



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



ALEXANDRE FERRARO ANTUNES

ADAPTAÇÕES ESTRUTURAIS DE TRÊS ESPÉCIES DE ASTERACEAE DO
CHACO BRASILEIRO

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Edna Scremin-Dias

Campo Grande, MS
Março/2015



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



ALEXANDRE FERRARO ANTUNES

**ADAPTAÇÕES ESTRUTURAIS DE TRÊS ESPÉCIES DE ASTERACEAE DO
CHACO BRASILEIRO**

Dissertação apresentada como um dos requisitos para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal junto ao Centro de Ciências Biológicas e da Saúde.

Campo Grande, MS
Março/2015

Antunes, Alexandre Ferraro.

Adaptações estruturais de três espécies de Asteraceae do Chaco brasileiro / Alexandre Ferraro; Edna Scremin-Dias –
Campo Grande, MS. 2015.

49f.

Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal) –
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul – UFMS

1. Sistemas Subterrâneos. 2. Semiárido. 3. Savana Estépica.
4. Estresse Hídrico. 5. Asteroideae.

I. Título.

UFMS / CCBS

CDU

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dr.^a Edna Scremin-Dias – Presidente

Prof.^a Dr.^a Aline Redondo Martins – Titular

Prof.^a Dr.^a Rosani do Carmo de O. Arruda –
Titular

Prof.^a Dr.^a Érika Amano – Titular

Prof.^a Dr.^a Ângela Lucia Bagnatori Sartori –
Titular

Prof. Dr. Arnildo Pott – Suplente

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.” [José de Alencar].

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, gostaria de dedicar este trabalho aos meus pais Jacinto Antunes de Souza e Lorena Ferraro de Souza, por serem meu alicerce em todas as escolhas que fiz. Ao meu irmão Adriano Ferraro pelos momentos juntos e ensinamentos que pode me passar;

À minha orientadora Prof.^a Dr.^a Edna Scremin-Dias, por me passar uma pequena parte de todo o conhecimento. Sei que “caí de paraquedas” para a senhora orientar, mas foram momentos de muito aprendizado e boas risadas que pretendo levar adiante em muitos outros trabalhos;

À Prof.^a Dr.^a Ângela Lucia Bagnatori Sartori pelo aceite às bancas de qualificação e de dissertação, auxílio em campo, além dos conselhos para este e outros trabalhos;

À Prof.^a Dr.^a Rosani do Carmo de Oliveira Arruda pelo aceite às bancas de qualificação, contribuindo de diferentes maneiras a este trabalho;

Aos demais docentes do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal que contribuíram para minha formação acadêmica, Dr. Arnildo Pott, Msc. Vali Joana Pott, Dr.^a Maria Ana Farinaccio, Dr.^a Maria Rosângela Sigrist, Dr. Geraldo Alves Damasceno Junior, Dr. Flávio Macedo Alves, Dr.^a Maria Rita Marques, Dr. Adriano Afonso Spielmann, Dr.^a Aline Lorenz-Lemke;

À Prof.^a Dr.^a Aline Martins Redondo (UNESP/Ilha Solteira) pelo auxílio nas identificações dos meus materiais, além do aceite à banca de dissertação e dicas preciosas para o trabalho;

À Prof.^a Dr.^a Érika Amano (UFPR), pelas preciosas contribuições ao trabalho durante a banca de qualificação;

À Tamires Soares Yule pela preciosa ajuda e amizade de longa data, dentro e fora do laboratório. Sei que não teria conseguido metade disso tudo sem o auxílio (e puxões de orelha) dela;

À Jane Rodrigues, Wanderleia “Wand” Vargas, Gisele Catian e Diogo Matos pela amizade e ajuda em diversas etapas do desenvolvimento do trabalho, apoio e bons momentos tanto no laboratório como fora deles (mais precisamente, no bar mesmo);

À Ana Carolina de Souza Brito por ser a principal pessoa que me apoiou em praticamente tudo, tanto pelo lado profissional, quanto (principalmente) pessoal. Tenho certeza que não conseguiria ter chegado aonde cheguei sem a sua ajuda, conselhos, risadas, apoios, broncas e muito mais – “You are my person”;

Ao pessoal do Herbário CGMS pela ajuda em muitas horas (não agendadas, principalmente), amizade e cafés Espresso, muito obrigado Fábria Carvalho, Ana Cristina Cristaldo, Tiago Stefanello, Máira Rocha e Francielli Bao;

Aos amigos e colegas de profissão, já mestres, pelas dicas antes e durante o meu mestrado, ajuda em diversas etapas do mesmo, obrigado Daniele Boin, Camila Silveira, Muryel Furtado, Thiago Green, Evaldo Souza, Milton Córdova, Vivian Assunção e Halisson Vinci.

Ao Thales Henrique Dias Leandro pela amizade desde meu primeiro ano de graduação e ajuda via UNESP e na instituição, quando estive lá. Com certeza, um exemplo de profissional a ser seguido;

À Francielli Peres e Patrícia Shibuya pela amizade e por estarem sempre comigo, em diversos momentos. Sofremos juntos em nossos mestrados, sei que vamos conseguir alcançar muitos outros objetivos;

À Ana Letícia Simal por continuar, mesmo depois da graduação, me aconselhando e brigando comigo, mas principalmente, pela amizade;

Ao pessoal do PPGBV, Andressa Pirolla, Angélica Guerra, Bruno Ferreira, César Cáceres, Maurício Morelli, Nayla Silva, Priscilla Passala, Rodrigo Cyrino, Tayeme Piva, Thomaz Sinani, Vitor Hugo Brito, pelo suporte no desenvolvimento de (praticamente) todas as etapas deste trabalho, principalmente nas etapas finais, em momentos bons e ruins do mestrado, auxílio durante as matérias, em campo e (por que não?) no bar também;

Ao pessoal do laboratório, João Pedro Bento, Aline “Nina” Rosa, Lauany Pelizari, Katiane Almeida, Vinícius Manvailier, pela ajuda em diversas etapas do trabalho, seja na coleta, processamento, descrição, captura de imagens, ou apenas pelo apoio. Desejo sucesso a todos em quaisquer que sejam os próximos passos que acabem por seguir;

Aos técnicos, Luiz Praça, João Fabri, Helena Sória e Lucas Blanco pelo auxílio em diversas etapas do desenvolvimento desse trabalho;

Ao Renan Olivier pela amizade e contribuições em diversas etapas do trabalho, principalmente na confecção do mapa (que salvou minha vida!);

Ao Igor Otero e Thiago Mateus pela amizade e contribuições valiosas ao trabalho;

À Thabata Borine, Nathalia Borine, Ricardo Merjan, Ana Carolina Pires, Wesley Covre, Miyuki Saito, Renan Sales e Rodrigo Kruppa, apenas os melhores. Muito obrigado pela amizade e sempre servirem como apoio tanto profissional quanto emocional. Cada um, com suas particularidades, me ajudaram a construir quem eu sou;

Ao Marcell Cunha, Kássio Rezende, Letícia Ribeiro por estarem comigo desde a época de escola. Muito obrigado por estarem comigo em diversos momentos e por me fazerem lembrar que a vida não é só trabalho;

Ao Guilherme “Nauth” Leoni, Lucas “Bin” Formiga, Hugo Binder e Jhonathan Silvano pela amizade e por serem os melhores parceiros de RPG aos domingos. Alguns relatórios foram escritos durante o jogo e deu tudo certo no final;

Ao Alexandre Escobar e Thadyanara Martinelli pela amizade de muitos, muitos anos; por todas as nossas saídas, baladas e até mesmo pequenos encontros. Vocês são incríveis e fazem uma falta danada quando não estão comigo. Quero levá-los por muito tempo;

A CAPES pela concessão da bolsa (processo nº 1201184); ao CNPq (processo nº 552352/2011-0 – Casadinho/Procad);

E a todos que contribuiriam de alguma forma para a realização deste trabalho, direta ou indiretamente, meu muito obrigado.

SUMÁRIO

Resumo Geral	9
General Abstract	10
Introdução Geral	11
Ambientes Sazonalmente Secos – Chaco.....	11
Adaptação à Seca	11
Asteraceae	13
Objetivos Gerais	13
Objetivos Específicos	14
Referências Bibliográficas	14
Normas do Periódico – <i>Journal of Arid Environments</i>	19
Adaptações Estruturais de três espécies de Asteraceae do Chaco brasileiro	25
Resumo	25
Abstract	25
Introdução	26
Material & Métodos	27
Resultados	28
Anatomia dos Sistemas Subterrâneos	28
Anatomia Foliar	29
Discussão	30
Sistemas Subterrâneos.....	30
Anatomia Foliar	32
Conclusão	34
Referências Bibliográficas	34
Anexos	39
Considerações Finais	49

RESUMO GERAL

Áreas sazonalmente secas dos trópicos agrupam tipos de vegetação relacionados às flutuações climáticas, com estação seca bem definida de duração variável, determinando a fisionomia a partir de tipos vegetacionais, fator ocorrente para o Chaco (ou Gran-Chaco) na América do Sul. Esta região transicional entre o clima tropical para o temperado é representada pela ocorrência de florestas secas e semiáridas. No Brasil, está inserido na sub-região do Pantanal do Nabileque, Mato Grosso do Sul. A vegetação desse ambiente está submetida a um déficit hídrico considerável, fator que exerce influência seletiva no crescimento e estabelecimento de plantas, as quais desenvolveram estratégias adaptativas tanto para evitar quanto para tolerar esta condição. Acredita-se que espécies de Asteraceae presentes na porção brasileira do Chaco possuam características que refletem adaptações a esse ambiente. Foram selecionadas três espécies dessa família, que compõem o estrato herbáceo-subarborescente dessa região, *Pterocaulon purpurascens* Malme, *Wedelia trichostephia* DC., e *Pectis gardneri* Baker, a fim de avaliar o caráter adaptativo de seus órgãos e componentes celulares, com ênfase na interpretação de suas formas de resistência àquele ambiente. Análises anatômicas, histoquímicas e de micromorfologia foram conduzidas com folhas e sistemas subterrâneos especializados. Das três espécies, *P. purpurascens* e *W. trichostephia* apresentam xilopódio como sistema subterrâneo de resistência, caracterizado pela formação de gemas endógenas e autoenxertia de eixos caulinares, enquanto *P. gardneri* apresenta uma raiz tuberosa. Morfologicamente, os sistemas subterrâneos das três espécies são espessados e apresentam raízes laterais ao longo de sua extensão, com a ocorrência de saliências globosas dispostas em fileiras longitudinais em *P. gardneri*. Os dois tipos de sistemas subterrâneos de resistência identificados para as espécies apresentam pequena extensão de periderme e parênquima cortical, com aerênquima esquizógeno ocorrendo em *P. purpurascens*. Além disso, apresentam células aquíferas nos raios parenquimáticos do floema e xilema secundários, placas de perfuração simples, vasos solitários ou agrupados, pequenos e numerosos por mm² e, em *W. trichostephia*, anéis sazonais. As folhas das três espécies possuem diferentes formatos no mesmo indivíduo, com bordos recurvados para a face abaxial em *P. purpurascens* e *W. trichostephia*, anfiestomáticas, com estômatos anomocíticos e cristas estomáticas evidentes. Ocorre epiderme unisseriada com ceras e ornamentações epicuticulares para as três espécies, além de estrias epicuticulares em *W. trichostephia* e *P. gardneri*. O mesófilo é dorsiventral e heterogêneo em *P. purpurascens* e *W. trichostephia*, células aquíferas de grande volume são visualizadas no parênquima paliádico de *P. purpurascens*. *Pectis gardneri* apresenta anatomia Kranz e bolsas secretoras esquizolisógenas. *Pterocaulon purpurascens* apresenta tricomas secretores em sulcos na epiderme e tricomas tectores em grande quantidade na face abaxial; *W. trichostephia* apresenta longos tricomas multisseriados, com ápice afilado e base secretora oblonga; *Pectis gardneri* possui cerdas na base das folhas, sem função secretora, porém com estômatos. As espécies analisadas exibem adaptações ao déficit hídrico – tanto para as folhas quanto para o sistema subterrâneo –, característico para a vegetação do Chaco, que aparentemente evitam a perda excessiva de água, facilitando sua captação e manutenção, garantindo a sobrevivência dessas espécies em períodos de estresse ambiental e fisiológico.

Palavras-Chave: Sistemas Subterrâneos, Semiárido, Savana Estépica, Estresse Hídrico, Asteroideae.

GENERAL ABSTRACT

Tropical seasonally dry areas group vegetation types related to climate, with a well-defined dry season of variable length, determining the physiognomy from vegetation types, occurring in the Chaco (Gran-Chaco) in South America. This transitional region between tropical and temperate climate is represented by the occurrence of dry and semi-arid forests. In Brazil, it is inserted in the Nabileque sub-region of Pantanal, state of Mato Grosso do Sul. The vegetation of this environment is subjected to a considerable water deficit, factor that exerts selective influence on growth and establishment of plants, which have developed adaptive strategies both to prevent and tolerate this condition. We believe that Asteraceae species present in the Brazilian portion of Chaco have characteristics that reflect adaptations to that environment. Three species of this family were selected, which comprise the herbaceous-subshrub layer of the region, *Pterocaulon purpurascens* Malme, *Wedelia trichostephia* DC. and *Pectis gardneri* Baker, in order to evaluate the adaptive nature of its organs and cellular components, emphasizing the interpretation of resistance forms to that environment. Anatomical, histochemical and micromorphological analyzes were carried out with leaves and specialized underground systems. Of the three species, *P. purpurascens* and *W. trichostephia* have xylopodium as underground system, characterized by the formation of endogenous buds and self-grafting of stem axis, while *Pectis gardneri* has tuberous roots. Morphologically, the underground systems of the three species are thickened and have lateral roots along its length, with the occurrence of globular protrusions arranged in longitudinal rows in *P. gardneri*. The two types of underground systems identified for the species have small extension of periderm and cortical parenchyma, with schizogenous aerenchyma occurring in *P. purpurascens*. Furthermore, they present aquifer cells in the parenchyma rays of secondary phloem and xylem, simple perforation plates, solitary or grouped vessels, small and numerous per mm² and, in *W. trichostephia*, seasonal rings. The leaves of all species have different formats in the same individual, with curved edges to abaxial surface in *P. purpurascens* and *W. trichostephia*, amphistomatic, with anomocytic stomata and stomatal ledges. Uniseriate epidermis occurs with epicuticular waxes and ornaments in the three species, besides epicuticular grooves in *W. trichostephia* and *Pectis gardneri*. Dorsiventral and heterogeneous mesophyll occur in *P. purpurascens* and *W. trichostephia*, large volume aquifer cells are displayed in the palisade parenchyma of *P. purpurascens*. *Pectis gardneri* presents Kranz anatomy and schizolizygenous secretory bags. *Pterocaulon purpurascens* presents glandular trichomes in epidermal grooves and tector trichomes in large amount on the abaxial surface; *W. trichostephia* has long multiseriate trichomes, with pointed apex and oblong secretory base; *P. gardneri* has bristles on leaf base, without secretory function, but with stomata. The analyzed species exhibit adaptations to drought – for both leaves and underground systems –, characteristic of Chaco vegetation, which apparently prevent excessive water loss, improving its uptake and maintenance, ensuring the survival of these species during periods of environmental and physiological stress.

Key-Words: Underground Systems, Semiarid, Steppic Savanna, Water Stress, Asteroideae.

INTRODUÇÃO GERAL

Ambientes Sazonalmente Secos – Chaco

Áreas sazonalmente secas dos trópicos recebem pouca atenção de ecólogos e conservacionistas, quando comparadas às florestas tropicais e, essa falta de conhecimento sobre a vegetação dessas regiões, interfere nos estudos biogeográficos dos Neotrópicos (Pennington et al., 2000). Para a América do Sul, florestas sazonalmente secas agrupam tipos de vegetação relacionados às flutuações climáticas, com uma estação seca bem definida de duração variável, fator que determina a fisionomia a partir de tipos vegetacionais, os quais devem ser estudados separadamente em análises biogeográficas devido às espécies que os compõem se comportarem de forma diferente às mudanças ambientais (Pennington et al., 2000; Prado, 2000).

