



## RESPOSTAS MORFOLÓGICAS DE *Ludwigia helminthorrhiza* (MART.) H.HARA (ONAGRACEAE) À SAZONALIDADE HÍDRICA DO PANTANAL

Maria Aparecida Cavichioli de Santana<sup>1\*</sup>, Gisele Catian<sup>2,3</sup> & Edna Scremin-Dias<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Instituto de Biociências, Faculdade de Ciências Biológicas, Cidade Universitária, s/n, Caixa Postal 549, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Ciências Biológicas, Cidade Universitária, Av. dos Estudantes, 5055, CEP 78735-901, Rondonópolis, MT, Brasil.

<sup>3</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação Biologia Vegetal, Cidade Universitária, s/n, CP 549, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

E-mails: macavichsant@gmail.com (\*autor correspondente); gcatian@gmail.com; ednascremindias@gmail.com

**Resumo:** Em planícies de inundação, espécies de macrófitas respondem à sazonalidade hídrica por meio de alteração morfológica. Órgãos vegetativos de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) podem desenvolver-se em ambiente aquático e em solo livre de inundação. Acreditamos que órgãos vegetativos de plantas do segundo ambiente não apresentem adaptações típicas (e.g., aerênquima, redução de lignificação, desenvolvimento de raízes adventícias) de ambientes aquáticos. Mediu-se o comprimento, largura e espessura do limbo; espessura do caule; comprimento dos entrenós; e comprimento das raízes de indivíduos dos dois ambientes. Analisou-se a anatomia das porções medianas dos órgãos e quantificou-se os estômatos. Órgãos vegetativos foram maiores nas plantas desenvolvidas na água; densidade de estômatos semelhante nas faces do limbo nos dois ambientes, entretanto maior no solo seco. Tecidos de adaptação à anoxia, como aerênquima, expresso em maior quantidade nas plantas d'água, facilitando o transporte de gases, reduzindo fitotoxinas e suportando a planta. Há anatomia similar nos indivíduos dos dois ambientes, contudo ausência ou redução do aerênquima nos órgãos aéreos das plantas de solo seco, com presença apenas de raiz adventícia "principal" e laterais pilíferas. Nas plantas d'água observou-se quatro tipos de raízes adventícias (pneumatóforos e raiz com acréscimo de aerênquima). Evidenciamos plasticidade morfológica, importante para o sucesso no estabelecimento e sobrevivência da espécie no Pantanal.

**Palavras-chave:** anatomia ecológica; lombrigueira; macrófita aquática.

**MORPHOLOGICAL RESPONSES OF *Ludwigia helminthorrhiza* (MART.) H.HARA (ONAGRACEAE) TO PANTANAL WATER SEASONALITY.** In floodplains, species of macrophytes respond to water seasonality through morphological alteration. Vegetative organs of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) can develop in aquatic environment and in soil free of flood. We believe that vegetative organs of plants of the second environment do not present typical adaptations (e.g. aerenchyma, lignification reduction, adventitious root development) of aquatic environments. The limb length, width and thickness; stem thickness; length of internodes; and roots length of individuals in the two environments were measured. The anatomy of the medial portions of the organs was analyzed and the stomata quantified. Vegetative organs were larger in plants developed in water; density of stomata similar to the limb faces in both environments, but higher in the dry soil. Adapting tissues to anoxia, as aerenchyma, expressed in greater quantity in water

plants, facilitating the gases transport, reducing phytotoxins and giving plant support. There is similar anatomy in the individuals of both environments, however absence or reduction of aerenchyma in the aerial organs of dry soil plants, with presence of only “principal” adventitious root and lateral piliferous. In the water plants four types of adventitious roots (pneumatophores and root with addition of aerenchyma) were observed. We demonstrate morphological plasticity, important for success in establishing and surviving the species in the Pantanal.

**Keywords:** aquatic macrophyte; ecological anatomy; lombrigueira.

## INTRODUÇÃO

As planícies inundáveis são consideradas ecossistemas altamente heterogêneos, oferecendo condições adversas para organismos sésseis, como as plantas, as quais precisam se aclimatar, tolerar, adaptar ou fugir de adversidades. Esses ambientes apresentam condições restritivas que atuam como filtro, selecionando espécies com características morfológicas externas e internas inerentes a estas condições.

Em áreas úmidas, com marcada sazonalidade hídrica, a variação no tempo e no espaço leva à alteração no desenvolvimento dos organismos favorecendo a sobrevivência destes (West-Eberhard 2003, Boschilia *et al.* 2006). Adaptações (*e.g.*, presença de aerênquima, redução de lignificação, desenvolvimento de raízes adventícias) às condições aquáticas resultam da seleção natural, durante o processo de conquista do ambiente terrestre, pelos vegetais, permitindo novas formas de crescimento, desde arbustos emergentes enraizados a ervas submersas ou flutuantes (Arber 1920, Sculthorpe 1985, Thomaz & Bini 2003, Scremin-Dias *et al.* 2011).

A habilidade de produzir uma combinação fenótipo-ambiente vantajosa, ao invés de produzir um único fenótipo para todos os ambientes consistiu em vantagem adaptativa para este grupo de plantas (Sculthorpe 1967, Baas 1973, Baas *et al.* 1983, Ridge 1987, Boschilia *et al.* 2006). Para compreender melhor esse processo de variação morfológica em resposta a alterações no ambiente, utilizam-se estruturas microscópicas dos tecidos vegetais (Scremin-Dias *et al.* 1999), uma ferramenta importante e necessária, conhecida como anatomia ecológica (Cutter 1978, Montefusco 2005), pela qual entende-se os limites da influência dos fatores ambientais sobre os órgãos das plantas, ou seja, a relação entre a estrutura da planta e o ambiente.

Macrófitas aquáticas se caracterizam como um

bom modelo para estudos, devido a apresentarem crescimento rápido, reprodução clonal, ampla distribuição geográfica (Barrett *et al.* 1993), padrão de crescimento indeterminado (Raven 2001), e a responderem às perturbações ambientais (Santamaría 2002, Santamaría *et al.* 2003). A reprodução clonal contribui para o sucesso reprodutivo, e permite exploração de locais novos e maiores, via dispersão dos propágulos (Cook 1979, Lovett-Doust 1981). Em áreas úmidas, essas plantas colonizam áreas permanente e/ou temporariamente inundadas, pois são capazes de superar as restrições impostas pela inundação periódica que, muitas vezes, resulta em solo encharcado, diferentes profundidades d’água e disponibilidade de luz, levando à anoxia dos órgãos (Junk *et al.* 1989, Junk & Piedade 1997, Rodrigues *et al.* 2007), restrições à fotossíntese e acúmulo de fitotoxinas (Armstrong *et al.* 1991, Jackson & Colmer 2005). Estas condições induziram, como resposta às restrições e alterações naturais do ambiente, mecanismos evolutivamente selecionados em algumas espécies, expresso em adaptações morfoanatômicas (Morretes & Ferri 1959, Metcalfe & Chalk 1972, Via *et al.* 1995, Scremin-Dias *et al.* 2011), ou seja, na capacidade de alterar características funcionais morfológicas, anatômicas e fisiológicas (Niklas 2009).

Algumas famílias aquáticas modificam os tecidos primários para se adaptarem à vida na água (*e.g.*, Nymphaeaceae e Podostemaceae) (Rutishauser 1997, Seago & Fernando 2013), enquanto outras, em adição, também modificam tecidos produzidos após crescimento secundário e lignificação (*e.g.*, Fabaceae e Onagraceae) (Angeles 1992, Shimamura *et al.* 2010). Estudos com macrófitas aquáticas desenvolvidas em ambientes com diferentes sazonalidades hídricas demonstraram que órgãos vegetativos de indivíduos de *Nymphaea gardneriana* Planch. (Nymphaeales, Nymphaeaceae) (Catian & Scremin-Dias 2015), *Ludwigia sedoides* (Humb.

& Bonpl.) Hara (Myrtales, Onagraceae) (Scremin-Dias 1992), *Ludwigia inclinata* (L.F.) M. Gómez (Myrtales, Onagraceae) (Rodrigues *et al.* 2007), e espécies de *Bacopa* sp. (Lamiales, Plantaginaceae) e *Potamogeton* sp. (Alismatales, Potamogetonaceae) expressam alterações adaptativas na morfologia externa e interna (Scremin-Dias *et al.* 1999, Rodrigues & Irgang 2001, Kaplan 2002), que, muitas vezes, resultam em complicações na distinção taxonômica, devido à notável diferença morfológica estabelecida às condições ambientais. A exemplo, *Potamogeton pectinatus* L. (Alismatales, Potamogetonaceae), que apresenta grande variação na largura foliar devido à plasticidade em relação à temperatura (Spencer 1986), radiação solar (Pilon & Santamaría 2002), disponibilidade de nutrientes no sedimento e turbulência da água (Idestam-Almqvist & Kautsky 1995, Rodrigues & Irgang 2001).

O gênero da lombrigueira, *Ludwigia* L. (Myrtales, Onagraceae), ervas ou raramente arbustos, apresentam hábito aquático, associando-se a solos úmidos, saturados de água, de sazonal a permanentemente alagados, o que permite às espécies diferentes formas de vida (anfíbia, flutuante e emergente), além de características conhecidamente adaptativas à presença de água (e.g. tecido aerenquimatoso) (Carlquist 1987, Angeles 1992, Pott & Pott 2000). Esse gênero apresenta convergência de caracteres para se adaptar à vida aquática, assim como várias formas de vida adequadas para viver estritamente na água, sendo um grupo modelo para o estudo da evolução de caracteres que respondem às pressões impostas pelos ecossistemas aquáticos dentro de macrófitas aquáticas (Bedoya & Madrinán 2014).

