

Anatomia e Arquitetura Foliar de *Montrichardia linifera* (Arruda)  
Schott (Araceae) Espécie da Várzea Amazônica<sup>1</sup>  
Leaf Anatomy and Architecture of *Montrichardia linifera* (Arruda)  
Schott (Araceae) a Specie from Amazon Floodplain<sup>1</sup>

Eunice Gonçalves Macedo <sup>2</sup>  
Benedito Gomes dos Santos Filho <sup>3</sup>  
Raimunda C. de Vilhena Potiguara <sup>2</sup>  
Dora Suely Barbosa dos Santos <sup>4</sup>

Resumo: Foi estudada a anatomia foliar e padrão de venação de *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott, espécie encontrada nas várzeas da região Amazônica. Para esse estudo foram utilizadas técnicas usuais em anatomia vegetal. As principais características da espécie foram: lâmina foliar anfiestomática, com estômatos paracíticos, mesófilo isobilateral, presença de aerênquima em todos os tecidos da folha, idioblastos em ráfides, drusas, mucilagem e compostos fenólicos. A arquitetura foliar é do tipo reticulada, anastomosada, camptodromo broquidodromo. As terminações vasculares são simples, envolvidas por uma bainha parenquimática. Características primitivas como a presença de traqueídeos em substituição aos elementos de vaso, estômatos do tipo paracíticos e idioblastos em ráfides foram observados.

Palavras - Chave: Anatomia foliar; Araceae; *Montrichardia linifera*.

Abstract: It was studied the leave anatomy and architecture of *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott, species found in várzea of the Amazonian region. For this study usual techniques were used in plant anatomy. The principal characteristics of the specie were: amphiestomatic leaf, with paracytic stomata, isobilateral mesophyll, presence aerenchyma druse, raphide, mucilage and phenolic compound idioblastic in all tissues of the leaf. The architecture is reticulate, anastomosing, camptodromous, brochidodromous type. The vein - terminations are simple, involved by sheath cells. Primitive characteristics as the presence of simple tracheid in substitution to vase elements, paracytic stomata and idioblastics in raphides were observed.

Key Words: Leaf anatomy; Araceae; *Montrichardia linifera*.

<sup>1</sup> Parte da Dissertação de Mestrado da primeira autora.

<sup>2</sup> Museu Paraense Emílio Goeldi. Coordenação de Botânica. Cx. Postal, 399. CEP 66.040 - 170, Belém - PA, Brasil. (eunicemacedo@yahoo.com.br) (raipoty@museu-goeldi.br)

<sup>3</sup> UFRA - Universidade Federal Rural da Amazônia. Departamento de Biologia Vegetal e Fitossanidade. Cx. Postal, 917. CEP 66077 - 530. Belém - PA, Brasil. (bene@fcap.br) (benedito.filho@ufra.edu.br)

<sup>4</sup> Universidade do Estado de Minas Gerais. Pró - Reitoria de Ensino - PROEN. Gabinete da Reitoria. Pça. da Liberdade, s/n. Funcionários. CEP 30.140 - 010. Belo Horizonte - MG, Brasil. (dora@uemg.br)

## INTRODUÇÃO

A região amazônica é formada por uma extensa malha hidrográfica, recortada por rios, igarapés, transformando suas margens em diferentes ecossistemas inundáveis, totalizando, segundo Ayres *et al.* (1994), cerca de 200.000 km<sup>2</sup> de matas inundadas.

Lima; Tourinho (1996) argumentam que nessas áreas a vegetação é mais variável do que a das florestas de terra firme. Essa característica está diretamente relacionada com a natureza do solo e com o regime de inundação dos rios, sendo este último o fator que mais influencia na composição florística das áreas inundáveis.

Pires (1973) enfatiza, ainda, que as áreas de várzeas e igapós são ecossistemas biológicos ricos em associações e inter-relações entre o mundo vivo, plantas e animais. Além disso, há nesses ecossistemas maior variação de situações biológicas particulares e, conseqüentemente, maior número de nichos ecológicos e variações microclimáticas. Por outro lado, Junk (1980) comenta que essas áreas, por não serem uniformes, são divididas em mosaicos de vários tipos de biótipos.

Ducke; Black (1954) citam que as matas de várzeas, periodicamente inundadas, são mais rapidamente reconstituídas do que as das terras altas, ainda que as mesmas tenham sido queimadas. Os sedimentos da cheia anual renovam o solo e trazem sementes de muitas plantas da mata virgem. Os mesmos autores ainda informam que as matas de várzeas dos rios de água branca (com sedimentos abundantes) diferem, em sua composição florística, das várzeas dos rios de água incolor ou preta, sendo que a primeira é caracterizada por uma alta porcentagem de árvores com madeiras sem cerne bem distinto ou menos duro que nas espécies congêneres que vivem nas várzeas dos rios de água preta.

Sioli (1967) cita que as áreas de várzeas são cobertas por um tipo especial de vegetação, diferente daquele encontrado nas florestas altas nas margens dos rios

de água branca e preta, indicando, assim, que as florestas de várzeas desenvolvem - se em solos com qualidades diferentes dos solos de terra firme.

Em relação às plantas aquáticas, Sculthorpe (1985) comenta que, embora as plantas aquáticas sejam pouco numerosas, possuem um extraordinário interesse botânico, por desenvolverem - se em habitats complexos e apresentarem uma alta plasticidade somática. Devido a isso, apresentam variados fenótipos, resultando em um sério problema taxonômico. Assim, vários autores tendem a classificá-las de acordo com sua forma de vida e forma de desenvolvimento.

Sobre a região Amazônica, Junk; Piedade (1993) referem - se que nessa região, em áreas próximas às margens dos rios, torna - se difícil classificar as plantas desses ambientes, pois muitas delas mostram adaptações, vivendo tanto em terrenos alagados como nos secos. Nessa área, foram identificadas 388 espécies de plantas herbáceas não epífitas. Destas, 330 são consideradas terrestres, 34 aquáticas e as restantes ocupam categorias intermediárias.

Quanto ao aspecto econômico, Junk (1979) afirma que as plantas aquáticas e semiaquáticas podem ser empregadas como adubo para melhorar os solos; na alimentação para o homem, na pecuária, na piscicultura e na extração de componentes químicos e uso industrial. Esse mesmo autor informa, ainda, que na região amazônica essas plantas são muito importantes na dieta alimentar dos grandes herbívoros, como, o peixe - boi, as capivaras e as tartarugas, garantindo uma produção alta de matéria orgânica. Adaptam - se bem às inundações periódicas da região, resistentes às pragas, apropriadas para forragens devido ao seu alto valor nutritivo, sendo também utilizadas como adubo vegetal.

Prance (1979) já discutia que as áreas de várzeas vinham despertando grande interesse para os agricultores e pecuaristas já que, até aquele momento, eram apenas usadas para a subsistência do caboclo ribeirinho.



Esteves (1988) considera que pesquisas sobre áreas alagáveis no Brasil são necessárias e de extrema urgência, visto que estas estão submetidas a toda sorte de degradação e destruição, pela sua utilização inadequada, principalmente através de projetos agropastoris e atividades de mineração.

Fazendo parte dos ecossistemas de várzeas da Amazônia, *Montrichardia linifera*, pertencente à família Araceae, forma grandes populações às margens dos rios e igarapés. Huber (1943) e Richards (1996) comentam que este gênero, além de se distribuir socialmente pelas margens e foz dos rios e igarapés, oferece resistência ao movimento das águas e é uma planta pioneira, por colonizar o solo nu das margens dos rios. Para as comunidades que utilizam as várzeas para fins agropastoris, elas representam grande "problema", pois a consideram invasora competitiva, devido à rápida recuperação de seus rizomas depois de um desbaste, prejudicando, assim, a manutenção da área para plantio de culturas de subsistência dos pequenos agricultores.

Segundo Medina (1959) e Pulle; Lanjouw (1968), *M. linifera* conhecida popularmente como "aninga", "aningaçu" e "aningaíba", distribui-se pelos estados do Piauí, Rio de Janeiro, sul do Brasil e pelo Suriname. Pode ser usada na confecção de cordoarias grosseiras e sua polpa é utilizada no fabrico de papel. Quanto ao seu valor medicinal, Plowman (1969) comenta que suas folhas são consideradas anti-reumáticas e eficazes em úlceras. Suas raízes são anti-diuréticas, apesar de tóxicas, e as cinzas ricas em potássio.

Em virtude dos trabalhos sobre caracteres anatômicos de plantas que crescem em áreas alagáveis serem poucos, realizou-se este trabalho com o objetivo de contribuir para o conhecimento básico da anatomia foliar e caracterização do padrão de venação de *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott e conhecer possíveis adaptações anatômicas ao ambiente de várzeas. Justifica-se, portanto, este trabalho, devido essa espécie desempenhar

importante papel na preservação das margens dos rios, preservando e contribuindo para a recuperação dos solos das várzeas amazônicas.

## MATERIAL E MÉTODOS

O material de *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott foi coletado na várzea do rio Guamá, no Campus da Faculdade de Ciências Agrárias do Pará - FCAP (atual UFRA - Universidade Federal Rural da Amazônia) (Figura 1a - b), no período de dezembro de 1996 a julho de 1997.

Para os estudos de anatomia foliar, foram coletadas folhas do 3º, 4º ou 5º nós, consideradas folhas em estágio terminal de desenvolvimento, de dez espécimes com duas repetições para cada uma, as quais foram fixadas em álcool a 70%, para posteriormente serem submetidas a técnicas específicas no laboratório.

Para o estudo das epidermes foram utilizados o limbo foliar, o pecíolo e a bainha. O limbo foliar foi dividido em 3 regiões: *apical*, *mediana* e *basal* e cada região foi subdividida em margem, nervura central e região intermediária entre a margem e a nervura central. Também foi feita a dissociação do *pecíolo* e *bainha* e, subdivididos em região proximais, distais e intermediárias à lâmina foliar. Essas regiões foram ferverdas em ácido nítrico a 10% aquoso por, aproximadamente, 20 minutos. Após a dissociação das epidermes, as mesmas foram lavadas em água destilada e acondicionadas em recipientes contendo álcool a 70%. As epidermes foram coradas com astrablau e fucsina básica (Braga, 1977) ou somente fucsina ácida (Fuchs, 1963). Em seguida, foram montadas as lâminas em glicerina diluída, selando-se as bordas da lamínula com esmalte incolor.

Foram feitos cortes histológicos à mão livre com o auxílio de lâminas de barbear, nas regiões da folha citadas acima. Os cortes foram clarificados com solução aquosa de hipoclorito de sódio (1:1), lavados com água destilada e corados em astrablau



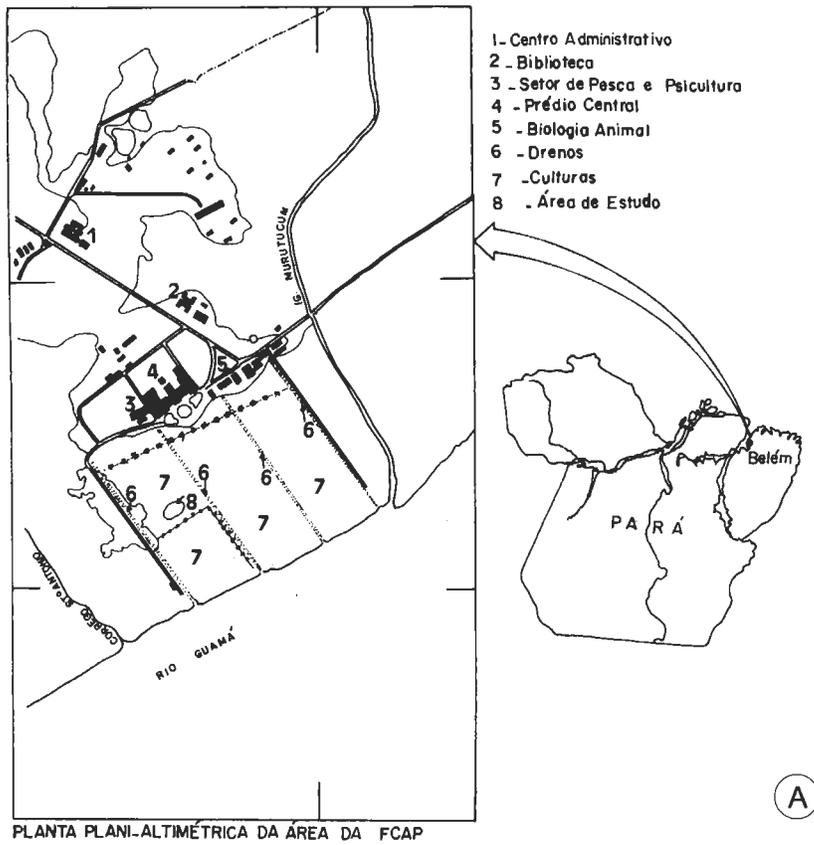


Figura 1. A - Localização geográfica da área de estudo situada na UFRA - Universidade Federal Rural da Amazônia, várzea do rio Guamá; B - Área de estudo (AE).



e fucsina básica (Braga, 1977) ou safrablau (Bukatsch, 1972), e montados entre lâmina e lamínulas em glicerina diluída, selando - se as bordas das lamínulas com esmalte incolor.

