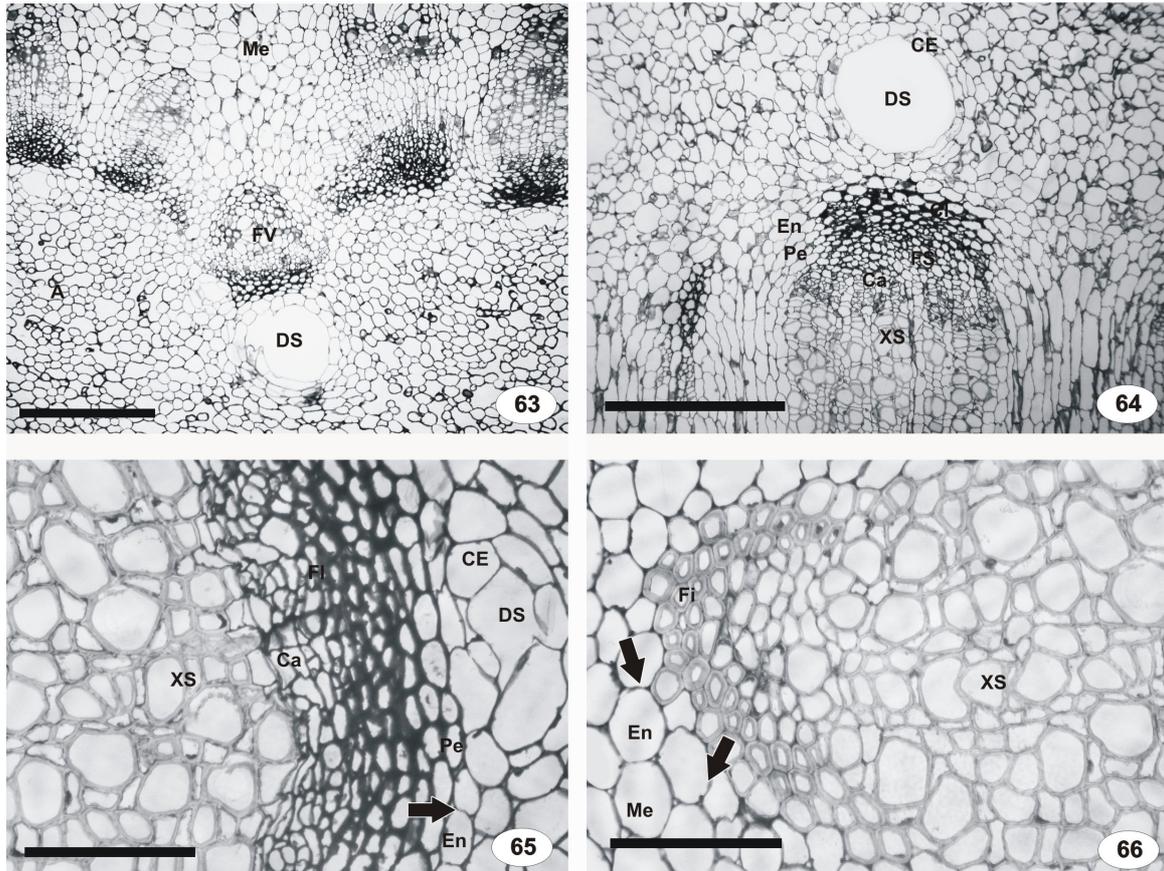
medula e apresentam instalação de câmbio (MACHADO *et al.*, 2004). Nas monocotiledôneas *Echinodorus paniculatus* e *E. tenellus* ocorre o espessamento do rizoma, o qual se dá a partir do meristema de espessamento primário, característico de monocotiledôneas (SCREMIN-DIAS, 2000).

A medula do rizoma de *S. juergensii* é constituída por células parenquimáticas de paredes primárias delgadas, com tamanho e formatos variados, ocupando a maior proporção do rizoma (FIGURA 62) e contendo amido. As plantas provenientes do ambiente lótico, em fase reprodutiva, apresentaram menor quantidade de amido e grãos com tamanho menor. SCREMIN-DIAS (2000) observou a presença de amido nas células parenquimáticas do córtex e do cilindro central de *Echinodorus paniculatus*. SCULTHORPE (1967) cita a utilização desse amido como suprimento energético para o restabelecimento da planta a partir de rizomas ou órgãos submersos que sobrevivem a períodos ambientais não favoráveis. Com o acúmulo de carbono na forma de carboidratos solúveis o rizoma tem reserva para o metabolismo do vegetal em períodos ambientais desfavoráveis. Segundo BRANDLE & CRAWFORD (1987), uma adaptação a baixos níveis de oxigênio é o acúmulo de amido, que garante adequada reserva de carbono no caso de aumento da demanda. STEINMANN & BRAENDLE (1984) demonstraram que plantas com rizomas são as que possuem a maior capacidade para sobreviver em ambientes anaeróbicos, devido a sua grande reserva de carboidratos.

No rizoma de *S. juergensii* foi observada a presença de compostos fenólicos nas paredes dos vasos do xilema secundário e em algumas células da epiderme, o que ocorreu independentemente do ambiente e estágio de desenvolvimento. LUQUE & MENEZES (2003) observaram a presença de compostos fenólicos em espécies do gênero *Lychnophora* (Asteraceae).



FIGURAS 57 à 62 – Secções transversais do rizoma de *Senecio juergensii* em ambiente lêntico (57, 59, 60 e 62) e em ambiente lótico (58 e 61); (57) CórTEX com aerênquima (A), colênquima (Cl), ductos secretores (DS), epiderme (Ep) e os feixes vasculares (FV) com xilema secundário (XS), floema (FI) e cercados por parênquima (P); (58) Epiderme (Ep), colênquima (Cl) e lacunas (La); (59) Tricomas (Tr), epiderme (Ep) e o colênquima (Cl); (60) Tricoma (Tr); (61) Periderme (Pr); (62) Vista geral do rizoma com aerênquima (A), os feixes vasculares (FV) e a medula (Me); (Figura 57 barra = 30 μ m) (Figuras 58, 59, 60 e 61 barra = 10 μ m) (Figura 62 barra = 50 μ m).



FIGURAS 63 à 66 – Secções transversais do rizoma de *Senecio juergensii* em ambiente lântico (63, 65 e 66) e em ambiente lótico (64); (63) Feixes vasculares (FV) delimitando o córtex e a medula (Me), presença de aerênquima (A) e ductos secretores (DS); (64) Ducto secretor (DS), as células epiteliais (CE), endoderme (En), periciclo (Pe), feixe vascular com crescimento secundário, xilema (XS) e floema (FS) secundários; (65) Porção externa do feixe vascular, ducto secretor (DS), células epiteliais (CE), endoderme (En) com estrias de Caspary (seta), periciclo (Pe), floema secundário (FS), câmbio (Ca) e xilema secundário (XS); (66) Porção interna do feixe vascular, medula (Me), endoderme (En) com estrias de Caspary (seta), fibras (Fi) e xilema secundário (XS); (Figuras 63 barra = 30 μm) (Figuras 64, 65 e 66 barra = 10 μm).

4.3.3 Folha

4.3.3.1 Pecíolo

No pecíolo de *S. juergensii* a epiderme é unisseriada, com células retangulares, menores do que as células corticais, com paredes levemente espessadas (FIGURAS 67, 68 e 69) e contendo cloroplastos. HABERLANDT (1918, *apud* BONA, 1993) relata a presença de cloroplastos em células epidérmicas de plantas de sombra ou aquáticas submersas. O autor considera, ainda, que a epiderme, em muitos casos, não apresenta apenas uma função protetora, pois pode estar relacionada a outras funções, dentre as quais a fotossíntese e a percepção da luz. Assim, apesar de *S. juergensii* não estar sob condições de sombreamento e não ser uma espécie submersa, suas células epidérmicas do pecíolo e limbo foliar demonstram a presença de cloroplastos.

As células epidérmicas do pecíolo de *S. juergensii* não variaram quanto ao tamanho e formato com relação as faces adaxial e abaxial. A cutícula, em ambas as faces da epiderme, é muito delgada, e tricomas tectores pluricelulares de grande porte estão presentes. Os estômatos estão presentes na face abaxial do pecíolo e se encontram no mesmo nível, ou acima das demais células epidérmicas (FIGURA 70). METCALFE & CHALK (1950) citam que a posição dos estômatos em relação as demais células epidérmicas é uma característica que normalmente varia na família Asteraceae.

Em posição sub-epidérmica, ocorre uma faixa descontínua de colênquima lamelar e/ou angular. Este colênquima é constituído de aproximadamente três a dez camadas celulares. Nos locais onde, na epiderme, ocorre os estômatos, o colênquima é interrompido. Internamente aos estômatos do pecíolo de *S. juergensii*, situa-se um parênquima clorofiliano homogêneo com câmaras subestomáticas bem desenvolvidas (FIGURAS 68, 69 e 70).

Todo o tecido fundamental do pecíolo é composto por aerênquima do tipo esquizógeno, sem a presença de diafragmas (FIGURAS 67, 68 e 71). Nas células das camadas da porção externa do córtex de *S. juergensii* ocorrem cloroplastos. BONA & ALQUINI (1995b) observaram que o parênquima do pecíolo de *Limnobium laevigatum* desenvolve um aerênquima de grandes lacunas. Segundo os autores, essas lacunas são divididas transversalmente por diafragmas compostos por dois

tipos celulares: células braciiformes com paredes espessadas e lignificadas; e células volumosas com paredes delgadas e de natureza celulósica. Alguns fatos, como a maior parte do pecíolo de *S. juergensii* ficar fora da água e do pequeno tamanho das lacunas, podem explicar a ausência dos diafragmas, sendo que, estes apresentam como funções a prevenção da inundação do órgão no caso de injúria e a sustentação mecânica (ARBER, 1920; WILLIAM & BARBER, 1961; LI & JONES, 1995; BONA, 1999; SCREMIN-DIAS, 2000; VOGEL, 2004). BONA (1999) cita a importância dos diafragmas na compartimentalização dos pecíolos e sua função de proteção contra a entrada de água, sendo que a ausência destes poderia comprometer totalmente o órgão no caso de alguma lesão do tecido protetor.

SCREMIN-DIAS (2000) observou a presença de diafragmas em *Echinodorus paniculatus* e em *E. tenellus*, sendo este mais elaborado na primeira espécie em função do maior tamanho desta em relação a *E. tenellus*. A autora cita, ainda, espessamento diferencial nas paredes das células do diafragma em relação a folha ser submersa ou emersa, apresentando paredes delgadas nas folhas sob condição de submersão.

Diafragma como estrutura de sustentação foi observado em *Scirpus validus* (KAUL, 1971), em várias espécies de *Sparganium* (KAUL, 1972, 1973), em *Hydrocleis nymphoides* (BONA & ALQUINI, 1995a), em *Limnobium laevigatum* (BONA & ALQUINI, 1995b) e em *Nelumbo nucifera* (VOGEL, 2004).

Na porção interna do anel formado pelos feixes vasculares no pecíolo de *S. juergensii* está presente a medula, a qual é composta por células parenquimáticas de formato arredondado e tamanho desigual, com paredes primárias sem espessamento. O parênquima medular apresenta vastos espaços intercelulares, podendo ser caracterizado como aerênquima (FIGURAS 67 e 71).