Na América do Sul, o Chaco (ou Gran-Chaco) é uma planície sedimentar com aproximadamente 800.000 km² de extensão, distribuída nas regiões norte e central da Argentina, leste do Paraguai, sudeste da Bolívia e extremo oeste do Brasil (Adámoli et al., 1990; Lewis et al., 1990; Prado, 1993). Para Prado (1993), é uma região transicional entre o clima tropical para o temperado, a qual não se apresenta na forma de desertos, e sim de florestas secas e semiáridas. As diferentes fitofisionomias da planície chaquenha variam em função do gradiente climático e de fatores edáficos, apresentando alta diversidade de ambientes, e grande heterogeneidade de espécies, quando comparada a outras áreas com ambientes áridos e semiáridos (Adámoli, 1987; Silva et al., 2008; Spichiger et al., 1991).

A porção brasileira do Chaco, que possui distribuição restrita à região sudoeste do Pantanal, ocupa aproximadamente 7% do bioma e está inserido na sub-região do Nabileque, no Estado do Mato Grosso do Sul (Prado et al., 1992; Silva et al., 2010). São áreas de dupla sazonalidade, com três meses frios de chuvas fracas, resultando em seca fisiológica, seguidos por longo período chuvoso, apresentando um mês de estresse hídrico (IBGE, 1991, 1992, 2012). A especificidade de sua flora e pequena extensão ocupada no território nacional torna este ambiente importante para proteção da biodiversidade brasileira (Silva e Caputo, 2010).

Sua classificação baseada em elementos fitofisionômicos e florísticos, divide a região em quatro subtipos: Savana Estépica Florestada ou Chaco Florestado, Savana Estépica Arborizada ou Chaco Arborizado, Savana Estépica Parque ou “Carandazal” e Savana Estépica Gramíneo-Lenhosa ou Chaco Graminoso (Sartori, 2012). O clima é quente e seco, com estação seca abrangendo os meses de abril a setembro com pouca chuva (100 mm), a chuvosa de novembro a fevereiro (970 mm), e os meses de março e outubro são considerados transicionais (Carvalho e Sartori, 2015).

Adaptação à Seca

Em sentido amplo, adaptações em plantas ocorrem a partir de traços fenotípicos favorecidos pela seleção natural, que acarretam em mudanças hereditárias e auxiliam no ajuste (aclimatação) da fisiologia e desenvolvimento em resposta às variações em seus ambientes (Howe e Brunnner, 2005). O sucesso

adaptativo das plantas ao ambiente depende da combinação da estrutura anatômica, morfológica, fisiológica, além da análise dos processos evolutivos dos táxons e de suas formas de vidas (Abrams, 1990; Böcher, 1977; Fahn e Cutler, 1992).

Dentre as condições que podem afetar a viabilidade das plantas, principalmente em produções de larga escala, o estresse caracterizado pelo déficit hídrico é um dos principais distúrbios estudados por pesquisadores (Langridge e Reynolds, 2015). Usualmente, estresses ambientais como temperatura, intensidade luminosa e disponibilidade hídrica exercem influência seletiva no desenvolvimento de plantas (Metcalfe e Chalk, 1979). A condição de déficit hídrico ocorre quando a planta absorve e distribui menos água que suas necessidades diárias e, devido a isso, espécies adaptadas a locais propensos à seca passam a exibir estratégias tanto para evitar quanto para tolerar esta condição, onde diferentes tecidos ou órgãos da planta respondem de forma diferente a esse estresse (Fan et al., 2006; Langridge e Reynolds, 2015; Scholz et al., 2007).

Entre as características anatômicas consideradas xeromórficas expressas por espécies ocorrentes em ambientes com déficit hídrico marcante, citam-se a presença de vasos estreitos, pequenos e numerosos por mm², espessamento helicoidal nas paredes dos vasos e, em espécies lenhosas, anéis de crescimento bem marcados (Carlquist e Hoekman, 1985). Também, raízes de espécies ocorrentes em ambientes secos podem ter variações quanto à espessura do parênquima cortical e da periderme, e a presença de suberização nas extremidades e/ou ao longo do seu corpo (Ginzburg, 1966; Rieger e Litvin, 1999).

Em ambientes com déficit hídrico, padrões ecológicos e evolutivos a exemplo do comprimento, o diâmetro e a frequência dos elementos de vasos, tipo de placa de perfuração, parênquima axial e raios parenquimáticos com acúmulo de amido, entre outras características, têm sido indicados para a segurança e eficiência no transporte de água (Carlquist, 2009; Kraus et al., 2007; Silva, 2011; Yang et al., 2010; Yule, 2012), porém pouco se sabe sobre o padrão destes tecidos em espécies do estrato herbáceo-subarbustivo da maioria dos biomas. Tais repostas anatômicas relacionadas ao ambiente são determinantes na interpretação das adaptações das espécies (Basconsuelo et al., 2011; Kraus et al., 2010), ao seu ambiente particular. Entretanto, o principal problema enfrentado por anatomistas é determinar até onde são modificações anatômicas induzidas diretamente pelo ambiente ou são reflexo de alterações gênicas (Metcalfe e Chalk, 1979; Scremin-Dias et al., 2011).

De forma similar, tecidos foliares também apresentam características estruturais típicas e relacionadas ao ambiente que ocorrem. Em ambientes áridos e semiáridos, é comum as espécies apresentarem redução da área foliar, diminuição do volume celular, paredes celulares espessas, rede compacta de vasos condutores, alta frequência de estômatos e parênquima paliçádico bem desenvolvido (Shields, 1950). Além disso, folhas de xerófitas exibem duas estratégias de adaptação, as quais visam manter elevada a taxa de fotossíntese e transpiração sob alta intensidade luminosa ou diminuir esses processos, e estão diretamente relacionados à anatomia e especialização desse órgão (Fahn e Cutler, 1992; Metcalfe e Chalk, 1979; Shields, 1950).

Asteraceae

Com aproximadamente de 24.000 espécies descritas, distribuídas entre 1.600–1.700 gêneros, representando cerca de 10% da flora mundial, Asteraceae é a maior família botânica e possui determinadas características que favorecem o entendimento de adaptações na irradiação do grupo em escala global (Funk et al., 2009; Panero e Funk, 2008). A capacidade de dispersão por longas distâncias e o sucesso no estabelecimento em diversos habitats com condições climáticas e edáficas variáveis refletem tais adaptações estruturais às condições de seca (Anderberg et al., 2007; Bremer, 1994).

Dentre essas estruturas, podem-se citar os sistemas subterrâneos gemíferos presentes especialmente em espécies herbáceas e subarborescentes, eficientes na manutenção da espécie em sua área de ocorrência durante eventos sazonais, na sua propagação vegetativa, conferindo resistência aos eventos extremos, configurando em vantagem adaptativa para as espécies (Anderberg et al., 2007; Appezzato-da-Glória, 2003; Cury, 2008; Ferraro, 2013). A presença de estruturas secretoras também contribuiu para o sucesso no estabelecimento da família nos mais diferentes habitats, ocorrendo tipos peculiares de estruturas secretoras nos distintos órgãos de Asteraceae, a exemplo dos indivíduos das tribos da subfamília Asteroideae, cujos canais secretores são comumente encontrados em raízes, rizomas, caules aéreos e folhas (Aguilera et al., 2004; Anderberg et al., 2007; Ascensão, 2007; Solereder, 1908).

A provável diversificação de Asteraceae ocorreu ao sul da América do Sul, onde há concentração dos seis clados basais da família, para a África, por meio de duas prováveis rotas geológicas alternativas: I) Através do eixo Elevação do Rio Grande – Cordilheira de Walvis (Rota Atlântica); ou, II) Via Antártida, possivelmente incluindo as ilhas subantárticas (Rota Antártica); tendo como principais dispersores aves, vento e ilhas flutuantes (Katinas et al., 2013). A partir disso, muitos clados surgiram na subsequente radiação pela África (Bremer, 1994; Bremer et al., 1992; Funk et al., 2009; Panero e Funk, 2002, 2008; Panero et al., 2014), fato fundamental para a compreensão da primeira expansão e diversificação da família.

Asteraceae possui diversidade considerável de espécies na porção brasileira do Chaco, evidenciada a partir de levantamentos florísticos e fitossociológicos conduzidos em diferentes localidades desse ambiente. Nunes (2006) estudando cinco áreas distintas do Chaco encontrou 30 espécies de Asteraceae para a região; Seleme (2010) e Salomão (2010) citam, respectivamente, uma e seis espécies da família em destaque, para Savana Estépica Florestada; Pinto (2011) e Kochanovski (2013) registraram, respectivamente, cinco e seis espécies de Asteraceae, para Savana Estépica Arborizada.

OBJETIVOS GERAIS

As condições climáticas sazonalmente marcantes do Chaco, especialmente o déficit hídrico acentuado, podem refletir na presença de características estruturais, expressas tanto na morfologia quanto na anatomia das espécies que naturalmente habitam este domínio. Dessa forma, neste trabalho faz-se a descrição da anatomia dos órgãos vegetativos de três espécies de Asteraceae que compõem o estrato

herbáceo-subarbutivo do Chaco brasileiro – *Pterocaulon purpurascens* Malme, *Wedelia trichostephia* DC e *Pectis gardneri* Baker –, avaliando o caráter adaptativo de seus órgãos e componentes celulares, com ênfase na interpretação de suas formas de resistência àquele ambiente. Estes aspectos tendem a agregar informações importantes ainda não descritos para as espécies selecionadas, que têm distribuição restrita a ambientes sazonalmente secos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrever a anatomia de folhas e sistemas subterrâneos de três espécies de Asteraceae da porção brasileira da planície Chaquenha;
- Avaliar os caracteres adaptativos dos órgãos, tecidos e elementos celulares das espécies selecionadas, a fim de indicar possíveis formas de resistência ao ambiente estudado;

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.D., 1990. Adaptation and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology*, 7: 227-238;
- Adámoli, J., 1987. A vegetação do Pantanal. In: Allem, A. C.; Valls, J. F. M (Eds), Recursos forrageiros nativos do Pantanal Mato-Grossense: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Centro Nacional de Recursos Genéticos. Brasília;
- Adamoli, J.; Sennhauser, E.; Acero, J.M.; Rescia, A., 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of biogeography*, 17: 491-500;
- Aguilera, D.B.; Meira, R.M.S.A.; Ferreira, F.A., 2004. Anatomia e histoquímica dos órgãos vegetativos de *Siegesbeckia orientalis* (Asteraceae) *Planta Daninha*, 22(4), 483-489;
- Anderberg, A.A.; Baldwin, B.G.; Bayer, R.G.; Breitweiser, J.; Jeffrey, C.; Dillon, M.O.; Eldeñas, P.; Funk, V.; Garcia-Jacas, N.; Hind, D.N.J.; Karis, P.O.; Lack, H.W.; Nesom, G.; Nordenstam, B.; Oberprieler, Ch.; Panero, J.L.; Puttock, C.; Robinson, H.; Stuessy, T.F.; Susanna, A.; Urtubey, E.; Vogt, R.; Ward, J.; Watson, L.E., 2007. *Compositae. Flowering Plants· Eudicots. Springer Berlin Heidelberg*, 61-588;
- Appezato-da-Glória, B., 2003. *Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil. Ribeirão Preto*, 80p.;
- Ascensão, L., 2007. Estruturas secretoras em plantas. Uma abordagem Morfo-Anatômica. *Potencialidades e Aplicações das Plantas Aromáticas e Mediciniais*, 19-28;
- Basconsuelo, S.; Grosso, M.; Molina, M.G.; Malpassi, R.; Kraus, T.; Bianco, C., 2011. Comparative root anatomy of papilionoid legumes. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(9): 799-807;

- Böcher, T.W., 1977. Convergence as an evolutionary process. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 75: 1-19;
- Bremer, K., 1994. *Asteraceae: Cladistics and Classification*. Timber Press, Portland;
- Bremer, K.; Jansen, R.K.; Karis, P.O.; Källersjö, M.; Keeley, S.C.; Kim, K.J.; Michaels, H.J.; Palmer, J.D.; Wallace, R.S., 1992. A review of the phylogeny and classification of the Asteraceae. *Nordic Journal of Botany*, 12(2), 141-148;
- Carlquist, S.; Hoekman, D.A., 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA Bulletin*, 6(4): 319-347;
- Carlquist, S., 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 26-65;
- Carvalho, F.S.; Sartori, A.L.B., 2015. Reproductive phenology and seed dispersal syndromes of woody species in the Brazilian Chaco. *Journal of Vegetation Science*, 26: 302-311;
- Cury, G., 2008. *Sistemas subterrâneos de Asteraceae no Cerrado paulista: abordagens anatômica, ecológica e reprodutiva*. Tese de Doutorado, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba;
- Fahn, A.; Cutler, D.F., 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlim, 178p.;
- Fan, L.; Linker, R.; Gepstein, S.; Tanimoto, E.; Yamamoto, R.; Neumann, P.M., 2006. Progressive inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone of maize roots is related to increased lignin metabolism and progressive stelar accumulation of wall phenolics. *Plant Physiology*, 140(2): 603-612;
- Ferraro, A., 2013. *Caracterização morfoanatômica do sistema subterrâneo de *Aspilia grazielae* J.U.Santos (Asteraceae, Heliantheae)*. Monografia de conclusão de curso, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Robinson, H., 2009. Classification of Compositae. *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*, 171-192;
- Ginzburg, C., 1966. Xerophytic botanical in the roots of desert shrubs. *Annals of Botany*, 30(119): 403-418;
- Howe, G.T., Brunner, A.M., 2005. An evolving approach to understanding plant adaptation. *New Phytologist*, 167(1), 1-5;
- IBGE., 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptado a um sistema universal*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro;
- IBGE., 1992. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro;

- IBGE., 2012. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro;
- Katinas, L., Crisci, J.V., Hoch, P., Telleria, M.C., Apodaca, M.J., 2013. Trans-oceanic dispersal and evolution of early composites (Asteraceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(5), 269-280;
- Kochanovski, F.J., 2013. Efeito da retirada de arbóreas sobre a comunidade herbácea em Savana. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Kraus, T.A.; Grosso, M.A.; Basconsuelo, S.C.; Bianco, C.A.; Malpassi, R.N., 2007. Morphology and anatomy of shoot, root, and propagation systems in *Hoffmannseggia glauca*. *Plant Biology*. 9(6): 705-712;
- Kraus, T.A.; Basconsuelo, S.; Grosso, M.; Malpassi, R.N., 2010. Anatomía comparativa de raíces em papilionoideas leguminosas. Un valor sistemático? In Simposio de morfo-anatomia e ecofisiologia. V Conferencia Internacional de Leguminosas, Avances no Século XXI. Buenos Aires, 8-14 de Agosto;
- Langridge, P., Reynolds, M.P., 2015. Genomic tools to assist breeding for drought tolerance. *Current opinion in biotechnology*, 32, 130-135;
- Lewis, J.P.; Pire, E.E.; Prado, D.E.; Stofela, S.L.; Franceschi, E.A.; Carnevale, N.L. 1990. Plant communities and phytogeographical position of a larger depression in the Great Chaco, Argentina. *Vegetation*, 86: 25-38;
- Metcalf, C.R.; Chalk, L., 1979. *Anatomy of the dicotyledons: volume 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject.* Oxford, Clarendon Press;
- Nunes, G.P., 2006. Estudo florístico de formações chaquenas brasileiras e caracterização estrutural de um remanescente de Chaco de Porto Murtinho, MS, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Panero, J.L.; Funk, V.A., 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 115: 909-922;
- Panero, J.L.; Funk, V.A., 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(2): 757-782;
- Panero, J.L., Freire, S.E., Espinar, L.A., Crozier, B.S., Barboza, G.E., Cantero, J.J., 2014. Resolution of deep nodes yields an improved backbone phylogeny and a new basal lineage to study early evolution of Asteraceae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 80, 43-53;
- Pennington, R.T.; Prado, D.E.; Pendry, C.A., 2000. Neotropical seasonally dry Forest and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27: 261-273;