Foram realizados testes histoquímicos nos cortes à mão livre do material fresco, utilizando os reagentes citados na Tabela 1.

Para a realização do estudo do padrão de venação foliar, foram coletadas folhas do 5º nó as quais foram fixadas em álcool a 70%. Para a caracterização da venação, foi utilizada apenas a região mediana do limbo, entre duas nervuras secundárias. As mesmas foram subdivididas em três porções e colocadas em solução de hidróxido de sódio 5% aquoso (Arnott, 1959), trocando - se a solução até se obter a clarificação total. Em seguida, o material foi lavado em água destilada e corado em Safranina a 1% diluída em solução hidroalcoólica a 50% (Johansen, 1940). A montagem foi feita entre dois vidros da espessura de 2 mm, em resina sintética. Para a identificação e descrição da organização dos traqueídeos, pequenas porções das regiões acima citadas foram montadas entre lâmina e lamínula, em resina sintética. As descrições foram baseadas em Felipe; Alencastro (1966) e Hickey (1973).

Para estudar os elementos vasculares foi realizada a maceração do material em ácido nítrico a 5% aquoso aquecido.

As fotomicrografias foram feitas com o auxílio de câmara fotográfica acoplada ao microscópio de luz, sendo as medidas obtidas com projeção de uma lâmina micrométrica. Os desenhos esquemáticos

foram feitos em microscópio acoplado a uma câmara clara. O material, montado entre lâminas de vidro, foi considerado como um filme negativo colocado em um ampliador fotográfico, onde a imagem foi copiada diretamente sobre papel, seguindo - se a metodologia usual para revelação de material fotográfico.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

*Montrichardia linifera* (Arr.) Schott, quanto aos aspectos morfológicos observados no campo, é uma espécie herbácea com 4 - 6 m de altura, de caule desarmado, segmentado e dilatado na base (Figura 2a). As folhas são sagitadas com nervuras reticuladas proeminentes na face ventral, semelhantes às dicotiledôneas; o limbo foliar cerca de 45 - 66 cm de comprimento e 35 - 63 cm de largura; pecíolo cilíndrico com uma curvatura próxima à lâmina foliar, com 8 - 16 cm de comprimento; bainha de 25 - 36,5 cm de comprimento e à medida que se aproxima do caule, observa - se uma dilatação lateral, formando uma região côncava e outra convexa, região chamada de cunha (Figura 2b).

Em seu habitat natural, *M. linifera* encontra - se entre o ambiente terrestre e o aquático, geralmente em solos periodicamente ou permanentemente alagados, ricos em matéria orgânica. Esteves (1988) comenta que as macrófitas aquáticas são vegetais que durante sua evolução retomaram do ambiente terrestre para o aquático. Observa - se que a aninga se encontra em ambiente de transição, entre o aquático e o terrestre e, provavelmente,

Tabela 1. Testes histoquímicos realizados na folha de *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott.

Reagente	Conteúdo Celular	Coloração	Autor
Sulfato ferroso	Tanino (compostos fenólicos)	negra a verde escura	Johansen (1940)
Lugol (iodo + iodeto de potássio)	amido	roxo a negro	Johansen (1940)
Azul de Metileno	mucilagem	azul mais intenso	Salatino & Silva (1975)
Fluoroglucina + Ácido Clorídrico	paredes lignificadas	Vermelha	Johansen (1940)
Iodo + iodeto de potássio	alcalóides	Pardo	Johansen (1940)
Ácido clorídrico	crystalos de oxalato de cálcio	dilui em HCl,	Chamberlain (1932)
Ácido Acético	carbonato de cálcio	dilui em ácido acético	Chamberlain (1932)





Figura 2. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. A - Aspecto da espécie em estudo; B - Detalhe da inserção da folha no caule. (NP - Nervura Primária; NS - Nervura secundária; LF - Lâmina Foliar, P - Pecíolo; CX - Região Convexa da Bainha; CV - Região Côncava da Bainha).



estabeleceu - se primeiramente em solos de várzea alta, seguindo para o de várzea baixa. Durante o verão, o nível de água do solo de várzea é reduzido, podendo influenciar, significativamente, na adaptação das espécies. *M. linífera* desenvolveu, provavelmente, mecanismos eficientes tanto fisiológicos como anatômicos para sobreviver em ambiente tão adverso.

Em relação aos aspectos anatômicos, verificou - se que o tecido de revestimento da bainha, em vista frontal, tanto da região côncava como na convexa, é formado de células isodiamétricas, retangulares, cobertas por uma cutícula lisa, ocorrendo estômatos do tipo paracítico, solitários e lenticelas.

Na região convexa da bainha, em corte transversal, observa - se que as células epidérmicas são isodiamétricas e quadradas e, anexas a essas, observa - se uma a duas camadas de células sem conteúdo, as quais avizinham - se a um colênquima angular e lacunar, respectivamente, onde as paredes das células do colênquima angular são impregnadas de celulose e as do lacunar de lignina (Tabela 1) (Figura 3a - b). O colênquima da região convexa é mais desenvolvido que o da região côncava (Figura 3 a, e) e mais próximo ao caule; esse tecido é reduzido gradativamente (Figuras 3, 4 : 3a - 4).

A partir do colênquima, tanto da região convexa como da côncava, surgem os primeiros feixes vasculares (Figuras 3a, e; 4 : 1 - 2) ordenados inicialmente em duas faixas periféricas paralelas. O restante segue o padrão de distribuição das monocotiledôneas, estando disperso entre as células do parênquima fundamental (Figuras 5c, d; 6 : 3a - 4). Após as duas primeiras faixas de feixes vasculares, observa - se a formação de um tecido de aeração que é mais desenvolvido na região central (Figuras 3a - b; 6 : 1 - 4). Quanto mais proximal o corte do caule, maior é a formação desse tecido (Figuras 6 3a - 4). Observou - se que o tecido aerenquimático origina - se de processos esquizolisígenos (Figura 7a). Esse tipo de origem do tecido é encontrado, normalmente, em plantas em condições tipicamente

aquáticas ou em condições de alagamento, onde produzem aerênquimas por meio de processos lisígeno, esquizogeno e esquizolisígeno (Sifton, 1957), Kawase; Whitmoyer (1980) e Smirnoff; Crawford (1983).

Os feixes vasculares da bainha são colaterais. O floema é protegido por uma calota de fibras esclerenquimáticas (Figuras 3a, d, e; 8a - b). As paredes das fibras dos feixes vasculares periféricos são mais espessadas do que aquelas da região central (Figura 8a - b) e os traqueídeos são alongados, dos tipos espiralado, helicoidal, anelado e escalariforme, envolvidos por pequenas células de paredes levemente espessadas. Os traqueídes, em relação aos elementos crivados, estão em menor quantidade (Figura 8b). Cronquist (1988) considera os traqueídes como elementos mais primitivos do que os elementos de vaso e os autores Bailey (1944) e Cheadle (1955), citados por Hotta (1971), que estudaram os elementos vasculares das angiospermas, concluíram que o tipo escalariforme é o mais primitivo.

Margeando a calota fibrosa dos feixes vasculares, ocorre uma camada de células, onde são freqüentes pequenos grãos de amiloplastos, que reagiram positivamente ao lugol (Tabela 1), (Figura 8a). Nos feixes da região mais central, esta capa de células amilífera pode estar presente ou ausente (Figura 8b).

Ainda ao nível do floema, na região mediana ao feixe vascular, percebe - se um canal de aerenquimático (Figuras 3c, 6a - b), formado por processos esquizolisígenos. Não foi possível observar se esses canais estariam ou não ligados aos feixes vasculares por células de transferência. Possivelmente, esses canais devem contribuir no transporte de substâncias ou gases na planta.

Entre as células brachiformes do aerênquima da região da bainha, observa - se uma película delicada de células de paredes delgadas, com conteúdo e pequenos espaços intercelulares entre elas, chamada de diafragma (Figura 5d - e). Sculthorpe (1985) e Fahn (1990) comentam que o diafragma serve

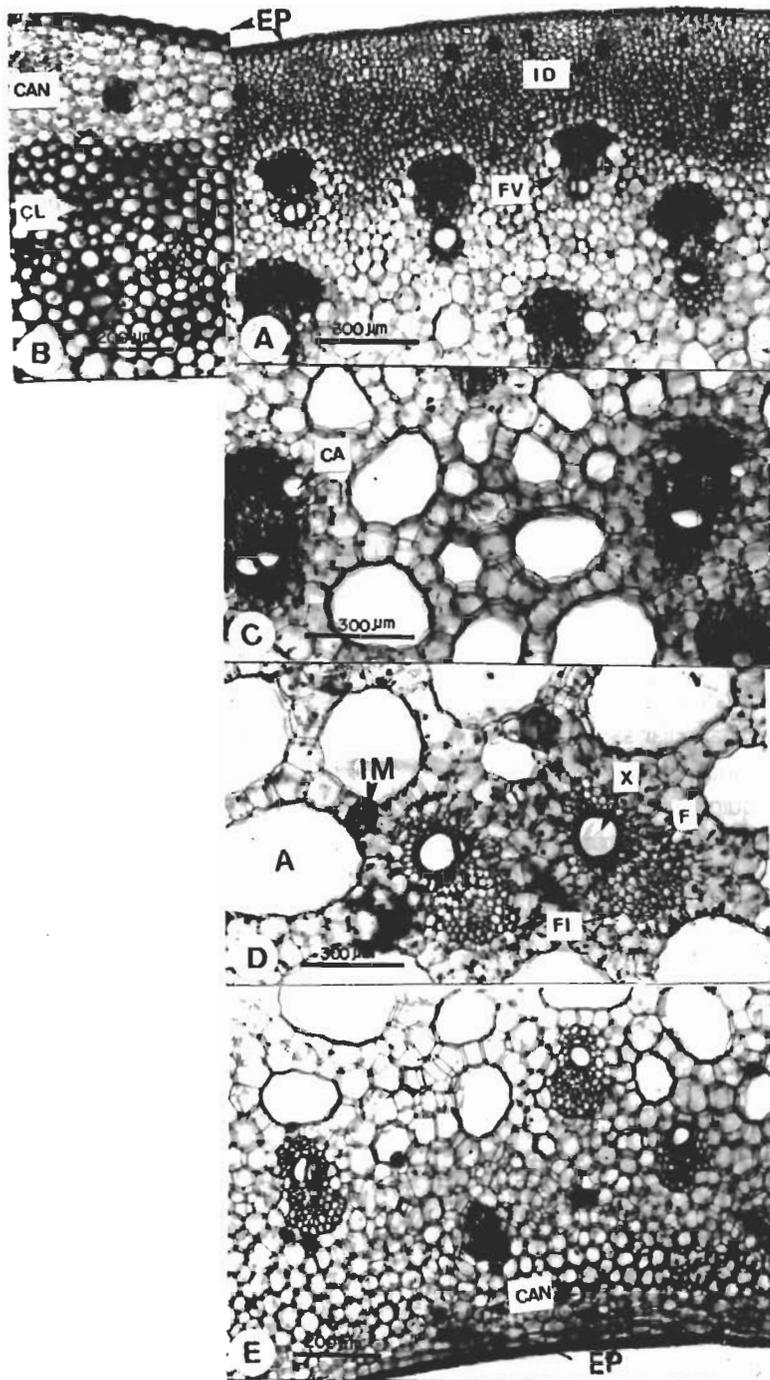


Figura 3. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Seqüência do corte transversal da bainha. A - Região convexa; B - Detalhe da epiderme e do colênquima na região convexa; C - Região logo após a segunda fileira de feixes da região convexa; D - Região mais central; E - Região côncava. (EP - Epiderme; CAN - Colênquima Angular; CL - Colênquima Lacunar; ID - Idioblasto em Drusa; FV - Feixe Vascular; CA - Canal Aerenquimático; IM - Idioblasto Mucilaginoso; FI - Fibras; A - Aerênquima; X - Xilema; F - Floema)