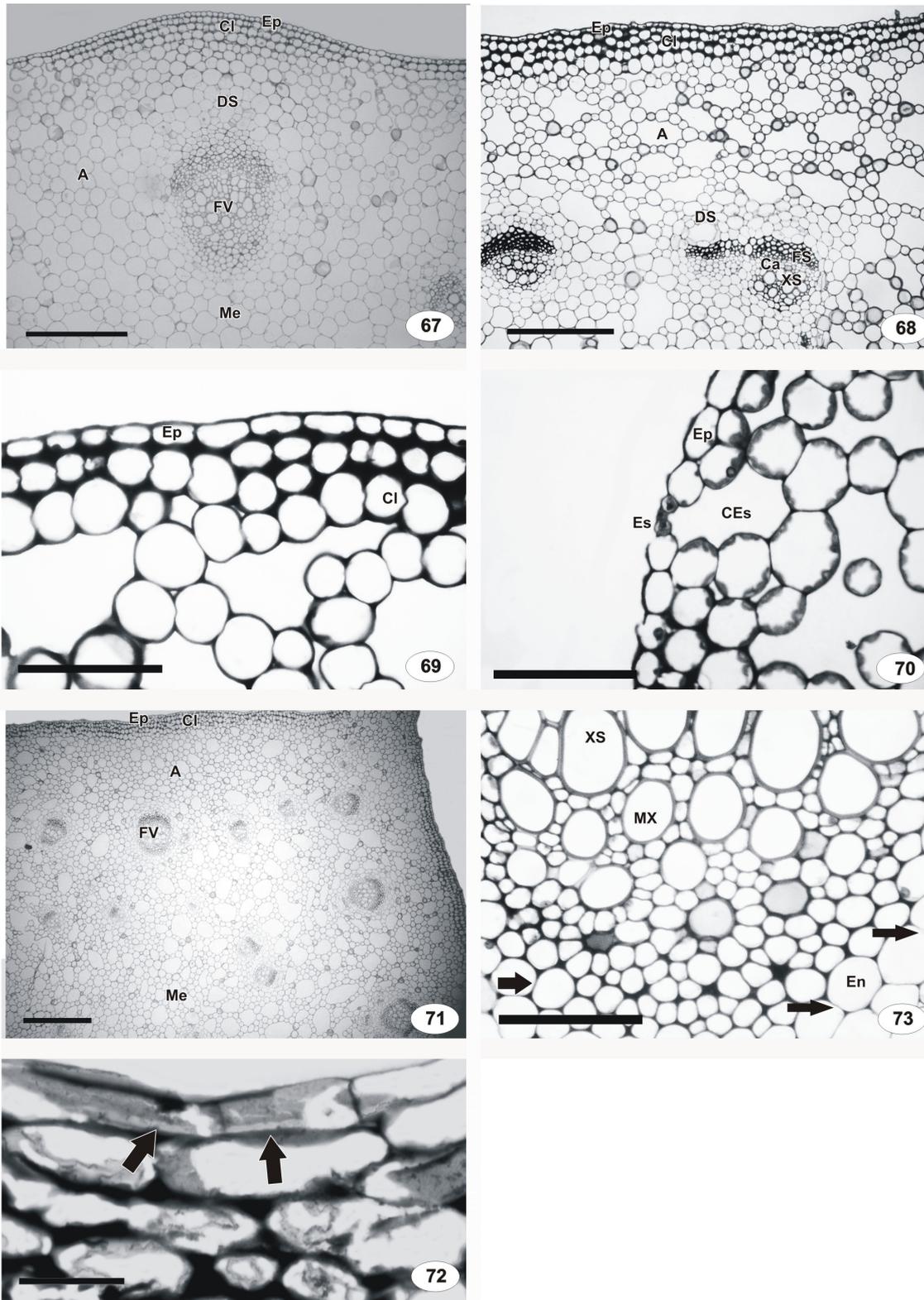
No pecíolo também ocorrem ductos secretores externos aos feixes vasculares (FIGURAS 67 e 68). Os feixes com maiores proporções possuem maior número de ductos associados. Os ductos são de origem cortical (meristema fundamental) e alguns podem ter como células epiteliais células endodérmicas (FIGURA 72), o que ocorre na porção do ducto voltada para o feixe vascular.

Cada feixe vascular do pecíolo de *S. juergensii* é circundado por uma endoderme, na qual estão presentes delgadas estrias de Caspary (FIGURAS 67 e 73). É característica marcante na família Asteraceae uma endoderme circundando os feixes em todos os órgãos, esta que, frequentemente aparece como uma bainha

amilífera ao redor do tecido vascular (METCALFE & CHALK, 1950; LUQUE *et al.*, 1997; MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002).

Os feixes vasculares formam um anel interno ao córtex, sendo que alguns destes feixes de menor porte estão dispersos internamente ao anel, na medula (FIGURA 71). As plantas de *S. juergensii* coletadas em ambiente lêntico, em fase reprodutiva, apresentaram feixes menores e em menor quantidade. Já as plantas de *S. juergensii* provenientes do ambiente lêntico, em fase vegetativa, apresentaram feixes vasculares menos desenvolvidos e mais numerosos.

Os feixes vasculares do pecíolo de *S. juergensii* são colaterais e apresentam crescimento secundário (FIGURA 68), gerado pela instalação de uma estreita faixa cambial. O floema secundário acompanha o xilema e é composto por elementos de tubo crivado, células companheiras e parênquima. Na região externa ao floema ocorre uma calota de células com paredes primárias espessadas, semelhante ao colênquima.



FIGURAS 67 à 73 – Secções transversais do pecíolo de *Senecio juergensii* em ambiente lêntico (67, 68, 69 e 71) e em ambiente lótico (70 e 72); (67 e 68) Epiderme (Ep), colênquima (Cl), aerênquima (A), ducto secretor (DS), feixe vascular (FV) com câmbio (Ca), floema (FS) e xilema (XS) secundários, e medula (Me); (69) Detalhe da epiderme (Ep) e colênquima (Cl); (70) Estômato (Es) e câmara estomática (CEs); (71) Aspecto geral com os feixes vasculares (FV) delimitando o córtex e medula (Me); (72) Detalhe da endoderme com estrias de Caspary delimitando o ducto; (73) Detalhe do feixe vascular com xilema secundário (XS), metaxilema (MX) e endoderme (En) com estria de Caspary (seta); (Figuras 67 e 71 barra = 50 µm) (Figura 68 barra = 30 µm) (Figuras 69, 70 e 73 barra = 10 µm) (Figura 72 barra = 3 µm).

4.3.3.2 Limbo

Em vista frontal, as células epidérmicas da região internervural apresentam formatos e dimensões variadas. Suas paredes anticlinais são ligeiramente sinuosas e delgadas e a cutícula revela a presença de estrias epicuticulares finas e discretas. A pouca ornamentação observada na cutícula das células epidérmicas de *S. juergensii* é coerente com as observações feitas por DICKSON (2000), sendo que o autor cita que hidrófitas possuem poucas, ou até mesmo nenhuma, escultura na superfície foliar (FIGURA 74 a 76).

A folha de *S. juergensii* é anfiestomática, com estômatos do tipo anomocíticos (FIGURAS 74, 75, 76 e 77). A ocorrência de tais estômatos é comum na família Asteraceae, sendo citada para espécies como *Siegesbeckia orientalis* (AGUILERA *et al.*, 2004), *Galinsoga parviflora* (DUARTE & LOPES, 2004), espécies do gênero *Ritherago* (MELO-DE-PINNA, 2004), *Eclipta alba* (ARANTES *et al.*, 2005), *Mikania glomerata* e *Porophyllum ruderale* (MILAN *et al.*, 2006).

A presença de estômatos em ambas as faces da lâmina foliar é registrada para espécies do gênero *Senecio* (HOFT & GOFFNER, 1985; MEIRA & MARTINS, 2003) e da família Asteraceae (AGUILERA *et al.*, 2004; DUARTE & LOPES, 2004; MELO-DE-PINNA, 2004; ARANTES *et al.*, 2005; MILAN *et al.*, 2006). A ocorrência de folhas anfiestomáticas em macrófitas emergentes também é relatada para algumas espécies (KAUL, 1972; BOEGER & POULSON, 2003; BOEGER *et al.*, 2007).

Com relação a plantas aquáticas, SCULTHORPE (1967) cita que a maioria das folhas emergentes são anfiestomáticas, enquanto que as folhas flutuantes normalmente apresentam estômatos apenas na face adaxial. Além disso, em folhas submersas é comum a inexistência de estômatos, ou, diante da presença destes, não há funcionalidade, porém, FROST-CHRISTENSEN & SAND-JENSEN (1995), BONA (1999) e SCREMIN-DIAS (2000) observaram a presença de estômatos funcionais em folhas submersas. BONA & ALQUINI (1995b) registraram a presença de estômatos em ambas as faces nas folhas flutuantes e emersas de *Limnobium laevigatum*, sendo que nas folhas flutuantes, os estômatos da face abaxial ficavam restritos a região da lâmina que não está em contato com a água. A diminuição na ocorrência de estômatos em plantas aquáticas submersas é descrita por alguns autores (SCULTHORPE, 1967; HOSTRUP & WIEGLEB, 1991; SCREMIN-DIAS,

1992; BONA, 1993; FROST-CHRISTENSEN & SAND-JENSEN, 1995; BONA, 1999; RODRIGUES *et al.*, 2007).

As folhas de espécies emergentes estão expostas às condições aéreas, o que as torna muito similares, tanto morfológica, quanto anatomicamente, às folhas de espécies terrestres (SCULTHORPE, 1967), principalmente no que diz respeito a condição luminosa e as trocas gasosas, sendo que tais fatores influenciam diretamente a atividade fotossintética. O aspecto anfiestomático registrado em *S. juergensii* era esperado para a espécie e pode estar relacionado a vários fatores, como a genética da família Asteraceae, o hábito emergente da espécie, a verticalidade das folhas e as condições ambientes, principalmente a disponibilidade hídrica constante.

As células estomáticas, em secção transversal, apresentaram as paredes periclinais externa e interna espessadas. Os estômatos da lâmina foliar estão situados no mesmo nível das demais células epidérmicas, com câmaras subestomáticas bem desenvolvidas (FIGURA 74). Em vista frontal é possível identificar estrias epicuticulares nas células estomáticas (FIGURAS 76 e 77).

Em ambas as faces da lâmina foliar de *S. juergensii* estão presentes poucos tricomas tectores de grande porte. Esses tricomas apresentam uma célula basal curta, seguida de uma célula extremamente longa, com paredes delgadas e sem ornamentação (FIGURAS 78, 79 e 80). A ocorrência de tricomas na família Asteraceae é bem documentada (SALLEO, 1985; LUQUE *et al.*, 1999; MONTEIRO *et al.*, 2001; MELO-DE-PINNA *et al.*, 2002; MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002; MEIRA & MARTINS, 2003; AGUILERA *et al.*, 2004; DUARTE & LOPES, 2004; MELO-DE-PINNA, 2004; ARANTES *et al.*, 2005; MILAN *et al.*, 2006). SALLEO (1985) cita a presença de pubescência difusa em caules e folhas de *Senecio candidus*, relacionando esta característica com a prevenção da perda de água pela planta, porém, acredita-se que em *S. juergensii* a presença de tricomas esteja relacionada à característica apresentada pela família Asteraceae, e não à economia de água pela planta.