- Pinto, B.E.M., 2011. Vegetação herbácea e subarbutiva de um remanescente de Chaco brasileiro: flora, fitossociologia, espectro biológico, fenologia e mecanismos de dispersão. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Prado, D.E., 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. *Candollea*, 48(1): 145-172;
- Prado, D.E., Gibbs, P.E., Pott, A., Pott, V.J., 1992. The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. In *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries* (P.A. Furley, J. Proctor & J. A. Ratter, eds.), Ed. Chapman & Hall, London, p.451-470;
- Prado, D.E., 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57(03), 437-461;
- Rieger, M.; Litvin, P., 1999. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 50(331): 201-209;
- Salomão, A.K.D., 2010. Florística, síndromes de dispersão e similaridade de espécies de áreas chaquenhãs, Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Sartori, A.L.B., 2012. The Brazilian Chaco. *Glalia*, 4(1): 11-18;
- Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Miralles-Wilhelm, F., 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment*, 30(2), 236-248;
- Seleme, E.P., 2010. Estudo florístico e etnobotânico de leguminosas lenhosas em remanescentes de Chaco de Porto Murtinho, MS. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul;
- Scremin-Dias, E.; Lorenz-Lemke, A.P.; Oliveira, A.K.M., 2011. The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology*, 71(1): 275-282;
- Shields, L.M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review*, 16(8), 399-447;
- Silva, J.R., 2011. Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de Leguminosae do Chaco Brasileiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Silva, M.P.; Mauro, R.A.; Abdon, M.; Silva, J.S.V., 2008. Estado de conservação do Chaco (Savana Estépica) brasileiro. In: *Simpósio Nacional Cerrado; Desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais*, 9. Brasília, 12 a 17 de outubro de 2008. Brasília, out.2008. Anais... Planaltina, DF: Embrapa Cerrados;

- Silva, J.S.V.; Caputo, A.C.B., 2010. Localização e distribuição da vegetação Savana Estépica (Chaco) no Pantanal brasileiro. Anais 3º Simpósio de Geotecnologias no Pantanal, Cáceres, MT, Embrapa Informática Agropecuária/INPE, 314-323;
- Silva, A.M.; Silva, J.S.V.; Ferrari, D.L.; Lamparelli, R.A.C., 2010. Vegetação natural e área antrópica em Mato Grosso do Sul até o ano de 2002. Anais 3º Simpósio de Geotecnologias no Pantanal, Cáceres, MT, Embrapa Informática Agropecuária/INPE, p.314-323;
- Solereder, H., 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany (Vol. 1). Clarendon Press;
- Spichiger, R.; Ramella, L.; Palese, R.; Mereles, F., 1991. Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo: contribución al estudio de la flora y de la vegetación de Chaco. *Candollea*, 46: 541-564;
- Yang, S.; Furukawa, I.; Jiang, Z., 2010. Anatomical variations in the woody plants of arid areas. In *Desert Plants* (pp.135-155). Springer Berlin Heidelberg;
- Yule, T.S. 2012., Anatomia do sistema subterrâneo em leguminosas herbáceas e sub-arbustivas do Chaco brasileiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande.

NORMAS DO PERIÓDICO – JOURNAL OF ARID ENVIRONMENTS

GUIDE FOR AUTHORS.

Your Paper Your Way

We now differentiate between the requirements for new and revised submissions. You may choose to submit your manuscript as a single Word or PDF file to be used in the refereeing process. Only when your paper is at the revision stage, will you be requested to put your paper in to a 'correct format' for acceptance and provide the items required for the publication of your article.

To find out more, please visit the Preparation section below.

INTRODUCTION

Aims and Scope

The Journal of Arid Environments is an international journal publishing original scientific and technical research articles on physical, biological and cultural aspects of arid, semi-arid, and desert environments. As a forum of multi-disciplinary and interdisciplinary dialogue it addresses research on all aspects of arid environments and their past, present and future use.

Research Areas include:

- Paleoclimate and Paleoenvironments
- Climate and Climate Change
- Hydrological processes and systems
- Geomorphological processes and systems
- Soils (physical and biological aspects)
- Ecology (Plant and Animal Sciences)
- Anthropology and human ecology (archaeology, sociology, ethnobotany, human adaptations, etc. Agriculture Land use grazing, mining, tourism, etc)
- Land use (agronomy, grazing, mining, tourism, etc)
- Conservation (theory, policy, sustainability, economics, heritage)
- Land degradation (desertification) and rehabilitation
- Environmental monitoring and management

Types of paper

Research Articles: reporting original and previously unpublished work. Research papers have a reference limit of 50 cites

Short Communications: These are concise, but complete descriptions of a limited investigation, which will not be included in a later paper. Examples include descriptive research on seed-germination conditions, plant responses to salinity, animal feeding habits, etc. Short communications have a reference limit of 20 cites

Short communications should not exceed 2400 words (six printed pages), excluding references and legends. Submissions should include a short abstract not exceeding 10% of the length of the communication and which summarizes briefly the main findings of the work to be reported. The bulk of the text should be in a continuous form that does not require numbered sections such as Introduction, Materials and methods, Results and Discussion. However, a Cover page, Abstract and a list of Keywords are required at the beginning of the communication and Acknowledgements and References at the end. These components are to be prepared in the same format as used for full-length research papers. Occasionally authors may use sub-titles of their own choice to highlight sections of the text. The overall number of tables and figures should be limited to a maximum of three (i.e. two figures and one table).

Review Articles: Critical evaluation of existing data, defined topics or emerging fields of investigation, critical issues of public concern, sometimes including the historical development of topics. Those wishing

to prepare a review should first consult the Editors or Associate Editors concerning acceptability of topic and length.

Think Notes: Short, one page notes describing new developments, new ideas, comments on a controversial subject, or comments on recent conferences will also be considered for publication.

Letter to the Editor: A written discussion of papers published in the journal. Letters are accepted on the basis of new insights on the particular topic, relevance to the published paper and timeliness.

Contact details for submission

Authors may send queries concerning the submission process, manuscript status, or journal procedures to the Editorial Office at jae@elsevier.com.

PREPARATION – NEW SUBMISSIONS

Submission to this journal proceeds totally online and you will be guided stepwise through the creation and uploading of your files. The system automatically converts your files to a single PDF file, which is used in the peer-review process. As part of the Your Paper Your Way service, you may choose to submit your manuscript as a single file to be used in the refereeing process. This can be a PDF file or a Word document, in any format or lay-out that can be used by referees to evaluate your manuscript. It should contain high enough quality figures for refereeing. If you prefer to do so, you may still provide all or some of the source files at the initial submission. Please note that individual figure files larger than 10 MB must be uploaded separately.

References

There are no strict requirements on reference formatting at submission. References can be in any style or format as long as the style is consistent. Where applicable, author(s) name(s), journal title/book title, chapter title/article title, year of publication, volume number/book chapter and the pagination must be present. Use of DOI is highly encouraged. The reference style used by the journal will be applied to the accepted article by Elsevier at the proof stage. Note that missing data will be highlighted at proof stage for the author to correct.

Formatting requirements

There are no strict formatting requirements but all manuscripts must contain the essential elements needed to convey your manuscript, for example Abstract, Keywords, Introduction, Materials and Methods, Results, Conclusions, Artwork and Tables with Captions. If your article includes any Videos and/or other Supplementary material, this should be included in your initial submission for peer review purposes. Divide the article into clearly defined sections.

Figures and tables embedded in text

Please ensure the figures and the tables included in the single file are placed next to the relevant text in the manuscript, rather than at the bottom or the top of the file.

REVISED SUBMISSIONS

Use of word processing software

Regardless of the file format of the original submission, at revision you must provide us with an editable file of the entire article. Keep the layout of the text as simple as possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier: <http://www.elsevier.com/guidepublication>). See also the section on Electronic artwork. To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the 'spell-check' and 'grammar-check' functions of your word processor.

Article structure

Subdivision - numbered sections

Divide your article into clearly defined and numbered sections. Subsections should be numbered 1.1 (then 1.1.1, 1.1.2, ...), 1.2, etc. (the abstract is not included in section numbering). Use this numbering also for internal cross-referencing: do not just refer to 'the text'. Any subsection may be given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

Material and methods

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on. Similarly for tables and figures: Table A.1; Fig. A.1, etc.

Essential title page information

- **Title.** Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.

- **Author names and affiliations.** Where the family name may be ambiguous (e.g., a double name), please indicate this clearly. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name and, if available, the e-mail address of each author.

- **Corresponding author.** Clearly indicate who will handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. **Ensure that phone numbers (with country and area code) are provided in addition to the e-mail address and the complete postal address. Contact details must be kept up to date by the corresponding author.**

- **Present/permanent address.** If an author has moved since the work described in the article was done, or was visiting at the time, a 'Present address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

Abstract

A concise and factual abstract is required. The abstract should state briefly the purpose of the research, the principal results and major conclusions. An abstract is often presented separately from the article, so it must be able to stand alone. For this reason, References should be avoided, but if essential, then cite the author(s) and year(s). Also, non-standard or uncommon abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their first mention in the abstract itself.

Graphical abstract

Although a graphical abstract is optional, its use is encouraged as it draws more attention to the online article. The graphical abstract should summarize the contents of the article in a concise, pictorial form designed to capture the attention of a wide readership. Graphical abstracts should be submitted as a separate file in the online submission system. Image size: Please provide an image with a minimum of 531 × 1328 pixels (h × w) or proportionally more. The image should be readable at a size of 5 × 13 cm using a regular screen resolution of 96 dpi. Preferred file types: TIFF, EPS, PDF or MS Office files. See <http://www.elsevier.com/graphicalabstracts> for examples. Authors can make use of Elsevier's Illustration and Enhancement service to ensure the best presentation of their images and in accordance with all technical requirements: [Illustration Service](#).

Highlights

Highlights are mandatory for this journal. They consist of a short collection of bullet points that convey the core findings of the article and should be submitted in a separate editable file in the online submission system. Please use 'Highlights' in the file name and include 3 to 5 bullet points (maximum 85 characters, including spaces, per bullet point). See <http://www.elsevier.com/highlights> for examples.

Keywords

Immediately after the abstract, provide a maximum of 6 keywords, using American spelling and avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, 'and', 'of'). Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof reading the article, etc.).

Plant

names

Authors and editors are, by general agreement, obliged to accept the rules governing biological nomenclature, as laid down in the *International Code of Botanical Nomenclature*.

Footnotes

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article. Many word processors build footnotes into the text, and this feature may be used. Should this not be the case, indicate the position of footnotes in the text and present the footnotes themselves separately at the end of the article.

Artwork

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Preferred fonts: Arial (or Helvetica), Times New Roman (or Times), Symbol, Courier.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Indicate per figure if it is a single, 1.5 or 2-column fitting image.
- For Word submissions only, you may still provide figures and their captions, and tables within a single file at the revision stage.
- Please note that individual figure files larger than 10 MB must be provided in separate source files. A detailed guide on electronic artwork is available on our website:

<http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalized, please 'save as' or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below):
EPS (or PDF): Vector drawings. Embed the font or save the text as 'graphics'.
TIFF (or JPG): Color or grayscale photographs (halftones): always use a minimum of 300 dpi.
TIFF (or JPG): Bitmapped line drawings: use a minimum of 1000 dpi.
TIFF (or JPG): Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale): a minimum of 500 dpi is required.

Please do not:

- Supply files that are optimized for screen use (e.g., GIF, BMP, PICT, WPG); the resolution is too low.
- Supply files that are too low in resolution.
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Non-electronic artwork

Provide all illustrations as high-quality printouts, suitable for reproduction (which may include reduction) without retouching. Number illustrations consecutively in the order in which they are referred to in the text. They should accompany the manuscript, but should not be included within the text. Clearly mark all illustrations on the back (or - in case of line drawings - on the lower front side) with the figure number and the author's name and, in cases of ambiguity, the correct orientation. Mark the appropriate position of a figure in the article.

Color artwork

Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF (or JPEG), EPS (or PDF), or MS Office files) and with the correct resolution. If, together with your accepted article, you submit usable color figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in color online (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in color in the printed version. **For color reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article.** Please indicate your preference for color: in print or online only. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Please note: Because of technical complications that can arise by converting color figures to 'gray scale' (for the printed version should you not opt for color in print) please submit in addition usable black and white versions of all the color illustrations.

Figure captions

Ensure that each illustration has a caption. A caption should comprise a brief title (**not** on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Please submit tables as editable text and not as images. Tables can be placed either next to the relevant text in the article, or on separate page(s) at the end. Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text and place any table notes below the table body. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in them do not duplicate results described elsewhere in the article. Please avoid using vertical rules.

References

Citation in text

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with either 'Unpublished results' or 'Personal communication'. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

Regular research papers have a reference limit of 50 cites and short communications should not exceed 20 cites.

Reference links

Increased discoverability of research and high quality peer review are ensured by online links to the sources cited. In order to allow us to create links to abstracting and indexing services, such as Scopus, CrossRef and PubMed, please ensure that data provided in the references are correct. Please note that

incorrect surnames, journal/book titles, publication year and pagination may prevent link creation. When copying references, please be careful as they may already contain errors. Use of the DOI is encouraged.

Web references

As a minimum, the full URL should be given and the date when the reference was last accessed. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference formatting

There are no strict requirements on reference formatting at submission. References can be in any style or format as long as the style is consistent. Where applicable, author(s) name(s), journal title/book title, chapter title/article title, year of publication, volume number/book chapter and the pagination must be present. Use of DOI is highly encouraged. The reference style used by the journal will be applied to the accepted article by Elsevier at the proof stage. Note that missing data will be highlighted at proof stage for the author to correct. If you do wish to format the references yourself they should be arranged according to the following examples:

Reference style

Text: All citations in the text should refer to:

1. *Single author:* the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. *Two authors:* both authors' names and the year of publication;
3. *Three or more authors:* first author's name followed by 'et al.' and the year of publication. Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed first alphabetically, then chronologically.

Examples: 'as demonstrated (Allan, 2000a, 2000b, 1999; Allan and Jones, 1999). Kramer et al. (2010) have recently shown'

List: References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters 'a', 'b', 'c', etc., placed after the year of publication.

Examples:

Reference to a journal publication:

Van der Geer, J., Hanraads, J.A.J., Lupton, R.A., 2010. The art of writing a scientific article. *J. Sci. Commun.* 163, 51–59.

Reference to a book:

Strunk Jr., W., White, E.B., 2000. *The Elements of Style*, fourth ed. Longman, New York.

Reference to a chapter in an edited book:

Mettam, G.R., Adams, L.B., 2009. How to prepare an electronic version of your article, in: Jones, B.S., Smith, R.Z. (Eds.), *Introduction to the Electronic Age*. E-Publishing Inc., New York, pp. 281–304.

Please note that Journal names and references should be provided in full.

ADAPTAÇÕES ESTRUTURAIS DE TRÊS ESPÉCIES DE ASTERACEAE DO CHACO BRASILEIRO

Ferraro, A.¹ & Scremin-Dias, E.¹

¹Laboratório de Anatomia Vegetal, Botânica, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Cidade Universitária, s/n, Caixa Postal 549, CEP: 79070-900, +55 67 3345.7735; Campo Grande, MS, Brasil. E-mail para correspondência: alxferraro@gmail.com.

RESUMO

Algumas estruturas morfológicas e anatômicas relacionadas ao déficit hídrico caracterizam adaptações de plantas que ocorrem naturalmente em ambientes secos. Neste trabalho é descrita a anatomia do sistema subterrâneo e da folha de três espécies de Asteraceae ocorrentes na porção brasileira do Chaco, avaliando o caráter adaptativo de seus órgãos e componentes celulares, com ênfase na interpretação de suas formas de resistência àquele ambiente. As três espécies apresentam sistema subterrâneo de resistência com acúmulo de substâncias, gemas (*Pterocaulon purpurascens* e *Wedelia trichostephia*) e células aquíferas no parênquima radial do xilema e floema secundários. As folhas são perenes, anfiestomáticas, com cristas estomáticas evidentes, anatomia Kranz (*Pectis gardneri*), células parenquimáticas aquíferas no mesófilo, ceras e ornamentações epicuticulares. Estas características são descritas como eficientes na manutenção hídrica, garantindo a sobrevivência dessas espécies em períodos de estresse ambiental e fisiológico.

