

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

SILVIA ROBERTA SANTOS SILVA

**ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS DE HERBÁCEAS EM RESPOSTA A
CONDIÇÕES XÉRICAS**

RECIFE

2016

SILVIA ROBERTA SANTOS SILVA

**ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS DE HERBÁCEAS EM RESPOSTA A
CONDIÇÕES XÉRICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Orientador (a): Prof.^a Dr.^a Emília Cristina Pereira de Arruda

Co-orientador (a): Prof.^a Dr.^a. Jarcilene Silva de Almeida-Cortez

RECIFE

2016

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Silva, Silvia Roberta Santos

Adaptações morfoanatômicas de herbáceas em resposta a condições xéricas / Silvia Roberta dos Santos Silva- Recife: O Autor, 2016.

73 folhas : il., fig., tab.

Orientadora: Emília Cristina Pereira de Arruda

Coorientadora: Jarcilene Silva de Almeida-Cortez

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de

Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal, 2016.

Inclui referências

- 1. Plantas-anatomia 2. Plantas da Caatinga 3. Histoquímica I. Arruda, Emília Cristina Pereira de (orientadora) II. Almeida-Cortez, Jarcilene Silva de (coorientadora) III. Título**

571.32

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2016-298

SILVIA ROBERTA SANTOS SILVA

**ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS DE HERBÁCEAS EM RESPOSTA A
CONDIÇÕES XÉRICAS**

APROVADA EM: 29/02/2016

BANCA EXAMINADORA:

Prof.^a. Dr.^a. Emília Cristina Pereira de Arruda – UFPE

Prof.^a. Dr.^a. Cláudia Ulisses de Carvalho Silva – UFRPE

Prof. Dr. Antônio Fernando Morais de Oliveira – UFPE

RECIFE

2016

*A minha mãe Isolda e a minha madrinha Angela,
por tudo que significam para mim,*

Dedico.

*Uma gota no oceano ou um simples grão de areia podem mudar tudo
reescrever a história, transformar dor em glória em segundo.*

Nxzero.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por tudo.

A minha amada mãe, que se orgulha de todas as minhas conquistas e acredita muito em mim, obrigada por todo o apoio, confiança e por ser essa mãe maravilhosa.

Agradeço a minha querida e amada madrinha, por tudo que fez e faz por mim, tornando possível que eu esteja onde estou hoje. Obrigada, por todo investimento e confiança, a senhora é parte fundamental na minha vida.

A minha tão amada e inesquecível avó Wanderlina (*in memoriam*) que se estivesse aqui estaria muito orgulhosa de mim. Muito obrigada por todo o amor que me deu, e por ajudar a me tornar quem sou.

A minha orientadora Emília, por todos os ensinamentos ao longo dessa caminhada, por toda a ajuda que foi essencial para a execução deste trabalho, pela confiança, apoio, incentivos e pela amizade cultivada entre nós, muito obrigada por tudo.

A minha segunda orientadora Jarcilene, pela acolhida no mestrado, por todo o carinho, pelas broncas e por toda confiança em mim depositada, além da amizade, muito obrigada.

Agradeço ao meu namorado Rodolfo, por ter tido muita paciência comigo e ter permanecido ao meu lado todas as vezes (que não foram poucas) que eu quase enlouqueci por causa do mestrado. Pelo seu amor, companheirismo, carinho, paciência, por ter insistido e investido em mim, por brigar comigo quando eu não acreditava mais em mim e por sempre ter certeza de que eu ia conseguir. Eu te amo muito.

Aos meus amigos que estavam no mesmo barco que eu, que sem dúvidas foram fundamentais para tornar essa tarefa menos difícil e mais divertida e prazerosa, cada conversa, cada choro, cada dúvida de data, formatação, número de palavras, risadas, presepadas, ensaios de apresentação, cada saída para comemorar ou apenas para desopilar dos problemas foi especial e muito importante.

Lucas, Camila, Bruno, Fernando, Silvia, Lígia e Dani vocês sem dúvida contribuíram para que esses dois anos ficassem marcados para sempre na minha vida e eu agradeço de coração pelo que cada um de vocês fez e faz por mim, e principalmente por acreditarem em mim, até quando não acreditavam em vocês mesmos. Obrigada por serem meus amigos, por me darem a honra de ser amiga de vocês, de serem como são,

por compartilharem tantas coisas comigo. Individualmente cada um sabe a importância que tem para mim, e eu amo cada um de vocês.

Aos que embarcaram na loucura de continuar nessa vida: Camila, Lucas, Bruno, Fernando e Silvia, depois de todo o estresse da seleção, espero que os próximos anos sejam bons para nós e que a nossa amizade só se fortaleça ainda mais.

A Lucas e Silvia, obrigada pelas noites no Skype e pelo incentivo ímpar que vocês me deram.

Fernando e Lígia, obrigada pela companhia nas coletas maravilhosas, fresquinhas e bem rápidas que nós fomos.

Camila, obrigada pelas palavras de consolo e por vir de tão longe deixar a gente mais feliz.

Dani, obrigada pela companhia no laboratório e pela confiança.

Bruno, obrigada por ter me dado mais uma família que eu amo de coração e por ser o amigo que é, amo você.

Aos meus amados companheiros de laboratório Maryana e Fillype e ao agregado Sinzinando que me fizeram companhia na alegria e na tristeza dentro e fora do laboratório. Por todas as nossas comilanças, pelas inúmeras risadas, pelas lágrimas enxugadas, por todo o amor, carinho, apoio e compreensão compartilhados por nós, por sempre estarem prontos para ajudar e estarem ao meu lado nessa jornada, vocês são amigos incríveis que quero levar para a vida toda. A Mary em especial, agradeço também por tirar minhas eternas dúvidas e sempre estar disposta a me ajudar em qualquer coisa. A Fillype pela força na execução do trabalho e a Sinzinando pelos livros da biblioteca e por toda a ajuda. Amo vocês.

A todos os membros do LAVeg, que compartilharam tantas mudanças e conquistas ao longo desse tempo

A Mariana Lins por toda amizade, carinho e confiança a mim destinados.

A Laura pela companhia diária para nosso segundo turno de estudo e por toda a amizade.

A Natália C. Real por toda a força, pelo carinho, pelas lembranças e por toda amizade.

Aos amigos do laboratório de interações multitróficas (LIM) por me acolherem tão bem.

As minhas amigas e irmãs da vida inteira que são parte de quem eu sou, Camila Rodrigues, Camila Regina, Naiara, Naiane, Rafaela e Glaucia, por sempre torcerem por

mim e acreditarem que eu podia conseguir. E ao meu irmão de vida Davi que mesmo longe sempre estava na torcida e se fazendo presente.

Ao projeto suporte: Interplay between the multiple use of water reservoirs via innovative coupling of substance cycles in aquatic and terrestrial ecosystems (INNOVATE).

Aos órgãos de fomento, a CAPES pela bolsa concebida e a FACEPE pelo suporte financeiro ao projeto.

A todos que contribuíram para realização deste trabalho de forma direta ou indireta meu muito obrigada.