Visto que esse grupo de plantas apresenta variação morfológica, principalmente, a grande maioria das espécies que ocorrem no Pantanal, apresentamos aqui, aspectos adaptativos da morfologia externa e interna dos órgãos vegetativos de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) desenvolvidos em ambiente aquático e em solo livre de inundação. O objetivo deste trabalho foi identificar as variações morfológicas (internas e externas) dessa espécie, com a hipótese de que caracteres morfológicos adaptativos à água não serão expressos nos indivíduos que se desenvolvem em solo livre de inundação.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de coleta

O Pantanal sul apresenta ciclos de inundação sazonais (índice de inundação de 11.000 a 110.000 km<sup>2</sup>) causados principalmente pelo transbordamento dos leitos dos rios e não pelas chuvas locais, sendo que os picos de inundações produzidas pela descarga dos rios no sul ocorrem quatro meses após os picos de chuva nas cabeceiras do Pantanal norte (Hamilton *et al.* 1996, Soriano *et al.* 2001). Na fase cheia da inundação, a água cobre mais da metade de sua área (Pott & Pott 1994), originando inúmeras unidades de paisagens, como exemplo, as lagoas temporárias (Pozer & Nogueira 2004) onde muitas macrófitas aquáticas desenvolvem-se a partir do banco de sementes, além de promover o abastecimento de lagoas permanentes. O clima é classificado como tropical subúmido (Aw) (Peel *et al.* 2007), com invernos secos e verões chuvosos, e precipitação média anual concentrando-se entre novembro e abril (1.000 e 1.400 mm) (Soriano *et al.* 2001).

A coletas foram realizadas durante a fase seca, dentro de lagoas e em solo livre de inundação (SLI) nas adjacências destas, distribuídos na Estrada Parque (19°34'41,97" S, 57°01'10,24" W), Corumbá, Mato Grosso do Sul, sub-região do Miranda-Abobral (Silva & Abdon 1998), em áreas de influência do Rio Miranda onde o terreno é predominantemente composto de solo orgânico seco. Material testemunho foi depositado no Herbário CGMS da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (planta da água - CGMS 70580; planta do SLI - CGMS 70581).

### Amostragem

Vinte indivíduos de *L. helminthorrhiza* foram coletados para a avaliação morfológica, sendo dez para o ambiente aquático em lagoas temporárias e dez em SLI, com solo seco. As amostras foram acondicionadas em sacolas e identificadas separadamente por ambientes, para posterior mensuração dos órgãos e processos anatômicos em laboratório.

### Morfologia externa

Para as mensurações foram selecionadas folhas completamente expandidas, morfológicamente maduras e dispostas nos caules, excluindo folhas

jovens; e raízes completamente desenvolvidas e de todas os tipos observados saindo do caule, com auxílio de paquímetro digital. Cinco variáveis morfológicas comparativas foram utilizadas nos órgãos fotossintéticos (folhas e caules) e de absorção de água e sais (raízes) de dez indivíduos de cada ambiente, os quais apresentam maior plasticidade (Rizzini 1997): comprimento total da folha; comprimento e largura do limbo foliar; espaçamento entrenó; e comprimento das diferentes raízes (adventícias – “principal”, aerenquimatosas, róseas –, pneumatóforos e laterais – pilíferas). Baseou-se a classificação morfológica dos órgãos vegetativos em Gonçalves & Lorenzi (2007).

Mensurou-se, com auxílio de paquímetro, a espessura das folhas e caules de dez indivíduos de cada ambiente, com cinco repetições por indivíduo; e quantificou-se o número de estômatos de cinco indivíduos de cada ambiente, sendo cinco folhas por indivíduo, com dois decalques por face foliar (margem e próximo à nervura central), pelo método de decalque da epiderme (Macedo 1997). O tamanho, a distribuição e a densidade estomática são indicadores de transpiração e trocas gasosas, importantes para a fotossíntese (Lake *et al.* 2001, Camargo & Marengo 2011), podendo variar em folhas da mesma espécie.

### **Anatomia**

Cinco indivíduos de cada ambiente foram fixados em Formalina Neutra Tamponada por 24 horas (Lillie 1965), lavado em água corrente, desidratado em série etílica e conservados em álcool 70% (Kraus & Arduim 1997). Cinco porções medianas da raiz, do caule e da folha completamente desenvolvidos e maduros foram incluídas em historesina *Leica*, seccionadas transversalmente em micrótomo de rotação, coradas com azul de toluidina (Kraus & Arduim 1997) e montadas em lâminas histológicas permanentes. A documentação foi elaborada em escala micrométrica com auxílio do microscópio (*Leica RM 2245*) e acoplado ao sistema de captura de imagens software *Leica Suite Application 3.8.0*. A quantificação de estômatos por unidade de área, em ambas as faces da folha, foi realizada com auxílio de microscópio fotônico acoplado à câmara clara, utilizando uma área de 0,0625 mm<sup>2</sup> em objetiva de aumento 40x.

### **Análises estatísticas**

Foi calculado a média e desvio padrão para os dados mesurados para os órgãos (folha, caule e raiz) e estômatos. Para comparar as mensurações realizadas nos órgãos dos indivíduos coletados em cada ambiente analisado, realizou-se teste de normalidade, com posterior análise correspondente. Não foi usado pseudoréplica (folhas mensuradas por indivíduo) como unidade amostral. Entre os comprimentos totais das folhas utilizou-se o teste Mann-Whitney, com nível de significância de  $p = 0,05$  (Zar 1999). Para os comprimentos dos limbos, larguras dos limbos, espessuras das folhas, e densidades estomáticas dos limbos, entre os locais e, entre as faces do limbo no mesmo local, utilizou-se o teste T-Student, com nível de significância de  $p = 0,05$  (Zar 1999). Já para as espessuras dos caules, os espaçamentos entrenós, e comprimento dos diferentes tipos de raízes (adventícias, pneumatóforos e laterais) utilizou-se o teste Mann-Whitney, com nível de significância de  $p = 0,05$  (Zar 1999). Os testes foram realizados no programa Past e os gráficos no programa Sigmaplot.

## **RESULTADOS**

### **Análise comparativa morfológica**

Os indivíduos apresentam morfologia distinta entre os ambientes (Tabela 1; Figuras 1a-b e 2), embora ambos apresentam folhas pecioladas, glabras, de formato suborbicular-oblongo, e avermelhadas em direção à margem (Figura 1c); o caule tem coloração rosada nas plantas desenvolvidas na água (Figura 1a) e coloração verde nas plantas do SLI (Figura 1b); e somente o indivíduo aquático apresenta quatro diferentes tipos de raízes (Figuras 1d-g). Plantas de SLI (Figura 1b) são menos robustas que aquelas desenvolvidas na água (Tabela 1; Figuras 1c1-c2), diferindo no tamanho total (Tabela 1; Figura 2a), assim como na largura (Tabela 1; Figura 2c) e espessura do limbo (Tabela 1; Figura 3a).

Em relação ao comprimento dos entrenós houve diferença de tamanho (Tabela 1; Figuras 1a1-b1 e 2d) comparando indivíduos de ambos os ambientes, com entrenós mais longos nas plantas de água (Tabela 1; Figura 1a1), assim como a espessura do caule maior (Tabela 1; Figura 3a).

O número de estômatos por unidade de área

foi similar, quando comparadas separadamente as duas faces foliares – abaxial e adaxial – de cada indivíduo desenvolvido em cada ambiente (Tabela 2; Figura 3b). No entanto, quando comparados os limbos desenvolvidos nos ambientes distintos, houve variação na média de estômatos por unidade de área, com maior densidade estomática nos indivíduos do SLI (Tabelas 1-2; Figura 3b).

Todo o sistema radicular é adventício e, nos indivíduos que ocorrem na água, quatro tipos de raízes foram categorizados como seguem: lateral pilífera (Figura 1d), adventícia rósea (Figura 1e), pneumatóforo (Figura 1f) e adventícia aerenquimatosa (4ª raiz) (Figura 1g), a qual difere das demais, pois é envolta por amplo tecido

esponjoso, e desenvolve-se apenas na água. Todas as raízes diferem em comprimento e morfologia, sendo as raízes adventícias róseas e as laterais pilíferas longas na água e, esta última, menor nas plantas desenvolvidas em SLI (Tabela 1; Figuras 2g-h). Apenas raízes laterais pilíferas ocorrem em ambos os ambientes, diferindo em tamanho por serem avantajadas na água (Tabela 2; Figura 2f).

As plantas desenvolvidas em SLI, apresentaram apenas dois tipos de raízes: a adventícia “principal” (Figura 1h), que é levemente lenhosa e de maior diâmetro e as laterais pilíferas (Figuras 1h-h1), que partem das “adventícias principais” (Figuras 1d e h-h1). A denominação genérica de raízes pilíferas adotada neste trabalho para as raízes laterais, decorre do aspecto “pilífero”

**Tabela 1.** Mensurações dos órgãos vegetativos de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae), com média e desvio padrão, desenvolvida em ambientes aquático e em solo livre de inundação (SLI) em lagoas do Pantanal. Linhas com \* apresentam diferença estatística. Valor do teste (t = teste T-Student; u = teste Mann-Whitney),  $p < 0,05$ .