Palavras-Chave: Sistemas Subterrâneos, Semiárido, Savana Estépica, Estresse Hídrico, Asteroideae.

ABSTRACT

Some morphological and anatomical structures related to drought characterize plant adaptations that occur naturally in dry environments. In this work, we describe the anatomy of the underground system and of leaves of three species of Asteraceae occurring in the Brazilian portion of the Chaco, evaluating the adaptive nature of their organs and cellular components, emphasizing the interpretation of their resistance forms to that environment. The species display underground system storage of substances, buds (*Pterocaulon purpurascens* e *Wedelia trichostephia*) and aquifer cells in radial parenchyma of secondary xylem and phloem. The leaves are perennial, amphistomatic, with stomatal ledges, Kranz anatomy (*Pectis gardneri*), aquifer parenchyma cells in the mesophyll, epicuticular waxes and ornaments. Such characteristics aim to improve the uptake and water maintenance, ensuring the survival of these species during environmental and physiological stress.

Key-Words: Underground Systems, Semi-arid, Steppic Savanna, Water Stress, Asteroideae.

INTRODUÇÃO

Em sentido amplo, adaptações em plantas ocorrem a partir de traços fenotípicos favorecidos pela seleção natural, que acarretam em mudanças hereditárias e auxiliam na aclimação da fisiologia em resposta às variações em seus ambientes (Howe e Brunnner, 2005). O desenvolvimento de estratégias que garantem o sucesso adaptativo das plantas ao ambiente depende da combinação da estrutura anatômica, morfológica, fisiológica, além da análise dos processos evolutivos dos táxons e de suas formas de vidas (Abrams, 1990; Fahn e Cutler, 1992; Gutterman, 2002).

Dentre as condições que podem afetar a viabilidade das plantas, o estresse caracterizado pelo déficit hídrico é um dos principais distúrbios estudados (Langridge e Reynolds, 2015). Usualmente, estresses ambientais como temperatura, intensidade luminosa e disponibilidade hídrica exercem influência seletiva no desenvolvimento de plantas (Metcalfe e Chalk, 1979). A condição de déficit hídrico ocorre quando a planta absorve e distribui menos água que suas necessidades diárias e, devido a isso, espécies adaptadas a locais propensos à seca exibem estratégias tanto para evitar quanto para tolerar esta condição, onde diferentes tecidos ou órgãos da planta respondem de forma diferente a esse estresse (Fan et al., 2006; Langridge e Reynolds, 2015; Scholz et al., 2007).

Nos ambientes áridos cujo déficit hídrico sazonal é acentuado, alguns padrões ecológicos e evolutivos, a exemplo do comprimento, diâmetro e frequência dos elementos de vasos, tipo de placa de perfuração, parênquima axial e radial com acúmulo de substâncias, entre outras características, têm sido indicados para a segurança e eficiência no transporte de água (Carlquist, 2009; Kraus et al., 2007, Yang et al., 2010), porém pouco se sabe sobre o padrão destes tecidos em espécies do estrato herbáceo-subarbustivo da maioria dos biomas. Tais repostas anatômicas relacionadas ao ambiente são determinantes na interpretação das adaptações das espécies ao seu ambiente particular (Basconsuelo et al., 2011; Kraus et al., 2010).

Ambientes áridos e semiáridos do planeta compartilham diversas famílias botânicas que possuem espécies com características fenotípicas similares, além de adaptações à falta d'água, fatores que constituem convergências adaptativas das espécies destes ambientes com déficit hídrico marcadamente sazonal. Para Asteraceae, que possui cerca de 24.000 espécies descritas e representa em torno de 10% da flora mundial, algumas características adaptativas relacionadas ao déficit hídrico já foram descritas e favorecem o entendimento de adaptações na recente irradiação do grupo em escala global (Anderberg et al., 2007; Peter e Katinas, 2003), entre elas, a capacidade de dispersão a longas distâncias e o sucesso no estabelecimento em habitats com condições climáticas e edáficas adversas (Anderberg et al., 2007; Bremer, 1994; Funk et al., 2009; Panero e Funk, 2008).

Na região centro-sul-americana, o Chaco é considerado uma planície sedimentar caracterizado como uma das mais extensas áreas contínuas de florestas secas da América do Sul, com clima marcadamente sazonal e temperaturas variáveis (Adámoli et al., 1990; Lewis et al., 1990; Prado, 1993; Sartori, 2012). No Brasil, tais variações e sazonalidade climática ocorrem de forma mais branda, e as diferentes fitofisionomias do Chaco variam em função de fatores climáticos e edáficos, apresentando alta

diversidade de ambientes e heterogeneidade de espécies, quando comparada a outras áreas com ambientes áridos e semiáridos (Adámoli, 1987; Sartori, 2012; Silva et al., 2008; Spichiger et al., 1991).

Portanto, as condições climáticas sazonalmente marcantes do Chaco, especialmente o déficit hídrico acentuado, podem refletir na presença de características estruturais expressas tanto na morfologia quanto na anatomia das espécies que naturalmente habitam este domínio. Essas características podem ser similares ou diferirem em distintas taxa. Neste trabalho é apresentada a descrição da anatomia de folhas e sistemas subterrâneos de três espécies de Asteraceae que compõem o estrato herbáceo-subarbusculo da porção brasileira do Chaco – *Pterocaulon purpurascens* Malme, *Wedelia trichostephia* DC. e *Pectis gardneri* Baker –, para avaliarmos o caráter adaptativo de seus órgãos e componentes celulares, com ênfase na interpretação de suas formas de resistência àquele ambiente. Estes aspectos tendem a agregar informações ainda não descritas para as espécies selecionadas com distribuição restrita a ambientes sazonalmente secos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo e Coleta

O Chaco possui cerca de 800.000 km² de extensão e está distribuído nas regiões norte e central da Argentina, leste do Paraguai e sudeste da Bolívia e extremo oeste do Brasil (Adámoli et al., 1990; Lewis et al., 1990; Prado, 1993). A porção brasileira do Chaco possui distribuição restrita à região sudoeste do bioma Pantanal, ocupa aproximadamente 7% do bioma e está inserido na sub-região do Pantanal do Nabileque, no Estado do Mato Grosso do Sul (Prado et al., 1992) (Fig. 1). Com base em elementos fitofisionômicos e florísticos o Chaco brasileiro agrega subgrupos em Savana Estépica Florestada ou Chaco Florestado, Savana Estépica Arborizada ou Chaco Arborizado, Savana Estépica Parque ou “Carandazal” e Savana Estépica Gramíneo-Lenhosa ou Chaco Graminoso (IBGE, 2012). O clima é quente e seco, com estação seca abrangendo os meses de abril a setembro com pouca chuva (100 mm), a chuvosa de novembro a fevereiro (970 mm), e os meses de março e outubro podem ser considerados transicionais conforme os períodos (Carvalho e Sartori, 2015).

As três espécies selecionadas – *Pectis gardneri* Baker, *Wedelia trichostephia* DC. e *Pterocaulon purpurascens* Malme – possuem folhas perenes durante a estação seca, e foram coletadas em diferentes áreas do município de Porto Murtinho, o Dique (21°42'59,31”S 57°53'57,51”W), fazenda Santa Vergínia (22°00'22,67”S 57°54'13,23”W) e fazenda Toro Pampa (21°58'02,58”S 57°53'24,94”W), respectivamente, sendo a primeira e segunda caracterizadas por formações de Savana Estépica Arborizada e a terceira, por Savana Estépica Florestada, no sudoeste de Mato Grosso do Sul. Foram coletados dez indivíduos por espécie destinados aos estudos anatômicos. Os espécimes foram incorporados à coleção do Herbário CGMS da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (CGMS 40809, 40807 e 40805, respectivamente).

Análises Anatômicas

Foram realizadas análises anatômicas dos órgãos vegetativos de cinco indivíduos por espécie. Foram selecionadas folhas a partir do quarto nó, com as regiões da nervura mediana, internervural e bordo. Os sistemas subterrâneos foram analisados a partir de porções espessadas e não espessadas. A classificação morfológica dos sistemas subterrâneos seguiu [Appezato-da-Glória \(2003\)](#). A classificação das estruturas anatômicas em xerofíticas ou xeromórficas seguiu [Fahn e Cutler \(1992\)](#).

As amostras foram fixadas em FAA 50 e FNT ([Kraus e Arduin, 1997](#)), desidratadas na série etflica e armazenadas em álcool 70%. Os sistemas subterrâneos foram seccionados transversalmente em micrótomo de deslize (Leica SM 2000 R), em 10 µm de espessura e corados em Azul de Alcian etanólico 1% e Safranina etanólica 1%. As folhas foram emblocadas em Histoiresina[®], seccionadas transversalmente em micrótomo rotativo (Leica RM 2145) em 7 µm de espessura e coradas com Azul de Toluidina ([Bukatsch, 1972 apud. Kraus e Arduin, 1997](#)). Para dissociação do xilema secundário, procedeu-se com a técnica de [Franklin \(1946\)](#), seguindo com a coloração em Safranina etanólica 1%. A mensuração do diâmetro, comprimento e frequência dos elementos de vasos por mm² foi obtida de 30 células de três indivíduos e, a partir disso, foi calculada a média e desvio padrão para as espécies.

A documentação fotográfica do material em foi feita em microscópio fotônico e estereomicroscópio (Leica DMBL) acoplados a sistema de captura de imagens (Leica DC 300F), com projeção de escalas micrométricas correspondentes.

Análises Histoquímicas

A constatação da presença de metabólitos foi realizada em folhas e sistemas subterrâneos frescos e/ou fixados, tanto em FAA 50 quanto em FNT, utilizando cloreto de zinco iodado para visualização de amido ([Johansen, 1940](#)), Floroglucina acidificada para lignina ([Johansen, 1940](#)), cloreto férrico para compostos fenólicos ([Johansen, 1940](#)), vermelho de rutênio para mucilagem ([Gregory e Baas, 1989](#)) e Sudam IV para lipídeos ([Pearse, 1985](#)).

Análises de Ultraestrutura

Porções das lâminas foliares de material fixado foram preparadas para a Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). O material selecionado foi desidratado na série etflica, obtido o ponto crítico de secagem, montados em suportes metálicos e metalizados em ouro (Dentum Vacuum Desk IV, LLC). As eletromicrografias foram obtidas em MEV Jeol JSM-6880LV.

RESULTADOS

Anatomia dos Sistemas Subterrâneos

Os sistemas subterrâneos de *Pterocaulon purpurascens* e *Wedelia trichostephia* são espessados, com raízes laterais por toda extensão em *P. purpurascens* e na região apical do eixo axial em *W. trichostephia* (Fig. 2a e 2b). Autoenxertia (Fig. 2c e 2d) e gemas endógenas dispostas no parênquima cortical e formadas a partir do floema secundário caracterizam xilopódio para essas espécies (Fig. 2e e

2f). O sistema subterrâneo destas espécies é caulinar, diferenciando-se de *Pectis gardneri* cuja estrutura é pouco espessada, com raízes laterais distribuídas na região mediana do eixo axial, ausência de gemas e autoenxertia e abundância de parênquima de reserva nos constituintes do xilema e floema, caracterizando uma raiz tuberosa (Fig. 2g).

Os sistemas subterrâneos das três espécies são revestidos por periderme de espessura variada – 3-6 camadas de células em *P. purpurascens*, 4-6 camadas em *W. trichostephia* e 3-4 camadas em *P. gardneri* –, com células que variam de cúbicas a retangulares achatadas (Fig. 3a, 3b e 3c). A periderme de *W. trichostephia* apresenta tricomas e em *P. gardneri* ocorrem sequências longitudinais de células com paredes muito espessadas formando saliências globosas ao longo da sua extensão, além da presença de compostos fenólicos (Fig. 3d e 3e). Subjacente à periderme ocorre pequena extensão de parênquima cortical nas três espécies e, com exceção de *P. gardneri*, ductos secretores e agrupamentos de esclereides, com formação de aerênquima esquizógeno em *P. purpurascens* (Fig. 3a). As três espécies possuem floema secundário em proporção visivelmente menor que xilema secundário, com células condutoras de lume reduzido, ladeadas por células volumosas de parênquima radial, algumas precursoras das células aquíferas (Fig. 3f, 3g e 3h).

O xilema secundário de *P. purpurascens* e *W. trichostephia* possui arranjo radial dos vasos, onde ocorrem grupos de 3-7 e 2-15 células, respectivamente, diferentemente de *P. gardneri* que possui elementos de vasos com arranjo difuso, solitários ou em grupos de 3-15 células, exibindo para as três espécies placas de perfurações simples e pontoações intervasculares alternas areoladas, além de serem longos (142 µm cada), estreitos (23,09 µm, 24,85 µm e 18,78 µm, respectivamente) e numerosos por mm² (247,6/mm², 333,4/mm² e 392,2/mm², respectivamente). Anéis sazonais são visíveis apenas em *W. trichostephia* e fibras de paredes espessas e lignificadas distribuem-se entremeadas ao parênquima axial de todas as espécies (Fig. 4a, 4b e 4c).

Em secções longitudinais, os raios parenquimáticos variam de uni a multisseriados para as três espécies, os quais apresentam células lignificadas bem como as típicas parenquimáticas com parede primária delgada, predominando células volumosas com aparente função de armazenamento de água e mucilagens, além de amido no caso de *P. purpurascens* e compostos fenólicos em *P. gardneri* (Fig. 5a, 5b e 5c).

Anatomia Foliar

Folhas perenes, com diferentes formatos e tamanho no mesmo indivíduo ocorrem para as três espécies avaliadas (Fig. 6a, 6b e 6c). Secções transversais evidenciam epiderme unisseriada, com células de tamanhos irregulares, geralmente elípticas e com poucas variações no formato em *W. trichostephia* e *P. purpurascens* e formato e tamanho similares em *P. gardneri*. As paredes celulares anticliniais são sinuosas e as pericliniais externas variam de lisas a papilosas, nas três espécies, levemente mais espessas que as internas.

As folhas são dorsiventrais com mesofilo heterogêneo em *P. purpurascens* e *W. trichostephia*, e mesofilo homogêneo em *P. gardneri*, todas anfiestomáticas, com estômatos anomocíticos e cristas estomáticas com impregnação de ceras epicuticulares nas células oclusoras (Fig. 7a-7f). Em *P. purpurascens* as células oclusoras estão posicionadas acima das demais células epidérmicas na face abaxial (Fig. 7a). *Wedelia trichostephia* apresenta amplas câmaras subestomáticas (Fig. 7b). Estrias epicuticulares ocorrem em *W. trichostephia* e *P. gardneri*, visíveis em microscopia de luz e melhor evidenciadas pela micromorfologia (Fig. 7g).

Em *P. purpurascens* e *W. trichostephia* ocorre colênquima angular no parênquima regular da nervura mediana, subjacente à epiderme da face adaxial, e feixes colaterais fechados e abertos, respectivamente (Fig. 8a e 8b). Drusas de tamanho reduzido estão presentes nas células do parênquima paliçádico de *P. purpurascens*, além de células de grande volume com provável função de armazenamento de água (Fig. 7a). Bordos recurvados para a face abaxial ocorrem nessas espécies (Fig. 8c e 8d). *Pectis gardneri* exibe uma camada de células volumosas, hipodérmicas, provavelmente aquíferas e disposição concêntrica aos feixes vasculares do parênquima paliçádico, caracterizando bainha *Kranz* com distribuição levemente irregular, a partir da primeira camada de parênquima regular, com periciclo interrompido internamente à bainha de mestoma, além de bolsas secretoras esquizolisógenas (Fig. 8e).

Tricomas tectores de *P. purpurascens* são unisseriados, compostos de 1-5 células, em maior proporção na epiderme da face abaxial quando comparada à adaxial, enquanto os tricomas glandulares são globosos e restritos aos sulcos das folhas em ambas as faces, predominando 4-6 células secretoras de substâncias lipídicas (Fig. 9a e 9b). Em *W. trichostephia* os tricomas multisseriados são compostos por uma coluna de 3-5 células alongadas em série e 5-12 células na base, com ápice afilado e base oblonga secretora de substâncias lipídicas, além de ornamentações nas paredes periclinais externas, evidenciadas pela micromorfologia (Fig. 9c e 9d). *Pectis gardneri* apresenta 2-3 pares de cerdas na base das folhas, formadas basicamente por células epidérmicas lignificadas com estômatos (Fig. 9e e 9f).