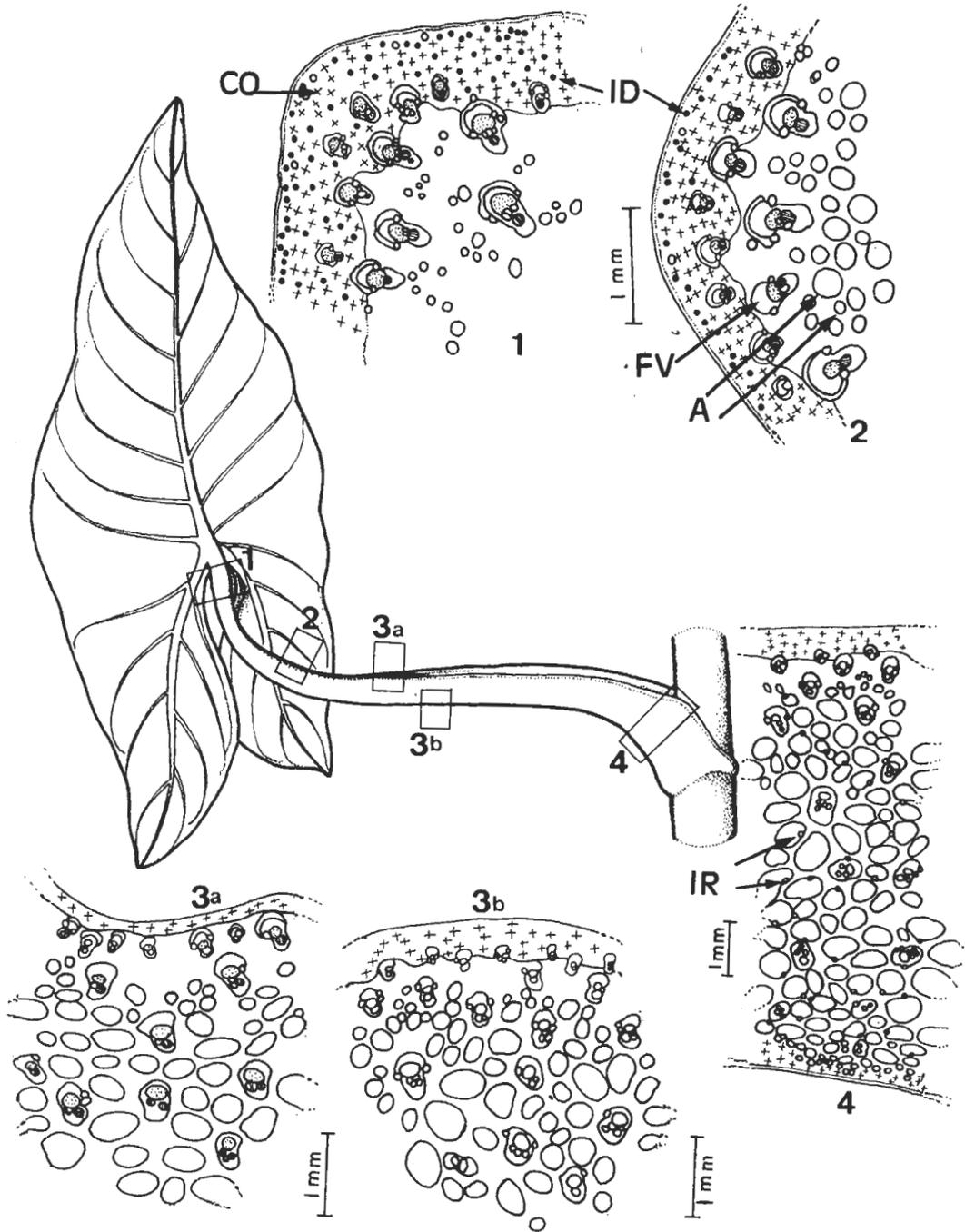


Figura 4. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Representação esquemática do corte transversal da bainha e pecíolo. 1 - Corte da região do pecíolo proximal a base foliar; 2 - Corte da região do pecíolo proximal a bainha; 3a - Corte da região convexa da bainha; 3b - Corte da região côncava da bainha; 4 - Corte da região basal da bainha. (CO - Colênquima; ID - Idioblasto em Drusas; IR - Idioblasto em Rafídes; FV - Feixe Vascular; A - Aerênquima).

apenas para condução de gases, já Kaul (1971, 1972, 1973) encontrou três tipos de diafragma estudando espécies aquáticas: o vascular fotossintetizante, o não - vascular e o estrelado, que desempenham diferentes funções. Em *M. linifera*, não foi observada semelhança com esses tipos de diafragmas, mas percebe - se entre as suas células fibras com paredes delgadas (Figura 5d), sugerindo que elas, além de exercerem a função de condução de gases, podem auxiliar na sustentação dos tecidos aerenquimáticos. São encontrados entre as células braciiformes, parenquimáticas, colenquimáticas e feixes vasculares, idioblastos com compostos fenólicos, mucilagem, cristais em drusas e rafídes, ambos de oxalato de cálcio (Figuras 3a, d, 5b - c), confirmados pelos testes histoquímicos (Tabela 1). Essas estruturas aumentam gradualmente em quantidade da região distal para a proximal, em relação ao caule. Os idioblastos em rafídes e drusas e as células mucilaginosas estão, principalmente, entre as células braciiformes, que formam os aerênquimas, os quais estão posicionados para o interior do canal (Figura 5b - c). Lins; Oliveira (1994), também, identificaram idioblastos com compostos fenólicos, nas raízes de *M. linifera*. Hanberlandt (1965) e Fahn (1974, 1979, 1990) comentam que a planta, normalmente, utiliza os compostos fenólicos (tanino) como antisséptico e para se proteger contra a desidratação, apodrecimento e ataque de animais e que os idioblastos mucilaginosos, também, têm ação contra os perigos da desidratação e auxiliam na lubrificação. Provavelmente, essas substâncias podem desempenhar o mesmo papel em *M. linifera*.

Tomlinson (1969) cita, para algumas famílias de monocotiledôneas, a presença de canais e células mucilaginosas.

Vilhena *et al.* (1984) também observaram a presença de canais de mucilagem, ricos em rafídes em *Iriartea exhorrida* Mart., uma Araceae da região Amazônica. Cutter (1986) discute que na família Araceae é comum se encontrar idioblastos em rafídes, e estes podem estar envolvidos por

mucilagem. Neste trabalho não foi registrada esta característica. Provavelmente, as células mucilaginosas, encontradas nas células braciiformes, sejam as precursoras dos rafídes, pois ambos estão localizados em idioblastos que estão voltados para o canal aerenquimático (Figura 5b - c).

A organização dos tecidos no pecíolo é semelhante ao da região convexa da bainha, onde observa - se, algumas vezes, na parede anticlinal das células epidérmicas "calos" de compostos fenólicos (tanino). Fahn (1990) comenta que de vez em quando os compostos fenólicos (tanino) infiltram - se na parede celular, tal como no súber. Nessa região o colênquima é mais desenvolvido e chega a alcançar os elementos vasculares periféricos (Figura 6c). Esses feixes também são colaterais, protegidos por uma calota de fibras ao nível do floema. Observa - se a presença de canais de aerênquima, localizados ao nível do floema, assim como uma capa amilífera que no pecíolo é mais freqüente (Figura 6d). Além dessas características, ressalta - se que o colênquima aumenta, gradativamente, no sentido da região proximal para a distal à folha, enquanto que o aerênquima é mais desenvolvido no sentido oposto (Figura 4 : 1 - 2). Também nesta região, são encontrados idioblastos em drusas e rafídes de oxalato de cálcio. Tomlinson (1961) comenta que idioblastos em rafídes são uma característica primitiva e são ausentes na maioria das famílias mais especializadas.

A superfície foliar de *M. linifera*, em vista frontal, apresenta células epidérmicas adaxial e abaxial com paredes anticlinais retas e isodiamétricas (Figura 7a - b). As células epidérmicas que estão sobre as nervuras principal, secundárias e terciárias são, relativamente, menores do que as que não as acompanham. Estas são quadradas ou retangulares, organizadas em fileiras no sentido das nervuras (Figura 7d). Nas células epidérmicas foram observados cloroplastos que, segundo Fahn (1990), são comuns nas plantas aquáticas, nesse tecido de revestimento. Grau (1983), trabalhando com 24 espécies da família

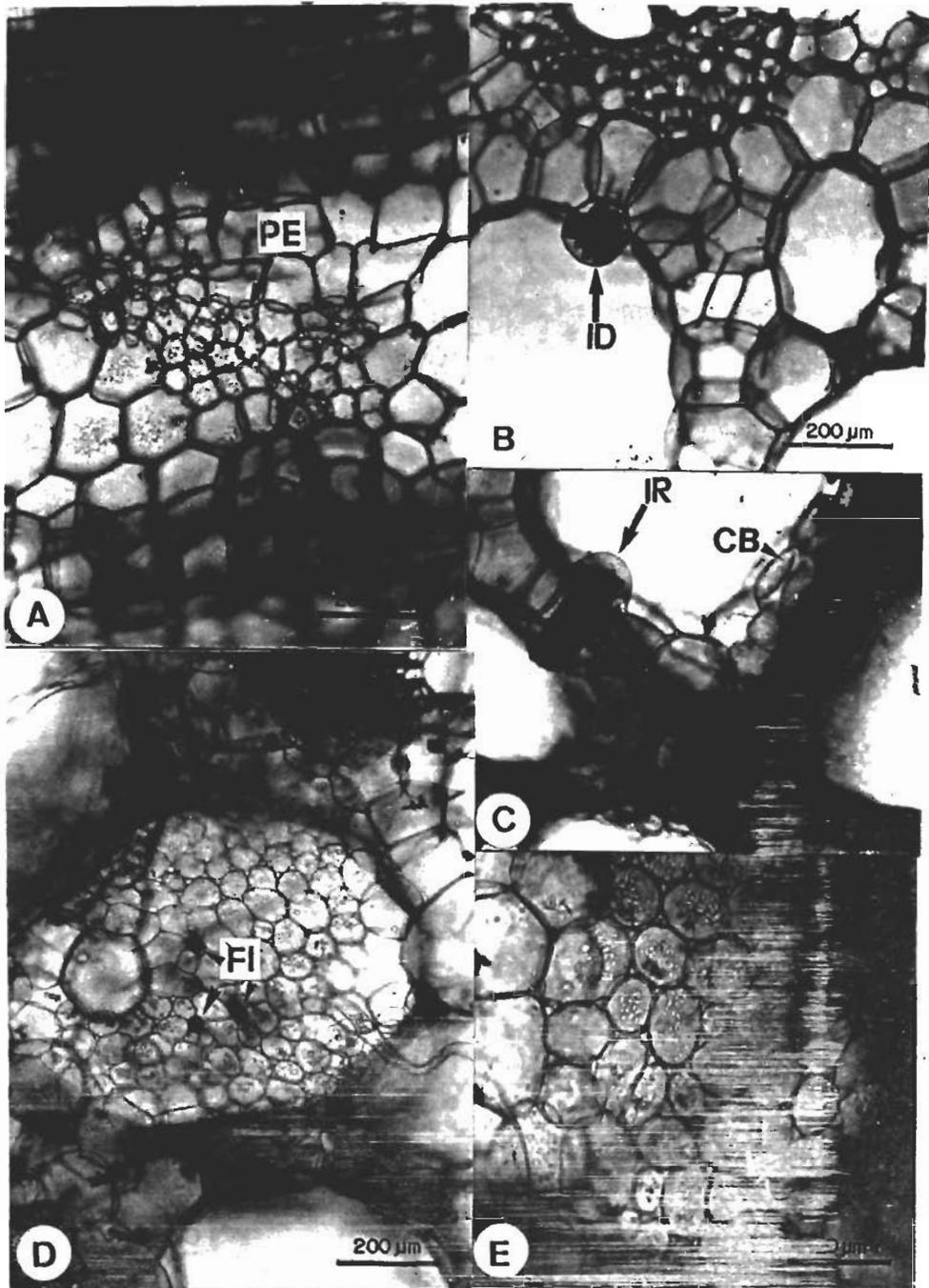


Figura 5. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Corte da bainha na região nodal. A - Detalhe das células em processo esquisolisigino para a formação do aerênquima; B e C - Detalhe da localização das drusas e rafides nas células braciformes; D - Vista geral do diafragma; E - Detalhe das células do diafragma. (PE - Processo Esquisolisigino; ID - Idioblasto em Drusa; IR - Idioblasto em Rafides; FI - Fibras; CB - Células Braciformes).