**Table 1.** Measurements of the vegetative organs of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae), with mean and standard deviation, developed in aquatic environments and in flood-free soil (SLI) in Pantanal ponds. Lines with \* show statistical difference. Test value (t = Student T test; u = Mann-Whitney test),  $p < 0.05$ .

Órgão	Média/ Desvio padrão		Valor do p	Valor do teste
	Aquático	SLI		
<b>Folha</b>				
Comprimento total	4,446 ± 0,837	2,620 ± 0,837*	< 0,001	u = 1,000
Comprimento do limbo	2,890 ± 0,432	1,891 ± 0,367*	< 0,001	t = 5,732
Largura do limbo	2,542 ± 0,399	1,464 ± 0,314*	< 0,001	t = 6,915
Espessura do limbo	0,303 ± 0,037	0,168 ± 0,053*	< 0,001	t = 8,094
Estômatos face adaxial (mm <sup>2</sup> )	27,725 ± 5,253	41,300 ± 4,028*		
Estômatos face abaxial (mm <sup>2</sup> )	29,306 ± 3,010	37,000 ± 4,102*		
<b>Caule</b>				
Espessura	0,417 ± 0,101	0,184 ± 0,025*	< 0,001	u = 0,000
Comprimento entrenós	1,436 ± 0,685	0,833 ± 0,259*	0,015	u = 20,000
<b>Raiz</b>				
Raiz adventícia rósea	11,420 ± 5,427*	---	< 0,001	u = 0,000
Pneumatóforo	2,020 ± 0,361*	---	< 0,001	u = 0,000
Raiz adventícia aerenquimatosa (4ª raiz)	24,074 ± 2,603*	---	< 0,001	u = 0,000
Raiz lateral pilífera	11,450 ± 8,167	4,680 ± 1,394*	0,002	u = 11,000
Raiz adventícia “principal”	---	8,405 ± 2,063*	< 0,001	u = 0,000

**Tabela 2.** Estômatos (faces: adaxial= ADA e abaxial= ABA) das folhas de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) amostradas em ambiente aquático (Aquát.) e, em solo livre de inundação (SLI) em lagoas do Pantanal. Valor do teste (t = teste T-Student; u = teste Mann-Whitney),  $p < 0,05$ .

**Table 2.** Stomata (faces: adaxial= ADA and abaxial= ABA) of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) leaves sampled in aquatic environment (Aquát.) And in flood-free soil (SLI) in Pantanal ponds. Test value (t = Student T test; u = Mann-Whitney test),  $p < 0.05$ .

Folha	Valor do p		Valor do teste		SLI x Aquát.
	Aquát.	SLI	Aquát.	SLI	
Estômatos ADA x ABA	0,27	0,07	t = -0,639	t = 1,672	---
Estômatos ABA x ABA	---	---	---	---	t = -3,592
Estômatos ADA x ADA	---	---	---	---	t = -4,722

destas raízes muito finas, proporcionado pela grande densidade de raízes laterais de segunda ordem, que partem destas raízes laterais.

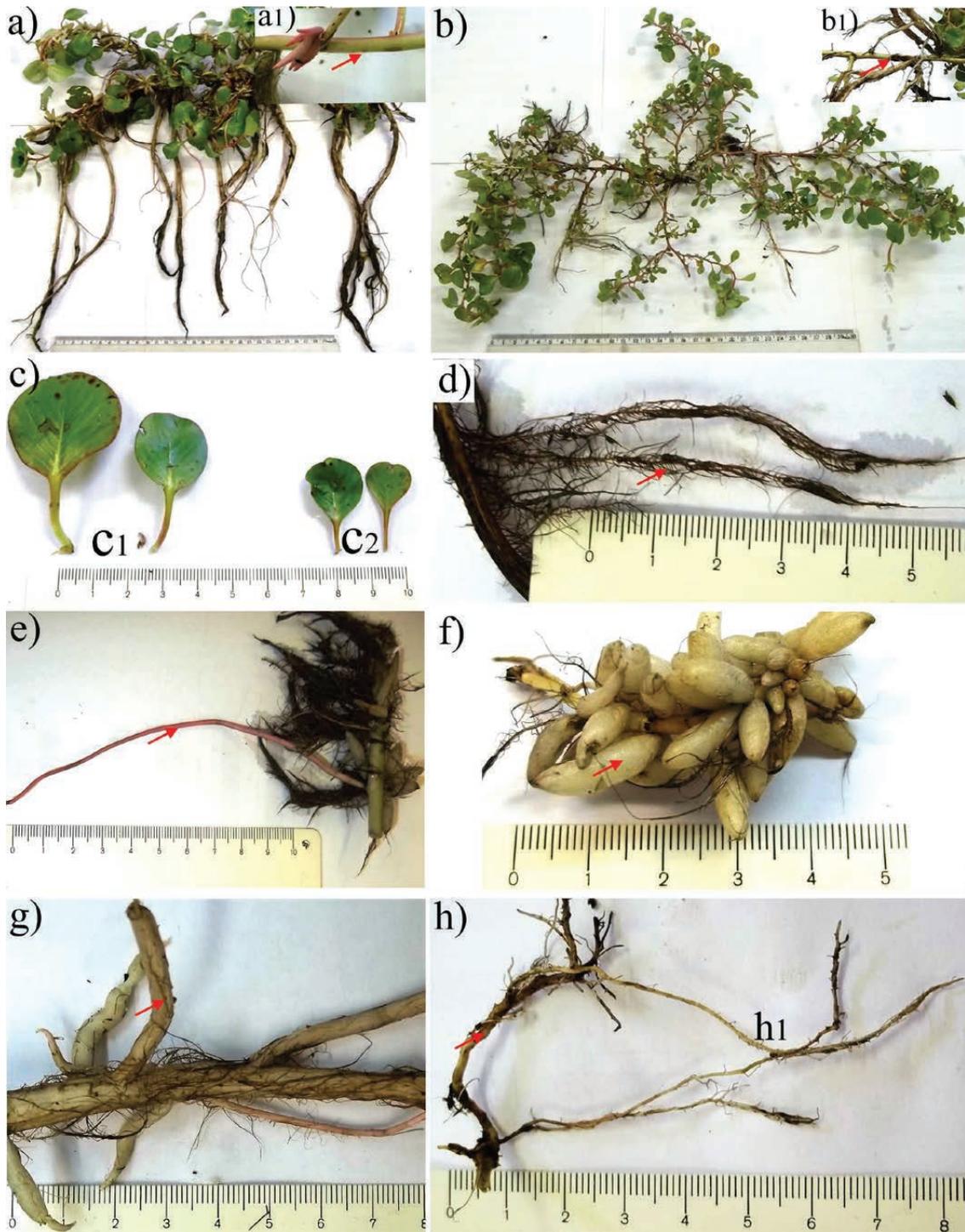
### **Análise comparativa anatômica**

**Folha:** Nos indivíduos de ambos os ambientes, as folhas (Figuras 4a-h), em secção transversal, são anfiestomáticas anomocíticas (Figura 4a1); epiderme unisseriada com células arredondadas (Figuras 4a-b); cutícula delgada mais evidente na água (Figura 4a), sendo, junto à parede periclinal externa, levemente espessadas no SLI (Figura 4b); células de mucilagem ocorrem distribuídas na camada subepidérmica (Figuras 4a-b), estas junto aos estômatos estendem-se ao bordo do limbo (Figura 4h). Folha bifacial, mesófilo heterogêneo, uma camada adaxial de parênquima paliçádico subepidérmico; parênquima esponjoso com espaços intercelulares amplos, estendendo-se abaxialmente (Figuras 4a-b); e feixes colaterais pequenos. Idioblastos com drusas, ráfides e cristais prismáticos distribuem-se no limbo, nervura mediana e pecíolo. Na nervura mediana, subjacente à epiderme, ocorrem colênquimas angular-lamelar adaxial (Figura 4c e 4e), com menor extensão (Figura 4d) no SLI, e angular abaxial (Figuras 4d e 4f). Hidatódios nas margens do limbo, com epitema subepidérmico com células parenquimáticas de tamanho reduzido (Figuras 4g-h). No SLI, o parênquima paliçádico estende-se à nervura mediana, e o feixe vascular tem formato próximo ao circular, ligeiramente côncava adaxialmente (Figura 4d), xilema pouco desenvolvido e floema predominantemente abaxial, padrão observado no pecíolo. Enquanto que o pecíolo aquático apresenta feixe vascular em meia lua, com xilema pouco desenvolvido e floema predominante, abaxial (Figura 4c), com grupos

de células nos limites do xilema do parênquima medular, adaxial (Figura 4e).