RESUMO

Espécies vegetais que ocorrem na Caatinga estão submetidas ao clima semiárido que se caracteriza por altas temperaturas, baixa precipitação e elevadas taxas de transpiração, que favoreceram o desenvolvimento de adaptações morfoanatômicas, ecológicas e fisiológicas. Esse ambiente xérico abriga inúmeras plantas conhecidas como xerófitas, cujos caracteres xeromórficos estão envolvidos principalmente com o estresse hídrico. Na maioria das vezes, o estrato herbáceo, considerado efêmero, é negligenciado quanto à sua investigação em detrimento das espécies que se mantém na paisagem, como as arbustivas e arbóreas, tendo sua biologia pouco explorada e conseqüentemente pouco compreendida quanto às estratégias de sobrevivência em ambientes xéricos como a caatinga. Assim, esse trabalho objetivou caracterizar morfoanatomicamente espécies de herbáceas identificando caracteres adaptativos típicos e como estes podem ser influenciados pela dificuldade de obtenção de água motivada pela distância do curso de água em três áreas classificadas em: AA-curso de água ausente, AT-curso de água temporário, AP-curso de água permanente. As espécies estudadas apresentaram características xeromórficas típicas, as quais conferem vantagem adaptativa em ambientes semiáridos, tais como a presença de: cutícula espessa, parênquima paliçádico com várias camadas incluindo mesofilo isobilateral, um indumento denso marcado pela presença de muitos tricomas, cristais de oxalato de cálcio, aumento da região cortical radicular, variações na atividade cambial e densidade de elementos de vaso e fibras xilemáticas. O índice de plasticidade fenotípica apresentou maiores valores para as espécies perenes indicando ajustamento às condições ambientais. Entretanto, os caracteres xeromórficos sofrem poucas alterações significativas nas diferentes áreas estudadas, porém, esses parâmetros foram relevantes para compreender o comportamento das herbáceas no ambiente e podem servir de base para novos estudos envolvendo herbáceas e xerófitas de modo geral. No mais, aspectos como variações cambiais associados à ultraestrutura de organelas e parede celular de tecidos distintos, pode ser a chave para a compreensão de respostas à disponibilidade hídrica nas áreas aqui estudadas.

Palavras-chave: anatomia, Caatinga, xerófitas, histoquímica, escassez hídrica.

ABSTRACT

Plant species that occur in the Caatinga are subject to the semiarid climate characterized by high temperatures, low rainfall and high transpiration rates, which favored the development of morphoanatomic, ecological and physiological adaptations. This xeric environment covers numerous plants known as xerophytes, whose xeromorphic characters are mainly involved with water stress. In most cases, the herbaceous stratum, considered ephemeral, is neglected as its research to the detriment of species that remains in the landscape, such as shrub and tree, with its unspoilt biology and therefore little understood about the survival strategies in environments xeric such as Caatinga. So, This study aimed to feature morphological and anatomically herbaceous species identifying typical adaptive characters and how these can be influenced by the difficulty of obtaining water driven by the distance of the watercourse in three areas classified as: AA – no water course, AT- temporary water course and AP-permanent water course. The species present typical xeromorphic characteristics which confer adaptive advantage in semi-arid environments, such as the presence of: a thick cuticle, palisade parenchyma with multiple layers including isobilateral mesophyll, a dense indumentum marked by the presence of many trichomes, calcium oxalate crystals, increased root cortical region, variations in foreign exchange activity and density of vessel elements and xylem fiber. The phenotypic plasticity index shows higher values for perennial species indicating adjustment to environmental conditions. However, xeromorphic characters suffer few significant changes in the different areas studied, however, these parameters are relevant to understanding the behavior of herbaceous on the environment and provide the basis for new studies involving herbaceous and in general xerophytes. Therefore, aspects such as currency fluctuations associated with ultra organelles structure and cell wall distinct tissues, may hold the key to understanding responses to water availability in the areas studied here.

Keywords: anatomy, Caatinga, xerophytes, histochemistry, water deficit.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Secções transversais. A-C: Caule de *Alternanthera tenella*, *Mollugo verticillata* e *Waltheria rotundifolia*, respectivamente, evidenciando a presença de grãos de amido (gr). D-G: Caule de *Alternanthera tenella*, *Mollugo verticillata*, *Diodia teres* e *Waltheria rotundifolia*, respectivamente destacando a presença de substâncias lipídicas (sl). H-K: Caule de *Alternanthera tenella*, *Mollugo verticillata*, *Diodia teres* e *Waltheria rotundifolia*, respectivamente, evidenciando a presença de compostos fenólicos (cf).....47

Figura 2. Secção transversal das raízes secundárias das espécies estudadas A-C: *Diodia teres* (Walter) Small, mostrando a periderme (pe), o cilindro vascular e as ráfides (rf); D-F: *Mollugo verticillata* L., evidenciando a diferença entre o sistema vascular ao longo das áreas estudadas; G-I: *Alternanthera tenella* Colla, evidenciando a presença de câmbios acessórios (seta tracejada); J-L: *Waltheria rotundifolia* Schrank, evidenciando a periderme (pe) e o sistema vascular ao longo das áreas estudadas. Notas anéis xilemáticos concêntricos (seta); (A, D, G, J indivíduos onde o curso de água era ausente- AA; B, E, H, K – indivíduos onde o curso de água era temporário-AT e C, F, I, L indivíduos onde o curso de água era permanente-AP)48

Figura 3. Secção transversal A-C: caule de *Diodia teres*, evidenciando os sistemas de revestimento, fundamental e vascular; D-F: caule de *Mollugo verticillata*, evidenciando o periciclo contínuo e fibroso (seta); G-I caules de *Alternanthera tenella*, dando ênfase ao periciclo fibroso (seta) (D), evidenciando a presença do câmbio acessório (asterisco) e destacando a presença de drusa (dr); J-L: caules de *Waltheria rotundifolia*, com destaque a diferença do sistema vascular; (A, D, G, J indivíduos onde o curso de água era ausente- AA; B, E, H, K indivíduos onde o curso de água era temporário-AT e C, F, I, L indivíduos onde o curso de água era permanente-AP).....49

Figura 4. Espessura cuticular das faces adaxial e abaxial de *Diodia teres* (A), *Mollugo verticillata* (B), *Alternanthera tenella* (C) e *Waltheria rotundifolia* (D) nas três áreas estudadas (AA-área onde o curso de água é ausente; AT-área onde o curso de água é temporário; AP-área onde o curso de água é permanente). Letras minúsculas indicam diferenças entre as faces adaxial e a abaxial, ns indica a ausência de diferenças

significativas pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial (p<0.01)50

Figura 5. Espessura epidérmica das faces adaxial e abaxial de *Diodia teres* (A), *Mollugo verticillata* (B), *Alternanthera tenella* (C) e *Waltheria rotundifolia* (D) em função do ambiente quanto à distância do curso de água (AA representa a área onde o curso de água é ausente, AP onde é permanente e AT onde o curso de água é temporário). Letras maiúsculas indicam diferença entre os ambientes e letras minúsculas indicam diferenças entre as faces adaxial e abaxial, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial (p<0.01)51

Figura 6. Secção transversal das folhas. A-C: *Diodia teres*, evidenciando o mesofilo dorsiventral e o feixe colateral vascular central. Notar tricoma na epiderme; D-F: *Mollugo verticillata*, evidenciando o mesofilo dorsiventral e os feixes centrais; G-I *Alternanthera tenella*, mostrando o mesofilo dorsiventral e os feixes colaterais centrais; J-L: *Waltheria rotundifolia*, evidenciando o feixe colateral central e o mesofilo isobilateral. Notar tricomas estrelados na epiderme. (A, D, G, J indivíduos onde o curso de água era ausente; B, E, H, K indivíduos onde o curso de água era temporário e C, F, I, L indivíduos onde o curso de água era permanente)52