A epiderme é unisseriada, em secções transversais, (FIGURA 74) com células de formato e tamanhos variados. Essas células possuem paredes (FIGURAS 74 e 81) e cutículas delgadas e presença de cloroplastos. A espessura da cutícula é variável, sendo influenciada pelo ambiente (CUTTER, 1986; ESAÚ, 1974). Em plantas submersas, a cutícula fina teria o objetivo de melhorar a permeabilidade para

gases dissolvidos e nutrientes minerais, mas também é entendida como uma reação à diminuição da irradiação, similarmente como ocorre em plantas de ambientes sombrios (SCULTHORPE, 1967). Ademais, as plantas aquáticas não necessitam de uma maior proteção contra a evapotranspiração, sendo que a disponibilidade hídrica é constante (MAUSETH, 1988). A pouca espessura da cutícula foliar em *S. juergensii* pode ser explicada pela disponibilidade hídrica constante, sem necessidade de prevenção à transpiração.

Epiderme clorofilada, por sua vez, é uma característica comum em hidrófitas, principalmente em epidermes de folhas submersas e caules de plantas aquáticas (FAHN, 1990). Cloroplastos na epiderme são citados para hidrófitas com o objetivo de aumentar a absorção luminosa (DICKSON, 2000). Algumas das características mais comumente observadas nas epidermes das hidrófitas são a redução na espessura da cutícula, a presença de cloroplastos, a diminuição da pilosidade e a redução do número de estômatos ou ausência destes (SCULTHORPE, 1967; RIDGE, 1987). Porém, é importante ressaltar que as folhas de *S. juergensii* são emersas, estando exposta às condições aéreas.

No bordo da lâmina foliar de *S. juergensii* a epiderme apresentou paredes com maior espessamento, sendo que, nesta mesma região, na porção sub-epidérmica, é visível a presença de colênquima, o qual variou do tipo angular à lamelar (FIGURA 82).

O mesofilo da folha revela organização dorsiventral com parênquima paliçádico, composto por dois a cinco estratos de células, as quais são menos alongadas na primeira camada. No parênquima paliçádico, abaixo dos locais onde estão os estômatos, há uma câmara sub-estomática bem desenvolvida (FIGURA 74). Na região do mesofilo, onde estão presentes os feixes vasculares, o parênquima paliçádico possui células com tamanho menor do que as células típicas deste parênquima (FIGURA 74). O parênquima esponjoso é representado por três a cinco estratos de células. (FIGURAS 74 e 81). HOFT & GOFFNER (1985) e MEIRA & MARTINS (2003) registraram o mesofilo de *Senecio vulgaris*, *S. emilioides* e de *S. leptoschizus* com organização dorsiventral.

A organização do mesofilo foi similar a observada em espécies terrestres mesofíticas (DICKSON, 2000), o que é explicável pela disponibilidade hídrica constante e em função da estrutura das folhas de hidrófitas emergentes ser similar

àquelas de folhas tipicamente terrestres (SCULTHORPE, 1967; GIVNISH, 1987; BOEGER & POULSON, 2003).

As folhas de *S. juergensii* apresentaram vastos espaços intercelulares, principalmente na porção inferior, o que é uma característica inerente ao parênquima esponjoso, porém, os espaços intercelulares ultrapassaram o valor de 10%, podendo ser considerados aerênquimas (ARMSTRONG *et al.*, 1991). Segundo KAUL (1972), exceto pelo aumento no aerênquima, folhas aéreas de plantas aquáticas são geralmente similares, em estrutura, àquelas de plantas terrestres, porém, folhas flutuantes e submersas mostram características adaptativas ao ambiente aquático. Nas folhas flutuantes é citada a ocorrência de aerênquima na porção inferior do mesofilo, o qual está relacionado ao transporte de oxigênio e ao auxílio na flutuação do órgão (WILLIAMS & BARBER, 1961; SCULTHORPE, 1967; KAUL, 1972; KAUL, 1976; SCREMIN-DIAS, 1992; BONA & ALQUINI, 1995a e 1995b). Folhas submersas tendem a apresentar diminuição do parênquima paliçádico e aumento do parênquima esponjoso e, conseqüentemente, o aumento do espaço intercelular (SCULTHORPE, 1967; CUTTER, 1987; BONA, 1999).

Os espaços intercelulares visualizados na lâmina foliar de *S. juergensii* podem atuar na sustentação mecânica do órgão e no transporte de oxigênio para os órgãos submersos, conforme mencionado anteriormente.

No mesofilo de *S. juergensii* foram visualizados ductos secretores, os quais estão associados aos feixes vasculares externos ao floema e/ou xilema (FIGURA 81). Anatomicamente, a família Asteraceae é caracterizada pela presença de uma variedade de estruturas secretoras relacionadas, principalmente, à parte aérea das plantas (METCALFE & CHALK, 1950; LUQUE *et al.*, 1999; MONTEIRO *et al.*, 2001; MELO-DE-PINNA *et al.*, 2002; MEIRA & MARTINS, 2003; AGUILERA *et al.*, 2004; MELO-DE-PINNA, 2004; MILAN *et al.*, 2006).

Em *S. juergensii* foi verificada a presença de uma endoderme bem definida que circunda cada feixe vascular. Essa endoderme possui delgadas estrias de Caspary (FIGURAS 74 e 81). A citação da presença de endoderme nos feixes vasculares dos ramos e folhas em espécies da família Asteraceae é escassa (METCALFE & CHALK, 1950; MELO-DE-PINNA & MENEZES, 2002; LUQUE & MENEZES, 2003; MELO-DE-PINNA, 2004; MENEZES *et al.*, 2005)

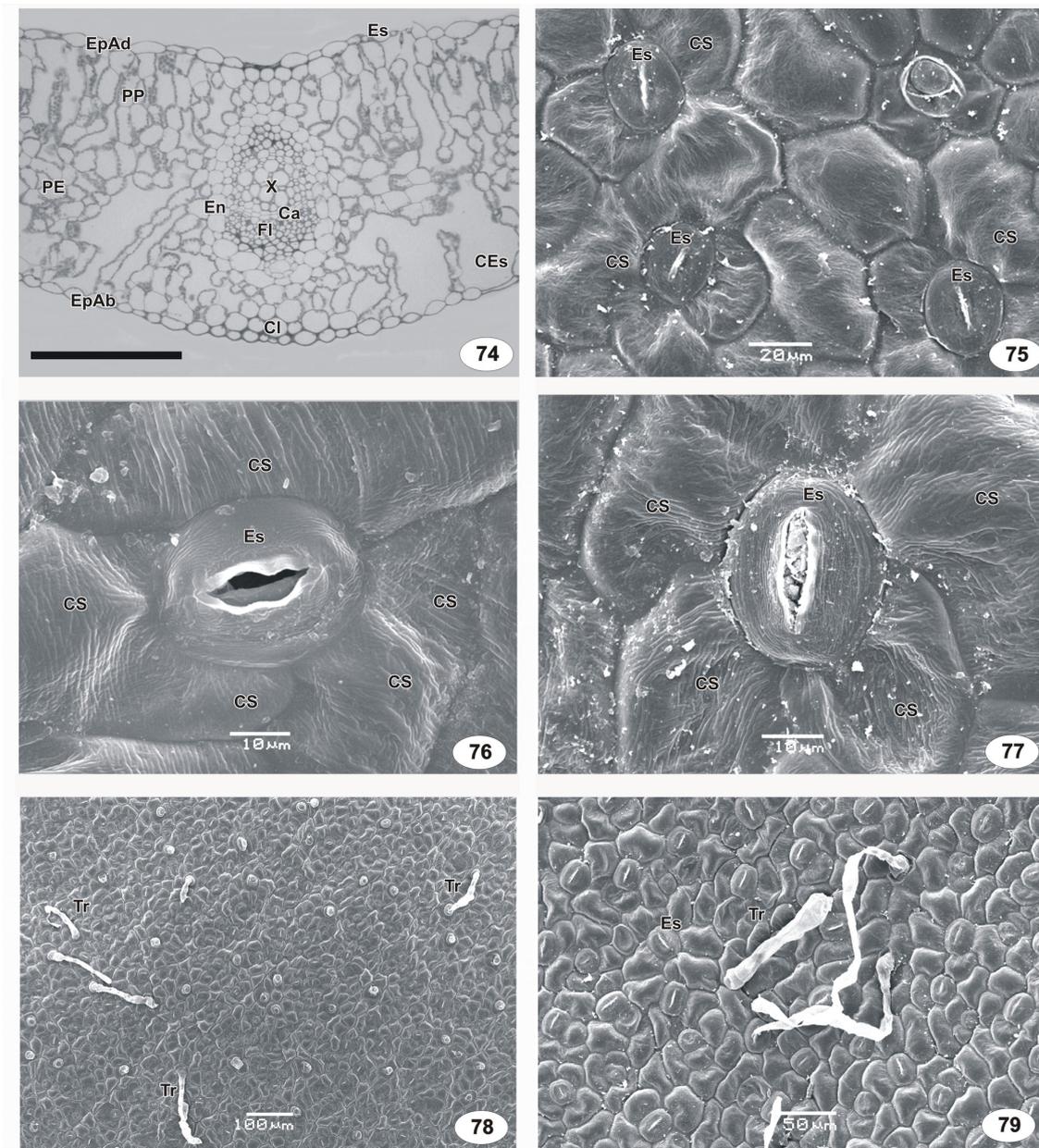
Na nervura central da folha, os feixes vasculares de maior porte estão dispostos formando um anel que envolve a medula, onde ocorrem feixes vasculares

de menor porte (FIGURA 83). A disposição desses feixes na nervura central é muito semelhante a encontrada no pecíolo. A epiderme desta região possui estômatos somente na face abaxial (FIGURA 83). Na região da nervura central está presente uma faixa descontínua de colênquima angular nas camadas sub-epidérmicas, sendo que este colênquima é mais espesso na face abaxial e varia quanto ao número de camadas (FIGURAS 83 e 84). *S. juergensii* apresentou feixes vasculares colaterais (FIGURA 74), sendo que esta mesma organização dos feixes vasculares foi observada por MEIRA & MARTINS (2003) em *Senecio emilioides* e *S. leptoschizus*.