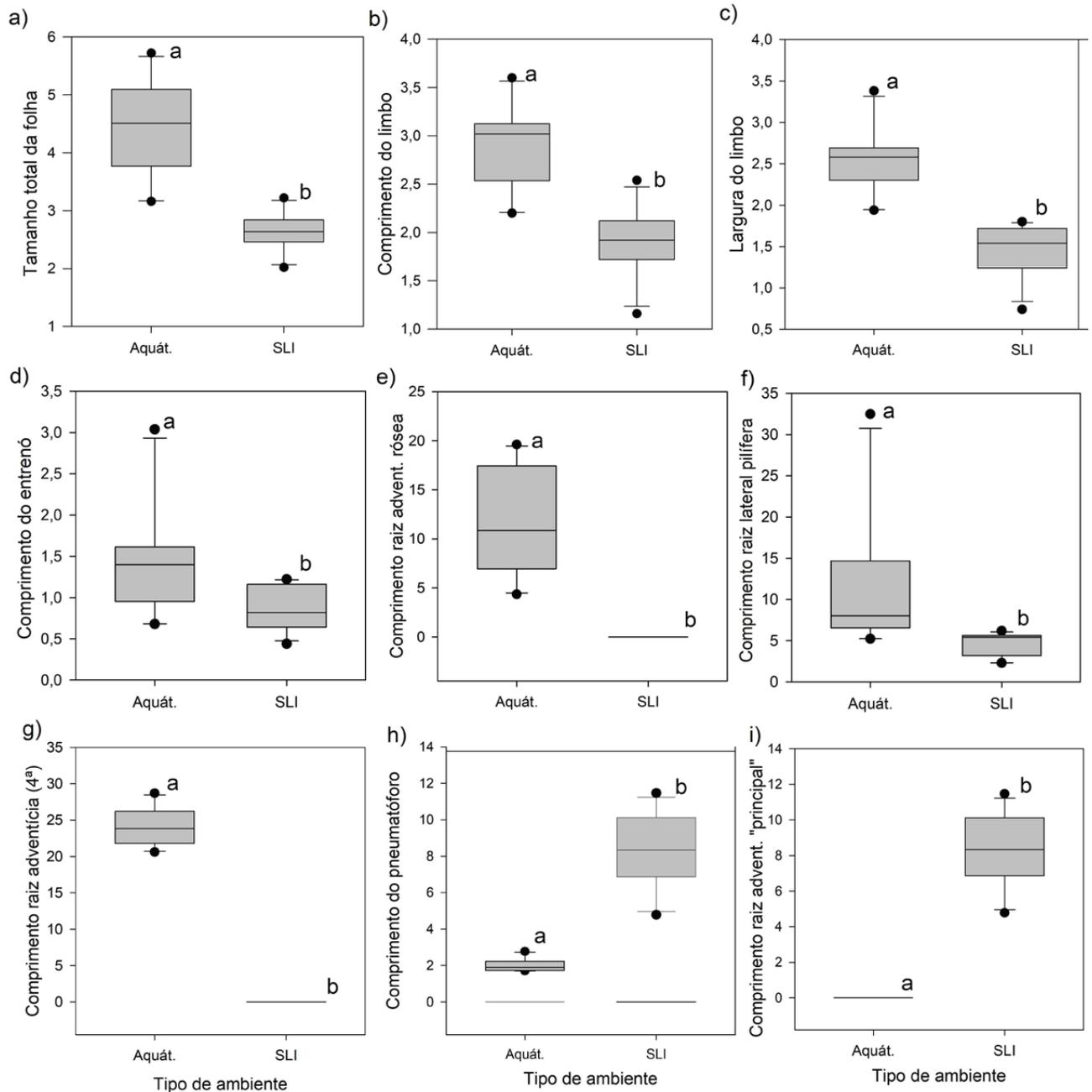
**Caule:** Indivíduos de ambos os ambientes (Figuras 5a-b) apresentam epiderme do caule, unisseriada, com células relativamente pequenas e achatadas. Medula, de origem parenquimática, com compostos fenólicos em maior quantidade no SLI (Figura 5b); uma camada de colênquima angular subepidérmica. Córtex, com compostos fenólicos, e endoderme com evidentes estrias de Caspary; aerênquima de amplas lacunas esquizógenas com células de formato arredondado nas plantas d'água (Figura 5a); sendo este, em SLI, constituído de espaços intercelulares visivelmente menores delimitado por parênquima de células achatadas, com amido em quantidade (Figura 5b). Sistema vascular secundário ocorre em ambos os ambientes, do tipo sifonostelo, com maior extensão de floema externamente, e grupos menores destas células, internamente ao xilema, limitando a medula; floema cortical limitado por fibras pericíclicas, em maior quantidade e com paredes mais espessadas no SLI, assim como xilema mais desenvolvido e mais lignificado (Figura 5b).

**Raiz:** No ambiente aquático, quatro tipos de raízes (Figura 5c-f) apresentam anatomia distinta: lateral pilífera (Figura 5c), adventícias rósea (Figura 5d) e aerênquimatosas (4ª raiz; Figura 5f) com tecido esponjoso cortical, e pneumatóforo (Figura 5e). A epiderme é unisseriada em todas as raízes, com células arredondadas e cutícula delgada nas lateral pilífera e adventícia rósea, nesta, com espessamento parietal evidente em algumas regiões; ambas com espaços intercelulares corticais reduzidos, entretanto a rósea apresenta típico aerênquima nas camadas corticais externas, seguido de 9 e



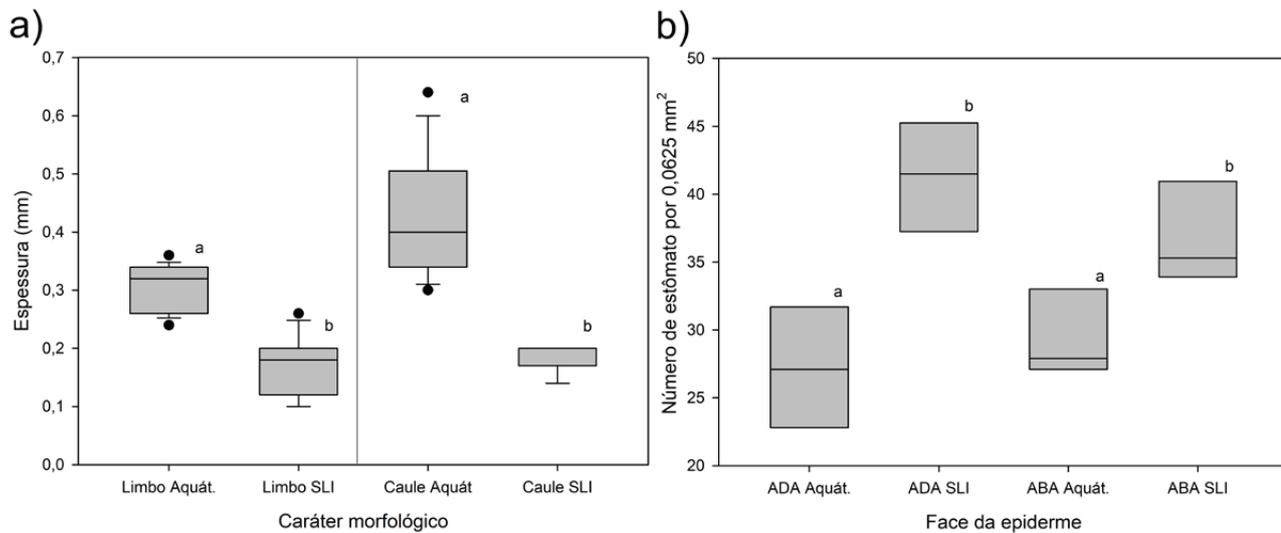
**Figura 1.** Aspecto geral dos órgãos vegetativos de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae). Planta desenvolvida em ambiente aquático (a) e em solo livre de inundação (b); Entrenó do aquático (a1, seta) e seco (b1, seta); Folha (c) do aquático (c1) e de solo livre de inundação (c2); Raízes do aquático: lateral pilífera (d, seta), adventícia rósea (e, seta), pneumatóforo (f, seta), e adventícia aerenquimatosa (4ª raiz - g, seta); Raízes do ambiente em solo livre de inundação: adventícia “principal” (h, seta) e lateral pilífera (h1).

**Figure 1.** General appearance of the vegetative organs of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae). Plant developed in aquatic environment (a) and in flood free soil (b); Aquatic (a1, arrow) and dry (b1, arrow) entrenchment; Leaf (c) from aquatic (c1) and flood-free soil (c2); Aquatic roots: piliferous lateral (d, arrow), pink adventitia (e, arrow), pneumatophore (f, arrow), and aerenchymal adventitia (4th root - g, arrow); Environmental roots in flood-free soil: “principal” adventitia (h, arrow) and piliferous lateral (h1).



**Figura 2.** Tamanho total da folha (a), comprimento do limbo (b), largura do limbo (c), comprimento entrenó (d), comprimento das raízes: adventícia rósea (e), lateral pilífera (f), adventícia - 4<sup>a</sup> (g), pneumatóforo (h) e adventícia "principal" (i) de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) comparativamente ( $p < 0,05$ ) em plantas desenvolvidas em ambiente aquático e em solo livre de inundação, em lagoas do Pantanal. Letras diferentes entre os pares são estatisticamente diferentes; SLI = solo livre de inundação, Aquát. = aquático. Medidas em centímetros.

**Figure 2.** Total leaf size (a), lamina length (b), lamina width (c), internode length (d), root length: pinkish adventitious (e), piliferous lateral (f), 4<sup>th</sup> adventitious (g), pneumatophore (h) and "main" adventitious (i) of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) comparatively ( $p < 0.05$ ) on plants developed in aquatic habitat and flood-free soil in Pantanal ponds. Different letters between pairs are significant; SLI = flood-free soil, Aquat. = aquatic. Measures in centimeters.



**Figura 3.** Espessura do limbo e do caule (a) e densidade de estômatos (b) analisados ( $p < 0,05$ ) nos órgãos vegetativos de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) amostrados em ambiente aquático (Aquát.) e em solo livre de inundação (SLI), em lagoas do Pantanal. Letras diferentes entre os pares são estatisticamente diferentes.

**Figure 3.** Limb and stem thickness (a) and stomata density (b) analyzed ( $p < 0.05$ ) in the vegetative organs of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) sampled in aquatic environment (Aquat.) and flood-free soil. (SLI) in Pantanal ponds. Different letters between pairs are statistically different.