DISCUSSÃO

Sistemas Subterrâneos

Sistemas subterrâneos são frequentes em espécies do Chaco, evidenciados em trabalhos realizados por [Silva \(2011\)](#) e [Yule \(2012\)](#) para indivíduos de Leguminosae. Formação e emissão de novos ramos aéreos em períodos favoráveis para a planta estão entre as funções dessas estruturas, além de auxiliar na propagação vegetativa, o que gera vantagem adaptativa e confere resistência durante eventos sazonais extremos ([Appezato-da-Glória, 2003](#); [Appezato-da-Glória et al., 2008a](#); [Rizzini e Heringer, 1961](#)), a exemplo de inundação, geada e seca que ocorrem na região, igualmente atribuídas aos xilopódios presentes em *P. purpurascens* e *W. trichostephia* e à raiz tuberosa de *P. gardneri*. Tais estruturas subterrâneas possuem papel de armazenamento hídrico e de frutanos envolvidos na distribuição energética para órgãos aéreos entre períodos de dormência e floração ([Appezato-da-Glória, 2003](#); [Silva](#)

et al., 2014), além do transporte e acúmulo das substâncias, fator de grande importância no estabelecimento e sobrevivência da espécie durante as estações abióticas restritivas do Chaco.

Algumas estratégias resultam da eficiência na regulação e mobilidade de compostos orgânicos e inorgânicos, além de atuar diretamente na defesa da planta (Johnson, 1975; Levin, 1973), como os tricomas com acúmulo de substâncias lipídicas presentes na periderme de *W. trichostephia*, não comumente citados para este órgão e restringindo-se a poucas espécies de Asteraceae do Cerrado (Appezato-da-Glória et al., 2012). Outras estratégias visam resistir à degradação e dessecação dos tecidos subsequentes, em adição à defesa (Evert, 2013), a exemplo dos compostos fenólicos presentes na periderme de *P. gardneri*, reportados para espécies de Asteraceae com raízes tuberosas ocorrentes em afloramentos rochosos do Cerrado brasileiro (Joaquim et al., 2014), e do desenvolvimento de saliências globosas dispostas longitudinalmente neste tecido resultantes da diferenciação de suas células em resposta ao estresse por aquecimento, aumentando sua produção e acumulando-as em camadas (Ginzberg et al. 2009). Tal espessamento é citado aqui pela primeira vez como ocorrente em uma espécie de Asteraceae e novos estudos com *Pectis* são necessários para confirmar se é uma característica comum às espécies do gênero ou foi geneticamente predeterminada.

A pequena extensão de parênquima cortical evidenciada nas três espécies confere resistência à dessecação, pois diminui a rota percorrida pela água e aperfeiçoa as relações hídricas (Fahn e Cutler, 1992). Na porção brasileira do Chaco, inundações são frequentes durante os períodos de chuvas, além da presença de solos salinos (Prado, 1993; Sartori, 2012). Dessa forma, o aerênquima no xilopódio de *P. purpurascens* configura característica adaptativa a ambientes periodicamente inundados e salinos, e sua formação pode estar relacionada tanto ao solo encharcado quanto pela ausência ou excesso de algum nutriente no solo, ou pela coocorrência desses dois fatores (Fahn e Cutler, 1992, Marschner, 1995), visto que há a presença de sais visualizada sobre o solo na área de ocorrência desta espécie.

Ductos e canais secretores de substâncias lipofílicas, presentes no parênquima cortical das três espécies estudadas, são caracterizados como espaços intercelulares delimitados por epitélio de células secretoras, podendo estar distribuídos por todos os órgãos da planta ou limitados a apenas um órgão (Fahn, 1979; Solereder, 1908). Estruturas secretoras em sistemas subterrâneos ainda são pouco avaliadas, sendo que tais estruturas contribuíram para o sucesso no estabelecimento da família. Estudos recentes têm sido desenvolvidos a fim de esclarecer dúvidas acerca da localização, função e composição química dos órgãos aéreos e subterrâneos, além de auxiliar na identificação e diferenciação de espécies de Asteraceae (Aguilera et al., 2004; Appezato-da-Glória et al., 2008b; Appezato-da-Glória et al. 2012; Bombo et al., 2012; Bombo et al., 2014; Cury e Appezato-da-Glória, 2009; Oliveira et al., 2013).

Células parenquimáticas de diferentes tecidos ocorrentes nas três espécies avaliadas apresentam função de reserva hídrica, a exemplo das células aquíferas visualizadas nos raios parenquimáticos do floema e xilema secundários. Os raios parenquimáticos, tanto no floema quanto xilema secundários, são maiores do que a porção condutora dos mesmos, fator que, segundo Machado et al. (2005), está relacionado à eficiência no transporte entre xilema e floema, além de exibirem função como tecido de reserva, perante condições ambientais adversas, comuns no Chaco.

Espécies que passam por flutuações climáticas bruscas desenvolveram características que auxiliam na segurança e eficiência da condutividade hídrica durante períodos de seca ambiental e fisiológica, a exemplo do arranjo radial e agrupamento dos vasos, assim como elementos de vaso estreitos e curtos (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000; Metcalfe e Chalk 1979; Wheeler e Baas, 1993). Além disso, o comprimento, diâmetro e densidade dos elementos de vaso são eficientes em garantir maior resistência e proteção ao xilema contra atrito, cavitação e colapso (Sperry et al., 2006). Outra característica apontada como uma especialização mais acelerada durante a adaptação a ambientes secos são placas de perfuração simples, as quais auxiliam na redução da resistência ao fluxo hídrico e facilitam a dissolução de bolhas após embolia (Alves e Angyalossy-Alfonso, 2000; Carlquist, 1977; Carlquist e Hoekman, 1985).

O acúmulo de substâncias nos raios parenquimáticos do xilema das três espécies denota uma estratégia que prioriza o desenvolvimento de tecidos de armazenamento ao invés de sustentação (Metcalfe e Chalk, 1979). Tais substâncias, a exemplo de amido e mucilagens, são eficientes na resistência de eventos como fogo e seca e asseguram a eficácia do transporte, através altera o equilíbrio osmótico e auxilia na manutenção do fluxo hídrico, além de exibir alta capacidade de retenção de água nos tecidos, fator que pode auxiliar as espécies a suprir suas necessidades hídricas durante um período de estresse físico ou fisiológico (Fahn e Cutler, 1992; Metcalfe e Chalk, 1979).

Diferentes células podem submeter-se a mudanças substanciais no volume com pouca variação no turgor, o que reflete numa estratégia para auxiliar no armazenamento de água (Holbrook, 1995; Scholz et al., 2007), a exemplo da redução da expansão celular e do crescimento em *W. trihostephia*, formando anéis sazonais, em época de baixa disponibilidade hídrica, com a estabilidade do volume das células do parênquima radial, fato igualmente observado em *P. gardneri*.

Anatomia Foliar

As três espécies apresentam pequenas variações no padrão das células epidérmicas, com características que impedem a perda d'água do interior do órgão por evaporação e auxiliam na resistência das células contra ruptura física quando submetidas à seca constante, evitando também a compressão de seus tecidos internos, o que poderia diminuir ou cessar a fotossíntese (Fahn e Cutler, 1992; Larcher, 2006; Turner, 1994). Demais características, como a presença de cristas estomáticas, ceras e estrias epicuticulares são responsáveis pelo aumento da capacidade de escoamento da água que atinge a superfície epidérmica e dificultam a difusão de água e solutos pela cutícula (Evert, 2013; Struwig et al., 2011), caracteres adaptativos importantes para o sucesso da distribuição destas espécies no Chaco.

Para espécies xeromórficas são descritas duas estratégias principais que resultam no sucesso de sua distribuição em ambientes áridos, uma que visa diminuir a taxa de fotossíntese e transpiração e outra que intensifica esses dois processos (Fahn e Cutler, 1992; Shields, 1950). Apesar destas características fisiológicas não terem sido mensuradas, a presença de câmaras subestomáticas amplas em *W. trichostephia* reflete estas estratégias, pois estabelece gradiente superficial de difusão entre o clorênquima

e o ambiente, diminuindo as taxas de transpiração, além de promover maior absorção de CO₂ para dentro desses espaços intercelulares (Fahn e Cutler, 1992; Pickard, 1981; Roth-Nebelsick, 2007).

Diferentes condições de luminosidade afetam estruturas relacionadas ao balanço hídrico e à fotossíntese, sendo que diferenças anatômicas acarretam em adaptações fisiológicas em diferentes níveis e auxiliam na manutenção do potencial hídrico nas folhas, a exemplo das células aquíferas no parênquima paliçádico de *P. purpurascens*, as quais estão associadas ao metabolismo, reserva e transporte de água nesse tecido (Dettke e Milaneze-Gutierrez, 2008; Fahn e Cutler, 1992, Rossatto e Kolb, 2010). Apesar de cristais prismáticos ocorrerem no parênquima paliçádico e serem considerados adaptativos às condições de seca, devido ao suporte mecânico oferecido ao tecido sob condições de déficit hídrico (Fahn e Cutler, 1992; Metcalfe e Chalk, 1979), este caráter necessita de maiores avaliações haja vista cristais estarem amplamente distribuídos também em hidrófitas e mesófitas. Bainha lignificada citada como eficiente na proteção contra a incidência luminosa elevada é característica adaptativa desenvolvida ao longo do curso evolutivo, auxiliando na proteção fisiológica da espécie contra fatores ambientais (Vargas, 2013).

Considerando o ambiente do Chaco, onde o suprimento hídrico adequado ocorre em curtos períodos, seguidos de longos períodos de alta temperatura e incidência luminosa, plantas C₄ possuem vantagem adaptativa, pois possuem o dobro de eficiência na utilização da água que plantas C₃ (Fahn e Cutler, 1992; Metcalfe e Chalk, 1979). Além disso, plantas com estrutura *Kranz*, a exemplo de *P. gardneri*, num contexto fisiológico, possuem vantagem adaptativa sobre as demais e são eficientes em manter a taxa de fotossíntese ao máximo sob intensa luminosidade. Anatomia *Kranz* é amplamente difundida em Asteraceae, principalmente para o gênero *Pectis* (Metcalfe e Chalk, 1979; Muhaidat et al., 2007; Peter e Katinas, 2003; Sage et al., 2011; Smith e Turner, 1975; Solereder, 1908).

Outras características são apontadas como adaptativas a ambientes áridos, a exemplo de bordos recurvados e tricomas, ambos na face abaxial, os quais formam uma barreira úmida que interfere na transpiração e influencia a difusão da água por meio da diminuição da perda de vapor d'água do mesófilo para o ambiente e aumentam a reflexão dos raios solares, diminuindo a temperatura foliar, além de serem importantes em estudos de cunho evolutivo e demais relações florísticas, como a classificação de aspectos fisiológicos, ecológicos e adaptativos, através da identificação e descrição dessas estruturas (Evert, 2013; Fahn, 1986; Fahn e Cutler, 1992; Payne, 1978; Werker, 2000).

As substâncias lipofílicas sintetizadas por células e tricomas secretores das espécies avaliadas estão envolvidas na regulação e mobilidade de compostos orgânicos e inorgânicos, auxiliando na retenção de água nos tecidos foliares e configuram valor adaptativo ao déficit hídrico, além de desempenharem também papel importante na defesa contra herbívoros (Fahn, 1979; Johnson, 1975; Levin, 1973; Metcalfe e Chalk, 1979; Werker 2000). Tais estruturas estão inseridas em sulcos na epiderme de ambas as faces em *P. purpurascens*, similar ao encontrado por Milan et al. (2006) em *Mikania glomerata* Sprengl., espécie de Asteraceae do Cerrado brasileiro. As ornamentações nos tricomas em *W. trichostephia* podem auxiliar na redução da perda de água, segundo descrito por Gil et al. (2012) para *W. buphthalmiflora* Lorentz, espécie do Chaco Argentino. As cerdas na base das folhas de *P. gardneri* são rígidas devido à lignina impregnada nas paredes das células e são características da subtribo *Pectidinae* (Anderberg et al., 2007).

A ocorrência de estômatos nessas estruturas, aliados à anatomia *Kranz* exibida pela espécie e área foliar reduzida, favorece a transpiração e relações hídricas da espécie com o ambiente, processos fundamentais no sucesso ao seu estabelecimento no Chaco.

CONCLUSÃO

Por meio da descrição anatômica da folha e do sistema subterrâneo de *P. purpurascens*, *W. trichostephia* e *Pectis gardneri* pode-se inferir que os mecanismos estruturais – morfológicos e anatômicos – encontrados para estas espécies podem ser referenciados como importantes na regulação e manutenção hídrica. Os tecidos e células, tanto do sistema subterrâneo quanto das folhas, corroboram o descrito para espécies xerófitas que, por meio de diferentes mecanismos, melhoram e/ou aperfeiçoam a captação e reserva de água e/ou evitam sua perda excessiva em períodos de estresse ambiental ou fisiológico, o que auxiliou o sucesso na ocorrência destas espécies ao ambiente em questão. O fato de estas espécies possuírem folhas perenes, aliado às características de seus sistemas subterrâneos, evidencia também a presença de um eficiente aparato ecofisiológico, associado à resistência ao déficit hídrico, que merece investigações futuras. Tais características tendem a agregar valores às discussões sobre questões adaptativas de plantas naturais de ambientes áridos e semiáridos, sob influência de clima marcadamente sazonal, disponibilidade hídrica geralmente escassa e temperaturas variáveis extremas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.D., 1990. Adaptation and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology*, 7: 227-238;
- Adámoli, J., 1987. A vegetação do Pantanal. In: Allem, A. C.; Valls, J. F. M (Eds), Recursos forrageiros nativos do Pantanal Mato-Grossense: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Centro Nacional de Recursos Genéticos. Brasília;
- Adámoli, J.; Sennhauser, E.; Acero, J.M.; Rescia, A., 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of biogeography*, 17: 491-500;
- Aguilera, D.B.; Meira, R.M.S.A.; Ferreira, F.A., 2004. Anatomia e histoquímica dos órgãos vegetativos de *Siegesbeckia orientalis* (Asteraceae) *Planta Daninha*, 22(4), 483-489;
- Alves, E.S.; Angyalossy-Alfonso, V., 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA journal*, 21(1), 3-30;
- Anderberg, A.A.; Baldwin, B.G.; Bayer, R.G.; Breitweiser, J.; Jeffrey, C.; Dillon, M.O.; Eldeñas, P.; Funk, V.; Garcia-Jacas, N.; Hind, D.N.J.; Karis, P.O.; Lack, H.W.; Nesom, G.; Nordenstam, B.; Oberprieler, Ch.; Panero, J.L.; Puttock, C.; Robinson, H.; Stuessy, T.F.; Susanna, A.; Urtubey, E.; Vogt, R.; Ward, J.; Watson, L.E., 2007. *Compositae. Flowering Plants· Eudicots*. Springer Berlin Heidelberg, 61-588;
- Appizzato-da-Glória, B., 2003. Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil. Ribeirão Preto, 80p.;