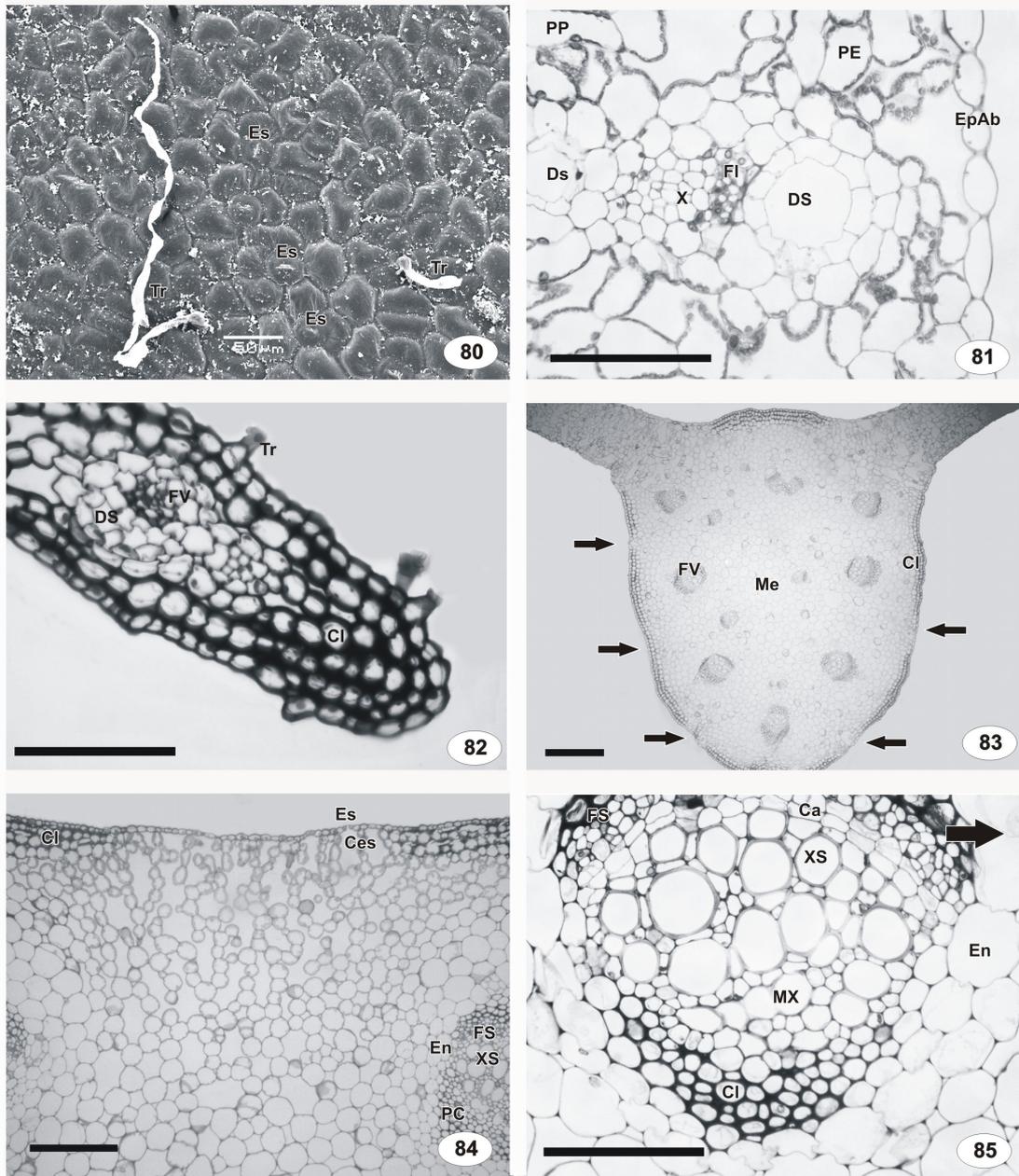
Na região da nervura central da folha de *S. juergensii* o córtex e a medula são formados por tecido aerenquimático, cujas células são arredondadas, de vários tamanhos e com paredes delgadas (FIGURA 84). Nas camadas externas do parênquima fundamental estão presentes cloroplastos. Os feixes vasculares da nervura central apresentaram câmbio instalado, o qual produziu maior quantidade de xilema do que floema secundário (FIGURA 85). Externamente ao floema ocorre uma faixa de colênquima lamelar. Os elementos de vaso são circundados por pequena quantidade de parênquima. O feixe vascular possui colênquima na porção interna (FIGURA 85).

Os feixes vasculares das nervuras laterais são encontrados em grande número, localizados na porção mediana da folha, entre os parênquimas paliçádico e esponjoso, e se estendem até muito próximo do bordo folliar (2 a 3 camadas de células) (FIGURAS 74, 81 e 82). O xilema e o floema, nestas nervuras laterais, se apresentam como nos feixes vasculares da região da nervura central. Nas nervuras laterais de maior porte estão presentes camadas de colênquima do tipo lamelar, interno à epiderme das faces adaxial e abaxial (FIGURA 74). A espessura das camadas de colênquima varia de acordo com a espessura e o tamanho da folha/nervura.

A presença de floema bem desenvolvido e a redução do número de elementos do xilema constituem o padrão descrito para plantas aquáticas (SCULTHORPE, 1967; METCALFE & CHALK, 1950; FAHN, 1990). No entanto, esta característica é visível em espécies com folhas flutuantes e submersas, e não nas folhas emersas da maioria das espécies (SCREMIN-DIAS *et al.*, 1999). As folhas emersas, em geral, possuem xilema desenvolvido e grande quantidade de fibras, lignificadas ou não, mantendo como característica de hidrófitas, principalmente, a presença das lacunas aeríferas amplas (SCREMIN-DIAS, 2000).



FIGURAS 74 à 79 – Limbo foliar de *Senecio juergensii* em ambiente lótico; (74) Organização dorsiventral do mesofilo, epiderme da face adaxial (EpAd) e abaxial (EpAb), estômato (Es), câmara estomática (CEs), parênquima paliçádico (PP) e esponjoso (PE), colênquima (Cl), endoderme (En), xilema (X), câmbio (Ca) e floema (FI); (75, 76 e 77) Estômato (Es) com as células subsidiárias (CS) (MEV); (78 e 79) Epiderme em vista frontal, com tricomas (Tr) e estômatos (Es) (MEV) (Figura 73 barra = 30 μ m).



FIGURAS 80 à 85 – Limbo foliar de *Senecio juergensii* em ambiente lântico (81, 82, 83 e 85) e em ambiente lótico (80 e 84); (80) Presença de tricomas (Tr) de grande porte e estômatos (Es) (MEV); (81) Mesofilo com parênquima paliçádico (PP) e esponjoso (PE), ductos secretores (DS), xilema (X), floema (FI) e epiderme da face abaxial (EpAb); (82) Bordo do limbo com tricoma (Tr), ducto secretor (DS), feixe vascular (FV) e colênquima (Cl); (83) Visão parcial da região da nervura central, com estômatos da epiderme (setas), colênquima (Cl) e os feixes vasculares (FV) delimitando a medula (Me); (84) Região da nervura central com estômato (Es), câmara estomática (CEs), colênquima (Cl), endoderme (En), floema (FS) e xilema (XS) secundários; (85) Feixe vascular com endoderme (En), câmbio (Ca), floema (FS) e xilema (XS) secundários, metaxilema (MX) e colênquima (Cl); (Figuras 81, 82 e 85 barra = 10 μ m) (Figura 83 barra = 50 μ m) (Figura 84 barra = 30 μ m).

5 CONCLUSÃO

Após a análise da abordagem sobre o tema, pode-se perceber que *Senecio juergensii* demonstrou ser uma espécie bem adaptada ao ambiente lêntico e lótico e ao hábito emergente, apresentando tanto características pertinentes a espécies aquáticas quanto terrestres.

As raízes e o rizoma de *Senecio juergensii* não apresentaram variações morfoanatômicas significativas entre os estádios de crescimento vegetativo e reprodutivo, além disso, não apresentaram adaptações morfoanatômicas diferenciais em relação a ocorrência no ambiente lêntico ou lótico.

As folhas de *Senecio juergensii* apresentaram variação morfoanatômicas entre os diferentes estádios de desenvolvimento, sendo que as folhas tiveram proporções menores em estágio reprodutivo, devido ao investimento preferencial, por parte do vegetal, em estruturas vegetativas. Também as folhas de *Senecio juergensii* apresentaram variações morfoanatômicas entre os ambientes lêntico e lótico. As folhas em ambiente lêntico tiveram proporções menores devido a ocorrência de um grande número de gramíneas nestes ambiente, assim as folhas provenientes de plantas do ambiente lêntico estavam expostas a uma maior competição com as espécies gramíneas. O fato do ambiente lêntico ser graminoso aumenta a competição por fatores como nutrientes, luminosidade e oxigênio.

Pode-se observar, desta forma, que apenas na porção aérea ocorreram ajustes morfológicos, porém estes ajustes morfológicos não ocorreram em função do ambiente em que a planta se desenvolveu, mas sim em função da ocorrência de outras espécies no ambiente lêntico e a conseqüente competição gerada.

REFERÊNCIAS

- AFREEN, F.; ZOBAYED, S. M. A.; ARMSTRONG, J.; ARMSTRONG, W. Pressure gradients along whole culms and leaf sheaths, and other aspects of humidity-induced gas transport in *Phragmites australis*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, 28 de março de 2007. Disponível em: <http://jxb.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/erm017v2>. Acessado em: 15/08/2007.
- AGUILERA, D. B.; MEIRA, R. M. S. A.; FERREIRA, F. A. Anatomia e histoquímica dos órgãos vegetativos de *Siegesbeckia orientalis* (Asteraceae). **Planta Daninha**, Viçosa, MG, v. 22, n. 4, p. 483-489, 2004.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Org.). **Anatomia Vegetal**, 2. ed., Viçosa, MG: Editora UFV, 2006.
- ARANTES, M do C. B.; SIMON, F. P.; RIBEIRO, P. A. M.; REZENDE, M. H.; PAULA, J. R.; BARA, M. T. F. Caracterização farmacognóstica de *Eclipta alba* (L.) Hassk, Asteraceae (Aagrião do Brejo). **Revista Eletrônica de Farmácia Suplemento**, Goiania, v. 2, n. 2, p. 21-24, 2005.
- ARBER, A. **Water plants: a study of aquatic angiosperms**. Cambridge: University Press, 1920.
- ARMSTRONG, J.; ARMSTRONG, W. Chlorophyll development in mature lysigenous and schizogenous root aerenchymas provide evidence of continuing cortical cell viability. **New Phytologist**, New York, v. 126, p. 493-497, 1994.
- ARMSTRONG, J.; ARMSTRONG, W. *Phragmites australis* – a preliminary study of soil-oxidizing sites and internal gas transport pathways. **New Phytologist**, New York, v. 108, n. 4, p. 373-382, 1988.
- 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 rhizosphere: a microelectrode and modelling study with *Phragmites australis*. **Annals of Botany**, London, v. 86, p. 687-703, 2000.
- ARMSTRONG, W.; JUSTIN, S. H. F. W.; BECKETT, P. M.; LYTHER, S. Root adaptation to soil waterlogging. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 39, p. 57-73, 1991.
- ARMSTRONG, W.; BRÂNDLE, R.; JACKSON, M. B. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica**, Amsterdam, v. 43, p. 307-358, 1994.
- ARRUDA, G. M. T.; CALBO, M. E. R. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H. E. Moore). **Acta Botanica Brasilica**, Rio de Janeiro, v. 18, n. 2, p. 219-224, 2004.
- BALUSKA, F.; BRAILSFORD, R. W.; HAUSKRECHT, M.; JACKSON, M. B.; BARLOW, P. W. Cellular dimorphism in the maize root cortex: involvement of

microtubules, ethylene and gibberellin in the differentiation of cellular behavior in post mitotic growth zones. **Botanica Acta**, Alemanha, v. 106, p. 394-403, 1993.