10 camadas de parênquima regular; enquanto a pilífera é triarca, a rósea é poliarca, a qual também apresenta compostos fenólicos nos diversos tecidos; endoderme e periciclo diferenciáveis; medula parenquimática ampla; entretanto ambas possuem raízes laterais em quantidade. Já os pneumatóforos apresentam células da epiderme achatadas e de paredes finas; aerênquima cortical com amplos espaços intercelulares esquizógenos, com células alongadas radialmente; duas a três camadas de parênquima regular com células pequenas e justapostas internamente ao córtex; endoderme limitando o cilindro vascular triarco. Enquanto que a raiz adventícia aerenquimatosa (4ª raiz) possui epiderme de células pequenas e arredondadas e cutícula delgada; córtex externo com abundância de aerênquima, conferindo aspecto esponjoso; córtex interno com 8 a 9 camadas celulares de parênquima regular, limitadas pela endoderme, e com compostos fenólicos; é poliarca com cilindro vascular oco; medula parenquimática, e raízes laterais partindo do periciclo.

No SLI ocorrem apenas dois tipos de raízes, adventícia “principal” e lateral pilífera (Figuras 5g e 5h, respectivamente), ambas com acentuado crescimento secundário; elementos celulares de xilema e floema bem desenvolvidos; periderme bem evidente nas raiz adventícia

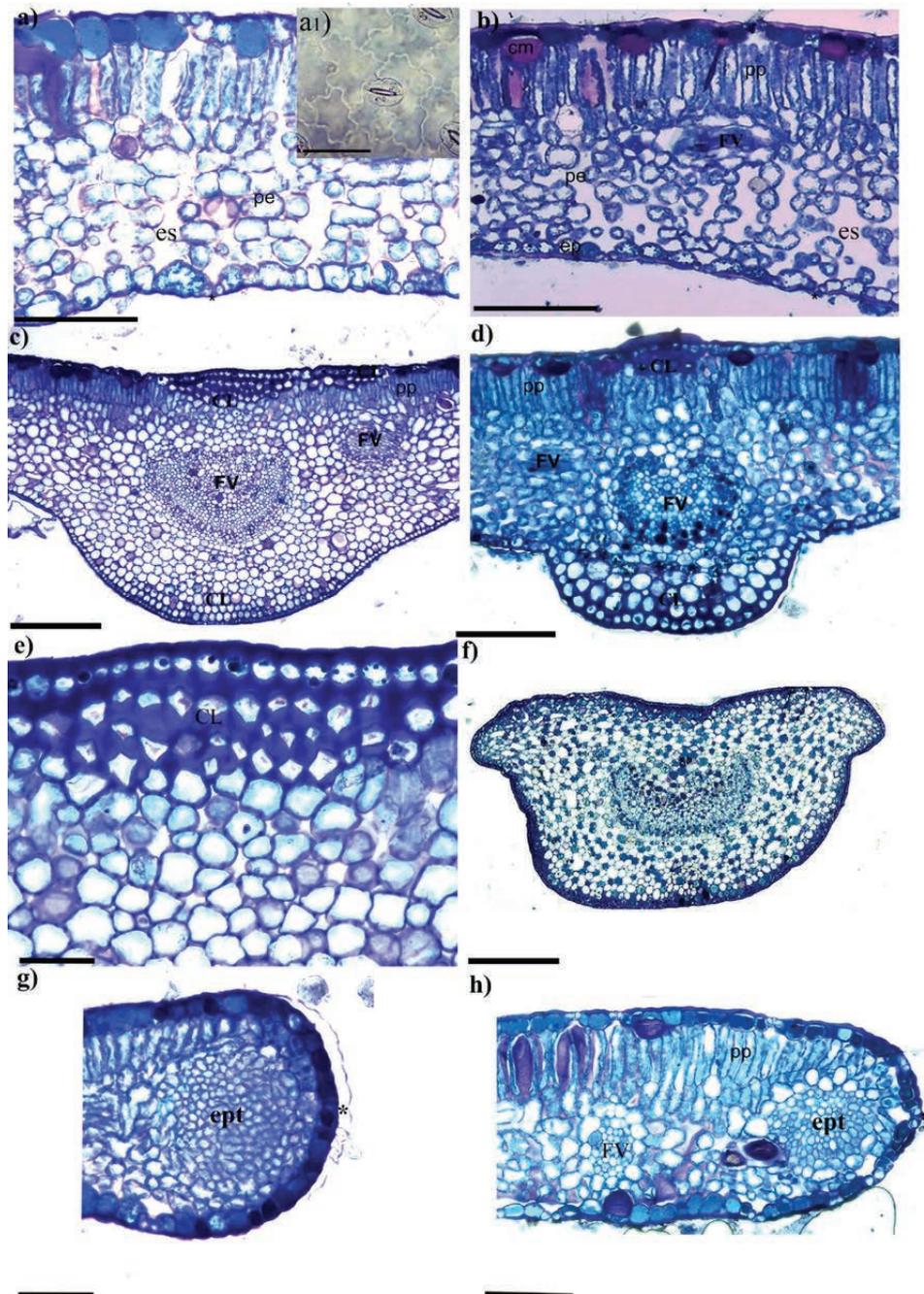
“principal”, mas com células retangulares, ocupando extensão reduzida na lateral pilífera; restos de córtex primário ocorrem externamente a periderme; compostos fenólicos em quantidade no parênquima; poliarcas, sendo que na lateral pilífera possui proporcionalmente mais xilema secundário que floema; nesta ainda é visível restos de córtex primário, os quais são eliminados em decorrência do crescimento secundário, e ráfides no floema e xilema secundários.

## DISCUSSÃO

As alterações evidenciadas na morfologia e anatomia dos órgãos vegetativos de *L. helminthorrhiza*, corroboram pesquisas clássicas que avaliaram o efeito da inundação em plantas que se desenvolvem em áreas úmidas (Armstrong 1979, Blom 1999, Jackson & Armstrong 1999, Justin & Armstrong 1987).

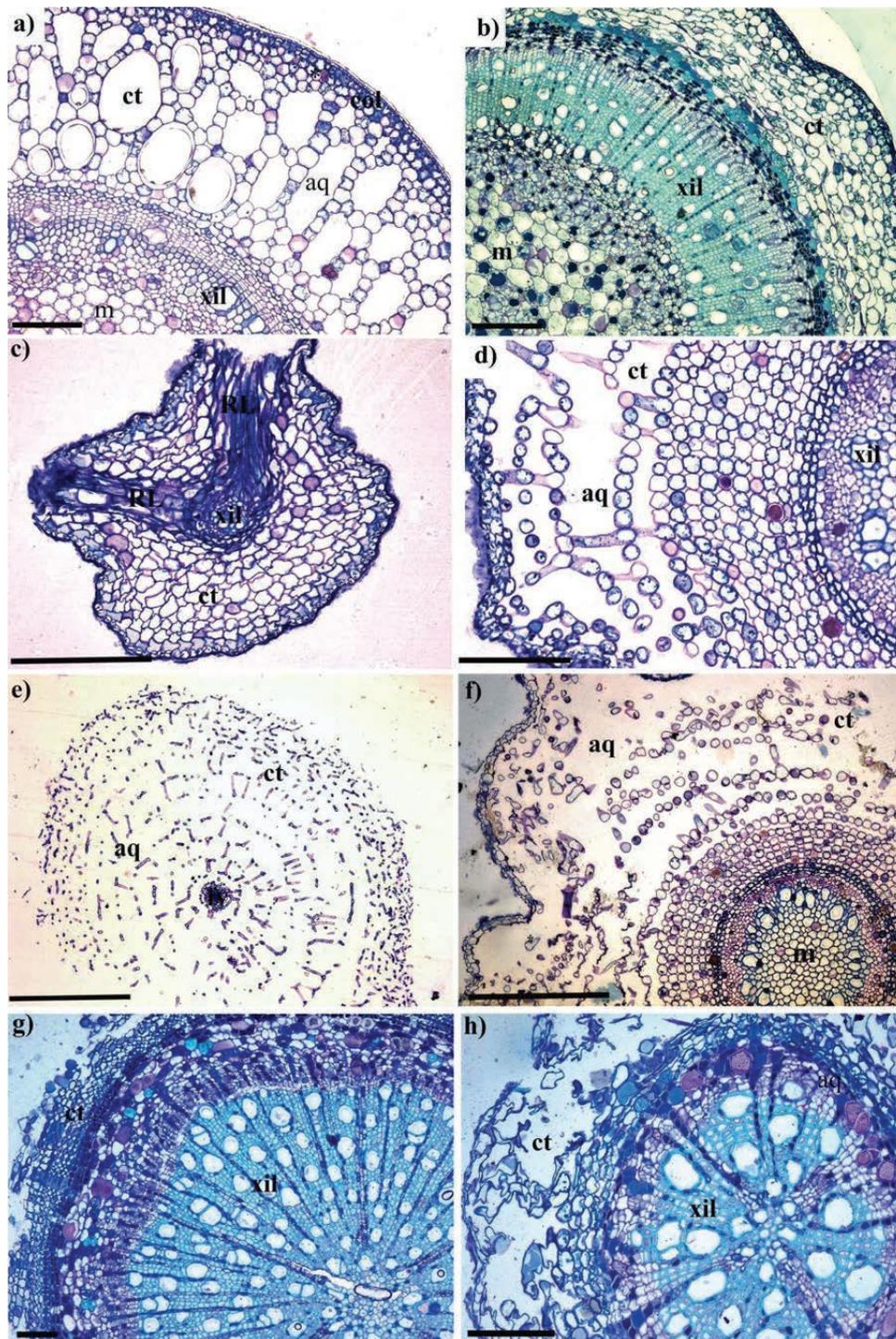
### *Análise comparativa morfológica*

Indivíduos maiores, em ambiente aquático, foram observados em outra espécie do gênero, *L. sedoides* (Scremin-Dias 1992), a qual apresentou coloração avermelhada dos órgãos (folhas e caule) somente em SLI, contrariando o encontrado aqui. De qualquer forma, a presença de antocianina é



**Figura 4.** Secções transversais da folha de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) provenientes de ambiente aquático e de solo livre de inundação. Limbo evidenciando complexo estomático e idioblastos secretores de mucilagem em plantas de ambiente aquático (a) e de solo livre de inundação (b) em detalhe estômato (a1); Nervura mediana com feixe vascular em plantas de ambiente aquático (c) e de solo livre de inundação (d); Colênquima adaxial (e); Colênquima abaxial (f); Bordo do limbo em plantas de ambiente aquático (g) e de solo livre de inundação (h). cm = célula mucilagem; pp = parênquima paliádico; pe = parênquima esponjoso; ep = epiderme; es = espaço intercelular; \*(a, b) = estômatos; CL = colênquima; FV = feixe vascular; ept = epitema. Escala: a, a1, b, c, d, e, f, g, h = 50  $\mu$ m.