- Appezato-da-Glória, B.; Cury, G.; Soares, M.K.M.; Rocha, R.; Hayashi, A.H., 2008a. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135(1): 103-113;
- Appezato-da-Glória, B.; Hayashi, A.H.; Cury, G.; Soares, M.K.M.; Rocha, R., 2008b. Occurrence of secretory structures in underground systems of seven Asteraceae species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157(1): 789-796;
- Appezato-da-Glória, B.; Da Costa, F.B.; Silva, V.C.; Gobbo-Neto, L.; Rehder, V.L.G.; Hayashi, A.H., 2012. Glandular trichomes on aerial and underground organs in *Chrysolaena* species (Vernoniae–Asteraceae): Structure, ultrastructure and chemical composition. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 207(12), 878-887;
- Basconsuelo, S.; Grosso, M.; Molina, M.G.; Malpassi, R.; Kraus, T.; Bianco, C., 2011. Comparative root anatomy of papilionoid legumes. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(9): 799-807;
- Bombo, A.B.; Oliveira, T.S.; Oliveira, A.S.S.; Rehder, V.L.G.; Magenta, M.A.G.; Appezato-Da-Glória, B., 2012. Anatomy and essential oils from aerial organs in three species of *Aldama* (Asteraceae–Heliantheae) that have a difficult delimitation. *Australian Journal of Botany*, 60(7), 632-642;
- Bombo, A.B.; Oliveira, T.S.; Oliveira, A.S.S.; Rehder, V.L.G.; Appezato-da-Glória, B., 2014. Anatomy and essential oil composition of the underground systems of three species of *Aldama* La Llave (Asteraceae). *Journal of the Torrey Botanical Society*, 141(2), 115-125;
- Bremer, K., 1994. *Asteraceae: Cladistics and Classification*. Timber Press, Portland;
- Bukatsch, F., 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos*, 61(8): 255;
- Carlquist, S., 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 887-896;
- Carlquist, S., 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 26-65;
- Carlquist, S.; Hoekman, D.A., 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA Bulletin*, 6(4): 319-347;
- Carvalho, F.S.; Sartori, A.L.B., 2015. Reproductive phenology and seed dispersal syndromes of woody species in the Brazilian Chaco. *Journal of Vegetation Science*, 26: 302-311;
- Cury, G.; Appezato-da-Glória, B., 2009. Internal secretory spaces in thickened underground systems of Asteraceae species. *Australian Journal of Botany*, 57(3), 229-239;
- Dettke, G.A.; Milaneze-Gutierrez, M.A., 2008. Anatomia caulinar de espécies epífitas de Cactaceae, subfamília Cactoideae. *Hoehnea*, 35(4), 583-595;
- Evert, R., 2013. *Anatomia das Plantas de Esau. Meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. São Paulo: Blucher, 726p.;
- Fan, L.; Linker, R.; Gepstein, S.; Tanimoto, E.; Yamamoto, R.; Neumann, P.M., 2006. Progressive inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone of maize roots is related to increased lignin metabolism and progressive stelar accumulation of wall phenolics. *Plant Physiology*, 140(2): 603-612;
- Fahn, A., 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, 302p.;

- Fahn, A., 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany*, 57(5), 631-637;
- Fahn, A.; Cutler, D.F., 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 178p.;
- Franklin, G.L., 1946. A rapid method of softening wood for microtome sectioning. *Tropical Woods*, 88, 35;
- Funk, V.A.; Susanna, A.; Stuessy, T.F.; Robinson, H., 2009. Classification of Compositae. *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*, 171-192;
- Gil, S.P.; Seisdedos, L.; Reyna, M.E.; Cerana, M.M., 2012. Leaf epidermis in three Asteraceae native species of Argentina with ornamental potential. *Phyton (Buenos Aires)*, 81, 205-210;
- Ginzberg, I., Barel, G., Ophir, R., Tzin, E., Tanami, Z., Muddarangappa, T., Jong, W., Fogelman, E., 2009. Transcriptomic profiling of heat-stress response in potato periderm. *Journal of experimental botany*, erp281;
- Gregory, M.; Baas, P., 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *Israel Journal of Botany*, 38: 125-174;
- Gutterman, Y., 2002. *Survival Strategies of Annual Desert Plants*. Springer, New York, 348p.;
- Holbrook, N.M., 1995. Stem water storage. *In Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*, Academic Press, San Diego, CA, pp. 151-174;
- Howe, G.T., Brunner, A.M., 2005. An evolving approach to understanding plant adaptation. *New Phytologist*, 167(1), 1-5;
- IBGE, 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro;
- Joaquim, E.O.; Figueiredo-Ribeiro, R.C.L.; Hayashi, A.H.; Carvalho, M.A.M., 2014. Inulin contents and tissue distribution in storage underground organs of Asteraceae from the Brazilian rocky fields. *Botany (Ottawa. Print)*, v. 92, p. 827-836;
- Johansen, D.A., 1940. *Plant microtechnique*. New York, MacGraw-Hill Boo Co. Inc., 523p.;
- Johnson, H.B., 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review*, 41(3), 233-258;
- Kraus, J.E.; Arduin, M., 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Editora Universidade Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro;
- Kraus, T.A.; Grosso, M.A.; Basconsuelo, S.C.; Bianco, C.A.; Malpassi, R.N., 2007. Morphology and anatomy of shoot, root, and propagation systems in *Hoffmannseggia glauca*. *Plant Biology*. 9(6): 705-712;
- Kraus, T.A.; Basconsuelo, S.; Grosso, M.; Malpassi, R.N., 2010. Anatomía comparativa de raíces em papilionoideas leguminosas. Un valor sistemático? In *Simposio de morfo-anatomia e ecofisiologia. V Conferencia Internacional de Leguminosas, Avances no Século XXI*. Buenos Aires, 8-14 de Agosto;
- Langridge, P., Reynolds, M.P., 2015. Genomic tools to assist breeding for drought tolerance. *Current opinion in biotechnology*, 32, 130-135;
- Larcher, W., 2006. *Ecofisiologia Vegetal*. RiMa, São Carlos, 550p.;
- Levin, D.A., 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review of Biology*, 3-15;
- Lewis, J.P.; Pire, E.E.; Prado, D.E.; Stofela, S.L.; Franceschi, E.A.; Carnevale, N.L., 1990. Plant communities and phytogeographical position of a larger depression in the Great Chaco, Argentina. *Vegetation*, 86: 25-38;

- Machado, S.R.; Marcati, C.R.; Morretes, B.L. DE; Angyalossy, V., 2005. Comparative bark anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA Journal*, 26(4), 477;
- Marschner, H., 1995. Adaptation of plants to adverse chemical soil conditions. Mineral nutrition of higher plants, 2, 596-680;
- Metcalf, C.R.; Chalk, L., 1979. Anatomy of the dicotyledons: volume 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. Oxford, Clarendon Press;
- Milan, P.; Hayashi, A.H.; Appezzato-da-Glória, B., 2006. Comparative leaf morphology and anatomy of three Asteraceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(1), 135-144;
- Muhaidat, R.; Sage, R.F.; Dengler, N.G., 2007. Diversity of Kranz anatomy and biochemistry in C_4 eudicots. *American Journal of Botany*, 94(3), 362-381;
- Oliveira, T.; Bombo, A.B.; Appezzato-Da-Glória, B., 2013. Anatomy of vegetative organs with an emphasis on the secretory structures of two species of *Aldama* (Asteraceae–Heliantheae). *Botany*, 91(6), 335-342;
- Panero, J.L.; Funk, V.A., 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(2): 757-782;
- Payne, W.W., 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia*, 30(2), 239-255;
- Pearse, A.G.E., 1985. Histochemistry: theoretical and applied. 4 ed. Edinburgh: Churchill Livingstone, 1055p.;
- Peter, G.; Katinas, L., 2003. A new type of Kranz anatomy in Asteraceae. *Australian Journal of Botany*, 51(2), 217-226;
- Pickard, W.F., 1981. The ascent of sap in plants. *Progress in biophysics and molecular biology*, 37, 181-229;
- Prado, D.E., 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? A review. *Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. Candollea*, 48(1): 145-172;
- Prado, D.E., Gibbs, P.E., Pott, A., Pott, V.J., 1992. The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. In *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries* (P.A. Furley, J. Proctor & J. A. Ratter, eds.), Ed. Chapman & Hall, London, p.451-470;
- Rizzini, C.T.; Heringer, E.P., 1961. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. *Phyton*, 17, 105-124;
- Rossatto, D.R.; Kolb, R.M., 2010. *Gochmatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasilica*, 24(3), 605-612;
- Roth-Nebelsick, A., 2007. Computer-based studies of diffusion through stomata of different architecture. *Annals of botany*, 100(1), 23-32;
- Sage, R.F.; Christin, P.A.; Edwards, E.J., 2011. The C_4 plant lineages of planet Earth. *Journal of Experimental Botany*, 62(9), 3155-3169;
- Sartori, A.L.B., 2012. The Brazilian Chaco. *Glalia*, 4(1): 11-18;
- Scholz, F.G.; Bucci, S.J.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C.; Franco, A.C.; Miralles-Wilhelm, F., 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment*, 30(2), 236-248;
- Shields, L.M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *The Botanical Review*, 16(8), 399-447;

- Silva, J.R., 2011. Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de Leguminosae do Chaco Brasileiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Silva, M.P.; Mauro, R.A.; Abdon, M.; Silva, J.S.V., 2008. Estado de conservação do Chaco (Savana Estépica) brasileiro. In: Simpósio Nacional Cerrado; Desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais, 9. Brasília, 12 a 17 de outubro de 2008. Brasília, out.2008. Anais... Planaltina, DF: Embrapa Cerrados;
- Silva, E.M.S., Hayashi, A.H., Appezzato-da-Glória, B., 2014. Anatomy of vegetative organs in *Aldama tenuifolia* and *A. kunthiana* (Asteraceae: Heliantheae). *Brazilian Journal of Botany*, 37(4), 505-517;
- Smith, B.N.; Turner, B.L., 1975. Distribution of Kranz syndrome among Asteraceae. *American Journal of Botany*, 541-545;
- Solereider, H., 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany (Vol. 1). Clarendon Press;
- Sperry, J.S.; Hacke, U.G.; Pittermann, J., 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), 1490-1500;
- Spichiger, R.; Ramella, L.; Palese, R.; Mereles, F., 1991. Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo: contribución al estudio de la flora y de la vegetación de Chaco. *Candollea*, 46: 541-564;
- Struwig, M.; Jordaan, A.; Siebert, S., 2011. Anatomical adaptations of *Boerhavia* L. and *Commicarpus* standl. (Nyctaginaceae) for survival in arid environments of Namibia. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 53(2), 50-58;
- Turner, I.M., 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, 669-675;
- Vargas, W., 2013. Anatomia foliar com ênfase em estruturas secretoras em espécies de *Eriosema* (DC.) Desv.: interpretações ecológicas e contribuições à filogenia e taxonomia. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande;
- Werker, E., 2000. Trichome diversity and development. In: Hallahan, DL, Gray, JC. *Plant Trichomes*. London: Academic, p.1-30;
- Wheeler, E.A.; Baas, P., 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology*, 487-498;
- Yang, S.; Furukawa, I.; Jiang, Z., 2010. Anatomical variations in the woody plants of arid areas. In: *Desert Plants* (pp.135-155). Springer Berlin Heidelberg;
- Yule, T.S., 2012. Anatomia do sistema subterrâneo em leguminosas herbáceas e sub-arbustivas do Chaco brasileiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande.



Figura 1. Mapa da porção brasileira do Chaco, no município de Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul (MS), Brasil. Os pontos indicados representam o local de coleta das espécies, onde ● representa os pontos de coleta das espécies. Detalhe: em destaque, representação do *Gran Chaco* na América do Sul. Créditos: Renan da Silva Olivier.

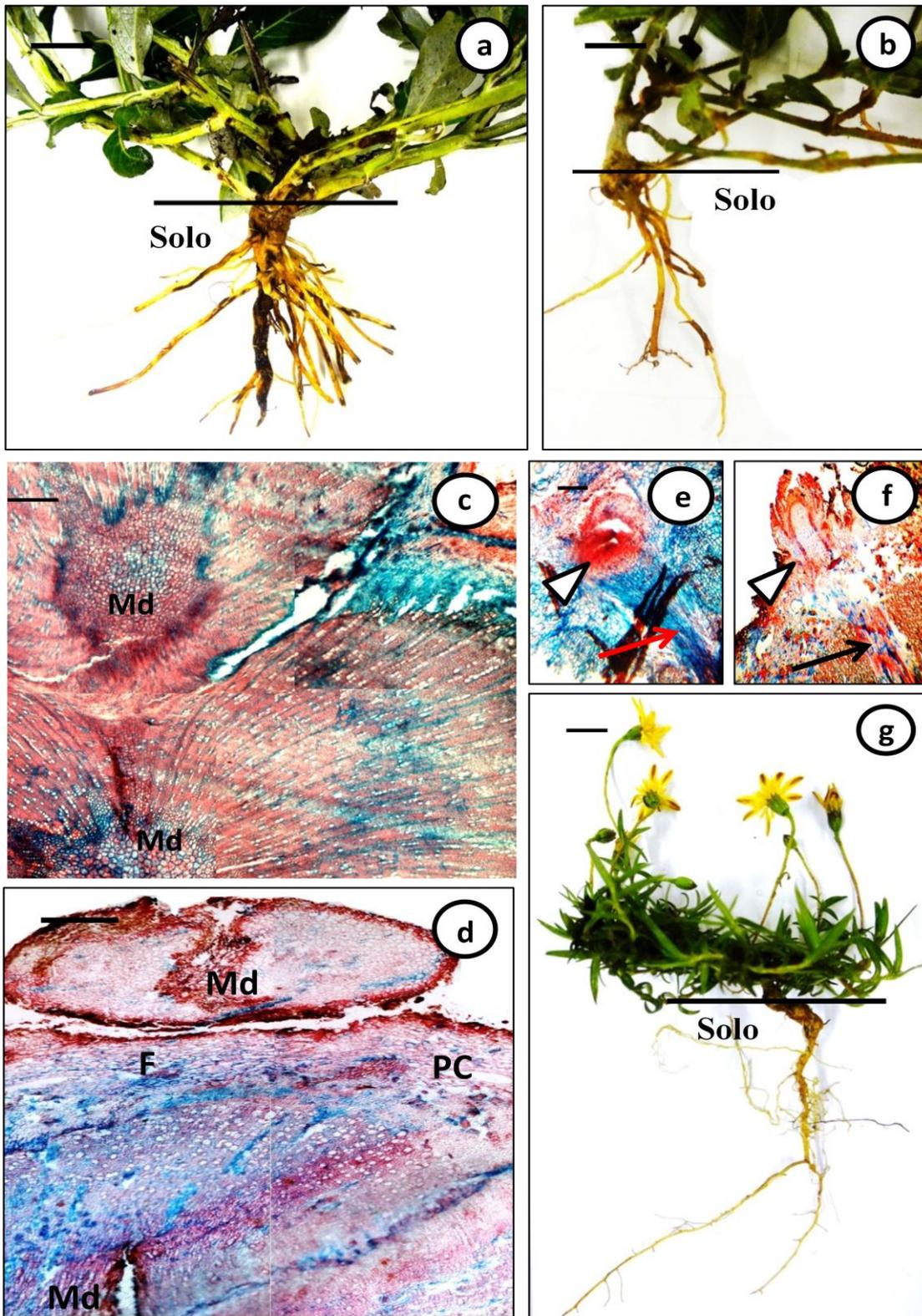


Figura 2: Padrões morfológicos e anatômicos dos sistemas subterrâneos. **Fig. 2a.** Xilopódio de *Pterocaulon purpurascens*; **Fig. 2b.** Xilopódio de *Wedelia trichostephia*; **Fig. 2c e 2d.** Autoenxertia; **Fig. 2e e 2f.** Gemas endógenas; **Fig. 2g.** Raiz Tuberosa de *Pectis gardneri*; **Legenda:** Md, Medula; PC, Parênquima Cortical; Ponta de Seta, Gema Endógena; Setas, Traço vascular. **Barras de Escala:** Fig. 2a, 2b e 2g = 1 cm; Fig. 2c e 2d = 100 μ m; Fig. 2e e 2f = 50 μ m.