BARRAT-SEGRETAIN, M. H. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. **Vegetatio**, Ames, IA, USA, v. 123, p. 13-37, 1996.

BERLYN, G. P.; MIKSCHE, J. P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: Iowa State University, 1976.

BILBY, R. E. Effects of a spate on the macrophyte vegetation of a stream pool. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 56, n. 2, p. 109-112, 1977.

BLAYLOCK, A. J.; SEYMOUR, R. S. Diaphragmatic nets prevent water invasion of gas canals in *Nelumbo nucifera*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 67, n. 1, p. 53-59, 2000.

BLOM, C. W. P. M. Adaptation of plant to flooding. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 38, p. 1, 1990.

BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding: the survival strategies of plants. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 11, n. 7, p. 290-295, 1996.

BLOM, C. W. P. M.; VOESENEK, L. A. C. J.; BANGA, M.; ENGELAAR, W. M. H. G.; RIJNDERS, H. H. G. M.; VAN DE STEEG, H. M.; VISSER, E. J. W. Physiological of riverside species: adaptative responses of plants to submergence. **Annals of Botany**, London, v. 74, p. 253-263, 1994.

BOEGER, M. R. T. The influence of substratum and water velocity on grown of *Ranunculus aquatilis* L. (Ranunculaceae). **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 42, p. 351-359, 1992.

BOEGER, M. R. T. Adaptação morfoanatômica de *Polygonum spectabile* Mart. (Polygonaceae) as inundações na várzea amazônica, **Amazoniana**, Plön, v. 13, n. 1/2, p. 3-11, 1994.

BOEGER, M. R. T.; PIL, M. W.; BELEM FILHO, N. Arquitetura foliar comparativa de *Hedychium coronarium* J. Kroenig (Zingiberiaceae) e de *Typha domingensis* Pers (Typhaceae). **Iheringia**, Série Botânica, Porto Alegre, v. 62, n. 1/2, 2007.

BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK, R. M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, Porto Alegre, v. 61, n. 1-2, p. 73-82, 2006.

BOEGER, M. R. T.; POULSON, M. E. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 75, p. 123-135, 2003.

BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C. 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**, São Paulo, v. 26, n. 1, p. 61-72, 2003.

BONA, C. **Estudo morfo-anatômico comparativo dos órgãos vegetativos de *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) e *Alternanthera aquatica* (Parodi) Chodat, (Amaranthaceae).** 196f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1993.

BONA, C. **Adaptações morfo-anatômicas dos órgãos vegetativos de *Bacopa salzmanii* (Benth.) Wettst. Ex Edwall e *Bacopa monnierioides* (Cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambientes terrestres e aquáticos.** 193f. Tese (Doutorado em Botânica) – Departamento de Botânica, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

BONA, C.; ALQUINI, Y. Anatomia foliar de *Hydrocleis nymphoides* (Humb & Bomp. Ex. Willd) Buchenau (Limnocharitaceae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, v. 38, n. 3, p. 869-877, 1995a.

BONA, C.; ALQUINI, Y. Alguns aspectos estruturais da folha de *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bomp. Ex. Willd) Heine (Hydrocharitaceae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, v. 38, n.4, p. 1045-1052, 1995b.

BONA, C.; MORRETES, B. L. de. Anatomia comparativa do caule de *Alternanthera philoxeroides* (Mart) Griseb e *Alternanthera aquatica* (Parodi) Chodat, (Amaranthaceae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, v. 40, n. 2, 285-296, 1997.

BONA, C.; MORRETES, B. L. de. Anatomia das raízes de *Bacopa salzmanii* (Benth) Wettst. Ex. Edwal e *B. monnierioides* (Chan) Robinson, em ambiente aquático e terrestre. **Acta Botanica Brasilica**, Rio de Janeiro, v. 17, n. 1, 155-170, 2003.

BOVE, C. P.; BRAGANÇA-GIL, A. S.; MOREIRA, C. B.; ANJOS, R. F. B. Hidrófitas fanerogâmicas de ecossistemas aquáticos temporários de planície costeira do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Rio de Janeiro, v. 17, n. 1, 119-135, 2003.

BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, San Diego, v. 13, p. 115-155, 1965.

BRAENDLE, R.; CRAWFORD, R. M. M. Rhizome anoxia tolerance and habitat specialization in wetland plants. In: Crawford, R. M. M. **Plant life in aquatic and amphibious habitats**. England, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 397-410, 1987.

BRAENDLE, R.; CRAWFORD, R. M. M. Plants as amphibians. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Zürich, v. 2, n. 1, p. 56-78, 1999.

CABRERA, A. L. Notes on the Brazilian *Senecioneae*. **Brittonia**, New York, v. 7, n. 2, p. 53-74, 1950.

CALBO, M. E. R.; MORAES, J. A. P. V. de; CALBO, A. G. Crescimento, condutância estomática, fotossíntese e porosidade do Buriti sob inundação. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, SP, v. 10, n. 1, p. 51-58, 1998.

CAMARGO, A. F. M.; FLORENTINO, E. R. Population dynamics and net primary production of the aquatic macrophyte *Nymphaea rudgeana* C. F. Mey in a lotic environment of the Itanhaém River Basin (SP, Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, v. 60, n. 1, p. 83-92, 2000.

CAMARGO, A. F. M.; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambress. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda (2001). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, 2003, v. 26, n. 1, 2003.

CENZATO, D.; GANF, G. A comparison of growth responses between two species of *Potamogeton* with contrasting canopy architecture. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 70, p. 53-66, 2001.

CHEN, H.; QUALLS, R. G.; MILLER, G. C. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. **Environmental and Experimental Botany**, New York, v. 48, p. 119-128, 2002.

COAN, A. I.; SCATENA, V. L.; GIULIETTI, A. M. Anatomia de algumas espécies aquáticas de *Euriocaulaceae* brasileiras. **Acta Botanica Brasilica**, Rio de Janeiro, v. 16, n. 4, p. 371-384, 2002.

COLMER, T. D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, p. 17-36, 2003.

COOLING, M. P.; GANF, G. G.; WALKER, K. F. Leaf recruitment and elongation: an adaptive response to flooding in *Villarsia reniformis*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 70, p. 281-294, 2001.

CORDAZZO, C. V.; SPANÓ, S. Produção e germinação de sementes de *Senecio crassiflorus* (Poir.) DC (Asteraceae), coletadas ao longo de um gradiente nas dunas costeiras o sul do Brasil. **Atlântica**, Rio Grande, v. 24, n. 1, p. 11-15, 2002.

CRONQUIST, A. **An integrated system of classification of flowering plants**, New York, Columbia University Press, 1981.

CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal**, Parte I. Células e tecidos. São Paulo: Roca, 1986.

CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal**, Parte II. Órgãos, Experimentos e Interpretações. 2. ed. São Paulo: Roca, 1987.

DANTAS, B. F.; ARAGÃO, C. A.; ALVES, J. D. Cálcio e o desenvolvimento de aerênquimas e atividade de celulase em plântulas de milho submetidas à hipoxia. **Scientia Agricola**, Piracicaba, SP, v. 58, n. 2, p. 251-257, 2001.

- DAWSON, F. H.; ROBINSON, W. N. Submerged macrophytes and the hydraulic roughness of a lowland chalkstream. **Verh. International Verein Limnol.**, Stuttgart, v. 22, p. 1944-1948, 1984.
- DICKSON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. San Diego: Horcaert Academic Press, 2000.
- DREW, M. C. Plant responses to anaerobic conditions in soil and solution culture. **Cirr. Adv. Plant. Sci.**, v. 36, p.1-4, 1987.
- DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 48, p. 223–250, 1997.
- DREW, M. C.; HE, C. J.; MORGAN, P. W. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Trends in Plant Science**, London, v. 5, n. 3, p. 123-127, 2000.
- DUARTE, M. do R.; LOPES, J. F. Análise fotônica e ultra-estrutural da epiderme foliar de *Galinsoga parviflora* Cav. e *G. ciliata* (Raf.) Blake, Asteraceae. **Visão Acadêmica**, Curitiba, v. 5, n. 1, p. 41-46, 2004.
- ENSTONE, D. E.; PETERSON, C. A. Suberin lamella development in maize seedling roots grown in aerated and stagnant conditions. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v.28, p. 444-455, 2005.
- ERNST, W. H. O. Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 38, p. 73-90, 1990.
- ESAÚ, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgar Blücher, 1974.
- EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, New York, v. 161, p. 35-49, 2003.
- FAHN, A. **Plant anatomy**. Oxford: Pergamon Press, 1990.
- FERREIRA, A. G.; CASSOL, B; ROSA, S. G. T. da; SILVEIRA, T. S. da; STIVAL, A. L.; SILVA, A. A. Germinação de sementes de Asteraceae nativas no Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 2, p. 231-242, 2001.
- FRITZ, K. M.; EVANS, M. A.; FEMINELLA, J. W. Factors affecting biomass allocation in the riverine macrophyte *Justicia americana*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 78, p. 279-288, 2004.
- FROST-CHRISTENSEN, H.; SAND-JENSEN, K. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 51, p. 121-134, 1995.
- FUZETO, A. P.; LOMÔNACO, C. Potencial plástico de *Cabralea canjerana* subsp. *Polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em

áreas de cerrado e vereda, Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, n. 2, p. 169-176, 2000.

GILLER, P. S.; MALMQUIST, B. **The biology of streams and rivers**. Oxford: Oxford University Press, 296 p., 1998.

GIVNISH, T. J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constrains. **New Phytologist**, New York, v. 106 (suppl.), p. 131-160, 1987.

GREENBERG, J. T. Programmed cell death: a way of life for plants. **Proceedings of the National Academy of Science of the USA**, Washington, v. 93, p. 12094-12097, 1996.

GROSSE, W.; MEVI-SCHÜTZ, J. A beneficial gas transport system in *Nymphoides peltata*. **American Journal Botany**, Columbus, v. 74, n. 6, p. 947-952, 1987.

GUNAWARDENA, A.; PEARCE, D. M.; JACKSON, M. B.; HAWES C. R.; EVANS, D. E. Characterization of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hipoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). **Planta**, v. 2, n. 212, p. 205-214, 2001.

GUTTENBERG, H. VON. Der primä Bau der Angiospermenwurzel. *In*: **Encyclopedia of plant anatomy**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1968.

HE, C. J.; MORGAN, P. W; DREW, M. C. Transduction of na ethylene signal required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation during hipoxia. **Plant Physiology**, USA, v. 106, p. 465-495, 1996.

HE, J. B.; BOGEMANN, G. M.; STEEG, H. M.; RIJNDERS, J. G. H. M.; VOESENEK, L. A. C. J.; BLOM, C. W. P. M. Survival tactics of *Ranunculus* species in river floodplains. **Oecologia**, Berlin, v. 118, p. 1-8, 1999.

HIGUCHI, T. Gaseous CO₂ transport through the aerenchyma and intercellular spaces in relation to the uptake of CO₂ by rice roots. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tóquio, v 28, n. 4, p. 491-497, 1982.

HLWATIKA, C. N. M.; BHAT, R. B. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. **Annals of Botany**, London, v. 89, s/n, p. 109-114, 2002.