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Informações gerais das áreas onde foi realizado o estudo. ¹AA-área com curso de água ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente; ²Dados fornecidos pelo projeto INNOVATE (FACEPE APQ- 0842-2.05/12)37
- Tabela 2.** Informações gerais das espécies estudadas.....38
- Tabela 3.** Parâmetros morfométricos analisados na raiz das espécies estudadas. Letras minúsculas indicam diferença entre os ambientes e, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$). ¹AA-área com curso de água é ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente.....53
- Tabela 4.** Parâmetros morfométricos analisados no caule das espécies estudadas. Letras minúsculas indicam diferença entre os ambientes e, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$). ¹AA-área com curso de água é ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente.....54
- Tabela 5.** Parâmetros morfométricos analisados nas folhas das espécies estudadas. Letras minúsculas indicam diferença entre os ambientes e, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$). ¹AA-área com curso de água é ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente. * *Waltheria rotundifolia* apresenta apenas parênquima paliçádico, sendo este dividido em superior e inferior (i.e., parênquima lacunoso = parênquima paliçádico inferior)55
- Tabela 6.** Índice de Plasticidade Fenotípica (IPF) calculados para alguns parâmetros morfoanatômicos analisados em todas as espécies nos diferentes tipos de ambiente. Valores próximos a 0 indicam maior plasticidade e valores mais próximos de 1 indicam menor plasticidade.....56

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	15
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	16
Caatinga	16
Adaptações às condições xéricas	18
Plasticidade fenotípica	21
Herbáceas da Caatinga	22
Espécies estudadas	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24
RESPOSTAS MORFOANATÔMICAS DE HERBÁCEAS A DIFERENTES CONDIÇÕES HÍDRICAS NATURAIS EM TRÊS ÁREAS DE FLORESTA TROPICAL SECA	32
RESUMO	33
ABSTRACT	34
INTRODUÇÃO	35
MATERIAL E MÉTODOS	37
Área de estudo e desenho experimental	37
Coleta do material e fixação do material	38
Processamento e análise do material	38
Análises estatísticas	39
Índice de plasticidade fenotípica	39
RESULTADOS	40
Perfil histoquímico	40
Descrição anatômica e análise de parâmetros morfoanatômicos	41
Raiz	41
Caule	42
Folha	44
Índice de plasticidade fenotípica	46
DISCUSSÃO	56
AGRADECIMENTOS	65
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	65
ANEXO – REGRAS DO PERIÓDICO ENVIRONMENTAL AND EXPERIMENTAL BOTANY	72

APRESENTAÇÃO

A Caatinga ocupa uma imensa área do semiárido Nordeste, sendo um ecossistema exclusivamente brasileiro e notavelmente rico em espécies. É composta por uma vegetação xerófila de fisionomia e florística diversificada. Durante os meses de estação seca sua vegetação adquire uma coloração esbranquiçada o que origina seu nome popular de “mata branca”. Alguns fatores ambientais como temperatura, intensidade luminosa, disponibilidade de água e umidade atmosférica desempenham papel importante na evolução adaptativa das plantas.

Esse ecossistema é composto principalmente por espécies caducifólias, e tem como principal fator limitante a disponibilidade hídrica, que é afetada não só pela variação na distribuição de chuvas como também pela restrição do período chuvoso, onde a distribuição das chuvas é caracterizada por períodos de estiagens provocadas pelas altas temperaturas e intensa radiação solar, que pode acarretar estresse para as plantas.

A plasticidade fenotípica retrata a habilidade de um organismo alterar sua fisiologia e/ou morfologia em decorrência de sua interação com o ambiente e as espécies que apresentam esse potencial, tem vantagem em ambientes instáveis e/ou heterogêneos, como a Caatinga. Variações fenotípicas podem ser decorrentes tanto das propriedades genéticas da população, quanto da influência do ambiente na expressão de seus genótipos.

Plantas que conseguem sobreviver em ambientes como a Caatinga, que se caracteriza pela baixa disponibilidade hídrica, alta incidência luminosa e uma marcada sazonalidade, são chamadas de xerófitas e compõem um grupo complexo que possui uma capacidade de sobreviver e reproduzir em ambientes caracterizados geralmente por baixa precipitação e condições atmosféricas que promovem uma rápida perda de água. A seleção natural nesse grupo, resultou em adaptações envolvidas primariamente com transporte e armazenamento eficiente de água e prevenção de perda de água, que em relação aos grupos de mesófitas e hidrófitas.

Algumas plantas apresentam adaptações estruturais óbvias, como órgãos de armazenamento de água, outras nem tão óbvias assim, tais como mudanças na parede ou no tamanho da célula que só podem ser vistas com o auxílio da anatomia. O órgão afetado por variações ambientais que tem a expressão mais forte na anatomia e morfologia é a folha, que é considerado de fato o órgão mais variável do ponto de vista anatômico e as adaptações desse órgão são historicamente utilizadas para indicar condições ambientais. As raízes assim como os caules e as folhas, também possuem adaptações a condições xéricas, as raízes de plantas

em condições de xeromorfia geralmente apresentam-se superficiais e espalhadas, curta e tuberificada comum em alguns táxons.

A flora de herbáceas da Caatinga é bastante diversa, no entanto, não é tão bem estudada quanto sua diversidade permite, isso muitas vezes é justificado devido a flora ser composta por espécies terófitas que são mais evidentes durante a estação chuvosa. Mas as herbáceas exercem uma influência importante na dinâmica dos estratos vegetais superiores por auxiliar na manutenção do banco de sementes e também possuem valor para apicultura e pastagem.

Apesar de existirem trabalhos abordando a anatomia de algumas espécies comuns na Caatinga, que são em sua maioria com espécies arbustivo-arbóreas, ainda sim pouco se sabe sobre as características anatômicas dessas plantas que podem ser relacionadas com maior eficiência na utilização da água. Para as espécies herbáceas os estudos feitos na Caatinga apresentam-se voltados para composição florística, fitossociologia e características ambientais afetando a diversidade das espécies. Entretanto, presume-se que tais espécies apresentem adaptações anatômicas para evitar a perda excessiva de água, assim como acontece com as plantas de outros ambientes semiáridos, mas para o conhecimento desse processo ainda é necessário e a elucidação de questões que contribuirão para a compreensão da estrutura e funcionalidade das comunidades de plantas de regiões áridas e semiáridas.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Caatinga

Aproximadamente 40% do globo terrestre é ocupado pelas florestas tropicais e subtropicais, dentre essas, 42% correspondem às florestas secas, onde se inclui a Caatinga. Caracterizada como floresta arbórea ou arbustiva, a Caatinga é composta de árvores e arbustos baixos com algumas características xerofíticas, que deve ser tratada como uma unidade com características fitogeográficas exclusivas (ANDRADE-LIMA, 1981; PRADO, 2003). Esse ecossistema abrange uma gama de ambientes como áreas de declives, aclives, inundáveis com rios raramente perenes (FIGUEIRÊDO, 2000; ARAÚJO et.al., 2005) além de solos rasos, erodidos com pouca infiltração, compactos, profundos, arenosos e muitas vezes representados por afloramento de rochas. (ANDRADE-LIMA, 1981; SAMPAIO, 1995).

De acordo com o Ministério do Meio Ambiente (MMA, 2002) a área de abrangência da Caatinga é de 844.453 km² e compreende aproximadamente 70% da região Nordeste e parte do norte de Minas Gerais, representando cerca de 11% do território nacional. Está

localizada em nove estados brasileiros (Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Alagoas, Sergipe, Bahia, Minas Gerais e Pernambuco) (CASTELLETTI ET AL., 2003).

No Nordeste brasileiro, as áreas de Caatinga abrangem centenas de milhares de quilômetros quadrados, com grande heterogeneidade espacial e temporal (MENEZES; SAMPAIO, 2000). Apresentam um regime de chuvas cuja deficiência hídrica ocorre na maior parte do ano, e características meteorológicas extremas, como a temperatura variando de 26-28 °C, os mais altos níveis de radiação solar, baixa taxa de umidade relativa (50%) e de nebulosidade, e elevada evaporação (2000mm ano⁻¹) (PRADO, 2003).