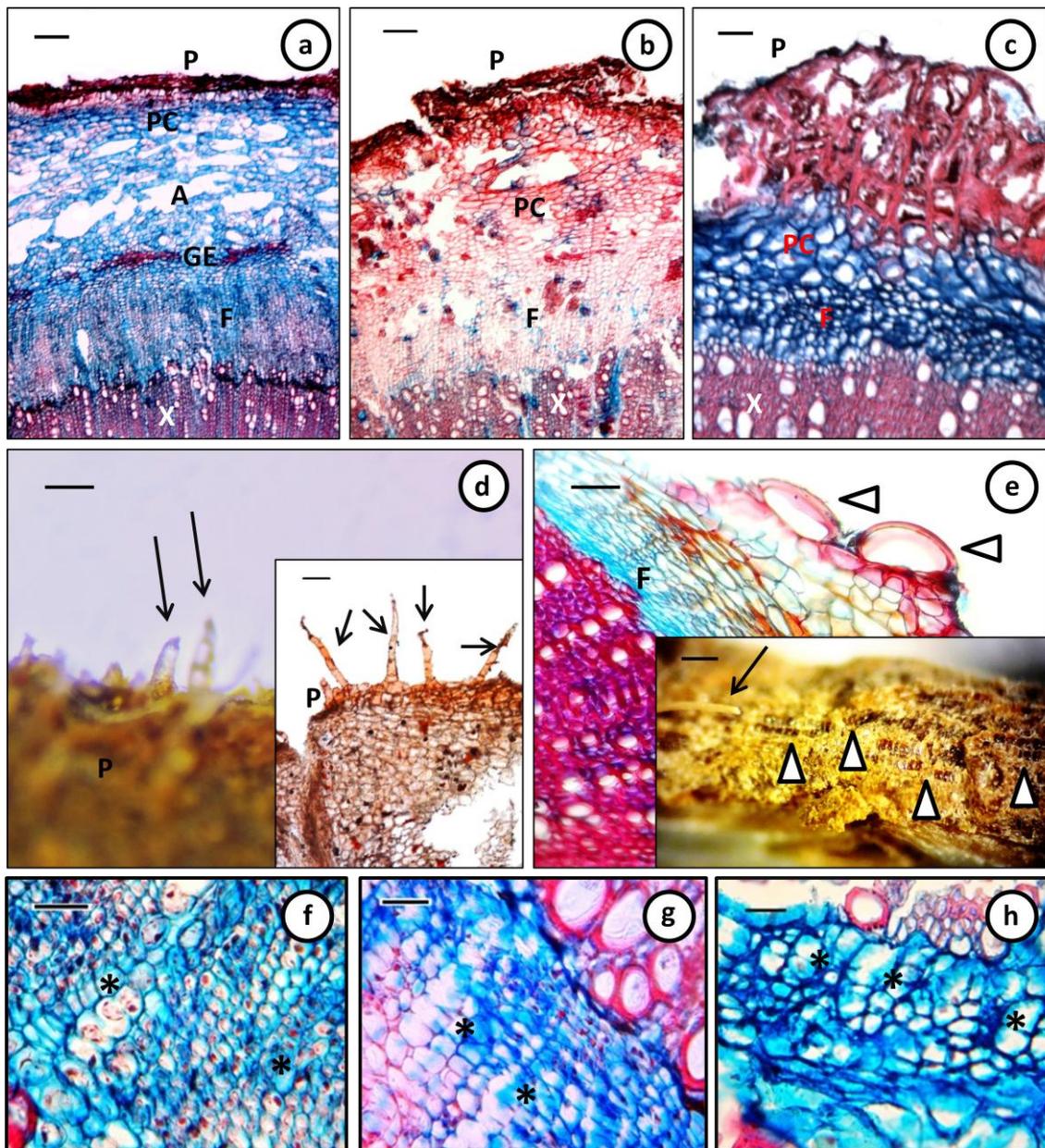


Figura 3: Sistemas de revestimento e preenchimento dos sistemas subterrâneos. **Fig. 3a.** Periderme, parênquima cortical, aerênquima lisógeno e floema secundário em *P. purpurascens*; **Fig. 3b.** Periderme, parênquima cortical e floema secundário em *W. trichostephia*; **Fig. 3c.** Periderme, parênquima cortical e floema secundário em *P. gardneri*; **Fig. 3d e Detalhe.** Tricomas na periderme do xilopódio de *W. trichostephia*; **Fig. 3e e Detalhe.** Sequências longitudinais de células epidérmicas formando saliências globosas na periderme de *P. gardneri*; **Fig. 3f.** Raios do floema secundário evidenciando células aquíferas em *P. purpurascens*; **Fig. 3g.** Raios do floema secundário evidenciando células aquíferas em *W. trichostephia*; **Fig. 3h.** Raios do floema secundário evidenciando células aquíferas em *P. gardneri*; **Legenda:** P, Periderme; PC, Parênquima Cortical; F, Floema Secundário; X, Xilema Secundário; GE, Grupamentos de Esclereídes, *, Células aquíferas; Pontas de Seta, Saliências Globosas; Setas, Tricomas. **Barras de Escala:** Fig. 3a – 3c e 3e = 100 µm. Detalhe 3e = 0,5 mm; Fig. 3d = 1 mm; Detalhe = 100 µm; Fig. 3f – 3h = 50 µm.

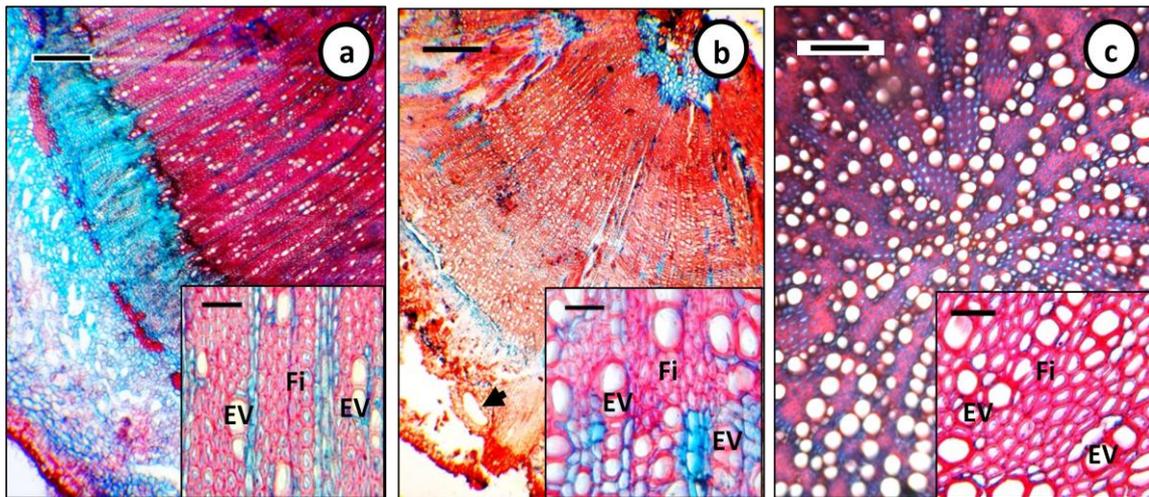


Figura 4. Xilema. **Fig. 4a e Detalhe.** Elementos de vaso com arranjo em série radial em *P. purpurascens*, com detalhe das fibras no parênquima axial; **Fig. 4b e Detalhe.** Elementos de vaso com arranjo em série radial em *W. trichostephia* com detalhe das fibras no parênquima axial; **Fig. 4c e Detalhe.** Elementos de vaso com arranjo difuso em *Pectis gardneri* com detalhe das fibras no parênquima axial. **Barras de Escala:** Fig. 4a = 100 μm . Detalhe = 50 μm ; Fig. 4b= 100 μm . Detalhe = 50 μm ; Fig. 4c = 100 μm . Detalhe = 50 μm ;

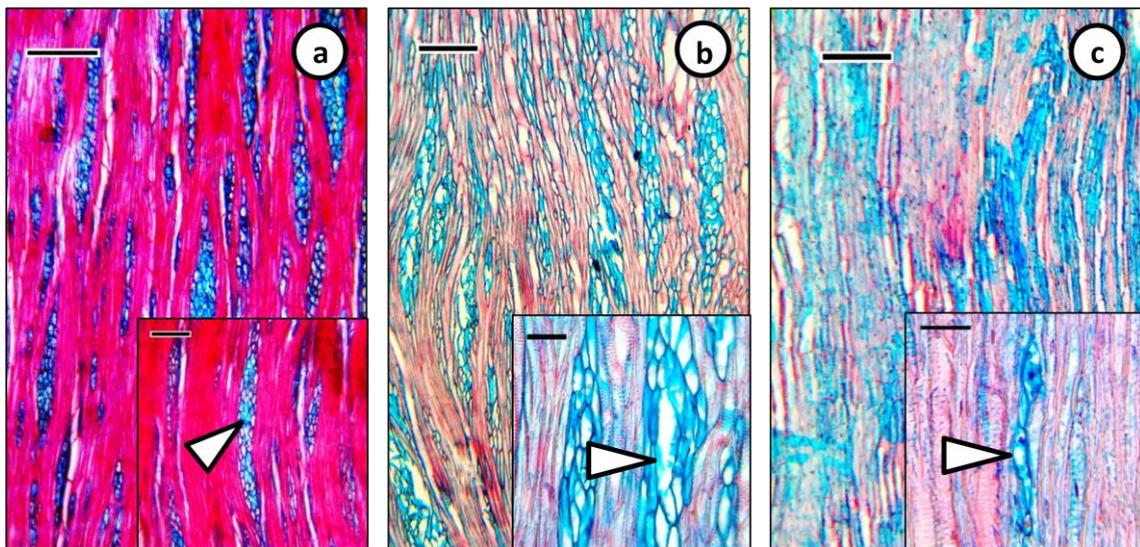


Figura 5. Xilema em seção longitudinal. **Fig. 5a e Detalhe.** Raios e parênquima axial em *P. purpurascens* com detalhe das células aquíferas nos raios parenquimáticos; **Fig. 5b e Detalhe.** Raios e parênquima axial em *W. trichostephia* com detalhe das células aquíferas nos raios parenquimáticos; **Fig. 5c e Detalhe.** Raios e parênquima axial em *P. gardneri* com detalhe das células aquíferas nos raios parenquimáticos. **Legenda:** Pontas de Seta, Células aquíferas nos raios parenquimáticos. **Barras de Escala:** Fig. 5a = 100 μm . Detalhe = 50 μm ; Fig. 5b = 100 μm . Detalhe = 50 μm ; Fig. 5c = 100 μm . Detalhe = 50 μm .

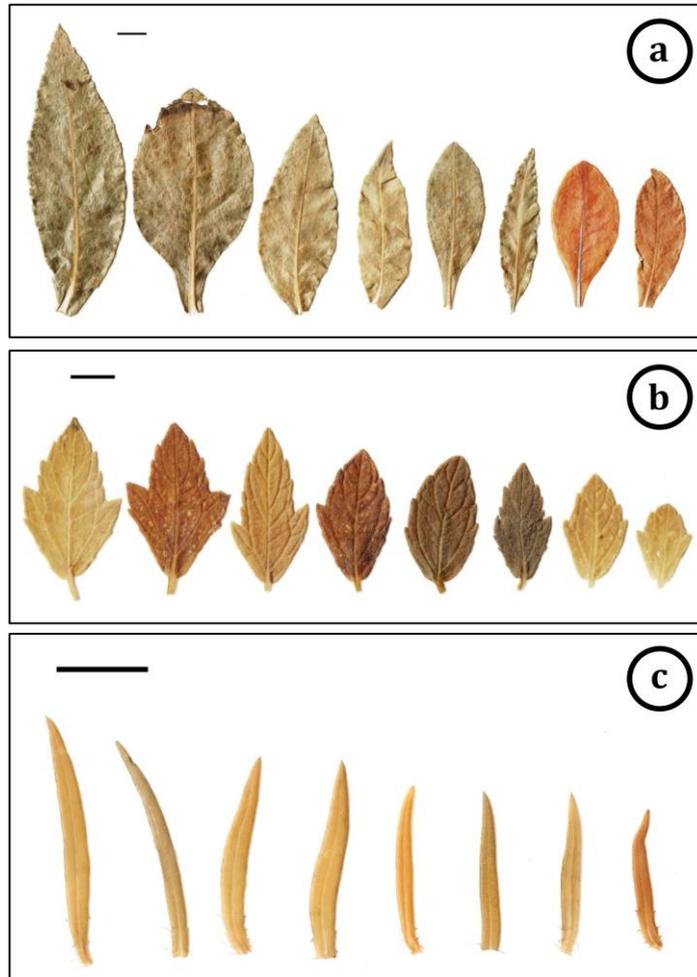


Figura 6. Morfologia Foliar. **Fig. 6a.** Variação morfológica em folhas de *P. purpurascens*; **Fig. 6b.** Variação morfológica em folhas de *W. trichostephia*; **Fig. 6c.** Variação morfológica em *P. gardneri*; **Barras de Escala:** Fig. 6a – 6c = 1 cm.

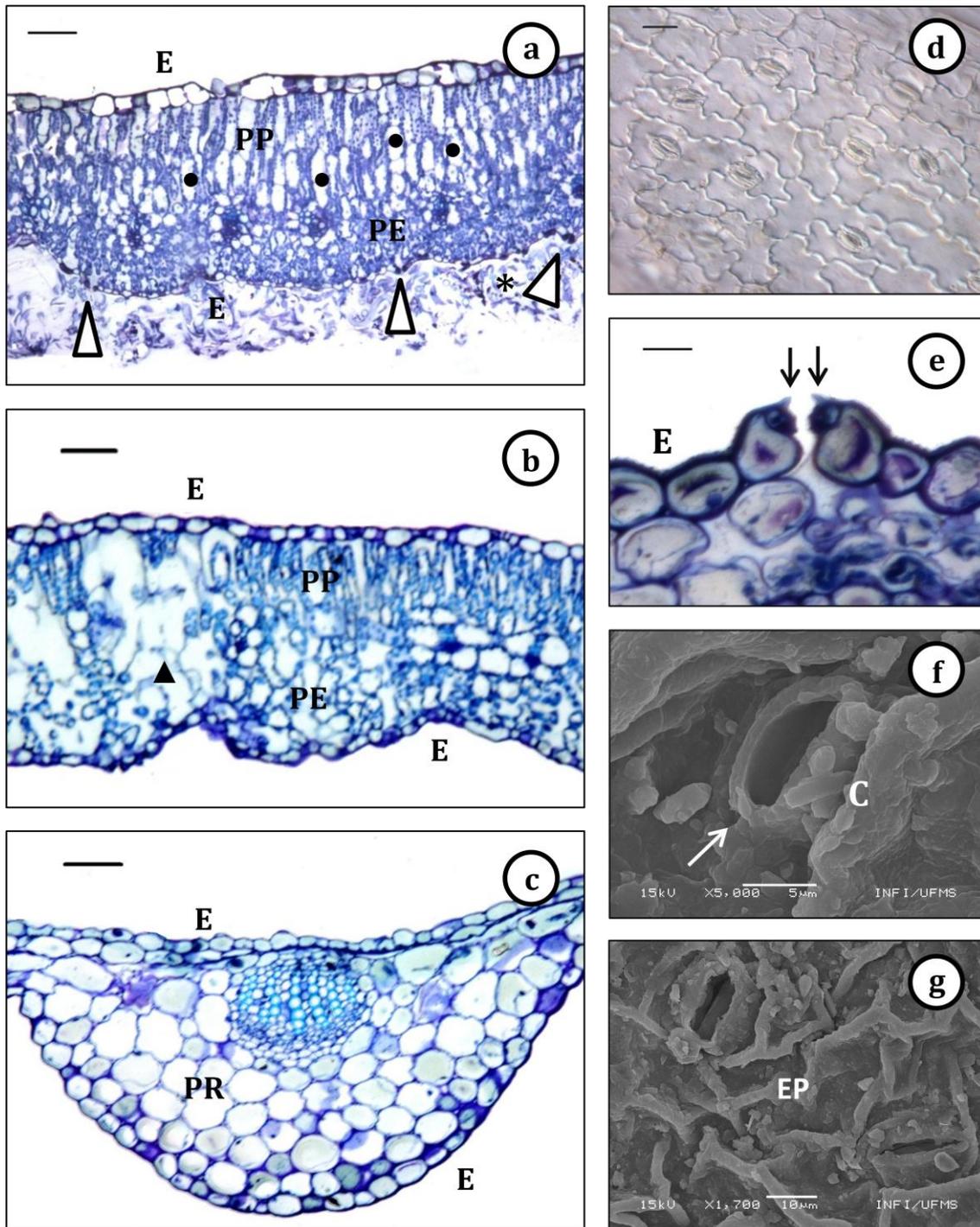


Figura 7. Mesofilo e Complexo Estomático. **Fig. 7a.** Mesofilo em corte transversal de *P. purpurascens*; **Fig. 7b.** Mesofilo em corte transversal de *W. trichostephia*; **Fig. 7c.** Mesofilo em corte transversal de *P. gardneri*; **Fig. 7d.** Estômatos anomocíticos; **Fig. 7e.** Cristas Estomáticas; **Fig. 7f.** Ceras epicuticulares ao redor de estômato e em cristas estomáticas; **Fig. 7g.** Estrias epicuticulares. **Legendas:** E, Epiderme; PP, Parênquima Paliçádico; PE, Parênquima Esponjoso; PR, Parênquima Regular; *, Tricomas na face abaxial; ●, Células aquíferas; ▲, Câmaras Subestomáticas; C, Ceras Epicuticulares; EP, Estrias Epicuticulares; Setas pretas e brancas, Cristas Estomáticas; Pontas de Seta, estômatos acima da epiderme. **Barras de Escala:** Fig. 7a – 7d = 100 µm; Fig. 7e = 50 µm; Fig. 7f = 5 µm; Fig. 7g = 10 µm.