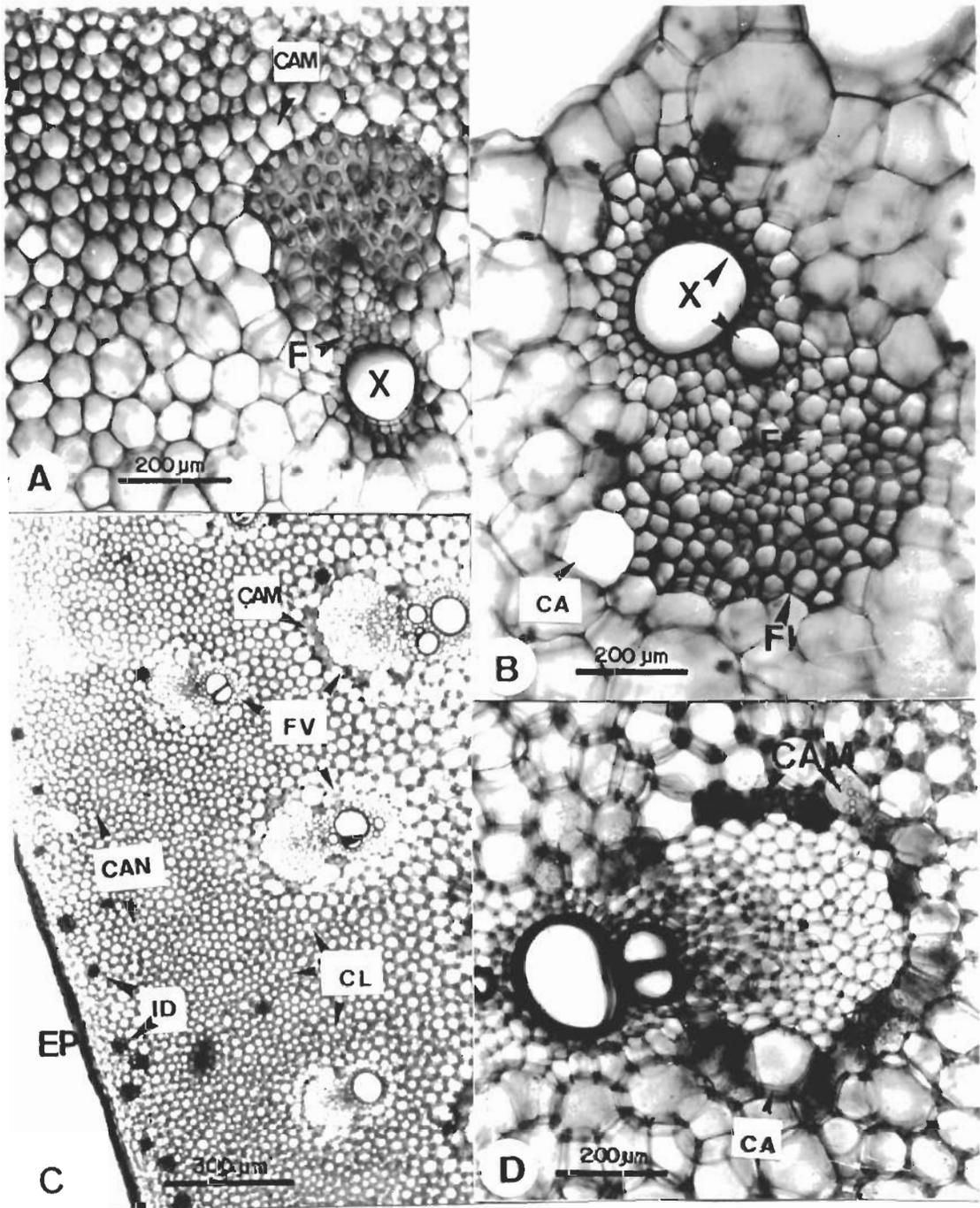


Figura 6. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Corte transversal da bainha e pecíolo. A - Detalhe do feixe vascular da região periférica da bainha; B - Detalhe do feixe vascular da região central da bainha; C - Vista geral da região periférica do pecíolo; D - Detalhe do feixe vascular da região periférica do pecíolo. (EP - Epiderme; CAN - Colênquima Angular; CAM - Capa Amilífera; CL - Colênquima Lacunar; ID - Idioblasto em Drusas; FV - Feixe Vascular; CA - Canal Aerenquímico; F1 - Fibras; X - Xilema; F - Floema).

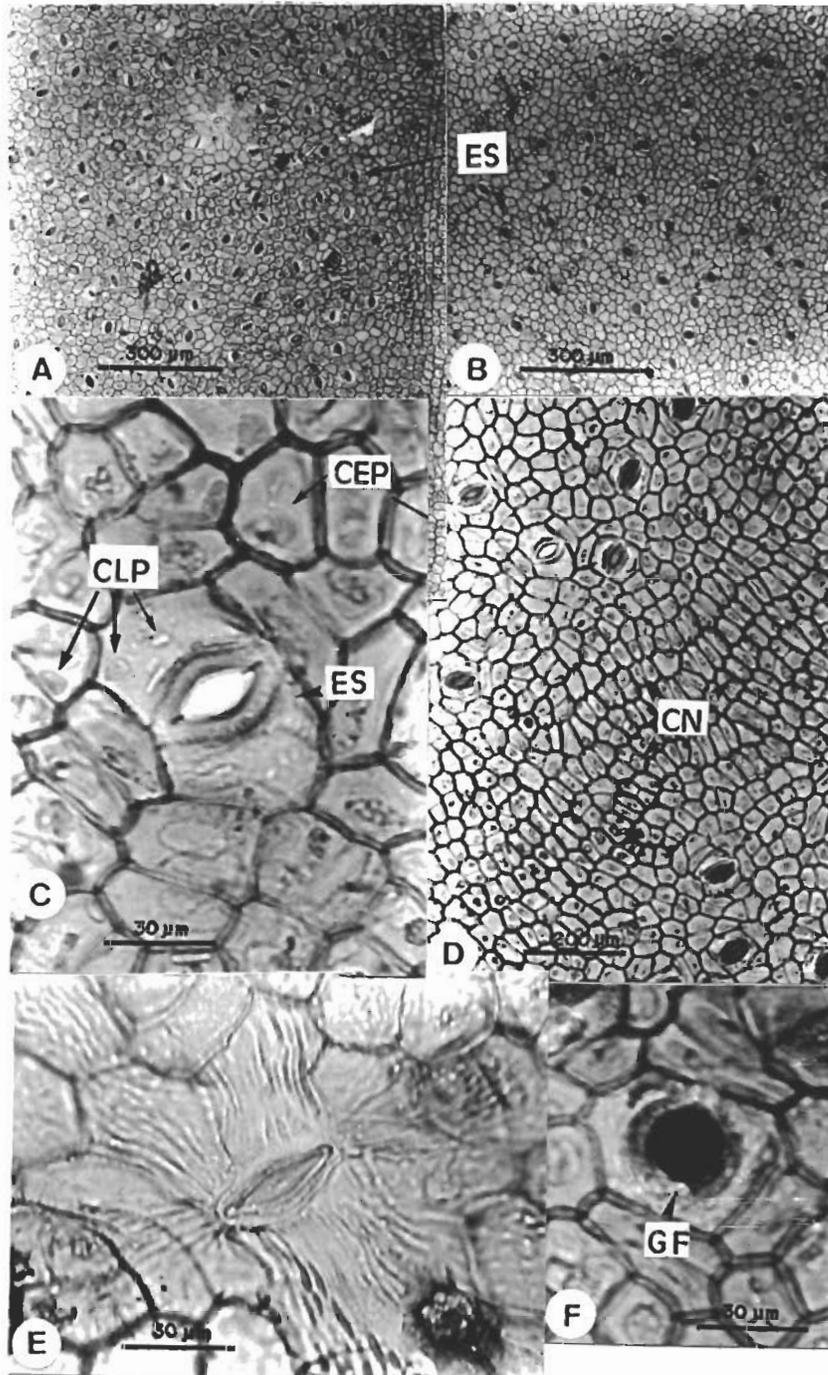


Figura 7. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Vista frontal da superfície foliar. A - Epiderme adaxial; B - Epidermes abaxial; C - Detalhe do estômato; D - Detalhe das células epidérmicas sobre as nervuras. E - Detalhe da cutícula estriada; F - Estômato expelindo gotícula de composto fenólico (tanino). (ES - Estômato; CEP - Célula Epidérmica; CLP - Cloroplastos; CN - Células da Nervura; GF - Gotícula de Composto Fenólico (Tanino))

Araceae da Argentina, observou que quase todas apresentaram as mesmas características das células epidérmicas descritas para a aninga.

A epiderme de *M. linifera* é, tipicamente, glabra (Figura 7a - b), coincidindo com o trabalho de Grayum (1990) que cita este caráter para a epiderme de várias espécies da família Araceae.

A cutícula é lisa, porém, algumas vezes, observa-se um estriamento no complexo estomático e em células epidérmicas as suas proximidades (Figura 7e). Grau (1983), estudando *Philodendron pseudoundulatum*, também observou essa característica. Os estômatos solitários, presentes em ambas as superfícies foliares e são do tipo paracítico (Figura 7c - d). Grayum (1990) comenta que o tipo mais comum de estômato, nas Araceae, é o paracítico, além de citar que muitos gêneros são constituídos de folhas, estritamente, hipoestomáticas ou de folhas anfiestomáticas, com maior número de estômatos na superfície abaxial. Potiguara; Nascimento (1994) citam esse mesmo tipo de estômato para *Heteropsis jenmanii* Oliv., uma Araceae da Amazônia, enquanto Sterbbins; Kush (1961) consideram esse tipo de estômato primitivo. Segundo Mott; Gibson; O'Leary (1982) citado por Fahn (1990), folhas com características anfiestomática são comuns em plantas com alta capacidade fotossintética, o que pode indicar que, provavelmente, *M. linifera* necessitou desenvolver essa característica para superar as adversidades do meio e a competição com outros membros da população em que está inserida.

Em vista frontal, as células anexas são protegidas pelas células subsidiárias, que se encontram abaixo das mesmas, tendo a borda externa do estômato um espessamento cutinizado (Figura 7c). Em corte transversal (Figura 8c), as células anexas localizam-se medianamente às células epidérmicas, havendo uma leve pressão no sentido da câmara subestomática, das células subsidiárias. Além disso, ocorre uma cutícula que se projeta para o interior da borda externa do estômato. A borda interna,

também, apresenta um espessamento menor, e forma de gancho (Figura 8c).

Os estômatos estão presentes apenas entre as células da nervura primária, principalmente na epiderme adaxial e são raros entre as células das nervuras secundárias (Figura 7d). Além das trocas gasosas, foi observado que os estômatos são utilizados, também, para exteriorizar substâncias, como compostos fenólicos (tanino) (Figura 7f).