**Figure 4.** Cross sections of the leaf of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) from aquatic environment and flood-free soil. Limbo showing stomatal complex and mucilage-secreting idioblasts in plants of aquatic environment (a) and flood-free soil (b) in detail stomata (a1); Median vascular bundle rib in aquatic (c) and flood-free (d) soil plants; Adaxial collenchyma (e); Abaxial collenchyma (f); Limb border in aquatic (g) and flood-free (h) soil plants. cm = mucilage cell; pp = palisade parenchyma; pe = spongy parenchyma; ep = epidermis; es = intercellular space; \*(a, b) = stomata; CL = collenchyma; FV = vascular bundle; ept = epitheme. Scale: a, a1, b, c, d, e, f, g, h = 50  $\mu$ m.



**Figura 5.** Secções transversais do caule e raiz de *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) desenvolvidas nos dois ambientes avaliados. Caule de plantas desenvolvidas em ambiente aquático (a) em solo livre de inundaç o (b); Ra zes do ambiente aqu tico: lateral pil fera (c), advent cia r sea (d), pneumat foro (e), advent cia aerenquimatosa (4<sup>a</sup> raiz) (f); Ra zes desenvolvidas em solo livre de inundaç o: advent cia “principal” (g) e lateral pil fera (h). aq = aer nquima; m = medula; rl = raiz lateral; ct = c rtex; pr = periderme; xil = xilema secund rio; fl = floema secund rio. Escala: c, e, d, f, g, h = 50  $\mu$ m; a, b, e = 100  $\mu$ m.

**Figure 5.** Cross sections of the stem and root of *Ludwigia helminthorrhiza* (Myrtales, Onagraceae) developed in both evaluated environments. Stem of plants grown in aquatic environment (a) in flood-free soil (b); Aquatic environment roots: piliferous lateral (c), pink adventitia (d), pneumatophore (e), aerenchymal adventitia (4th root) (f); Roots developed in flood-free soil: “principal” adventitia (g) and lateral piliferous (h). aq = aerenchyma; m = medulla; rl = lateral root; ct = cortex; pr = periderm; xil = secondary xylem; fl = secondary phloem. Scale: c, e, d, f, g, h = 50  $\mu$ m; a, b, e = 100  $\mu$ m.

importante nos dois ambientes, pois protege os tecidos contra os danos provocados pela radiação ultravioleta da luz solar, absorvendo a luz antes de atingir os cloroplastos (Gould *et al.* 1995); e defesa contra agentes patogênicos (Bridle & Timberlake 1997, Chalker-Scott 1999, Evert *et al.* 2012), entretanto a exposição maior ao sol e a herbivoria no SLI, seria um fator condicionante para produção de pigmentos. Estômatos com distribuição similar em ambas as superfícies foliares também foi evidenciado por Keating (1982). A maior densidade e a posição dos estômatos nas folhas do SLI afetam diretamente a condutância estomática (Evans 1999, Boeger & Wisniewski 2003), potencializando a fotossíntese, já que o limbo não está mais em contato com a superfície d'água.

As raízes que ocorrem em ambos os ambientes não apresentam similaridade entre si, haja vista que aquelas desenvolvidas em plantas d'água, possuem importante função de flutuação e armazenamento de gases, desnecessários naquelas que se desenvolveram em SLI. Pneumatóforos, dispositivos de flutuação, que ampliam a troca gasosa entre partes aéreas e todo o corpo da planta (Ellmore 1981), e raízes adventícias, presentes nos indivíduos d'água foram descritas por Bedoya & Madriñán (2014) para *L. helminthorrhiza*, indicando a importância deste sistema robusto de raízes plenamente adaptado ao ambiente anaeróbio, servindo de apoio ou mesmo substituindo o sistema de raiz primário. Em resposta ao encharcamento do solo ou completa submersão, ocorre um aumento na quantidade de espaços intercelulares presentes nas raízes secundárias e adventícias (Yamamoto *et al.* 1995, Kolb *et al.* 1998), para a oxigenação da rizosfera (Hook & Scholtens 1978), além disso, permite a captação de nutrientes diretamente da água (Jackson & Drew 1984, Rich *et al.* 2012). Dimorfismo na raiz observado aqui em indivíduos aquáticos, também foi observado em *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven (Myrtales, Onagraceae) (Ellmore 1981). Nas plantas desenvolvidas em SLI, a ausência dos tipos radiculares especializados em armazenamento de oxigênio, justifica-se pela presença deste gás entre as partículas do solo, disponível para aeração deste órgão subterrâneo.

#### **Análise comparativa anatômica**

**Folha:** Epiderme com cutícula menos espessa observada nos indivíduos d'água, evidencia a

função desta estrutura, haja vista que a perda de água não é problema nesse ambiente (Spencer & Bowes 1990), além de que sua ausência potencializa a difusão de CO<sub>2</sub> (Lytle 2003). Keating (1982) observou a ausência de cutícula na maioria das espécies de *Ludwigia*, entretanto, nossos resultados indicam a presença desta estrutura tanto nas folhas quanto nos caules desenvolvidas em ambos os ambientes. Contudo, cutícula mais espessa ocorre em indivíduos desenvolvidos em SLI, indicando que o déficit hídrico induz aumento do espessamento desta, evitando a perda d'água, no processo de evapotranspiração. Estômatos anomocíticos foram observados em outras espécies do gênero (Folorunso 2014), assim como presença de células de mucilagem subepidérmicas comuns em outras espécies da família (Keating 1982, Rodrigues *et al.* 2007), estas, importantes no retardamento da perda d'água, visto que os níveis de água flutuam em habitat natural (Lytle 2003). Em ambos os ambientes, hidatódios ocorrem no bordo do limbo como estruturas glandulares secretoras de soluções aquosas (Heinrich 1973), ou poros aquíferos semelhantes a estômatos (Fahn 1979, Lersten & Curtis 1985), facilitando a eliminação do excesso de água na planta e potencializando sua absorção juntamente com sais minerais diluídos neste (Metcalfe & Chalk 1979). Espaços intercelulares nos tecidos foliares favorecem a distribuição da luz e aumentam a área de superfície celular para a difusão do CO<sub>2</sub> e de outros gases (Castro *et al.* 2009), sendo importante nos dois ambientes. Cristais desempenham funções no balanço iônico, além de suporte estrutural e proteção contra herbivoria (Holdaway-Clarke *et al.* 2003), sendo ráfides inclusões celulares utilizados na taxonomia de Onagraceae (Metcalfe & Chalk 1979, Keating 1982).

**Caule:** Aerênquima constitui a maioria dos tecidos do caule de indivíduos d'água, favorecendo o armazenamento e difusão de oxigênio para todo o corpo da planta, permitindo seu fluxo das folhas para as raízes, oxigenando os tecidos, quando a planta cresce em ambiente aquático (Scremin-Dias 1999, Rich *et al.* 2012). Apesar dos indivíduos o SLI não apresentarem este tecido bem desenvolvido, portando somente espaços celulares, a inundação desencadeia a sua formação (Feldman 1984, Jackson & Armstrong 1999). Espaços aeríferos

auxiliam na redução da acumulação de fitotoxinas; na resistência mecânica (Scremin-Dias 1999); flutuação e suporte dos órgãos em correntes de água; e aumento da área fotossintética (Jackson & Armstrong 1999, Somavilla & Graciano-Ribeiro 2012). Essas funções são expressas dependendo da espécie avaliada e conforme as condições de umidade a que as plantas são expostas (Arber 1920, Scremin-Dias *et al.* 2011). Fahn (1982) observou como características adaptativas ao ambiente aquático, o armazenamento de lipídios e amido, entretanto observamos amido no caule de SLI; e sistema vascular menos desenvolvido e com pouco xilema, característica observada nos indivíduos d'água analisados aqui. Devido à alta demanda por carboidratos causada pelo metabolismo anaeróbico, ocorre o armazenamento deste, como uma estratégia à sobrevivência em condições temporárias desfavoráveis (Crawford *et al.* 1989), acreditamos que os indivíduos do SLI apresentavam estoques produzidos durante sua fase aquática. Sistema vascular mais desenvolvido e lignificado nos indivíduos do SLI está relacionado à condutância, ou seja, acredita-se que a presença de aparentes elementos de vaso estreitos e pouco lignificados nas plantas d'água, auxiliam na baixa condutância causada pelo alagamento do solo, possivelmente uma resposta para garantir o fluxo de água e evitar a embolia nos mesmos. A flexibilidade dos indivíduos aquáticos às movimentações esporádicas do meio (Leroux 2012) reduz risco de rupturas e danos ao tecido vascular (Moysset & Simon 1991, Paiva & Machado 2003), diferente dos indivíduos do SLI, que necessitam de tecidos mais estruturados para a sustentação. A lignificação e maior desenvolvimento de xilema nas plantas desenvolvidas SLI é facilmente explicado, considerando a necessidade de suporte dos órgãos neste ambiente, diferente daquelas desenvolvidas em ambiente aquático, em que a própria água pode fornecer suporte aos órgãos.