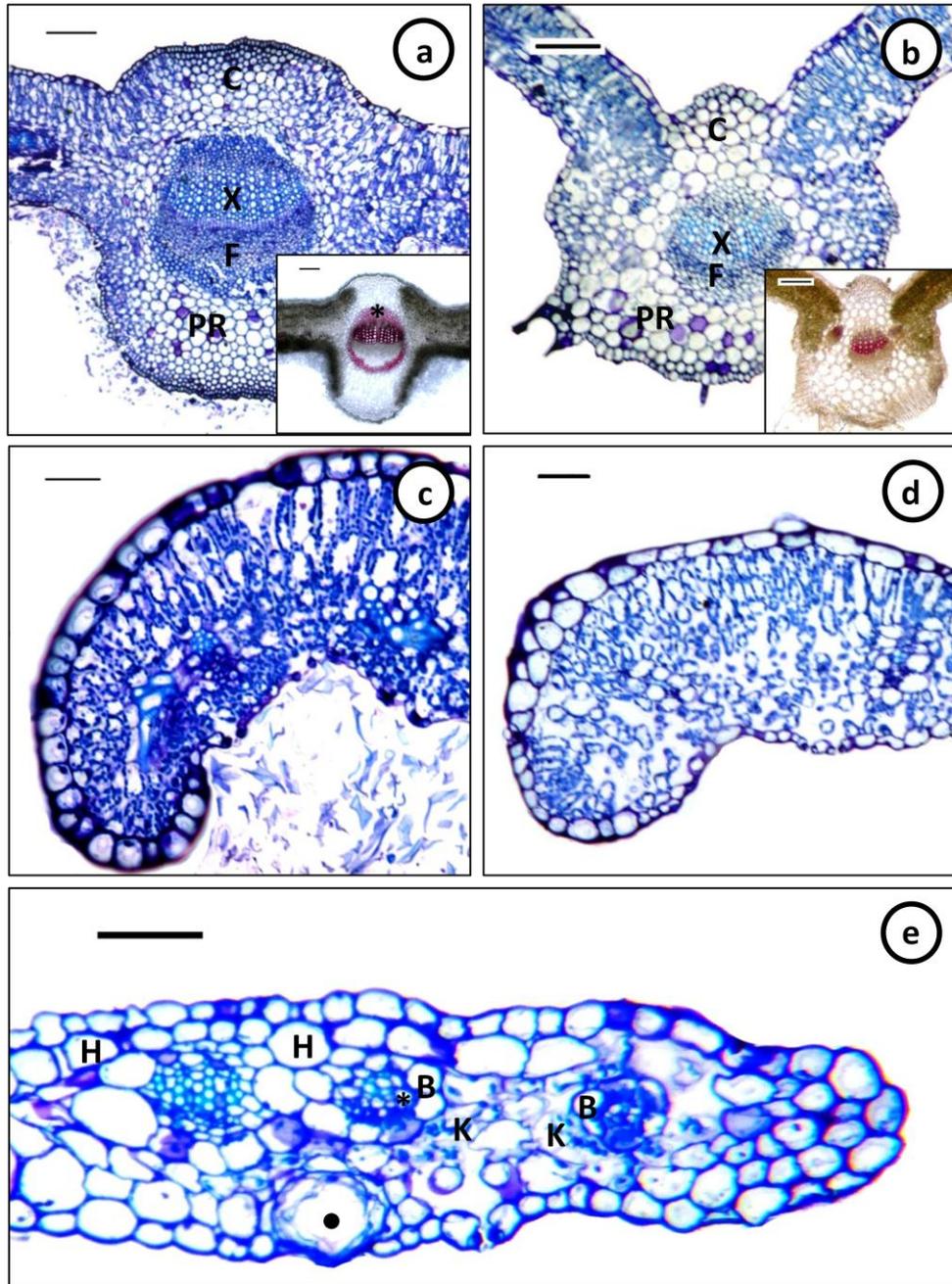


Figura 8. Nervura Mediana e Bordo foliar. **Fig. 8a e Detalhe.** Nervura mediana de *P. purpurascens* com detalhe para os feixes colaterais fechados; **Fig. 8b e Detalhe.** Nervura mediana de *W. trichostephia* com detalhe para os feixes colaterais abertos; **Fig. 8c.** Bordo recurvado para a face abaxial em *P. purpurascens*; **Fig. 8d.** Bordo recurvado para a face abaxial em *W. trichostephia*; **Fig. 8e.** Mesofilo e bordo de *Pectis gartneri*. **Legendas:** C, Colênquima; X, Xilema; F, Floema; PR, Parênquima Regular; K, Bainha Kranz; B, Bainha de Mestoma; H, Células Hipodérmicas Aquíferas; *, Periciclo; ●, Bolsa Secretora Esquizolisógena. **Barras de Escala:** Fig. 8a – 8e = 100 µm.

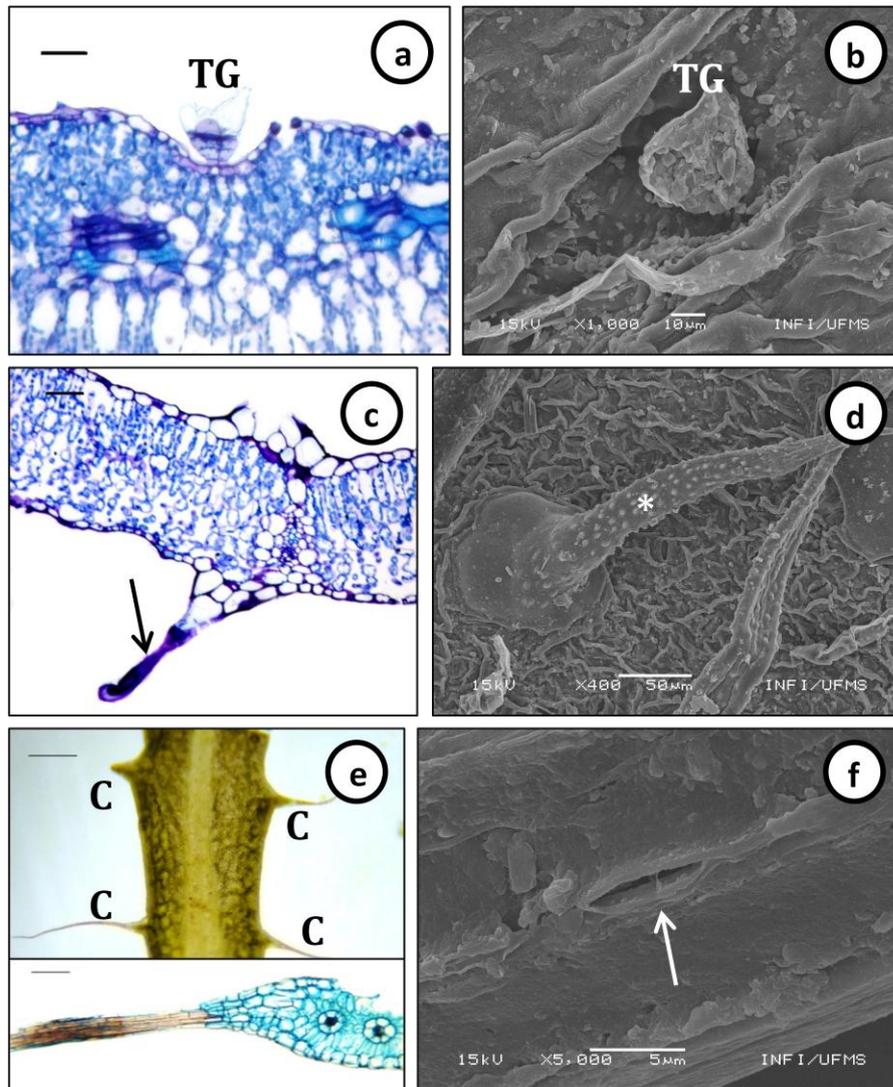


Figura 9. Tricomas e Cerdas. **Fig. 9a.** Tricoma Glandular em sulco na face abaxial de *P. purpurascens*; **Fig. 9b.** Micromorfologia do tricoma glandular evidenciando conteúdo armazenado em *P. purpurascens*; **Fig. 9c.** Tricoma multisseriado em *W. trichostephia*; **Fig. 9d.** Micromorfologia de tricoma multisseriado evidenciando ornamentações no corpo da estrutura, em *W. trichostephia*; **Fig. 9e e Detalhe.** Cerdas na base foliar de *P. gardneri* com detalhe para a presença de lignina nessa estrutura; **Fig. 9f.** Estômato na cerda de *P. gardneri*. **Legendas:** TG, Tricoma Glandular; C, Cerda; Seta preta, Tricoma multisseriado; Seta branca, Estômato; *, Ornamentações do tricoma multisseriado. **Barras de Escala:** Fig. 9a = 80 μm ; Fig. 9b = 10 μm ; Fig. 9c = 100 μm ; Fig. 9d = 50 μm ; Fig. 9e = 1 mm. Detalhe = 100 μm ; Fig. 9f = 5 μm .

Tabela 1. Características morfológicas e anatômicas dos sistemas subterrâneos e folhas das três espécies de Asteraceae coletadas em remanescentes de Chaco no município de Porto Murtinho, MS. **Legenda:** +, presença; -, ausência; ±, Desvio Padrão; Valor em negrito, Média.

Características Avaliadas		Espécies			
		<i>Pterocaulon purpurascens</i> Malme	<i>Wedelia trichostephia</i> DC.	<i>Pectis gardneri</i> Baker	
Morfológicas	Sistema Subterrâneo	Classificação	Xilopódio	Xilopódio	Raiz Tuberosa
		Autoenxertia	+	+	-
		Espessura média (mm)	(5,31)- 9,76 -(14,39) ± 2,63	(2,66)- 6,89 -(9,82) ± 2,24	(2,18)- 3,37 -(5,72) ± 1,07
	Folha	Dimorfismo foliar	+	+	+
		Folhas Perenes	+	+	+
Anatômicas	Sistema Subterrâneo	Gemas	+	+	-
		Origem da Gema	Endógena	Endógena	N.A.
		Pequena extensão de Parênquima Cortical	+	+	+
		Aerênquima	+	-	-
		Ductos e Canais secretores de substâncias lipofílicas	+	+	+
		Sequências longitudinais de saliências globosas na epiderme	-	-	+
		Cordões ou grupos de Esclereides no Parênquima Cortical	+	+	+
		Proporção Xilema:Floema	16:1	14:1	8:1
		Células Aquíferas nos Raios Parenquimáticos	-	+	+
		Anéis Sazonais	-	+	-
		Diâmetro Elementos de Vaso (µm)	(12,06)- 23,09 -(37,88) ± 5,56	(11,29)- 24,85 -(49,88) ± 6,12	(2,93)- 18,78 -(42,7) ± 6,6
		Comprimento Elemento de Vasos (µm)	(96,71)- 142,05 -(251,45) ± 36,4	(86,63)- 142,93 -(361,29) ± 53,43	(88,66)- 142,39 -(294,02) ± 24,43
		Elementos de Vaso/mm ²	(233)- 247,6 -(266) ± 12,16	(316)- 333,4 -(352) ± 15,74	(308)- 392,2 -(443) ± 52,2
		Presença de Compostos Fenólicos	+	-	+
		Presença de Amido	+	-	-
		Presença de Lipídios	+	-	+
Presença de Mucilagens e Substâncias Pécicas	+	+	+		

	Presença de Lignina	+	+	+
Folha	Paredes Anticlinais Sinuosas	+	+	+
	Estômatos em ambas as faces	+	+	+
	Tipo de estômato	Anomocítico	Anomocítico	Anomocítico
	Estômatos acima do plano das células epidérmicas	+	-	-
	Câmaras Subestomáticas amplas	-	+	-
	Cristas Estomáticas	+	+	+
	Ceras Epicuticulares	+	+	+
	Ornamentações Epicuticulares	+	+	+
	Cerdas nas folhas (com Estômatos)	-	-	+
	Tricomas em uma ou ambas as faces	+	+	-
	Tricomas glandulares em sulcos	+	-	-
	Tricomas com ornamentações nas paredes anticlinais externas	-	+	-
	Tricomas com base secretora	-	+	-
	Bolsas Secretoras Esquizolisógenas	-	-	+
	Proporção Parênquima Paliçádico:Parênquima Esponjoso	2:1	1:1	N.A.
	Colênquima	+	+	-
	Bordos recurvados para a face abaxial	+	+	-
	Anatomia Kranz	-	-	+
	Células de armazenamento de água	+	+	+
	Feixes colaterais fechados	+	-	-
	Proporção Xilema:Floema	1:1	1:1	2:1
	Cristais	+	-	-
	Presença de Compostos Fenólicos	+	+	+
	Presença de Amido	+	+	+
	Presença de Lipídios	+	+	+
	Presença de Mucilagens e Substâncias Pécicas	+	+	+
	Presença de Lignina	+	+	+

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As análises anatômicas das folhas e sistema subterrâneo das três espécies avaliadas neste trabalho – *Pterocaulon purpurascens* Malme, *Wedelia trichostephia* DC. e *Pectis gardneri* Baker – evidenciaram adaptações ao déficit hídrico, característica sazonal comum no Chaco, que provavelmente são eficientes em evitar a perda excessiva de água, além de melhorar seu armazenamento e manutenção, garantindo a sobrevivência dessas espécies em períodos de estresse ambiental e fisiológico.

Pterocaulon purpurascens e *Wedelia trichostephia* possuem sistemas subterrâneos gemíferos e capazes de gerar novos indivíduos, podendo também auxiliar na propagação vegetativa a partir da rebrota de gemas. Estes órgãos auxiliam na resistência a eventos de seca e/ou cheia sazonais, perda da parte aérea e, por vezes, fogo, através do acúmulo de substâncias em seus tecidos. Além disso, a presença de periderme, a pequena extensão de parênquima cortical e células aquíferas em raios parenquimáticos, elementos de vaso pequenos, numerosos por área e de diâmetro reduzido, auxiliam no sucesso destas espécies e de *Pectis gardneri*, no que se refere aos processos hídricos planta-ambiente descritos nesta pesquisa.

As folhas perenes dessas espécies desenvolveram estratégias, citadas como eficientes tanto para diminuir a taxa de fotossíntese e transpiração quanto para intensificar esses dois processos. A presença de células aquíferas no parênquima paliçádico de *P. purpurascens* e *W. trichostephia*, assim como a presença de células hipodérmicas também aquíferas e anatomia Kranz em *Pectis gardneri*, refletem essas estratégias. Outras características vistas tanto na morfologia quanto na anatomia são apontadas como adaptativas a ambientes com estresse hídrico marcante, físico ou fisiológico, a exemplo da presença de bordos recurvados para a face abaxial, cutícula espessa, folhas anfiestomáticas, cristas estomáticas, ceras e ornamentações epicuticulares. Estudos ecofisiológicos futuros poderiam complementar as características adaptativas evidenciadas neste estudo.