Metcalf; Chalk (1979), Esau (1985), Willmer (1986) e Fahn (1990) citam que as plantas aquáticas podem ou não possuir estômatos na superfície foliar; algumas possuem apenas na superfície adaxial (epiestomáticas), outras, devido serem submersas, são ausentes. Sutcliffe (1980) também afirma que a maioria das plantas herbáceas tem estômatos em ambas as superfícies foliares, afirmação essa confirmada, aqui, pelo estudo de *M. linifera*, pois a mesma, como foi explicado acima, é uma planta com superfície anfiestomática e de hábito herbáceo.

O corte transversal do mesofilo mostra que as células epidérmicas são quadradas (Figura 8a - b), sendo que as da epiderme adaxial são relativamente maiores se comparadas com as da epiderme abaxial e ambas são recobertas por uma cutícula pouco espessada. As paredes anticlinais das células epidérmicas, geralmente, são retas, porém as da região mais apical, de ambas as faces, são onduladas levemente.

No mesofilo, o parênquima clorofiliano é diferenciado em parênquima paliçádico (adaxial e abaxial) e lacunoso. O parênquima paliçádico adaxial é formado de 3 a 5 camadas de células fusiformes com pequenos espaços intercelulares, sendo que o parênquima abaxial apresenta de 2 a 4 camadas. Em ambos os parênquimas paliçádicos há uma gradativa diminuição de tamanho das suas células, no sentido da epiderme para a região mais próxima do parênquima lacunoso (Figura 8a). Ainda em relação ao tecido anterior, os espaços intercelulares são pequenos, com exceção ao nível dos estômatos, onde há a formação da câmara subestomática (Figura



8a, c - d) a qual está intimamente ligada ao aerênquima encontrado no parênquima lacunoso (Figura 8d). Segundo Bolhar - Nordenkampf (1987) In Coombs (1989) camadas múltiplas de parênquima paliçádico aparecem em plantas submetidas a altas temperaturas, tendo a função de protegê - las contra a alta intensidade luminosa. Ambas as faces das folhas de *M. linifera* estão diretamente expostas aos raios solares e, provavelmente, o parênquima paliçádico tem a mesma função citada pelo autor anterior.

Na maioria das plantas, o posicionamento da lâmina foliar no caule é no plano horizontal, recebendo, assim, luz em uma das faces. A lâmina foliar de *M. linifera* forma um ângulo vertical ao caule, fazendo com que ela receba luz em ambas as faces. Mauseth (1991) comenta que as plantas que recebem luz em ambas as superfícies foliares possuem, tipicamente, um parênquima paliçádico isobilateral e ambos desempenham a mesma função na planta. Shields (1950) afirma que o aumento do parênquima paliçádico deve - se ao retardamento do próprio fluxo de água, ou seja, a uma deficiência de água. Tal fato pode ocorrer em *M. linifera*, já que a mesma deve sofrer com deficiência de água nos períodos de verão, quando a lâmina de água do solo é reduzida. Esteves (1988) comenta que as plantas aquáticas são capazes de suportar longos períodos de seca, tomando formas terrestres, com profundas modificações anatômicas, fisiológicas e, sobretudo, fenotípicas.

O parênquima lacunoso está restrito à região entre os dois parênquimas paliçádicos adaxial e abaxial, o qual é constituído de 1 a 5 camadas de células irregulares e heterodimensionais, algumas estando organizadas no sentido longitudinal ao parênquima paliçádico, formando pilares de células (Figura 9a). Entre aquelas do parênquima lacunoso encontramos grandes espaços intercelulares que fazem conexão com as câmaras subestomáticas, como citado anteriormente.

Os feixes vasculares encontram - se distribuídos no mesofilo. São colaterais de dois tipos: o primeiro é envolvido por uma bainha externa parenquimática,

sem conteúdo, e uma pequena capa de células esclerenquimáticas com paredes ligeiramente espessadas, protegendo o xilema e o floema, os quais se encontram dispersos na região do parênquima lacunoso (Figura 8a); o segundo tipo é envolvido por uma bainha externa parenquimática sem conteúdo e uma interna esclerenquimática descontínua, sendo que as fibras concentram - se nas extremidades do xilema e floema e possuem paredes espessadas, alcançando as epidermes (Figura 8b). Próximo aos feixes, podem - se encontrar idioblastos em cristais prismáticos, de várias formas: quadrados, circulares e losangulares, além de drusas de oxalato de cálcio e compostos fenólicos, os dois últimos confirmados por testes histoquímicos.

Entre as células dos parênquimas paliçádico e lacunoso encontramos idioblastos alongados, associados aos feixes vasculares, algumas vezes sustentados por um grupo de células (Figura 9a, c) contendo compostos fenólicos (tanino) e mucilagem (Figura 9b).

O corte transversal da região marginal revela que o mesofilo encurva - se no sentido dorsiventral. As células epidérmicas ficam menores, gradativamente, ao aproximar - se desta região e cobertas pela cutícula, podendo ou não ter estômatos. O parênquima paliçádico é interrompido por um feixe vascular, reduzindo - se a uma camada de células. As células do parênquima paliçádico adaxial alongam - se e tocam a epiderme abaxial. O restante da região é preenchido por células parenquimáticas heterodimensionais com pequenos espaços intercelulares (Figura 8e). Com exceção da câmara subestomática, quando ocorre, não há formação de aerênquimas nessa região.

No corte transversal das nervuras primária e secundárias, as células epidérmicas adaxiais são maiores que as células abaxiais e ambas são cobertas por uma cutícula lisa. As paredes anticlinalis são retas a levemente onduladas. Somente na epiderme adaxial encontramos estômatos (Figura 10a - c).

Na região da nervura central, observa - se, ainda, um parênquima paliçádico localizado apenas na



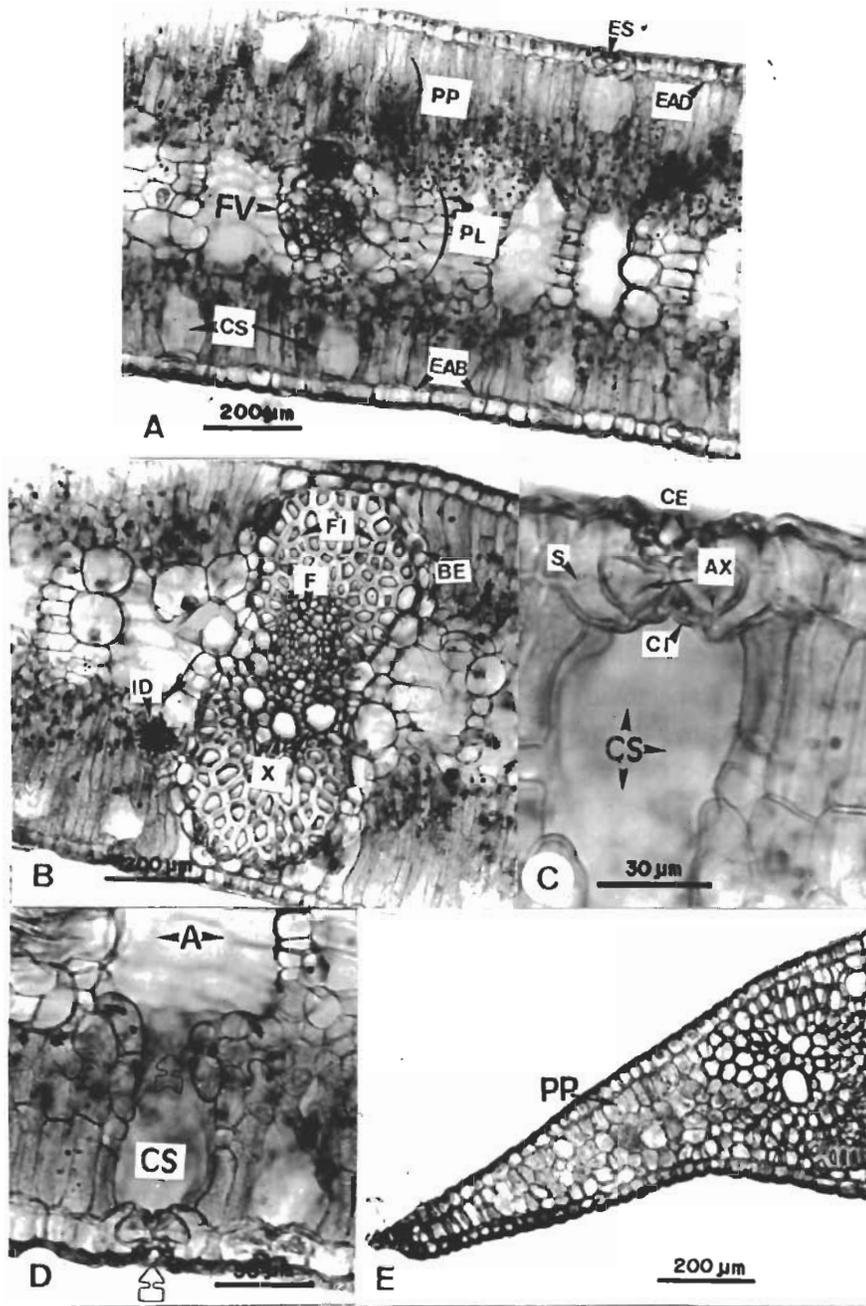


Figura 8. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Corte transversal da lâmina foliar. A - Organização dos tecidos no mesofilo; B - Detalhe do feixe vascular; C - Detalhe do estômato e câmara subestomática; D - Detalhe da ligação entre a câmara subestomática e o aerênquima do Parênquima Lacunoso; E - Região marginal. (ES - Estômatos; PP - Parênquima Paliçádico; EDA - Epiderme Adaxial; PL - Parênquima Lacunoso; FV - Feixe Vascular; CS - Câmara Subestomática; EAB - Epiderme Abaxial; ID - Idioblastos em Drusas; FI - Fibras; BE - Bainha Externa; X - Xilema; CE - Cutícula Externa; S - Célula Subsidiária; AX - Célula Anexa; CI - Cutícula Interna; CS - Câmara Subestomática; A - Aerênquima)