**Raiz:** Raízes dimórficas já haviam sido descritas por Bedoya & Madriñán (2014) para *L. helminthorrhiza*, ocorrendo raízes com crescimento descendentes e raízes com crescimento ascendentes, que equivalem às raízes pilíferas e pneumatóforos categorizadas no presente estudo. A raiz adventícia aerenquimatosa (4ª raiz) mostrou-se semelhante a raiz adventícia rósea, diferindo apenas em um maior

desenvolvimento do aerênquima, o que permite inferir que estas raízes possuem a mesma função, possuindo apenas diferentes graus de plasticidade e aclimação à água. A formação desse tecido rico em espaços intercelulares aumenta as chances de sobrevivência de muitas espécies presentes em solos hidromórficos (Kawase 1981) impedindo a anoxia dos tecidos, e a plena adaptação desta planta flutuante fixa ao ambiente com marcada sazonalidade hídrica, como observado em planícies de inundação. Para Seago *et al.* (2005) as raízes de *L. helminthorrhiza* possuem um aerênquima com padrão expansivo em favo de mel, e a endoderme com paredes celulares lignificadas envolvendo os tecidos vasculares secundários discretos que delimitam a medula, similar ao obtido neste trabalho. A maior lignificação e espessura dos elementos celulares do xilema secundário obtido para as plantas que crescem em SLI, indicam que o ambiente onde as plantas se desenvolvem interfere efetivamente na diferenciação e estrutura deste órgão.

Evidenciamos que indivíduos desenvolvidos em ambiente aquático, mantêm as características morfológica e anatômica adaptativas para este habitat; plantas desenvolvidas em SLI desenvolvem mecanismos de sobrevivência ao novo ambiente, reduzindo o tamanho e tipos de órgãos e tecidos, especialmente nos caules e raízes que, neste ambiente, possuem função exclusiva de fixação e absorção, e não mantêm os caracteres adaptativos de indivíduos d'água. Contudo, as pressões impostas pelo SLI, indicam que efetivamente esta espécie possui plasticidade morfológica no desenvolvimento de seus órgãos vegetativos.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) à bolsa de PIBIC concedida para o desenvolvimento do projeto e ao CPQ/PROPP/UFMS por viabilizar as atividades em campo.

## REFERÊNCIAS

Angeles, G. 1992. The periderm of flooded and non-flooded *Ludwigia octovalvis* (Onagraceae). IAWA Journal, 13(2), 195-200. DOI: 10.1163/22941932-90001268

- Arber, A. R. 1920. Water plants: a study of aquatic angiosperms. Cambridge: Cambridge University Press: p. 468.
- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. In: H. W. Woolhouse (Ed.), *Advances in botanical research*. pp. 225-332. London: Academic Press.
- Armstrong, W., Justin, S., Beckett, P., & Lythe, S. 1991. Root adaptation to soil waterlogging. *Aquatic Botany*, 39, 57-73. DOI: 10.1016/0304-3770(91)90022-W
- Baas, P. 1973. The wood anatomical range in *Illex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea*, 21, 193-258.
- Baas, P., Werker, E., & Fahn, A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *Iawa Journal*, 4(2), 141-159. DOI: 10.1163/22941932-90000407
- Barrett, S. C. H., Eckert, C. G., & Husband, B. C. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquatic Botany*, 44, 105-145. DOI: 10.1016/0304-3770(93)90068-8
- Bedoya, A. M., & Madriñán, S. 2014. Evolution of the aquatic habit in *Ludwigia* (Onagraceae): Morpho-anatomical adaptive strategies in the Neotropics. *Aquatic Botany*, 120, 352-362. DOI: 10.1016/j.aquabot.2014.10.005
- Blom, C. W. P. M. 1999. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. *Plant Biology*, 1(3), 261-273. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1999.tb00252.x
- Boeger, M. R. T., & Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(1), 61-72. DOI: 10.1590/S0100-84042003000100007
- Boschilia, S. M., Thomaz, S. M., & Piana, P. A. 2006. Plasticidade morfológica de *Salvinia herzogii* (de La Sota) em resposta à densidade populacional. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 28(1), 35-39. DOI: 10.4025/actasciobiolsci.v28i1.1056
- Bridle, P., & Timberlake, C. F. 1997. Anthocyanins as natural food colours – selected aspects. *Food Chemistry*, 58(1-2), 103-109. DOI: 10.1016/S0308-8146(96)00222-1
- Camargo, M. A. B., & Marenco, R. A. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 41(2), 205-212. DOI: 10.1590/S0044-59672011000200004
- Carlquist, S. 1987. Wood anatomy of noteworthy species of *Ludwigia* (Onagraceae) with relation to ecology and systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74, 889-896. DOI: 10.2307/2399455
- Castro, E. M., Pereira, F. J., & Paiva, R. 2009. Histologia vegetal: Estrutura e função de órgãos vegetativos. Lavras: Universidade Federal de Lavras: p. 234.
- Catian, G., & Scremin-Dias, E. 2015. Phenotypic variations in leaf anatomy of *Nymphaea gardneriana* (Nymphaeaceae) demonstrate its adaptive plasticity. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 142(1), 18-26. DOI: 10.3159/TORREY-D-14-00038.1
- Cook, R. E. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist*, 113(5), 769-772.
- Crawford, R. M. M., Sduger, C., & Studer, K. 1989. Deprivation indifference as a survival strategy in competition: advantages and disadvantages of anoxia tolerance in wetland vegetation. *Flora*, 182(3-4), 189-201. DOI: 10.1016/S0367-2530(17)30409-7
- Cutter, E. G. 1978. *Plant anatomy*. Massachusetts: Addison-Wesley: p. 314.
- Ellmore, G. S. 1981. Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae): development of two root types from similar primordia. *Botanical Gazette*, 142(4), 525-533. DOI: 10.1086/337255
- Evans, J. R. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts. *New Phytologist*, 143(1), 93-104. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1999.00440.x
- Evert, R. F., Eichhorn, S. E., & Raven, P. H. 2012. *Biology of plants*. New York: W. H. Freeman.
- Fahn, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. London: Academic Press: p. 302.
- Fahn, A. 1982. *Plant anatomy*. Oxford: Pergamon.
- Feldman, L. P. 1984. Regulation of root development. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 223-242. DOI: 10.1146/annurev.pp.35.060184.001255
- Folorunso, A. E., Adelalu, K. F., & Oziegbe, M. 2014. Use of foliar and stem anatomical characters in the identification of *Ludwigia* (Linn.) species in Nigeria. *The International Journal of*

- Biological and Chemical Sciences, 8(5), 2232-2243. DOI: 10.4314/ijbcs.v8i5.26
- Gonçalves, E. G., & Lorenzi, H. 2007. Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares, Nova Odessa: Plantarum: p. 416.
- Gould, K. S., Kuhn, D. N., Lee, D. W., & Oberbauer, S. F. 1995. Why leaves are sometimes red. *Nature*, 378, 241-242. DOI: 10.1038/378241b0
- Hamilton, S. K., Sippel, S. J., & Melack, J. M. 1996. Inundation patterns in the Pantanal wetland of South America determined from passive microwave remote sensing. *Archives of Hydrobiology*, 137, 1-23.
- Heinrich, G. 1973. Die Feinstruktur der Trichom-Hydathoden von *Monarda fistulosa*. *Protoplasma*, 77(2), 271-278. DOI: 10.1007/BF01276763
- Holdaway-Clarke, T. L., Weddle, N. M., Kim, S., Robi, A., Parris, C., Kunkel, J. G., & Hepler, P. K. 2003. Effect of extracellular calcium, pH and borate on growth oscillations in *Lilium formosanum* pollen tubes. *Journal of Experimental Botany*, 54(380), 65-72. DOI: 10.1093/jxb/erg004
- Hook, D. D., & Scholtens, J. R. 1978. Adaptations and flood tolerance of tree species. In: D. D. Hook, & R. M. M. Crawford (Eds.), *Plant life in anaerobic environments*. pp. 299-331. Michigan: Ann Arbor.
- Idestam-Almqvist, J., & Kautsky, L. 1995. Plastic responses in morphology of *Potamogeton pectinatus* L. to sediment and above-sediment conditions at two sites in the northern Baltic proper. *Aquatic Botany*, 52(3), 205-216. DOI: 10.1016/0304-3770(95)00499-8
- Jackson, M. B., & Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1(3), 274-287. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1999.tb00253.x
- Jackson, M. B., & Colmer, T. D. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany*, 96(4), 501-505. DOI: 10.1093/aob/mci205
- Jackson, M. B., & Drew, M. C. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: T. T. Kozlowski (Ed.), *Flooding and plant growth*. pp. 47-111. London: Academic Press.
- Junk, W. J., & Piedade, M. T. F. 1997. Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: W. J. Junk (Ed.), *The Central Amazon floodplain: ecological studies*. pp. 147-185. Berlin: Springer.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*, 106, 110-127.
- Justin, S. H. F. W., & Armstrong, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*, 106(3), 465-495. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1987.tb00153.x
- Kaplan, Z. 2002. Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (Potamogetonaceae). *Folia Geobotanica*, 37(2), 141-170. DOI: 10.1007/BF02804229
- Kawase, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *Horticultural Science*, 16, 30-34.
- Keating, R. 1982. The evolution and systematics of Onagraceae: leaf anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(4), 770-803. DOI: 10.2307/2398996
- Kolb, R. M., Medri, M. E., Bianchini, E., Pimenta, J. A., Giloni, P. C., & Correa, G. T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(3), 305-312. DOI: 10.1590/S0100-84041998000300010
- Kraus, J. E., & Arduim, M. 1997. *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal*. Seropédica: Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro: p. 198.
- Lake, J. A., Quick, W. P., Beerling, D. J., & Woodward, E. I. 2001. Signals from mature to 388 new leaves. *Nature*, 411(6834), 154-154. DOI: 10.1038/35075660
- Leroux, O. 2012. Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell wall. *Annals of Botany*, 110(6), 1083-1098. DOI: 10.1093/aob/mcs186
- Lersten, N. R., & Curtis, J. D. 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. *Botanical Gazette*, 146(1), 106-114. DOI: 10.1086/337504
- Lillie, R. D. 1965. *Histopathologic technic and practical histochemistry*. New York: McGraw-Hill.