HOFT, J. S.; GOFFNER, D. P. Altered leaf structure and function in triazine-resistant common groundsel (*Senecio vulgaris*). **Plant Physiology**, USA, v. 79, p. 699-705, 1985.

HOSTRUP, O.; WIEGLEB, G. Anatomy of leaves of submerged and emergent formas of *Littorella uniflora* (L.) Ascherson. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 39, p. 195-209, 1991.

IRGANG, B. E.; GASTAL JUNIOR, C. V. S. **Macrófitas aquáticas da planície costeira do RS**. Porto Alegre, RS: Edição dos Autores, 1996.

JACKSON, M. B.; FENNING, T. M.; JENKINS, W. Aerenchyma (gas-space) formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.) is not controlled by ethylene or small partial pressures of oxygen. **Journal of Experimental Botany**, v. 36, n. 171, p. 1566-1572, 1985a.

JACKSON, M. B.; FENNING, T. M.; DREW, M. C.; SAKER, L. R. Stimulation of ethylene production and gas-space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. **Planta**, v. 165, p. 486-492, 1985b.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**, New York: Mc Graw Hill Book, 1940.

JOLY, A. B. **Botânica**: Introdução à taxonomia vegetal. São Paulo: Editora Nacional, 1991.

JONES, A. M.; DANGL, J. L. Logjam at the styx: programmed cell death in plants. **Trends in Plant Science**, London, v. 1, n. 4, p. 114-119, 1996.

JUSTIN, S. H. F. W.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, New York, v. 106, n. 3, p. 465-495, 1987.

KAUL, R. B. Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium*. **American Journal Botany**, Columbus, v. 59, n. 3, p. 270-278, 1972.

KAUL, R. B. Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium*. **American Journal Botany**, Columbus, v. 59, n. 3, p. 270-278, 1973.

KAUL, R. B. Anatomical observations on floating leaves. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 2, p. 215-234, 1976.

KAUL, R. B. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. **American Journal Botany**, Columbus, v. 58, p. 808-816, 1971.

KAUL, R. B. Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia*. **American Journal Botany**, Columbus, v. 61, n. 3, p. 318-323, 1974.

KAWASE, M. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. **American Journal Botany**, Columbus, v. 66, n. 2, p. 183-190, 1979.

KAWASE, M.; WHITMOYER, R. E. Aerenchyma development in waterlogged plants. **American Journal Botany**, Columbus, v. 67, n. 1, p. 18-22, 1980.

KOLB, R. M.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; GILONI, P. C.; CORREA, G. T. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 21, n. 3, 1998.

- KONCALOVÁ, H. Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids: limitations and drawbacks. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 38, p. 127-134, 1990.
- KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: Soropédica, EDUR, 1997.
- KUO-HUANG, L. L.; CHEN, S. H.; CHEN, S. J. Ultrastructural study on the formation of sclereids in the floating leaves of *Nymphoides coreana* and *Nuphar schimadai*. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, Taipei, Taiwan, v. 41, p. 283-291, 2000.
- LAING, H. E. Respiration of the leaves of *Nuphar advenum* and *Typha latifolia*. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 27, n. 8, p. 583-586, 1940a.
- LAING, H. E. The composition of the internal atmosphere of *Nuphar advenum* and other water plants. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 27, p. 861-867, 1940b.
- LI, M.; JONES, M. B. CO₂ and O₂ transport in the aerenchyma of *Cyperus papyrus* L. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 52, p. 93-106, 1995.
- LONGSTRETH, D. J.; BORKHSENIUS, O. N. Root cell ultrastructure in developing aerenchyma tissue of three wetland species. **Annals of Botany**, London, v. 86, p. 641-646, 2000.
- LUQUE, R.; MENEZES, N. L. de. Estructura primaria del tallo de *Lychnophora* Mart. (Vernonieae: Asteraceae). **Plântula**, Mérida, Venezuela, v. 3, n. 2, p. 117-128, 2003.
- LUQUE, R.; MENEZES, N. L. de; SEMIR, J. La función secretora de la endodermis de la raíz de especies de *Lychnophora* Mart. (Asteraceae). **Plântula**, Mérida, Venezuela, v. 1, n. 3, p. 221-228, 1997.
- LUQUE, R.; MENEZES, N. L. de; SEMIR, J. Anatomía foliar de *Lychnophora* Mart. (Vernonieae: Asteraceae). **Plântula**, Mérida, Venezuela, v. 2, n. 3, p. 141-152, 1999.
- MACHADO, S. R.; OLIVEIRA, D. M. T.; DIP, M. R.; MENEZES, N. L. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 1, p. 115-123, 2004.
- MADSEN, J. D. Resource allocation at the individual plant level. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 41, p. 67-86, 1991.
- MADSEN, T. V.; WARNCKE, E. Velocities of currents around and within submerged aquatic vegetation. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 97, n. 3, p. 389-394, 1983.
- MARICLE, B. R.; LEE, R. W. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 74, p. 109-120, 2002.

MATIAS, L. Q., AMADO, E. R.; NUNES, E. P. Macrófitas aquáticas da Lagoa de Jijoca de Jericoacoara, Ceará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Rio de Janeiro, v. 17, n. 4, p. 623-631, 2003.

MATTHEWS, P. G. D.; SEYMOUR, R. S. Anatomy of the gas canal system of *Nelumbo nucifera*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 85, p. 147-154, 2006.

MAUSETH, J. D. **Plant Anatomy**. California: Benjamin/Cummings, 1988.

MCDOWELL, E. M.; TRUMP, B. F. Histological fixatives suitable for routine diagnostics light and electron microscopy. **Archives of Pathology & Laboratory Medicine**, Northfield, Illinois, USA, v. 100, p. 405-414, 1976.

MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J. A.; COLLI, S.; MULLER, C. Estudos sobre tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; SHIBATA, O. A.; PIMENTA, J. A. (Org.). **A bacia do rio Tibagi**, Londrina: Universidade Estadual de Londrina, p. 133-172, 2002.

MEIRA, R. M. S. A.; MARTINS, F. M. Inclusão de material herborizado em metacrilato para estudos de anatomia vegetal. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 27, n. 1, p. 109-112, 2003.

MELO-DE-PINNA, G. F. de A. Anatomia foliar de *Richterago* Kuntze (Mutisieae, Asteraceae). **Acta Botanica Brasilica**, Rio de Janeiro, v. 18, n. 3, p. 591-600, 2004.

MELO-DE-PINNA, G. F. de A.; MENEZES, N. L. Vegetative organ anatomy of *lanthopappus corymbosus* Roque & Hind (Asteraceae – Mutisieae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 4, p. 505-514, 2002.

MELO-DE-PINNA, G. F. de A.; MENEZES, N. L. Meristematic endodermis and secretory structures in adventitious roots of *Richterago* Kuntze (Mutisieae – Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 26, n. 1, p. 1-10, 2003.

MELO-DE-PINNA, G. F. A.; KRAUS, J. E.; MENEZES, N. L. de. Morphology and anatomy of leaf mine in *Richterago riparia* Roque (Asteraceae) in the Campos Rupestres of Serra do Cipó, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, SP, v. 62, n. 1, p. 179-185, 2002.

MENEZES, N. L. de; SILVA, D. C.; ARRUDA, R. C. O.; MELO-DE-PINNA, G. F. de; CARDOSO, V. A.; CASTRO, N. M.; SCATENA, V. L.; SCREMIN-DIAS, E. Meristematic activity of the Endodermis and the Pericycle in the primary thickening in monocotyledons. Considerations on the "PTM". **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 77, n. 2, p. 259-274, 2005.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**, 1° ed. Oxford, Clarendon Press, 1950, v. 2.

MILAN, P.; HAYASHI, A. H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 49, n. 1, p. 135-144, 2006.

MONTEIRO, W. R.; CASTRO, M. de M.; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; MAHLBERG, P. G. Developmental and some histochemical aspects of foliar glandular trichomes of *Stevia rebaudiana* (Bert.) Bert. – Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 3, p. 349-357, 2001.

NAPP-ZINN, 1973, 1974.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, Viena, v. 59, p. 368-373, 1965.

OLIVELLA, C.; BIEL, C.; VENDREL, M.; SAVÉ, R. Hormonal and physiological responses of *Gerbera jamesonii* to flooding stress. **HortScience**, Alexandria, Virginia, USA, v. 35, n. 2, p. 222-225, 2000.

PACIORNIK, E. F. **Plantas medicinais do município de Curitiba, Paraná. Família Asteraceae Dumortier**. 187f. Tese (Mestrado em Botânica) – Departamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1989.

PAIVA, J. A. de. **Estudo fitoquímico em espécies do gênero Senecio (Asteraceae)**. 176f. Tese (Doutorado em Química Orgânica) – Setor de Química Orgânica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2002.

PETERSON, R. L. Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors. **Canadian Journal of Botany**, Guelph, ON, Canadá, v. 70, p. 661-675, 1992.

PIMENTA, J. A.; MEDRI, M. E.; BIANCHINI, E.; MULLER, C.; OKAMOTO J. M.; FRANCISCONI, L. M. J.; CORREA, G. T. Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 19, n. 2, p. 215-220, 1996.

POTT, V. J.; POTT, A. Checklist das macrófitas aquáticas do Pantanal, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, Rio de Janeiro, v. 11, n. 2, p. 215-227, 1997.

POTT, V. J.; POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: Embrapa, 2000.

POWER, P. Effects of current velocity and substrate composition on growth of Texas wildrice (*Zizania texana*). **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 55, p. 199-204, 1996.

PRANCE, G. T. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas à inundações. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 10, p. 495-504, 1980.

PRATA, A. P.; MENEZES, N. L. de; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; WANDERLEY, M. DAS G. L.; THOMAS, W. W. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 2, p. 245-256, 2007.

- PUIJALON, S.; BORNETTE, G. Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient. **New Phytologist**, New York, v. 163, p. 651-660, 2004.
- RAVEN, J. A. Into the voids: the distribution, function, development and maintenance of gas spaces in plants. **Annals of Botany**, London, v. 78, p. 137-142, 1996.
- REITZ, R. **Flora Ilustrada Catarinense – Compositae**. Itajaí, SC: Herbário Barbosa Rodrigues, 1975.
- RESENDE, U. M. **Análise estrutural de *Neptunia plena* (L.) Benth. (Mimosaceae) em ambiente inundado e livre de inundaç o, no Pantanal Mato-Grossense, Munic pio de Corumb , Mato Grosso do Sul**. f. 131. Disserta o (Mestrado em Bot nica) – Setor de Ci ncias Biol gicas, Universidade Federal do Paran , 1996.
- RIDGE, I. Ethylene and growth control in amphibious plants. In: CRAWFORD, R. M. M. **Plant life in aquatic and amphibious habitats**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 53-76, 1987.
- RODRIGUES, S. **O g nero *Potamogeton* L. em rios de Bonito, Mato Grosso do Sul: anatomia comparada de *Potamogeton gayi* A. Benn. e *Potamogeton illinoensis* Morong, efeitos da velocidade do fluxo de  gua na morfologia, e o potencial de reprodu o vegetativa de *Potamogeton illinoensis***. f. 60. Tese (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. Departamento de Bot nica, Campo Grande, 2006.
- RODRIGUES, S.; SCREMIN-DIAS, E.; MEDEIROS, S. C. H. de; SOUZA, M. C. de. Altera es estruturais do caule e da folha de *Ludwigia inclinata* (L.f.) M. G mez, desenvolvidos emersos e submersos. **Revista Brasileira de Bioci ncias**, Suplemento 1, Porto Alegre, v. 5, p. 174-176, 2007.
- ROWLATT, U.; MORSHEAD, H. Architecture of the leaf of the greater reed mace, *Typha latifolia* L. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 110, p. 161-170, 1992.
- SAAB, I. N.; SACHS, M. M. A flooding-induced xyloglucan endo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. **Plant Physiologist**, New York, v. 112, p. 385-391, 1996.
- SAJO, M. G.; MENEZES, N. L. Anatomia do riz foro de esp cies de *Vernonia* Scrb (Compositae) da Serra do Cip , MG. **Revista Brasileira de Biologia**, S o Carlos, SP, v. 46, p. 189-196, 1986.
- SALLEO, S. Water relations parameters of two Sicilian species of *Senecio* (Groundsel) measured by the pressure bomb technique. **New Phytologist**, New York, v. 95, p. 179-188, 1985.
- SAND-JENSEN, K.; MEBUS, J. R. Fine-scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams. **Oikos**, Su cia, v. 76, p. 169-180, 1996.