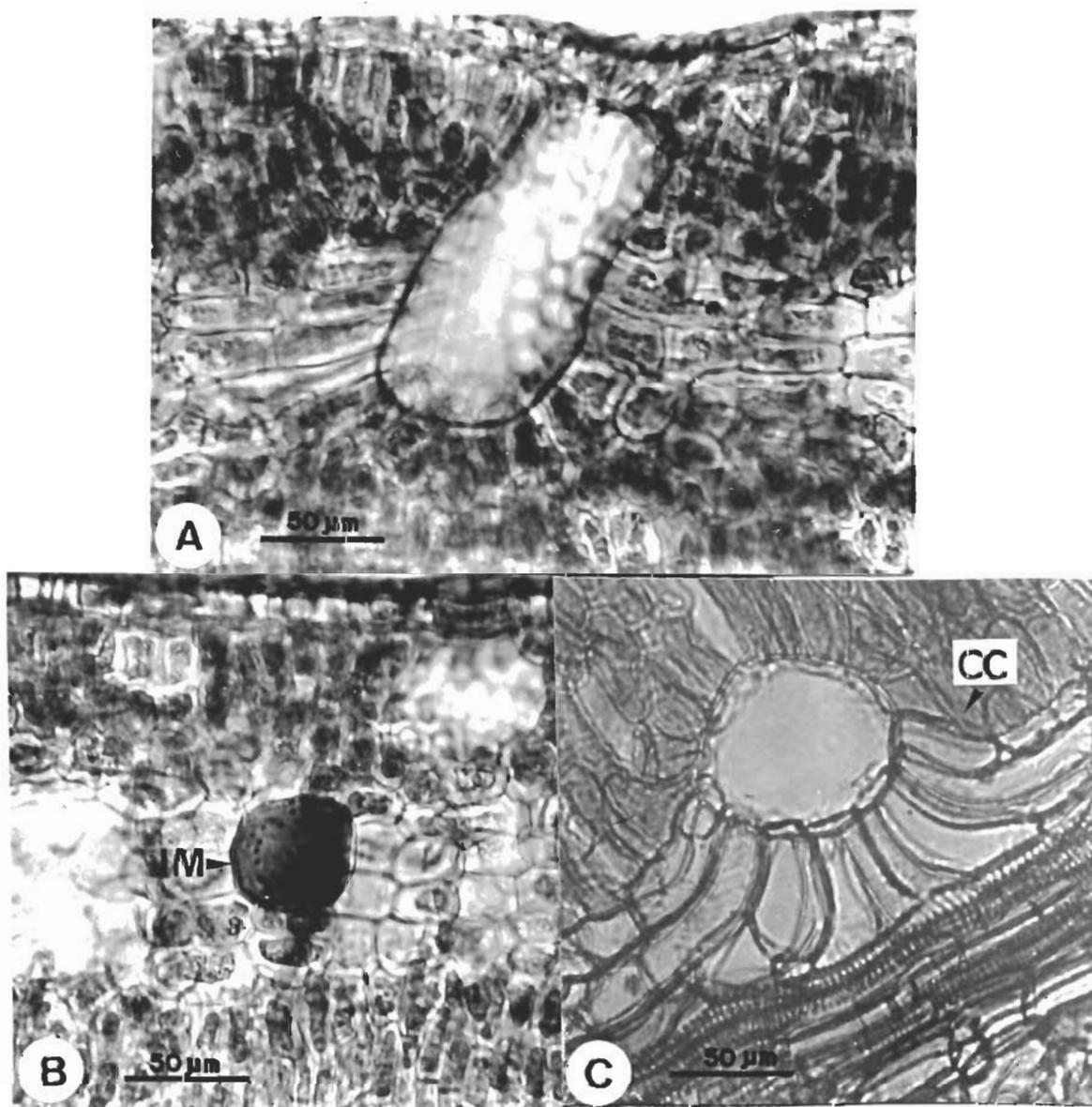


Figura 9. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. A - Idioblasto em rafideio no mesofilo; B - Idioblasto mucilaginoso; D - Idioblastos localizado nas células coletoras. (IM - Idioblasto Mucilaginoso; CC - Células Coletoras)



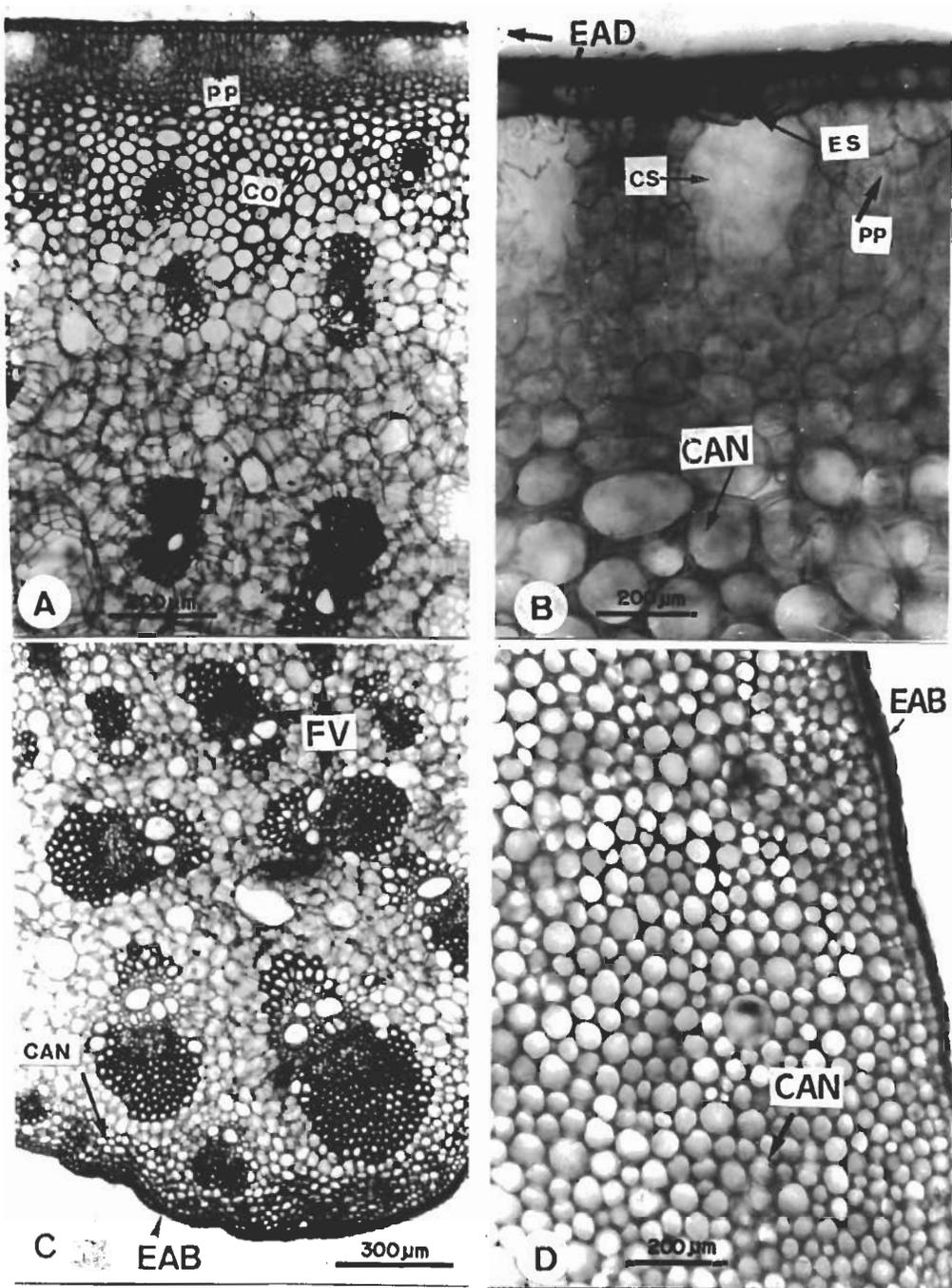


Figura 10. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Corte transversal da região da nervura central. A - Vista geral da região basal adaxial; B - Detalhe da região basal; C - Vista geral da região apical abaxial; D - Detalhe do colênquima da região basal abaxial. (ES - Estômatos; PP - Parênquima Paliçádico; EDA - Epiderme Adaxial; FV - Feixe Vascular; CS - Câmara Subestomática; EAB - Epiderme Abaxial; CO - Colênquima; CAN - Colênquima Angular)



epiderme adaxial (Figura 10a - b). O número de camadas de células desse parênquima aumenta, gradativamente, da região apical para a basal. Além disso, essas células possuem conteúdo e, provavelmente, realizam fotossíntese. Na região apical, o parênquima paliçádico, algumas vezes, é interrompido pelos feixes vasculares.

Subjacente ao parênquima paliçádico e à epiderme abaxial, ocorre um colênquima angular (Figura 10a - d), sendo que o da epiderme abaxial possui maior número de camadas.

Na Figura 11, pode - se observar que o colênquima que se encontra próximo ao parênquima paliçádico é inexistente na região mais apical da nervura. A média de feixes encontrados varia muito em relação à altura do corte realizado: quanto mais se aproxima da região basal, maior é a quantidade de feixes vasculares encontrados. Na região mais apical, a 2 cm do ápice, esse número varia de 7 a 10 feixes, apresentando, algumas vezes, um central e outros unidos pela bainha esclerenquimática, enquanto que os outros se encontram dispersos e isolados pelo parênquima, os quais possuem uma bainha de células esclerenquimáticas formada de fibras, concentradas no pólo próximo ao floema. Nos cortes da região mais apical, as células dessa bainha possuem parede mais espessada em relação às outras regiões.

O parênquima fundamental da nervura central é formado de células heterodimensionais, onde observamos aerênquima, tecido esse que pode ou não possuir diafragma, geralmente é mais freqüente a partir da região mediana. Sua formação dá - se por processos esquizolisígenos semelhantes aos que foram discutidos para a bainha.

Assim como no mesofilo, na nervura central, observamos idioblastos em rafídes, drusas e mucilaginosos. Sua freqüência aumenta no sentido do ápice para a base.

Devido ao longo período de inundação do solo, a flora das várzeas pode passar longos períodos em situação de anoxia, onde adaptações fisiológicas são acompanhadas de estados de latência e outros

processos de sobrevivência (Junk, 1980; Programa...1990). Assim, tornou - se necessário que a planta desenvolvesse um tecido que ajudasse na circulação do oxigênio e esse é o aerênquima. De acordo com Williams; Barber (1961), os órgãos vegetativos submersos recebem oxigenação das partes aéreas da planta. Maximov (1952) e Boeger (1994) comentam que os espaços intercelulares, bem desenvolvidos em caules e pecíolos, são capazes de transportar o  $O_2$  formado durante a fotossíntese nas folhas para as raízes. Drew (1987), trabalhando com raízes, observou que o aerênquima mantém um transporte radial de nutrientes em forma de íons para o xilema o que, provavelmente, contribui com a sua fotossíntese.

Alguns autores como Esau (1985); Fahn (1990); Sculthorpe (1985) e Schuluter; Furch (1992) comentam que as plantas aquáticas desenvolvem mecanismos capazes de driblar a ausência de oxigênio, tais como: produção de tecidos de aeração, alta plasticidade, redução da taxa metabólica etc.

A formação de tecido aerenquimático é a principal característica das plantas que estão sob alagamento. Vartapetian; Jackson (1997) citam o desenvolvimento de aerênquimas e rotas internas de aeração em plantas em alagamento. Meneses Neto *et al.* (1995), trabalhando com *Euterpe oleracea* Mart., observou que essa palmeira, mesmo sob aeração, forma aerênquimas em suas raízes, o que assegura um alto grau de tolerância à deficiência de oxigênio no solo.

No decorrer de sua evolução, *Montrichardia linifera* adaptou - se ao ambiente aquático e, para contribuir com essa adaptação, seus tecidos formaram aerênquimas, que contribuem, provavelmente, com a distribuição de  $O_2$  das folhas para as porções submersas, como foi comentado anteriormente por diversos autores.

De um modo geral, quanto ao padrão de venação das monocotiledôneas, segundo Esau (1985), Fahn (1979, 1990) e Cutter (1986), é do tipo paralelinérvio. Hotta (1971) cita que na família Araceae, além desse tipo paralelinérvio, ocorre o