Segundo Velloso et. al., (2002) o solo da região semiárida nordestina forma um mosaico que pode ser dividido em duas unidades geológicas: a matriz cristalina e as áreas de bacias sedimentares, divisão esta que afeta os aspectos fisionômicos e florísticos, resultando em uma grande heterogeneidade vegetal como alguns autores já observaram (ANDRADE-LIMA, 1981; ALCOFORADO-FILHO et al., 2003; FABRICANTE, 2007).

A heterogeneidade vegetal também pode ser resultado da diferença na distribuição das chuvas, do relevo, condições locais e interações ecológicas bióticas e abióticas (YU et al., 2008; MWAURA; KABURU, 2009; VICO et al., 2014). A riqueza e a diversidade de espécies é proporcional a disponibilidade hídrica (SEGURA et al., 2002), ocorrendo uma diferenciação de espécies ao longo dos gradientes hídricos, e chegando a exclusão de espécies em ambientes mais secos (BALVANERA; AGUIRRE, 2006). De acordo com Stromberg et al., (2007) o acesso da planta a água é facilitado pela proximidade de cursos hídricos, e quando distantes o suporte hídrico é fornecido pelas chuvas.

Determinadas áreas de Caatinga apresentam crescente índices de degradação e devastação dos recursos, ocasionando risco de desertificação provocada pela degradação da cobertura vegetal e do solo (PEREIRA, 2001). Além da desertificação outro efeito da eliminação da cobertura vegetal é a perda da biodiversidade, que juntas estão ocasionando uma descaracterização da Caatinga (PEREIRA, 2002; MARACAJÁ, 2003; PEREIRA, 2003; SÁ et al., 2015).

A Caatinga assim como as diversas florestas secas tropicais, possui uma vegetação que também é alvo de grande exploração humana, pela atividade agrícola desenvolvida e pelo uso da pecuária extensiva. Albuquerque (1999) afirmou que, na Caatinga, nem sempre a degradação é dominada pela antropização, pois devem ser considerados, também, fatores abióticos como o clima, que tem grande influência sobre a vegetação.

Adaptações às condições xéricas

Nas regiões semiáridas, a sobrevivência das plantas depende da combinação de características morfológicas, anatômicas e fisiológicas, adaptadas às condições ambientais dessas regiões como: alta temperatura, alta radiação, disponibilidade de água reduzida e baixa umidade atmosférica. As plantas que apresentam essas características têm um papel importante na evolução adaptativa à escassez hídrica (FAHN; CUTLER, 1992). Para tanto acabam sendo selecionados caracteres que visam evitar, resistir ou tolerar o estresse hídrico a partir das propriedades estruturais das florestas tropicais secas, como a duração e sazonalidade do período seco (SINGH; KUSHWAHA, 2005).

A redução da área foliar, cutícula e paredes periclinais externas das células epidérmicas espessadas, aumento da deposição de cutícula, indumento denso, presença de ceras, estômatos protegidos, tecidos armazenadores de água, parênquima paliçádico bem desenvolvido, idioblastos com compostos fenólicos e cristais, compactação da medula, que impede a perda de água e a espessura da camada de células esclerenquimáticas, esses são alguns exemplos de caracteres morfoanatômicos que determinadas plantas lançam mão para evitar, tolerar ou resistir ao estresse hídrico (FAHMY, 1997; FAHN; CUTLER, 1992; ROTONDI et al., 2003; BURROWS, 2001 *apud* BARROS, 2013). Uma importante adaptação em plantas de ambiente xérico é a lignificação, cutinização, em seus tecidos cujas folhas que apresentam tal processo são ditas esclerófilas e o processo é conhecido como esclerofilia (DICKSON, 2000). Além da cutina, a suberina é outra substância lipídica fundamental à sobrevivência das plantas em ambientes como a caatinga, trata-se de um polímero hidrofóbico que confere proteção contra fatores bióticos e abióticos (POLLARD et al. 2008).

Um dos caracteres xeromórficos mais comuns em plantas de ambiente seco é a presença de órgãos como tubérculos e xilopódios, os quais se caracterizam pela presença de tecidos armazenadores de água e conferem a suculência a essas plantas (FAHN; CUTLER, 1992). Dentro desta perspectiva, muitas raízes e caules não suculentos, mantêm a região cortical mesmo após o crescimento secundário, com a função de manter o tecido parenquimático funcionalmente armazenador (FAHN; CUTLER, 1992).

O sistema vascular também tem mostrado resultados interessantes acerca das adaptações às condições ambientais e na caatinga não é diferente. No entanto, esses dados são explorados fundamentalmente em espécies arbustivas e arbóreas, embora as herbáceas também apresentem essas variações (BELL et al., 1996). Uma das mais marcantes respostas das plantas às condições ambientais é, sem dúvida, promovida pelo câmbio vascular que resulta

na produção de célula com diferentes características em parâmetros como: diâmetro, comprimento, densidade, frequência de células, sobretudo xilemáticas, conferindo as diferentes variações cambiais (CARLQUIST, 1988, 2007). São essas variações na atividade cambial que vão permitir que as plantas sobrevivam nas distintas estações, sobretudo, da chuvosa para a seca cujo aporte hídrico é drasticamente reduzido (CARLQUIST, 1988, 2007). Com isso, a tendência geral do xilema secundário produzido na estação seca, consiste em: células curtas e com diâmetro reduzido, maior densidade de fibras e elementos condutores, aumento da presença de tecido parenquimático (parênquima não-lignificado) que vai proteger as células xilemáticas da cavitação (i.e., entrada de ar nos vasos) e embolia (i.e., interrupção da condução), muito comum em plantas submetidas a estresse hídrico (FAHN; CUTLER, 1992).

As plantas que apresentam essas adaptações proporcionam sua sobrevivência e manutenção em ambientes xéricos são denominadas de xerófitas. Estas plantas foram classificadas em 1911 por Kearney e Shantz em dois grupos: (i) plantas que evitam a seca, que são as plantas anuais, estas completam seu ciclo de vida antes da estação seca e deixam suas sementes, que germinarão quando as condições forem novamente favoráveis ao desenvolvimento; e (ii) plantas que resistem à seca, ou seja as plantas perenes, estas por sua vez se encontram subdivididas nas plantas que escapam e as que toleram.

Plantas que apresentam estratégias de escape, fazem isso lançado mão da perda de algumas partes, que geralmente são as folhas que caem todas, para que possam persistir durante a estação desfavorável. Já as plantas que toleram, o fazem através de adaptações que permitem sua sobrevivência, como a presença de caules suculentos que armazenam água, como é o caso de espécies das famílias Cactaceae, Aizoaceae e Apocynaceae. Outras formas de tolerar a seca são: a redução da área foliar, presença de tricomas e espinhos e até mesmo flores vistosas para que a atração de polinizadores seja efetiva e garanta a reprodução destas plantas, além de sementes com tegumentos rígidos que proporcionam uma maior proteção ao embrião, que ficará susceptível a predação e dessecação durante as estações desfavoráveis.

Duque (2004) também propôs uma classificação de xerófitas, como sendo aquelas que toleram a escassez de água, o autor as classifica em três tipos: (i) efêmeras, (ii) suculentas e (iii) lenhosas. As efêmeras são as plantas cujo ciclo de vida não passa de algumas semanas ou meses e estas aproveitam a estação chuvosa para completar todo seu ciclo de vida e desaparecem com a seca. Já as suculentas possuem caules e/ou folhas carnosas com um tecido esponjoso ou mucilaginoso que lhes permite um melhor desempenho e uma maior capacidade

de sobrevivência em condições de seca, além de uma cutícula espessa e estômatos protegidos com a finalidade de diminuir a transpiração. E o grupo das lenhosas, as características marcantes são a presença de estômatos contráteis, caducifolia, raízes profundas, revestimento de suberina nas folhas e espessamentos em órgãos de reserva, são considerados como estruturas de resistência à seca.