SASS, J. E. **Botanical microtechnique**, 2^a ed., Ames: The Iowa State College Press, 1951.

SATTLER, R.; RUTISHAUSER, R. The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research. **Annals of Botany**, London, v. 80, p. 571-582, 1997.

SCHLICHTING, C. D. Phenotypic plasticity in plants. **Plant Species Biology**, Kyoto, v. 17, p. 85-88, 2002.

SCHUSSLER, E. E.; LONGSTRETH, D. J. Aerenchyma develops by cell lyses in roots and cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alistomataceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 83, n. 10, p. 1266-1273, 1996.

SCHUSSLER, E. E.; LONGSTRETH, D. J. Changes in cell structure during the formation of root aerenchyma in *Sagittaria lancifolia* (Alistomataceae). **American Journal Botany**, Columbus, v. 87, n. 1, p. 12-19, 2000.

SCHUTTEN, J.; DAVY, A. J. Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology. **Oecologia**, Berlin, v. 123, p. 445-452, 2000.

SCREMIN-DIAS, E. **Morfo-anatomia dos órgãos vegetativos de *Ludwigia sedoides* (Humb. & Bompl.) Hara (Onagraceae), do pantanal sul-mato-grossense**. 132 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Departamento de Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1992.

SCREMIN-DIAS, E. **Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de *Echinodorus paniculatus* Micheli e *Echinodorus tenellus* (Mart.) Buchenau (Família Alismataceae), durante os períodos da cheia e da seca no Pantanal Sul-Mato-grossense**. 231 f. Tese (Doutorado em Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

SCREMIN-DIAS, E.; MAMADE, S. B. Anatomia foliar de duas espécies de *Polygonum* sp. (Família Polygonaceae). In: XLV CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 1994, São Leopoldo. **Resumos...**, São Leopoldo: Sociedade Botânica do Brasil, 1994, p. 376.

SCREMIN-DIAS, E.; ROCHA, M. A. G. Estudo morfoanatômicos de *Bacopa* sp. (Família Scrophulariaceae). In: XLV CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 1994, São Leopoldo. **Resumos...**, São Leopoldo: Sociedade Botânica do Brasil, 1994, p. 377.

SCREMIN-DIAS, E.; POTT, V. J.; HORA, R. C. da; SOUZA, P. R. de. **Nos jardins submersos da Bodoquena: guia para identificação das plantas aquáticas de Bonito e região**. 1. ed., Campo Grande: Ed. UFMS, 1999.

SCULTHORPE, C. D. **The biology of aquatic vascular plants**. New York: St. Martins Press, 1967.

SEAGO JUNIOR, J. L. The root cortex of the Nymphaeaceae, Cabombaceae and Nelumbonaceae. **Journal of the Torrey Botanical Society**, Columbus, v. 129, n. 1, p. 1-9, 2002.

SEAGO JUNIOR, J. L. ; MARSH, L. C.; STEVENS, K. J.; SOUKUP, A.; VOTRUBOVÁ, O.; ENSTONE, D. E. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. **Annals of Botany**, London, v. 96, p. 565-579, 2005.

SEAGO JUNIOR, J. L. ; PETERSON, C. A.; ENGTONE, D. E. Cortical ontogeny in roots of the aquatic plant *Hydrocharis morsus-ranae* L. **Canada Journal Botany**, Toronto, v. 77, p. 113-121, 1999.

SEAGO JUNIOR, J. L. ; PETERSON, C. A., KINSLEY, L. J.; BRODERICK, J. Development and Structure of the root cortex in *Caltha palustris* L. and *Nymphae odorata* Ait. **Annals of Botany**, London, v. 86, p. 631-640, 2000.

SIFTON, H. B. Air-space tissue en plants II. **The botanical review**, New York, v. XXIII, n. 5, p. 303-312, may, 1957.

SIRJOLA, E. Aquatic vegetation of the river Teuronjoki, south Finland, and its relation to water velocity. **Annals Botany Fennica**, Helsinki, Finlândia, v. 6, p. 68-75, 1969.

SMIRNOFF, N.; CRAWFORD, R. M. M. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. **Annals Botany Company**, Oxford, v. 51, p. 237-249, 1983.

SMITS, A. J. M.; LAAN, P.; THEIR, R. H.; VELDE, G. V. D. Root aerenchyma, oxygen leakage patterns and alcoholic fermentation ability of the roots of some nymphaeid and isoetid macrophytes in relation to the sediment type of their habitat. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 38, p. 3-17, 1990.

SORRELL, B. K. Transient pressure gradients in the lacunar system of the submerged macrophyte *Egeria densa* Planch. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 39, p. 99-108, 1991.

SORRELL, B. K.; DROMGOOLE, F. I. Oxygen transport in the submerged freshwater macrophyte *Egeria densa* Planch. II. Role of lacunar gas pressures. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 31, p. 93-106, 1988.

SOUKUP, A.; VOTRUBOVÁ, O.; CIZKOVA, H. Internal segmentation of rhizomes of *Phragmites australis*: protection of the internal aeration system against being flooded. **New Phytologist**, New, York, v. 145, p. 71-75, 2000.

STEINMANN, F.; BRAENDLE, R. Carbohydrate and protein metabolism in the rhizomes of the bulrush (*Schoenoplectus lacustris* L. Palla) in relation to natural development of the whole plant. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 19, p. 53-63, 1984.

- SULTAN, S. E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. **Evolutionary Biology**, v. 21, p. 127-176, 1987.
- TAKHTAJAN, A. **Flowering plants and dispersal**. Edinburgh: Oliver and Boyd, 310p., 1969.
- THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. Maringá: Editora da Universidade Estadual de Maringá, 2003.
- THOMSON, C. J.; ARMSTRONG, W.; WATERS, I.; GREENWAY, H. Aerenchyma formation and associated oxygen movement in seminal and nodal roots of wheat. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 13, p. 395-403, 1990.
- USHERWOOD, J. R.; ENNOS, A. R.; BALL, D. J. Mechanical and anatomical adaptations in terrestrial and aquatic buttercups to their respective environments. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 48, n. 312, p. 1469-1475, 1997.
- VILHALVA, D. A. A.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff – Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 1, p. 39-47, 2006.
- VOESENEK, L. A. C. J.; HARREN, F. J. M.; BÖGEMANN, G. M.; BLOM, C. W. P. M.; RESS, J. Ethylene production and petiole growth in *Rumex* plants induced by soil waterlogging. **Plant Physiologist**, New York, v. 94, p. 1071-1077, 1990.
- VOGEL, S. **Life in moving fluids: the physical biology of flow**. Princeton: Princeton University Press, 467pp, 1994.
- VOGEL, S. Contributions to the functional anatomy and biology of *Nelumbo nucifera* (Nelumonaceae) I. Pathways of air circulation. **Plant Systematics and Evolution**, Austria, v. 249, p. 9-25, 2004.
- VOGELMANN, T. C.; NISHUI, J. N.; SMITH, W. K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in plant Science**, London, v. 1, p. 65-70, 1996.
- WATKIN, E. L. J.; THOMSON, C. J.; GREENWAY, H. Root development and aerenchyma formation in two wheat cultivars and one triticale cultivar grown in stagnant agar and aerated nutrient solution. **Annals of Botany**, London, v. 81, p. 349-354, 1998.
- WELLS, C. L.; PIGLIUCCI, M. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heteroplylly in aquatic plants. **Perspectives in Plant Ecology, evolution and Systematics**, v. 3, n. 1, p. 1-18, 2000.
- WHITE, S. D.; GANF, G. G. The influence of convective flow and sediment type on root morphology in *Typha domingensis*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 70, p. 151-161, 2001.

WILLIAMS, W. T.; BARBER, D. A. The functional significance of aerenchyma in plants. **Symp. Soc. Exp. Biol.**, v. 15, p. 132-144, 1961.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, Berlin, v. 88, n. 4, p. 486-493, 1991.

WOOTEN, J. W. Variations in leaf characteristics of six species of *Sagittaris* (Alismataceae) caused by various water levels. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 23, p. 321-327, 1986.

ANEXO

Tabela A 1: Valores referentes aos índice estomático da face adaxial (IEAd) e abaxial (IEAb), diâmetro (DP) e área lacunar do pecíolo (ALP), área lacunar do rizoma (ALRiz), diâmetro (DR) e área lacunar da raiz (ALR) de *Senecio juergensii* em ambiente lântico e lótico e em estágio vegetativo e reprodutivo.