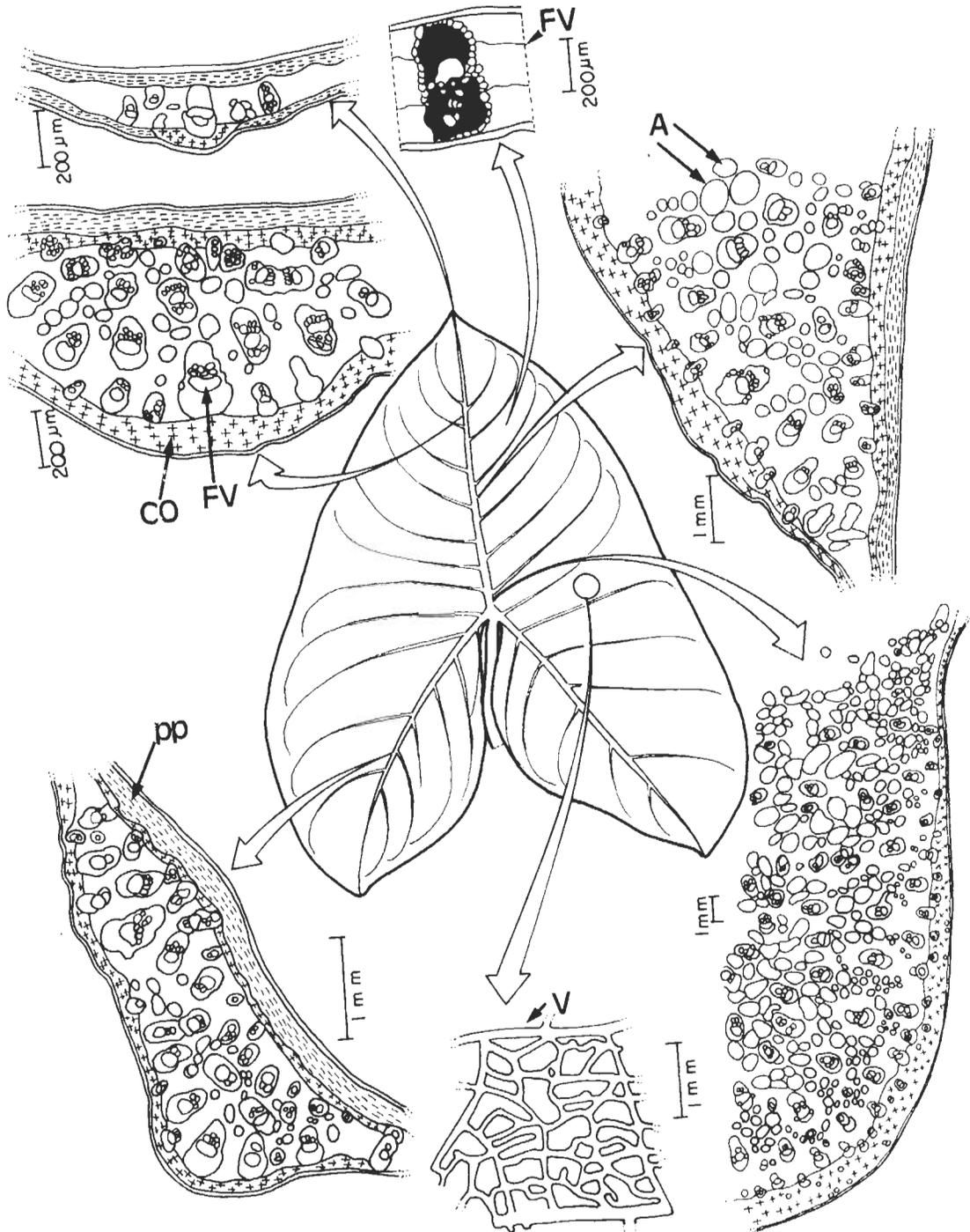


Figura 11. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Sequência da organização dos tecidos em corte transversal, em diferentes regiões das nervuras. (A - Aerênquima; FV - Feixe Vascular; CO - Colênquima; PP - Parênquima Paliçádico; V - Venação)



tipo reticulado, como encontrado em *M. linifera* (Figuras 2b, 12a - c).

De acordo com a classificação de Hickey (1973), quase toda a lâmina foliar de *M. linifera* é do tipo camptódromo broquidódromo, ou seja, as nervuras secundárias se adelgam em direção à margem, sem tocá-la, formando arcos com a secundária posterior (Figura 12a). A exceção ocorre apenas na região mais apical e na região do lobo, onde o padrão de venação é do tipo craspedódroma, com a nervura secundária terminando na margem.

Da nervura primária da região basal da lâmina foliar, partem duas nervuras secundárias em direção a cada lobo, o esquerdo e o direito, e dessas se originam nervuras terciárias, que podem ou não terminar na região da margem, sendo, portanto, do tipo craspedódroma.

Na Figura 12a - c, observa-se a rede de nervuras entre duas nervuras secundárias adjacentes, que se afinam nas proximidades da nervura intercostal. Partindo das secundárias, originam-se várias nervuras terciárias que se dispõem obliquamente às mesmas. Partindo da nervura primária, observam-se nervuras de pequeno calibre, caracterizando o tipo pseudo - secundário, segundo Felipe; Alencastro (1966), que percorrem todo o limbo em direção paralela às nervuras secundárias mais proeminentes (Figura 12c). Estas ainda se anastomosam com as terciárias oriundas das secundárias, originando aréolas de todos os tamanhos e formas, organizadas por nervuras de 4ª e 5ª grandezas (Figura 13a - b).

As nervuras terciárias geralmente são retas, enquanto que as demais são onduladas e raramente retas.

Os elementos vasculares são raramente livres, anastomosando-se em aréolas cada vez menores. Alguns desses elementos podem apresentar forma simples ou de "T". Todo o sistema de venação é envolvido por uma bainha parenquimática (Figura 13a - c), sendo comum entre as células idioblastos de oxalato de cálcio, com compostos fenólicos (tanino) (Figura 13a - b), confirmados por testes histoquímicos (Tabela 1).

## CONCLUSÃO

Dos resultados da anatomia foliar da espécie *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott, ressaltam-se as seguintes características: 1 - Em relação às características anatômicas comuns à família Araceae, a espécie apresentou lâmina foliar glabra, células epidérmicas isodiamétricas, cutícula estriada, estômatos do tipo paracítico, presença de drusas e rafides de oxalato de cálcio, venação anastomosada e elementos vasculares do tipo escalariforme; 2 - em relação às características anatômicas de plantas aquáticas, verificou-se a formação de aerênquima em todos os tecidos da folha, redução do número de traqueídeos em relação aos elementos crivados, presença de diafragma, redução do tecido esclerenquimático nos feixes vasculares, principalmente na bainha e pecíolo, grande desenvolvimento de colênquima, presença de idioblastos mucilaginosos e de compostos fenólicos e presença de cloroplastos em ambas as epidermes.

*Montrichardia linifera* apresentou características primitivas como estômatos do tipo paracíticos, traqueídeos em vez de elemento de vaso e idioblastos em rafides. Quanto à lâmina foliar é isobilateral, ou seja, parênquima paliçádico em ambas as faces. Provavelmente, essa característica desempenha um mecanismo de proteção contra a alta radiação luminosa recebida durante o dia em ambas as superfícies foliares, pois as camadas de parênquima paliçádico agiriam como uma barreira de contenção para os raios luminosos, evitando a oxidação dos cloroplastos ou mesmo para aumentar a área de realização da fotossíntese, aumentando, assim, a eficiência fotossintética; lâmina foliar anfiestomática que pode ser um mecanismo para resfriar a folha nos horários de alta intensidade luminosa; lâmina foliar isobilateral, presença de células de mucilagem e de compostos fenólicos, características citadas na literatura como uma prevenção contra o perigo da desidratação, indicando que durante determinado período a espécie deve passar por um período de estiagem, principalmente durante o verão.



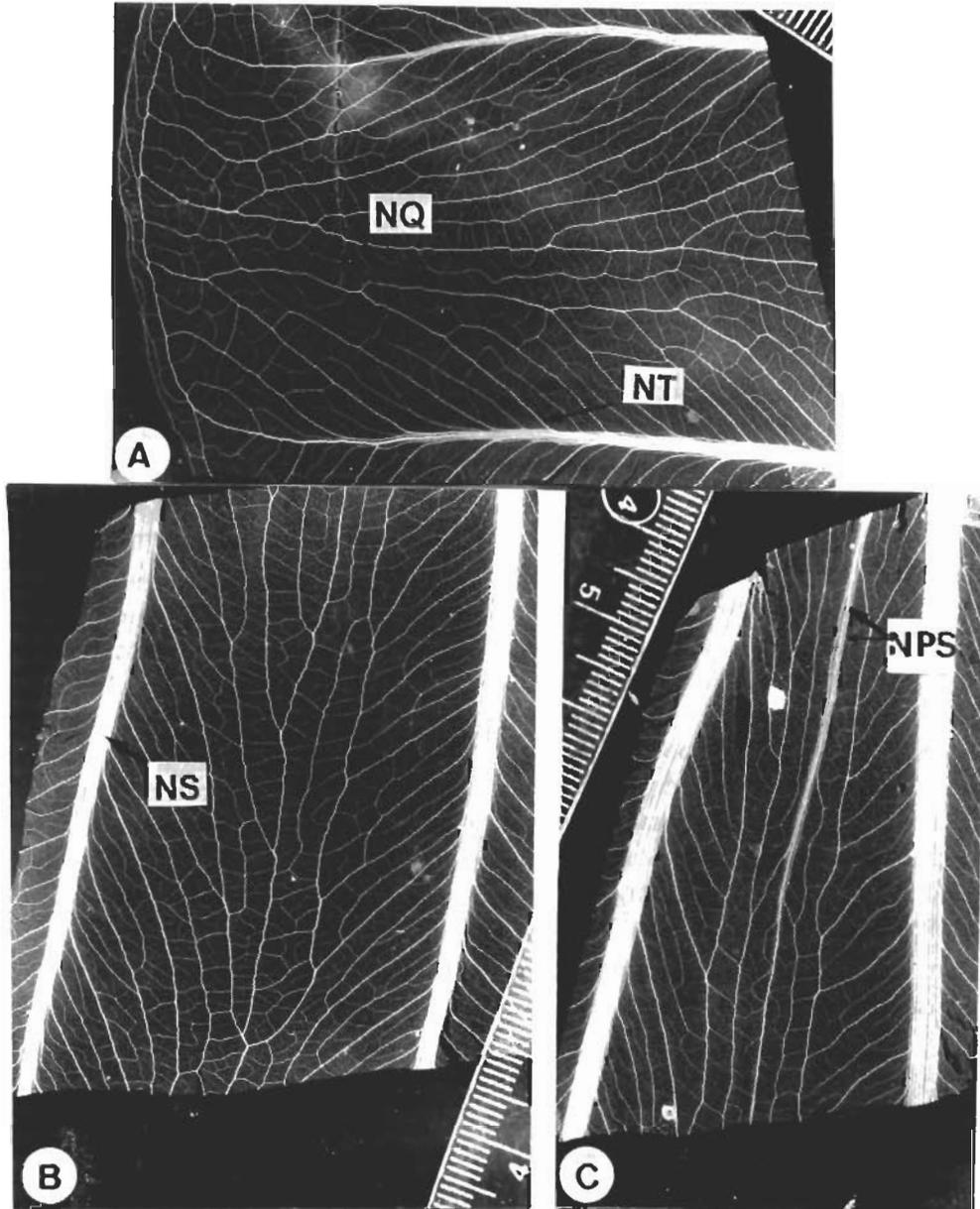


Figura 12. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Padrão de venação da lâmina foliar. A - Região marginal da lâmina foliar. B - Região intermediária entre a margem e a nervura primária; C - Região próxima à nervura primária. (NT - Nervura Terciária; NS - Nervura Secundária; NPS - Nervura Pseudosecundária; NQ - Nervura Quartenária)

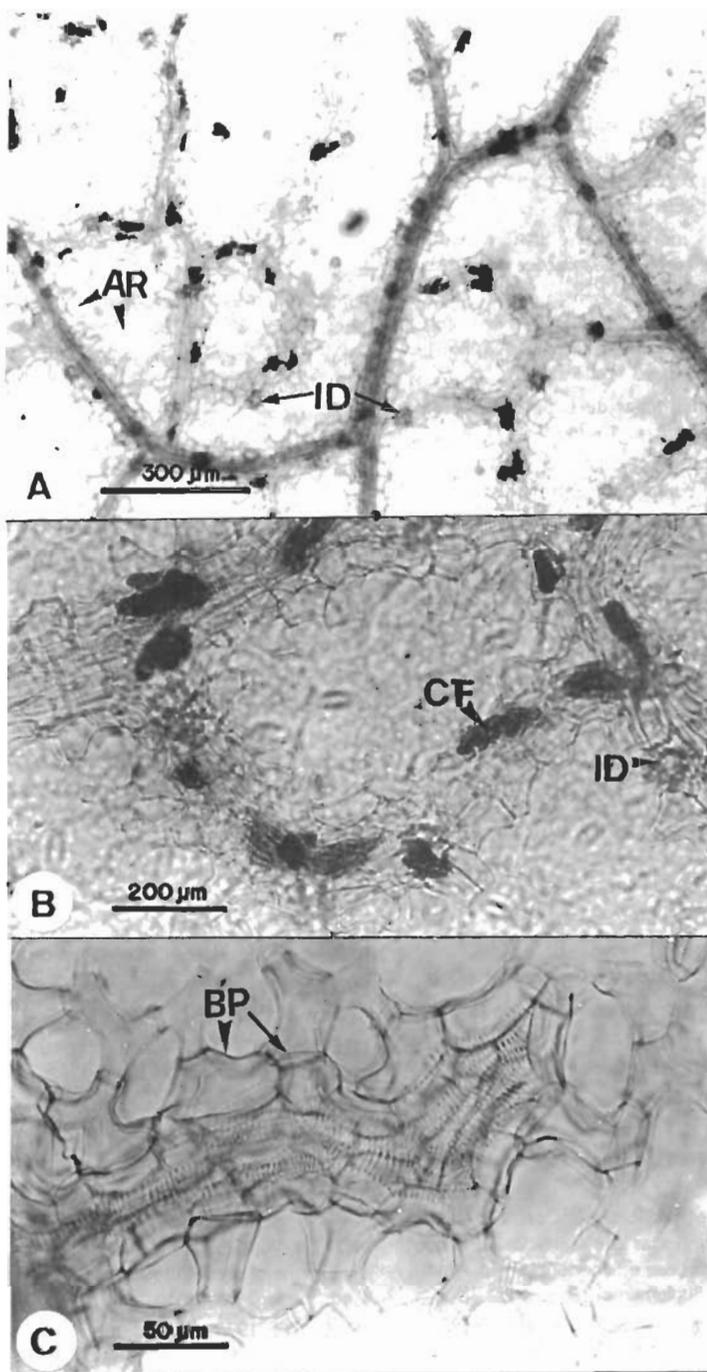


Figura 13. *Montrichardia linifera* (Arr.) Schott. Detalhe da rede de nervuras. A - Vista geral das aréolas; B - Detalhe da aréola mostrando os traqueídeos; C - Detalhe da bainha parenquimática envolvendo os traqueídeos. (AR - Aréola, CF - Compostos Fenólicos (tanino); BP - Bainha Parenquimática)