Diversos estudos anatômicos vêm sendo desenvolvidos com espécies de regiões semiáridas ao redor do mundo, para a Caatinga o número de trabalhos morfoanatômicos ainda é muito pequeno, e em sua maioria estes estudos são feitos com o intuito de elucidar relações taxonômicas, uma vez que a anatomia é uma ferramenta necessária para classifica as plantas. Silva et al., (2011) estudaram o lenho de duas espécies do gênero *Mimosa* ocorrentes na caatinga, com a finalidade de usar a anatomia como ferramenta para encontrar caracteres que auxiliem na diagnose das espécies, além de resolver questões taxonômicas desse gênero, e também identificar caracteres anatômicos do lenho que estejam relacionados com o ambiente, o que também foi objetivo de outros estudos com plantas da Caatinga (ARRUDA et al., 2005; RODRIGUES et al., 2007; LIMA et al., 2009). Através do estudo do lenho, também é possível identificar o potencial das plantas para a produção de energia, que tem um valor econômico importante para as populações da Caatinga (DE PAULA, 1993; SILVA et al., 2009a).

As folhas são os órgãos mais estudados da planta, e um dos principais motivos é a rápida capacidade de resposta as variações ambientais – plasticidade. Em espécies da Caatinga, estudos de ecofisiologia utilizando a folha são os mais comuns, uma vez que as respostas fisiológicas são mais rápidas. Estudos anatômicos com folhas de espécies da Caatinga, com objetivo de analisar respostas às condições ambientais ainda são poucos, como o de Barros e Soares (2013), que estudou duas espécies de *Croton* para verificar as características anatômicas adaptativas relacionadas à maior eficiência na utilização de água, e algumas vezes estas adaptações podem estar relacionadas a diagnose de espécies ou gêneros (SILVA; PAIVA, 2007; TÖLKE et al., 2015).

As características morfoanatômicas, fisiológicas e ecológicas das plantas de regiões semiáridas, permitem o seu estabelecimento e desenvolvimento mesmo diante da marcada sazonalidade e déficit hídrico, típicos do clima semiárido, que são os principais fatores que influenciam a adaptação dos organismos nestas regiões, sendo importante ampliar os estudos destas espécies que possuem importante valor ecológico e econômico.

Plasticidade fenotípica

A interação entre o ambiente e genótipo gera um efeito que é denominado de plasticidade fenotípica (FALCONER, 1989). Sendo assim, plasticidade fenotípica é qualquer tipo de variação fenotípica induzida pelo ambiente acarretando ou não mudanças no genótipo (BRADSHAW, 1965; STEARNS, 1989; SCHEINER, 1993). A habilidade que um organismo apresenta para alterar sua morfologia e/ou fisiologia é resultante de uma interação com o ambiente e isso é o que retrata a plasticidade fenotípica (BRADSHAW, 1965; SCHLICHTING, 1986; STEARNS, 1989; SCHEINER, 1993).

Espécies que apresentam vantagens adaptativas em ambientes instáveis, de transição ou heterogêneos, possuem um grande potencial de plasticidade nos caracteres ligados a sobrevivência, devido à facilidade de explorar novos nichos que as mudanças produzidas podem gerar, resultando em um aumento na tolerância às condições ambientais (VIA, 1993; VIA et al., 1995).

A plasticidade pode ser considerada para as espécies vegetais em ambientes heterogêneos o mecanismo de adaptação mais importante, visto que as plantas não possuem a capacidade de movimentação, entre outros comportamentos peculiares que os animais apresentam (BRADSHAW, 1965). Porém, nem sempre a plasticidade é adaptativa, para que seja, é necessário que represente um mecanismo pelo qual o valor adaptativo é mantido, resultado de variações ambientais (THOMPSON, 1991; SCHEINER, 1993; PIGLIUCCI; SCHLICHTING, 1996).

A compreensão da plasticidade fenotípica em plantas tem se fundamentado, principalmente, em análises morfométricas em órgãos, tecidos e células vegetais incluindo análises de grandezas como: área, densidade, frequência e espessura, sendo estes os aspectos mais relevantes para a compreensão das respostas das plantas aos efeitos bióticos e abióticos quando estão submetidas nos diferentes ambientes. Para a Caatinga, o principal fator abiótico, é sem dúvida o estresse hídrico, sendo fundamental a compreensão acerca da habilidade de lidar com a ausência desse recurso fundamental a vida, que é a água. Nesse sentido, muitos estudos têm sido feitos, podendo ser citado Batista et al. (2010) que verificam respostas plásticas em cultivares de café submetidos a estresse hídrico as quais alteram seu potencial hídrico, cutícula mais espessa, maior proporção de parênquima paliçádico, maior espessura da nervura central e maior densidade estomática em relação às demais variáveis. Oliveira et al. (1999), observa resultados semelhantes para espécies de Orchidaceae, mostrando a importância desses caracteres para estudos de plasticidade e caracteres adaptativos ao

ambiente. Os autores chamam ainda a atenção para a presença de uma hipoderme, muito comum em monocotiledôneas, como um caráter importante em ambientes xéricos, principalmente submetidos a elevada incidência de raios UV.

Assim, como a seleção natural atua diretamente sobre os fenótipos e não sobre os genótipos, é fundamental conhecer os componentes ambientais de variação, ou seja, as respostas plásticas sob influência ambiental, para compreender como as espécies se mantêm e estruturam suas populações no tempo e no espaço. Se as variações fenotípicas geradas em uma população forem mantidas pela seleção, o surgimento de variedades, ecótipos ou subespécies será favorecido (VIA; LANDE, 1985; THOMPSON, 1991).

Herbáceas da Caatinga

O estrato herbáceo é bastante diversificado em relação ao arbóreo na Caatinga e algumas das famílias mais representativas são: Poaceae, Asteraceae, Malvaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Portulacaceae (ARAÚJO et al., 2005; REIS, 2006).

Ao se levar em conta a variedade de micro-habitat existentes na caatinga, a diversidade de herbáceas é maior, isso se deve ao fato de que existem espécies generalistas em relação ao sítio de estabelecimento e também espécies tão restritas que chegam a ser consideradas indicadoras de características ambientais; as condições espaciais do micro-habitat podem influenciar a densidade e a frequência das populações herbáceas (ARAÚJO et al., 2005; REIS et al., 2006; SILVA et al., 2009b).

A distribuição do regime de chuvas e a sazonalidade do clima são os principais fatores que influenciam a estrutura e a dinâmica das populações de herbáceas nos diversos tipos de vegetação que a Caatinga possui (ANDRADE et al., 2007; LIMA et al., 2007; FEITOZA et al., 2008; SILVA et al., 2008; SILVA et al., 2009b; LIMA, 2011). Estas condições hídricas variam por causa do regime irregular de chuvas ou pela disponibilidade de água no solo e isto pode acarretar mudanças na fisionomia do estrato herbáceo nas áreas de Caatinga, como também induzir a criação de estratégias de sobrevivência e ajuste a estas condições, além de favorecer adaptação de algumas espécies sob determinadas condições de deficiência hídrica.

A redução do diâmetro do caule é uma estratégia de ajuste ao déficit hídrico e foi observada por Reis et al. (2006) em um estudo feito sobre as variações na estrutura de populações de plantas herbáceas ao longo de anos, foi observada também uma redução da altura do caule em anos mais secos e a variação na precipitação também ocasionou uma

redução severa no tamanho das populações, podendo levar ao desaparecimento local de algumas espécies.

Silva e colaboradores (2009b) observaram em áreas de Caatinga que o sombreamento e a serrapilheira favoreceram uma maior densidade, riqueza e altura dos indivíduos herbáceos. A riqueza das espécies de plantas herbáceas segundo Fournier e Planchon (1998) está intimamente ligada a fatores abióticos e à aptidão de diversas espécies em explorar os benefícios que os micro-habitats apresentam.