	DR (μm)	ALR (%)	ALRiz (%)	DP (mm)	ALP (%)	IEAb	IEAd
Lântico Vegetativo							
Ind. 01	920,00	70,49	42,83	7,32	61,91	0,25	0,120
Ind. 02	1206,67	70,45	20,60	9,18	52,28	0,28	0,194
Ind. 03	1500,00	67,63	32,82	7,78	61,43	0,24	0,121
Ind. 04	1040,00	61,85	19,52	6,70	55,34	0,23	0,137
Ind. 05	1153,33	63,59	44,04	8,64	64,98	0,17	0,127
Ind. 06	1000,00	59,74	42,97	8,70	67,93	0,21	0,126
Ind. 07	1220,00	72,77	39,35	10,86	64,90	0,18	0,076
Média	1148,57	66,65	34,59	8,45	61,25	0,22	0,129
Desvio	190,66	4,97	10,62	1,37	5,59	0,04	0,035
Variância	36351,32	24,65	112,68	1,87	31,29	0,00	0,001
CV%	16,60	7,45	30,69	16,18	9,13	17,26	27,168
Lântico Reprodutivo							
Ind. 01	806,67	64,77	57,63	5,68	57,74	0,25	0,097
Ind. 02	1253,33	67,67	55,17	10,34	65,66	0,30	0,151
Ind. 03	1246,67	64,19	39,69	7,66	56,85	0,19	0,127
Ind. 04	1013,33	44,52	36,91	10,06	56,62	0,22	0,155
Ind. 05	686,67	58,63	49,46	7,02	61,51	0,23	0,111
Ind. 06	1120,00	46,42	51,02	7,16	53,29	0,21	0,123
Ind. 07	1346,67	45,99	41,88	4,68	46,85	0,19	0,109
Média	1067,62	56,03	47,40	7,51	56,93	0,23	0,125
Desvio	246,08	10,09	7,98	2,09	5,95	0,04	0,022
Variância	60554,50	101,81	63,69	4,38	35,46	0,00	0,000
CV%	23,05	18,01	16,84	27,84	10,46	18,11	17,367
Lótico Vegetativo							
Ind. 01	1580,00	55,97	32,55	13,34	65,34	0,222	0,172
Ind. 02	1673,33	59,76	37,59	12,26	56,58	0,202	0,149
Ind. 03	1840,00	66,86	40,28	14,16	46,21	0,177	0,127
Ind. 04	1286,67	54,43	53,49	12,92	52,18	0,248	0,111
Ind. 05	1866,67	66,60	44,41	10,50	52,30	0,203	0,139
Ind. 06	1220,00	52,11	54,36	9,42	62,55	0,241	0,246
Ind. 07	1513,33	58,49	50,34	10,40	51,72	0,257	0,152
Média	1568,57	59,17	44,72	11,86	55,27	0,200	0,149
Desvio	250,89	5,74	8,37	1,77	6,70	0,023	0,023
Variância	62943,92	32,95	69,99	3,12	44,88	0,001	0,001
CV%	15,99	9,70	18,71	14,89	12,12	11,244	15,064
Lótico Reprodutivo							
Ind. 01	1446,67	60,85	44,87	7,86	52,07	0,227	0,157
Ind. 02	926,67	35,88	59,30	6,16	53,35	0,260	0,179
Ind. 03	2446,67	64,08	38,16	10,66	53,82	0,238	0,131
Ind. 04	1933,33	42,35	48,77	6,28	54,90	0,207	0,185
Ind. 05	1733,33	53,07	39,22	10,10	58,06	0,176	0,161
Ind. 06	1040,00	48,91	41,81	7,30	52,31	0,195	0,153
Ind. 07	1320,00	56,60	48,12	7,46	49,80	0,250	0,149
Média	1549,52	51,68	45,75	7,97	53,47	0,227	0,157
Desvio	531,79	10,07	7,25	1,76	2,59	0,030	0,018

Variância	282797,88	101,38	52,52	3,10	6,69	0,001	0,000
CV%	34,32	19,48	15,84	22,10	4,84	13,409	11,700

Tabela A 2: Valores referentes ao comprimento (CL) e largura do limbo (LL), razão entre comprimento e largura do limbo (CL/LL), área (AF) e massa seca foliar (MS), área foliar específica (AEF) e densidade foliar (DF) de *Senecio juergensii* em ambiente lêntico e lótico e em estágio vegetativo e reprodutivo.

	CL (cm)	LL (cm)	CL/LL	AF (cm ²)	MS (g)	AEF (cm ² /g)	DF
Lêntico Vegetativo							
Ind. 01	29,75	6,75	4,41	126,97	1,25	101,85	0,000238
Ind. 02	30,43	7,23	4,21	149,45	1,30	115,04	0,000203
Ind. 03	28,90	5,50	5,25	99,51	0,84	118,12	0,000214
Ind. 04	34,70	6,00	5,78	130,81	1,05	124,05	0,000226
Ind. 05	39,45	10,95	3,60	271,88	2,29	118,56	0,000246
Ind. 06	51,35	9,60	5,35	330,37	4,02	82,15	0,000331
Ind. 07	30,30	5,30	5,72	114,46	1,09	104,92	0,000243
Média	34,98	7,33	4,90	174,78	1,69	109,24	0,000243
Desvio	8,11	2,15	0,83	89,26	1,13	14,29	0,000042
Variância	65,82	4,64	0,70	7967,03	1,27	204,26	0,000000
CV%	23,19	29,37	17,02	51,07	66,62	13,08	17,224532
Lêntico Reprodutivo							
Ind. 01	21,70	5,90	3,68	87,72	0,50	175,08	0,000171
Ind. 02	22,40	7,35	3,05	108,24	0,71	152,26	0,000122
Ind. 03	29,75	8,05	3,70	143,68	0,79	182,97	0,000127
Ind. 04	30,35	10,25	2,96	213,95	1,47	146,02	0,000159
Ind. 05	36,75	10,10	3,64	233,37	1,63	143,33	0,000185
Ind. 06	30,15	9,85	3,06	196,32	1,57	124,99	0,000184
Ind. 07	32,00	9,70	3,30	231,14	1,61	143,84	0,000144
Média	29,01	8,74	3,34	173,49	1,18	152,64	0,000156
Desvio	5,32	1,67	0,33	59,96	0,49	19,98	0,000026
Variância	28,27	2,79	0,11	3595,13	0,24	399,28	0,000000
CV%	18,33	19,11	9,77	34,56	41,68	13,09	16,508769
Lótico Vegetativo							
Ind. 01	41,25	14,55	2,84	401,72	2,72	147,96	0,000128
Ind. 02	42,70	14,15	3,02	369,87	3,15	117,57	0,000190
Ind. 03	46,97	11,90	3,95	346,82	3,15	110,09	0,000180
Ind. 04	49,37	13,33	3,70	397,21	3,24	122,73	0,000209
Ind. 05	47,00	17,15	2,74	500,97	3,91	128,25	0,000188
Ind. 06	33,50	8,15	4,11	198,90	1,40	142,50	0,000140
Ind. 07	33,45	12,60	2,65	265,76	2,32	114,70	0,000196
Média	42,03	13,12	3,29	354,46	2,84	126,26	0,000176
Desvio	6,46	2,76	0,61	98,23	0,80	14,27	0,000030
Variância	41,72	7,64	0,38	9648,35	0,64	203,53	0,000000
CV%	15,37	21,07	18,68	27,71	28,26	11,30	17,092446
Lótico Reprodutivo							
Ind. 01	33,4	10,05	3,32	194,15	1,53	127,11	0,000165
Ind. 02	31,25	12,2	2,56	250,35	1,53	164,14	0,000169
Ind. 03	27,43	8,57	3,20	150,67	1,22	123,17	0,000150
Ind. 04	24,25	11,75	2,06	204,91	1,72	119,13	0,000186
Ind. 05	39,9	8,9	4,48	214,69	1,59	134,74	0,000172
Ind. 06	26,25	9,7	2,71	170,29	1,30	131,48	0,000169
Ind. 07	30,4	9,4	3,23	189,15	1,66	113,99	0,000197

Média	30,41	10,08	3,08	196,32	1,51	130,54	0,000173
Desvio	5,23	1,39	0,76	32,01	0,18	16,42	0,000015
Variância	27,30	1,93	0,58	1024,70	0,03	269,59	0,000000
CV%	17,18	13,78	24,81	16,31	12,19	12,58	8,784561

Tabela A 3: Valores referentes a espesura do limbo (EL), da epiderme da face adaxial (EEAd) e abaxial (EEAb), do parênquima paliçádico (EPP) e esponjoso (EPE), razão entre a espesura dos parênquimas paliçádico e esponjoso (EPP/EPE) e área lacunar do limbo (ALL) de *Senecio juergensii* em ambiente lântico e lótico e em estágio vegetativo e reprodutivo.

	EL (μm)	EEAd (μm)	EPP (μm)	EPE (μm)	EPP/EPE	EEAb (μm)	ALL (%)
Lântico Vegetativo							
Ind. 01	412,23	19,37	232,40	141,10	1,65	19,37	33,29
Ind. 02	428,83	22,13	226,87	163,23	1,49	19,37	31,59
Ind. 03	395,63	22,13	190,90	166,00	1,18	16,60	25,38
Ind. 04	356,90	16,60	179,83	149,40	1,21	11,07	18,07
Ind. 05	343,07	16,60	174,30	135,57	1,31	16,60	21,09
Ind. 06	367,97	16,60	166,00	171,53	0,99	13,83	23,05
Ind. 07	392,87	16,60	168,77	190,90	0,90	16,60	27,22
Média	385,36	18,58	191,30	159,68	1,25	16,20	25,67
Desvio	30,76	2,63	27,46	19,15	0,26	2,96	5,50
Variância	945,87	6,93	753,78	366,68	0,07	8,75	30,20
CV%	7,98	14,17	14,35	11,99	21,19	18,25	21,41
Lântico Reprodutivo							
Ind. 01	334,77	16,60	163,23	138,33	1,20	16,60	31,58
Ind. 02	536,73	19,37	271,13	229,63	1,26	16,60	24,82
Ind. 03	428,83	19,37	232,40	163,23	1,46	13,83	40,96
Ind. 04	431,60	16,60	224,10	174,30	1,30	16,60	29,62
Ind. 05	376,27	16,60	190,90	152,17	1,27	16,60	27,53
Ind. 06	434,37	16,60	226,87	177,07	1,54	13,83	26,55
Ind. 07	484,17	19,37	262,83	185,37	1,43	16,60	33,41
Média	432,39	17,79	224,50	174,30	1,35	15,81	30,64
Desvio	66,16	1,48	37,85	29,15	0,13	1,35	5,42
Variância	4377,61	2,19	1432,47	849,64	0,02	1,82	29,39
CV%	15,30	8,31	16,86	16,72	9,36	8,54	17,70
Lótico Vegetativo							
Ind. 01	528,43	22,13	226,87	251,77	0,90	27,67	40,09
Ind. 02	448,20	22,13	179,83	224,10	0,81	22,13	31,58
Ind. 03	503,53	24,90	226,87	226,87	1,03	24,90	24,85
Ind. 04	390,10	19,37	174,30	179,83	0,98	16,60	23,33
Ind. 05	415,00	24,90	171,53	190,90	0,91	24,90	23,38
Ind. 06	500,77	22,13	215,80	243,47	0,89	19,37	32,63
Ind. 07	445,43	22,13	204,73	196,43	1,06	22,13	23,31
Média	461,64	22,53	199,99	216,20	0,94	22,53	28,45
Desvio	50,80	1,91	24,47	27,50	0,09	3,72	6,51
Variância	2580,64	3,64	598,87	756,33	0,01	13,85	42,35
CV%	11,00	8,47	12,24	12,72	9,11	16,52	22,87
Lótico Reprodutivo							
Ind. 01	475,87	19,37	232,40	207,50	1,13	16,60	22,12
Ind. 02	359,67	16,60	174,30	149,40	1,21	19,37	26,86
Ind. 03	542,27	16,60	273,90	232,40	1,18	19,37	32,39
Ind. 04	450,97	13,83	237,93	182,60	1,31	16,60	29,30
Ind. 05	431,60	19,37	226,87	166,00	1,40	19,37	31,19
Ind. 06	450,97	16,60	218,57	196,43	1,12	19,37	24,30

Ind. 07	445,43	16,60	224,10	190,90	1,19	13,83	29,87
Média	450,97	17,00	226,87	189,32	1,22	17,79	28,00
Desvio	54,31	1,91	29,45	27,15	0,10	2,18	3,75
Variância	2949,51	3,64	867,50	737,01	0,01	4,74	14,03
CV%	12,04	11,23	12,98	14,34	8,01	12,24	13,38