## REFERÊNCIAS

- ARNOTT, H. J. 1959. Leaf clearings. *Turttox News*, v. 7, n. 5, p. 193 - 194.
- AYRES, J. M.; MOURA, E. A. F.; AYRES, D. L. 1994. Estação ecológica Mamirauá: o desafio de preservar a várzea na Amazônia. In: *TRÓPICO em movimento: alternativas contra a pobreza e a destruição ambiental no Trópico Úmido*. Belém, UFPA/POEMA, p. 35.
- BOEGER, R. T. 1994. Adaptações morfológicas e anatômicas de *Polygonum spectabile* Mart. (Polygonaceae) às inundações na várzea Amazônica. *Amazoniana*, v. 13, n. 1/2, p. 3 - 11.
- BOLHAR - NORDENKAMPF, H. P. 1989. Morfologia e anatomia das folhas em relação à eficiência fotossintética. In: COOMBS, J. *Técnicas de bioproduktividade e fotossíntese*. Fortaleza, UFC, p. 290.
- BRAGA, M. M. N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. *Acta Amazon.*, Manaus, v. 7, p. 1 - 74.
- BRANDÃO, M.; LACA - BUENDIA, J. P.; GAVILANCE, M. L. 1989. Plantas palustres e aquáticas que se comportam como invasoras, no estado de Minas Gerais. *Acta Bot. Bras.*, v. 2, n. 1, p. 255 - 265. Suplemento.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau - Safranin. *Mikrokosmos*, v. 61, n. 8, p. 255.
- CHAMBERLAIN, C. J. 1932. *Methods in plant histology*. 5 ed. ILLinois: University of Chicago, p. 86.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. 2 ed., New York, New York Botanical Garden, 555 p.
- CUTTER, E. G. 1986. *Anatomia Vegetal*. 2 ed., São Paulo, Roca, v. 2. 304 p.
- DREW, M.C. 1987. Mechanisms of acclimation to flooding and oxygen shortage in non - wetland species. In: CRAWFORD, R. M. M. *Plant life in aquatic and amphibious habitats*. Oxford, Blackwell Scientific, p. 321.
- DUCKE, A.; BLACK, G. A. 1954. *Notas sobre a fitogeografia da Amazônia brasileira*. Bol. Tec. IAN. Belém, v. 29, p. 8 - 13.
- ESAU, K. 1985. *Anatomia Vegetal*. 3. ed. Barcelona. Ômega, 779 p.
- ESTEVES, F. A. 1988. *Fundamentos de limnologia*. Rio de Janeiro, Interciência/FINEP, p. 307 - 362.
- FAHN, A. 1974. *Anatomia vegetal*. 2 ed. Madri, H. Blume, 643 p.
- FAHN, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. London, Academic Press, 301 p.
- FAHN, A. 1990. *Plant anatomy*. 4 ed., Oxford, Pergamon Press, 588 p.
- FELIPE, G. M.; ALENCASTRO, F. M. M. R. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compositas dos Cerrados. I - Tribo Helinieae, Heliantheae, Inuleae, Mitisieae e Senecioneae. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, v. 38, p. 125 - 158. Suplemento.
- FUCHS, C. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plant organs. *Stain Technol.*, v. 38, p. 125 - 158. Suplemento.
- GRAU, A. 1983. Las epidermis foliares de las Araceas cultivadas en la ciudad de Tucuman y sus alrededores. *Lilloa*, v. 36, n. 1, p. 15 - 41.
- GRAYUM, M. H. 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. *Ann. Mo Bot. Gdn.*, v. 77, p. 628 - 697.
- HANBERLANDT, G. 1965. *Physiological plant anatomy*. Delhi: Today & Tomorrow's Printers, 777 p.
- HICKEY, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledons leaves. *Am. J. Bot.*, v. 0, n. 1, p. 17 - 33.
- HOTTA, M. 1971. Study of the family Araceae. *Jap. J. Bot.*, v. 20, p. 269 - 318.
- HUBER, J. 1943. Contribuição à geografia física da parte Ocidental do Marajó. *Rev. Bras. Geogr.*, v. 5, n. 3, p. 449 - 474.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. New York, Mcgraw - Hill, 532 p.
- JUNK, W. J. 1979. *Macrófitas aquáticas na várzea da Amazônia e possibilidades do seu uso na agropecuária*. Manaus, INPA, 23 p.
- JUNK, W. J. 1980. Áreas inundáveis: um desafio para Limnologia. *Acta Amazon.*, v. 10, n. 4, p. 775 - 795
- JUNK, W. J.; PIEDEDE, M. T. F. 1993. Herbaceous plants of the Amazon floodplain near Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana*, v. 12, n. 3/4, p. 467 - 484.
- KAUL, R. B. 1971. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. *Am. J. Bot.*, v. 58, n. 9, p. 808.
- KAUL, R. B. 1972. Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium*. *Am. J. Bot.*, v. 59, n. 3, p. 270 - 278.
- KAUL, R. B. 1973. Development of foliar diaphragms in *Sparganium eurycarpum*. *Am. J. Bot.*, v. 60, n. 9, p. 941 - 942.
- KAWASE, M.; WHITMOYER, R. E. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. *Am. J. Bot.*, v. 67, n. 1, p. 18 - 22.
- LIMA, R. R.; TOURINHO, M. M. 1996. *Várzeas do Rio Pará: principais características e possibilidades agropecuárias*. Belém, FCAP/ Serviço de Documentação e Informação. 124 p., il.
- LINS, A. L. F. A.; OLIVEIRA, P. L. 1994. Origem, aspectos morfológicos e anatômicos das raízes embrionárias de *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott (Araceae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, Sér. Bot.*, v. 10, n. 2, p. 222 - 236.
- MAUSETH, J. D. 1991. *Botany: an introduction to plant biology*. Philadelphia, Saunders College Publishing, p. 147 - 148.
- MAXIMOV, N. 1952. *Fisiologia vegetal*. 2 ed., Buenos Aires, ACME Agency, p. 341 - 342.
- MEDINA, J. C. 1959. *Plantas fibrosas da flora mundial*. Campinas: Instituto Agrônômico, 913 p.
- MENEZES NETO, M. A.; ALVES, J. D.; OLIVEIRA, L. E. M. 1995. Anaerobic metabolism of *Euterpe oleracea*. II - Plant tolerance mechanism to anoxia. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.*, v. 7, n. 1, p. 47 - 51.
- METCALFE, C. R.; CHALK, L. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford, Clarendon, v. 1. 276p.
- MOTT, K. A.; GIBSON, A. C.; O'LEARY, J. W. 1982. The adaptative significance of amphistomatic leaves. In: FAHN, A. *Plant anatomy*. 4 ed., Oxford Pergamon, 588 p.
- PIRES, J. M. 1973. Tipos de vegetação da Amazônia. *Publ. Avulsa. Mus. Para. Emílio Goeldi*, Belém, n. 20, p. 179 - 202.
- PLOWMAN, T. 1969. Folk uses of new world Aroids. *Econ. Bot.*, v. 23, n. 2, p. 97 - 122.
- POTIGUARA, R. C. V. & NASCIMENTO, M. E. 1994. Contribuição à anatomia dos órgãos vegetativos de *Heteropsis jenmanii* Oliv. (Araceae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.*, v. 10, n. 2, p. 147 - 237.



- PRANCE, G. T. 1979. Amazonian forest tipe. *Britonia*, v. 31, p. 27 - 38.
- PROGRAMA DE PESQUISA E CONSERVAÇÃO DE ÁREAS ÚMIDAS NO BRASIL. 1990. - *Inventário de Áreas Úmidas do Brasil: versão preliminar*. São Paulo, p. 12 - 15.
- PULLE, A. A.; LANJOUW, J. 1968. *Flora do Suriname* part. 2. Leiden, E. J. Brill, 2 p.
- RICHARDS, P. W. 1996. *The tropical rain forest an ecological study*. 2 ed., New York, Cambridge University, p. 352 - 358.
- SALATINO, A.; SILVA, J. B. 1975. Anatomia de óleos essenciais das folhas de *Piper regnellii* (Miq.) C. D. C. var. *regnellii*. *Bol. Bot. Univ. São Paulo*, v. 3, p. 95 - 106.
- SCHULÜTER, U. B.; FURCH, B. 1992. Morphologische, anatomische und physiologische Untersuchungen zur Überflutungstoleranz des Baumes *Macrobium acaciaefolium*, charakteristisch für die Weib - und Schwarzwasser - Überschwemmungswälder bei Manaus, Amazonas. *Amazoniana*, v. 23, n. 1, p. 51 - 69.
- SCULTHORPE, C. D. 1985. *The biology of aquatic vascular plants*. Königstein - West Germany, Koeltz Scientific Books, p. 2 - 10.
- SHIELDS, L. M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.*, n. 16, p. 399 - 447.
- SIFTON, H. B. 1957. Air - space tissue in plants. II. *Bot. Rev.*, v. 239, n. 5, p. 303 - 312.
- SIOLI, H. 1967. Studies in Amazonian waters. In: *Simpósio sobre a Biota Amazônica*. 3 atas... Limnologia, p. 9 - 50.
- SMIRNOFF, N.; CRAWFORD, R. M. M. 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Ann. Bot.*, n. 51, p. 237 - 249.
- SUTCLIFFE, J. 1980. *As plantas e a água*. v. 23. São Paulo, EPU, 126 p.
- STERBBINS, G. L.; KHUSH, G. 1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. *Am. J. Bot.*, v. 48, n. 1, p. 51 - 59.
- TOMLINSON, P. B. 1961. *Anatomy of the monocotyledons*. II. *Palmae*. Oxford, Clarendon. 453 p.
- TOMLINSON, P. B. 1969. *Anatomy of the monocotyledons*. III - Commelinales, Zingiberales. Oxford, Clarendon. 446 p.
- VARTAPETIAN, B.; JACKSON, M. B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Ann. Bot.*, v. 79, p. 3 - 20. Suplemento A.
- VILHENA, R. C. Q.; LINS, A.; LUNA, M. S. 1984. Estudos anatômicos, morfológicos e o crescimento das raízes adventícias de *Iriartea exorrhiza* Mart. (Palmae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.*, v. 1, n. 1/2, p. 87 - 109.
- WILLMER, C. M. 1986. *Los estomas*. Buenos Aires, Livraria Agropecuária, 14 p.
- WILLIAMS, W. T.; BARBER, D. A. 1961. The functional significance of the aerenchyma in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, v. 15, p. 132 - 144.

Recebido: 03/05/01

Aprovado: 02/12/02