Sendo assim, fica claro que a diversidade, densidade, estabelecimento e desenvolvimento de plantas sofrem influência das condições ambientais e as constantes variações destas condições na Caatinga acabam provocando mudanças que afetam as relações entre as plantas herbáceas e as outras plantas, como as arboóreas.

Espécies estudadas

***Alternanthera tenella* Colla**

Alternanthera tenella Colla pertence à família Amaranthaceae é uma herbácea perene nativa do Brasil, presente em todas as regiões do país e é popularmente conhecida como alecrim ou apaga-fogo. Fornece recursos alimentares para a abelha europeia e algumas de suas partes são utilizadas na medicina popular. Partes da planta são utilizadas na medicina popular. Comum em áreas antropizadas e destinadas a horticultura. Seu caule é prostrado glabrescente, com folhas simples com pecíolos curtos e pilosas em ambas as faces (SENNA et al., 2010; MOREIRA; BRAGANÇA, 2011).

***Diodia teres* (Walter) Small**

Diodia teres (Walter) Small é uma espécie da família Rubiaceae, nativa do continente americano, não endêmica do Brasil e popularmente conhecida por mata-pasto ou corre-mundo. No Brasil, distribui-se por quase todo o território nacional (CABRAL; SALAS, 2015), tendo uma preferência por solos arenosos, pode ser considerada como planta daninha devido ao seu crescimento rápido que pode afetar o desenvolvimento de plantas cultivadas (LORENZI, 2000). É uma erva anual, com caule piloso que pode ser prostrado ou ereto, com muitos ramos que se ramificam com folhas opostas, simples, sésseis e pilosas (LORENZI, 2000; WANDERLEY et al., 2007; GAO et al., 2010).

***Mollugo verticillata* L.**

Mollugo verticillata L. é uma espécie nativa e não endêmica do Brasil, pertencente à família Molluginaceae. É uma erva anual que está presente em todas as regiões brasileiras, forma um amplo tapete e ocupa áreas cultivadas, terrenos baldios e locais perturbados. O caule pode ser aéreo ou prostrado, são glabros e verdes assim com folhas simples. Algumas partes da planta são usadas na medicina popular e essa espécie é conhecida popularmente por mofungo ou agrião (MOREIRA; BRAGANÇA, 2011; BITTRICH, 2012).

***Waltheria rotundifolia* Schrank**

Waltheria rotundifolia Schrank é uma das espécies da família Malvaceae, nativa e não endêmica do Brasil. É uma herbácea perene que tem sua ocorrência restrita ao nordeste brasileiro e é popularmente conhecida como malva ou malva-prateada. Suas flores fornecem néctar e pólen para as abelhas-europa. Apresenta um caule muito ramificado em sua base, que é formado por ramos longos e eretos que estão revestidos por um indumento tomentoso e as folhas são simples, com consistência carnosa e ambas as faces são pubescentes acinzentadas (MOREIRA; BRAGANÇA 2011; ESTEVES, 2016).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBUQUERQUE, S.G. de. Caatinga vegetation dynamics under various grazing intensities by steers in the Semi-Arid Northeast, Brazil. **Journal of Range Management** v. 52, p. 241-248, 1999.
- ANDRADE-LIMA, D. The caatingas dominium. **Revista Brasileira de Botânica** v. 4, p. 149-153, 1981.
- ANDRADE, J.R., SANTOS, J.M.F.F., LIMA, E.N., LOPES, C.G.R., SILVA, K.A., ARAÚJO, E.L. Estudo populacional de *Panicum trichoides* Swart. (Poaceae) em uma área de Caatinga em Caruaru, Pernambuco. **Revista Brasileira de Biociências**. v. 5, p. 858-860, 2007.
- ARAÚJO, E.L., SILVA, K.A., FERRAZ, E.M.N., SAMPAIO, E.V.S.B., SILVA, S.I. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de caatinga, Caruaru, PE, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**. v. 19, p. 285-294, 2005.

ARRUDA, E., MELO-DE-PINNA, G. F., ALVES, M. Anatomy of the vegetative organs of Cactaceae of the caatinga from Pernambuco. **Brazilian Journal of Botany**. v. 2, p. 589-601, 2005.

BALVANERA, P.; AGUIRRE, E. Tree Diversity, Environmental Heterogeneity, and Productivity in a Mexican Tropical Dry Forest. **Biotropica**, v. 38, p. 479-491, 2006.

BARROS, L.O., SOARES, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga Brasileira. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 44, p. 192-198, 2013.

BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. p. 115-155. In: CASPARY, E.M., THODAY, J.M. (Eds.). **Advances in Genetics**. New York, Academic Press, 1965.

BITTRICH, V. Molluginaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://florabrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/> FB10058. Acesso em: 21 Dez. 2015.

CABRAL, E., SALAS, R. *Diodia* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/> FB32590. Acesso em: 20 Dez. 2015.

CASTELLETTI, C. H. M., SANTOS A. M. M., TABARELLI M., SILVA, J. M. C. Quanto ainda resta da caatinga? Uma estimativa preliminar. p. 719–734. In: Leal, I., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife, Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco, 2003.

DUQUE, J.G. O Nordeste e as lavouras xerófilas, 4 ed. Fortaleza, Brasil: Banco do Nordeste do Brasil, 2004.

ESTEVES, G. *Waltheria* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/> FB25774. Acesso em: 06 Jan. 2016.

FABRICANTE, J.R., DE ANDRADE, L. A. Análise estrutural de um remanescente de caatinga no Seridó Paraibano. **Oecologia Brasiliensis**. v. 11, p. 341-349, 2007.

FAHN, A., CUTLER, D. F. Xerophytes. Berlin: Gebüder Borntraeger 1992.

FAHMY, G. M. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. **Journal of Arid Environments**. v. 36, p. 499-525, 1997.

FALCONER, D.S. Introduction to Quantitative Genetics. New York, Longman, 1989.

FEITOZA, M.O.M., ARAÚJO, E.L., SAMPAIO, E.V.S.B., KILL, L.H.P. Fitossociologia e danos foliares ocorrentes na comunidade herbácea de uma área de Caatinga em Petrolina, PE, 2008. In: Moura, A.N., Araújo E.L., Albuquerque, U.P. (Org.). Biodiversidade, potencial econômico e processos ecofisiológicos em ecossistemas nordestinos. Recife: Comunigraf.

FIGUEIREDO, L.S. 2000. Influência dos sítios de estabelecimentos na forma das plantas de populações simpátricas da caatinga. Recife. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2000.

FOURNIER, A., PLANCHON, O. 1998. Link of vegetation with soil at a few metre-scale: herbaceous floristic composition and infiltrability in a Sudanian fallow-land. **Acta Oecologia**. v. 19, p. 215-226, 1998.

GAO, Y., WANG, R., PENG, C. *Diodia teres* Walt. (Rubiaceae), a Newly Record Weed in Fujian. **Taiwania**. v. 55, p. 177-179. 2010.

LIMA, E.N. 2007. Influência da sazonalidade na fenologia e na dinâmica populacional de quatro espécies herbáceas de uma área de Caatinga, em Pernambuco, Brasil. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2007.

LIMA, R. S., OLIVEIRA, P.; RODRIGUES, L. R. Anatomia do lenhoff de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Revista Brasileira de Botânica**. v. 32, p. 361-374, 2009.

LIMA, E.N. 2011. Influência do componente herbáceo da caatinga na regeneração natural de plantas lenhosas em uma área de vegetação preservada e uma área de agricultura abandonada. Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2011.

LORENZI, H. Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas. Terceira ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 2000.