- Lovett Doust, L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69(3), 743-755. DOI: 10.2307/2259633
- Lytle, S. T. 2003. Adaptation and acclimation of populations of *Ludwigia repens* to growth in high-and lower-CO<sub>2</sub> springs. Doctoral thesis. Botany Department at the University of Florida. p. 146.
- Macedo, N. A. 1997. Manual de técnicas em histologia vegetal. Feira de Santana: Universidade Estadual Feira de Santana: p. 96.
- Metcalf, C. R., & Chalk, L. 1972. Anatomy of the dicotyledons. Oxford: Clarendon Press: p. 1500.
- Metcalf, C. R., & Chalk, L. 1979. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford: Clarendon Press: p. 276.
- Montefusco, A. R. G. 2005 Anatomia ecológica do lenho de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Leguminosae), Barbatimão, no Parque Estadual de Cerrado, Jaguariaíva-PR. Master thesis. Setor de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Paraná. p. 105.
- Morretes, B. L., & Ferri, M. G. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do Cerrado I. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP*, 16, 7-70. DOI: 10.11606/issn.2318-5988.v16i0p7-70
- Moysset, L., & Simon, E. 1991. Secondary pulvinus of *Robinia pseudoacacia* (Leguminosae) – structural and ultrastructural features. *American Journal of Botany*, 78(11), 1467-1486. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1991.tb11426.x
- Niklas, K. J. 2009. Functional adaptation and phenotypic plasticity at the cellular and whole plant level. *Journal of Biosciences*, 34(4), 613-620. DOI: 10.1007/s12038-009-0079-2
- Paiva, E. A. S., & Machado, S. R. 2003. Collenchyma in *Panicum maximum* (Poaceae): localisation and possible role. *Australian Journal of Botany*, 51, 69-73. DOI: 10.1071/BT02046
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11(5), 1633-1644. DOI: 10.5194/hess-11-1633-2007
- Pilon, J., & Santamaría, L. 2002. Clonal variation in morphological and physiological responses to irradiance and photoperiod for the aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*. *Journal of Ecology*, 90(5), 859-870. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2002.00716.x
- Pott, A., & Pott, V. J. 1994. Plantas do Pantanal. Brasília: Embrapa: p. 320.
- Pott, V. J., & Pott, A. 2000. Plantas aquáticas do Pantanal. Corumbá: Embrapa: p. 404.
- Pozer, C. G., & Nogueira, F. 2004. Pastagens nativas inundáveis da região norte do Pantanal de Mato Grosso: variações de biomassa e de produtividade primária. *Brazilian Journal of Biology*, 64(4), 859-866. DOI: 10.1590/S1519-69842004000500016.
- Raven, P. H. 2001. *Biologia vegetal*. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro: p. 906.
- Rich, S. M., Ludwig, M., & Colmer, T. D. 2012. Aquatic adventitious root development in partially and completely submerged wetland plants *Cotula coronopifolia* and *Meionectes brownii*. *Annals of Botany*, 110(2), 405-414. DOI: 10.1093/aob/mcs051
- Ridge, I. 1987. Ethylene and growth control in amphibious plants. In: R. M. M. Crawford (Ed.), *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. pp. 53-76. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Rizzini, C. T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições.
- Rodrigues, R. S., & Irgang, B. E. 2001. Potamogetonaceae Dumort. no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Serie Botânica*, 56, 3-49. DOI: 10.1590/2175-7860201768117
- Rodrigues, S., Scremin-Dias, E., Medeiros, H. C. S., & Souza, M. C. 2007. Alterações estruturais do caule e da folha de *Ludwigia inclinata* (L.F.) M. Gómez, desenvolvidos emersos e submersos. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1), 174-176.
- Rutishauser, R. 1997. Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds). *Aquatic Botany*, 57(1-4), 29-70. DOI: 10.1016/S0304-3770(96)01120-5
- Santamaría, L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*, 23(3), 137-154. DOI: 10.1016/S1146-609X(02)01146-3
- Santamaría, L., Figuerola, J., Pilon J. J., Mjelde, M., Green, A. J., Boer, T., King, R. A., & Gornall, R. J. 2003. Plant performance across latitude: the

- role of plasticity and local adaptation in an aquatic plant. *Ecology*, 84(9), 2454-2461. DOI: 10.1890/02-0431
- Scremin-Dias, E. 1999. O retorno à origem aquática. In: E. Scremin-Dias, V. J. Pott, R. C. Hora, & P. R. Souza (Orgs.), *Nos jardins submersos da Bodoquena*. pp. 25-42. Campo Grande: Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.
- Scremin-Dias, E. 1992. Morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *Ludwigia sedoides* (Humb. & Bonpl.) Hara (Onagraceae) ocorrente no Pantanal Sul-Mato-Grossense. Master thesis. Setor de Ciências biológicas da Universidade Federal do Paraná.
- Scremin-Dias, E., Lorenz-Lemke, A. P., & Oliveira, A. K. M. 2011. The floristic heterogeneity of Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology*, 71(1), 275-282. DOI: 10.1590/S1519-69842011000200006
- Scremin-Dias, E., Pott, V. J., Hora, R. C., & Souza, P. R. 1999. *Nos jardins submersos da Bodoquena: guia para identificação das plantas aquáticas de Bonito e região*. Campo Grande: Ed. UFMS p. 160.
- Sculthorpe, C. D. 1967. *The Biology of aquatic vascular plants*. Londres: Eduard Arnold Publ: p. 620.
- Sculthorpe, C. D. 1985. *The biology of aquatic vascular plants*. Königstein: Koeltz Scientific Books: p. 610.
- Seago, J. L., & Fernando, D. D. 2013. Anatomical aspects of angiosperm root evolution. *Annals of Botany*, 112, 223-238.
- Seago, J. L., Marsh, L. C., Stevens, K. J., Soukup, A., Votrubova, O., & Enstone, D. E. 2005. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany*, 96(4), 565-579. DOI: 10.1093/aob/mci211
- Shimamura, S., Yamamoto, R., Nakamura, T., Shimada, S., & Komatsu, S. 2010. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany*, 106(2), 277-284. DOI: 10.1093/aob/mcq123
- Silva, J. S. V., & Abdon, M. M. 1998. Delimitação do Pantanal Brasileiro e suas sub-regiões. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 33, 1703-1711.
- Somavilla, N. S., & Graciano-Ribeiro, D. 2012. Ontogeny and characterization of aerenchymatous tissues of Melastomataceae in the flooded and well-drained soils of a Neotropical Savanna. *Flora*, 207(3), 212-222. DOI: 10.1016/j.flora.2012.01.007
- Soriano, B. M. A., Clarke, R. T., & Catella, A. C. 2001. Evolução da erosividade das cheias na bacia do rio Taquari. Corumbá: Embrapa Pantanal. *Boletim de Pesquisa*: p. 18.
- Spencer, D. F. 1986. Early growth of *Potamogeton pectinatus* L. in response to temperature and irradiance: morphology and pigment composition. *Aquatic Botany*, 26, 1-8.
- Spencer, W. E., & Bowes, G. 1990. Ecophysiology of the world's most troublesome aquatic weeds. In: A. H. Pieterse, & K. J. Murphy (Eds.), *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. pp. 39-73. Oxford: Oxford University Press.
- Thomaz, S. M., & Bini, L. M. 2003. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: Universidade Estadual de Maringá: p. 341.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., Jong, G., Schlichting, C. D., & Van Tienderen, P. H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5), 212-217. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)89061-8
- West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press: p. 816.
- Yamamoto, F., Sakata, T., & Terazawa, K. 1995. Growth, morphology, stem anatomy, and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. *IAWA Journal*, 16 (1), 47-59. DOI: 10.1163/22941932-90001388
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.

Submetido em: 15/10/2018

Aceito em: 02/07/2019

Publicado online: 16/12/2019

Editores Associados: Camila Aoki, Gudryan J.

Barônio & Arnildo Pott