KEARNEY, T. H., SHANTZ, H. L. 1911. Yearbook of Agric. 10, 331 (citado por Owoseye J.A., Sanford W.W. 1972. An ecological study of *Vellozia schnitzleinia*, a drought-enduring plant of northern Nigeria. J. Ecol. 60, 807–817).

MARACAJÁ, P.B., BATISTA, C.H.F., SOUSA, A.H., VASCONCELOS, W.E. Levantamento florístico e fitossociológico do extrato arbustivo- arbóreo de dois ambientes na Vila Santa Catarina, Serra do Mel, RN. Revista de Biologia e Ciências da Terra. v. 3, p. 1-13, 2003.

MMA - Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/sitio/index.php?ido=conteudo.montaEidEstrutura=203>>, 2002. Acesso em: 20 dez. 2015.

MWAURA, F., KABURU, H.M. Spatial variability in woody species richness along altitudinal gradient in a lowland-dryland site, Lokapel, Turkana, Kenya. **Biodiversity Conservation**. v. 18, p.19-32, 2009.

MENEZES, R.S.C., SAMPAIO, E.V.S.B. Agricultura sustentável no semiárido nordestino. 2000. In: Oliveira, T.S.; Romero, R.E., Assis Júnior, R.N., Silva, J.R.C.S. (Ed.). Agricultura, sustentabilidade e o semi-árido. Fortaleza: SBCS: UFC-DCS.

MOREIRA, H.J.C., BRAGANÇA, H.B.N. Manual de identificação de plantas infestantes: hortifrutí. **FMC Agricultural Products**, São Paulo, 2011.

PAULA, J. E. 1993. Madeiras da caatinga úteis para produção de energia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. v. 28, p. 153-165, 1993.

PRADO, D.E. As Caatingas da América do Sul. 2003. In: Leal, R. I.; Tabarelli, M.; Silva, J.M.C. da. Ecologia e conservação da Caatinga. Recife: Ed. Universitária da UFPE.

PEREIRA, I.F., ANDRADE, L.A., COSTA, J.R.M., DIAS, J.M. Regeneração natural em um remanescente de caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no Agreste Paraibano, **Acta Botânica Brasílica**, São Paulo. v. 15, p. 413-426, 2001.

PEREIRA, I.M., ANDRADE, L.A., BARBOSA, M.R.V., SAMPAIO, E.V.S.B. Composição florística e análise fitossociológica do componente lenhoso de um remanescente de caatinga no Agreste Paraibano. **Acta Botanica Brasílica**. v.16, p. 357-369, 2002.

PEREIRA, I.M., ANDRADE, L.A., SAMPAIO, E.V.S.B., BARBOSA, M.R.V. 2003. Use-history effects on structure and flora of caatinga. **Biotropica**. v. 35, p.154-165, 2003.

PIGLIUCCI, M., SCHLICHTING, C.D. Reaction norms of Arabidopsis IV. Relationships between plasticity and fitness. **Heredity**. v. 76, p. 427-436, 1996.

REIS, A.M.S., ARAÚJO, E.L., FERRAZ, E.M.N., MOURA, A.N. Inter-annual variations in the floristic and population structure of an herbaceous community of “caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**. v. 29, p. 497-508, 2006.

RODRIGUES, A. C., CAVALCANTI, T. A., LIMA, R. S. 2007. Elementos de vaso do sistema subterrâneo de cinco espécies de *Cyperus* L. (Cyperaceae) ocorrentes na Caatinga Paraibana. **INSULA Revista de Botânica**, v. 36, p. 27, 2007.

ROTONDI A., ROSSI F., ASUNIS C., CESARACCIO C. 2003 Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. **Journal of Mediterranean Ecology** v. 4, p. 25–35, 2003.

SÁ, I. B., CUNHA, T. J. F., TAURA, T. A., DRUMOND, M. A. Mapeamento da desertificação da Região de Desenvolvimento Sertão do São Francisco com base na cobertura vegetal e nas classes de solos. **Revista Brasileira de Geografia Física**. v. 8, p. 510-524, 2015.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian Caatinga. 1995. In.: Bullock, S. H. Mooney, H.A., Medina, E. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press.

SENNA, L. R., GIULIETTI, A. M., RAPINI, A. Flora da Bahia: AMARANTHACEAE-Amaranthoideae e Gomphrenoideae. Série Ciências Biológicas, v. 3, 2010.

SEGURA, G., BALVANERA, P., DURÁN, E., PÉREZ, A. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. **Plant Ecology**. v. 169, p. 259–271, 2002.

SCHEINER, S.M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v. 24, p.35-68, 1993.

SCHLICHTING, C.D., PIGLIUCCI, M. Gene regulation, quantitative genetic and the evolution of reaction norms. **Evolutionary Ecology**. v. 9, p. 154-168, 1995.

SILVA, O. N. E PAIVA, J. G. A. Estudos morfológicos e anatômicos em folhas adultas de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae Lindley). **Boletín latinoamericano y del Caribe de plantas medicinales y aromáticas**.v. 6, p. 36-43, 2007.

SILVA, K.A., LIMA, E.M., SANTOS, J.M.F.F., ANDRADE, J.R., SANTOS, D.M., SAMPAIO, E.V.S.B., ARAÚJO, E.L. Dinâmica de gramíneas em uma área de Caatinga de Pernambuco-Brasil. In: Moura, A. N., Araújo, E.L., Albuquerque U.P. (Org.). Biodiversidade, potencial econômico e processos ecofisiológicos em ecossistemas nordestinos. Recife: Comunigraf, v. 1, p. 105-129, 2008.

SILVA, L. B. D., SANTOS, F. D. A. R. D., GASSON, P., CUTLER, D. Anatomia e densidade básica da madeira de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Fabaceae), espécie endêmica da caatinga do Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. v. 23, p. 436-445, 2009a.

SILVA, K.A., ARAÚJO, E.L., FERAZ, E.M.N. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. v. 23, p. 100-110, 2009b.

SILVA, L. B., DOS SANTOS, F. D. A. R., GASSON, P., CUTLER, D. Estudo comparativo da madeira de *Mimosa ophthalmocentra* Mart. ex Benth e *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (Fabaceae-Mimosoideae) na caatinga nordestina1. **Acta Botanica Brasilica**. v. 25, p. 301-314, 2011.

SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C. P. Emerging paradigms of the tree phenology in dry tropics. *Current Science India*. 89, 964-974, 2005.

STEARNS, S.C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. **Bioscience** v. 39, p. 436-445, 1989.

STROMBERG, J.C., BEAUCHAMP, V.B., DIXON, M.D., LITE, S.J., PARADZICK, C. Importance of low-flow and high-flow characteristics to restoration of riparian vegetation along rivers in arid south-western United States. **Freshwater Biology**. v. 52, p. 651-679, 2007.

THOMPSON, J.D. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 6, p. 246-249, 1991.

TÖLKE, E., CARMELLO-GUERREIRO, S. M., DE MELO, J. I. M. Leaf anatomy of six species of Heliotropiaceae Schrad. from the Brazilian semi-arid region. **Biotemas**. v. 28, p. 1-13, 2015.

VELLOSO, A.L., SAMPAIO, E.V.S.B., PAREYN, F.G.C. Ecorregiões: Proposta para o Bioma Caatinga. Recife: Associação Plantas do Nordeste; Instituto de Conservação Ambiental. The Nature Conservancy do Brasil, 2002.

VIA, S., LANDE, R. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. **Evolution**. v. 39, p. 505-522, 1985.

VIA, S. Adaptive phenotypic plasticity: target or byproduct of selection in a variable environment. **The American Naturalist**. v. 142, p. 352-365, 1993.

VIA, S., GOMULKIEWICZ, R., DEJONG, G., SCHEINER, S.M., SCHLICHTING, C.D., VAN TIENDEREN, P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*. 19, 212-217, 1995.

VICO, G., THOMPSON, S.E., MANZONI, S., MOLINI, A., ALBERTSON, J.D., ALMEIDA-CORTEZ, J.S., FAY, P.A., FENG, X., GUSWA, A.J., LIU, H., WILSON, T.G., PORPORATO, A. Climatic, ecophysiological and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. **Ecohydrology**. v. 7, 2014.

WANDERLEY, M. G. L., SHEPHERD, G. J., MELHEM, T. S., GIULIETTI A. M. FloraFanerogâmica do Estado de São Paulo. Instituto de Botânica: São Paulo, 2007.

YU, S., BELL, D., STERNBERG, M., KUTIEL, P. The effect of microhabitats on vegetation and its relationships with seedlings and soil seed bank in a Mediterranean coastal sand dune community. **Journal of Arid Environments**. v. 72, p. 2040-2053, 2008.

Manuscrito a ser submetido à
Environmental and Experimental Botany
Como pré-requisito para obtenção do título
de Mestre em Biologia Vegetal.

**Respostas morfoanatômicas de herbáceas a diferentes condições hídricas naturais em
três áreas de Floresta Tropical Sazonal Seca**

Silvia Roberta Santos Silva¹; Jarcilene Silva de Almeida-Cortez¹; Emília Cristina Pereira de
Arruda^{1*}

¹Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal,
Departamento de Botânica, Recife, PE, Brasil.

* Autor para correspondência: Tel.: +55 81 2126 8848; E-mail: emilia_arruda@yahoo.com.br

RESUMO

Espécies vegetais que ocorrem na Caatinga estão submetidas ao clima semiárido que se caracteriza por marcada sazonalidade, altas temperaturas e elevadas taxas de transpiração, que favoreceram o desenvolvimento de adaptações morfoanatômicas, ecológicas e fisiológicas em determinadas plantas. Esse ambiente xérico abriga inúmeras plantas conhecidas como xerófitas, cujos caracteres xeromórficos estão envolvidos principalmente com o estresse hídrico. Na maioria das vezes, o estrato herbáceo, considerado efêmero, é negligenciado quanto à sua investigação em detrimento das espécies que se mantêm na paisagem, como as arbustivas e arbóreas, tendo sua biologia pouco explorada e conseqüentemente pouco compreendida quanto às estratégias de sobrevivência em ambientes xéricos como a Caatinga. Sendo assim, esse trabalho objetivou caracterizar morfoanatomicamente espécies de herbáceas identificando caracteres adaptativos típicos e como estes podem ser influenciados pela distância do curso de água em três áreas classificadas em: AA-curso de água ausente, AT-curso de água temporário, AP-curso de água permanente. As espécies estudadas apresentaram características xeromórficas típicas, as quais conferem vantagem adaptativa em ambientes semiáridos, tais como a presença de: cutícula espessa, parênquima paliçádico com várias camadas incluindo mesófilo isobilateral, um indumento denso marcado pela presença de muitos tricomas, cristais de oxalato de cálcio, aumento da região cortical radicular, variações na atividade cambial e densidade de elementos de vaso e fibras xilemáticas. O índice de plasticidade fenotípica apresentou maiores valores para as espécies perenes indicando ajustamento às condições ambientais. Entretanto, os caracteres xeromórficos sofrem poucas alterações significativas nas diferentes áreas estudadas, porém, esses parâmetros foram relevantes para compreender o comportamento das herbáceas no ambiente e podem servir de base para novos estudos envolvendo herbáceas e xerófitas de modo geral. No mais, aspectos como variações cambiais associados à ultraestrutura de organelas e parede celular de tecidos distintos, pode ser a chave para a compreensão de respostas à disponibilidade hídrica nas áreas aqui estudadas.

Palavras-chave: anatomia vegetal, floresta tropical sazonal seca, xerófitas, escassez hídrica.

ABSTRACT

Plant species that occur in the Caatinga are subject to the semi-arid climate characterized by marked seasonality, high temperatures and high transpiration rates, which favored the development of morphoanatomic, ecological and physiological adaptations in some plants. This xeric environment covers numerous plants known as xerophytes, whose xeromorphic characters are mainly involved with water stress. In most cases, the herbaceous stratum, considered ephemeral, is neglected as its research to the detriment of species that remains in the landscape, such as shrub and tree, with its unspoilt biology and therefore little understood about the survival strategies in environments xeric such as Caatinga. So, this study aimed to feature morphological and anatomically herbaceous species identifying typical adaptive characters and how these can be by the distance of the watercourse in three areas classified as: AA – no water course, AT- temporary water course and AP-permanent water course. The species present typical xeromorphic characteristics which confer adaptive advantage in semi-arid environments, such as the presence of: a thick cuticle, palisade parenchyma with multiple layers including isobilateral mesophyll, a dense indumentum marked by the presence of many trichomes, calcium oxalate crystals, increased root cortical region, variations in foreign exchange activity and density of vessel elements and xylem fiber. The phenotypic plasticity index shows higher values for perennial species indicating adjustment to environmental conditions. However, xeromorphic characters suffer few significant changes in the different areas studied, however, these parameters are relevant to understanding the behavior of herbaceous on the environment and provide the basis for new studies involving herbaceous and in general xerophytes. Therefore, aspects such as currency fluctuations associated with ultra organelles structure and cell wall distinct tissues, may hold the key to understanding responses to water availability in the areas studied here.

Keywords: plant anatomy, dry seasonal rainforest, xerophytes, water deficit.

1. INTRODUÇÃO

A Caatinga representa a quarta maior formação vegetacional do país que ocupa 70% da região nordeste (Sampaio, 1995; MMA, 2002; Castelletti et al., 2004). Tem seu clima caracterizado pela alta intensidade luminosa e elevadas temperaturas, taxas de evaporação e evapotranspiração. A precipitação varia de 250 a 1.200mm ao longo do ano, mas a média para o bioma como um todo é de 620mm, que é distribuída de forma irregular ao longo do tempo e da sua extensão (Ab'Saber, 1974; Reis, 1976; Sampaio, 1995, 1996).

Um dos principais fatores limitantes do crescimento vegetal e regulador de processos ecológicos é a disponibilidade hídrica, uma vez que sua variação ao longo do tempo e do espaço, sua imprevisibilidade e sua escassez afeta o desenvolvimento e crescimento das plantas (Schwinning e Sala, 2004). Sendo assim, pode-se esperar que os ambientes com uma disponibilidade hídrica menor, terão taxas de crescimento, sobrevivência e diversidade vegetal menores. Balvanera e Aguirre, (2006) observaram que ao longo de gradientes hídricos existe uma diferenciação de espécies vegetais, ocorrendo também uma exclusão de muitas destas espécies em ambientes mais secos, caracterizados por menor produtividade.

A sazonalidade e escassez hídrica, caracterizada por períodos curtos de chuva seguidos por variáveis períodos secos, são os fatores com a maior influência sobre os organismos das regiões semiáridas, como é caso da Caatinga (Snyder e Tartowski, 2006). Devido a estas características do ambiente, a sobrevivência das plantas depende de uma combinação de características morfológicas, anatômicas e fisiológicas, que estão intimamente relacionadas com a redução da perda de água, suporte da desidratação e aumento da eficiência de absorção da água (Fahn e Cutler, 1992). As variações no espaço e no tempo que os ambientes naturais possuem, podem desencadear alterações no fenótipo dos organismos, estas alterações são denominadas de plasticidade fenotípica (Bradshaw, 1965). Para uma determinada característica a plasticidade pode ser importante para a adaptação, diminuindo os efeitos do ambiente e potencializando sua sobrevivência, crescimento e reprodução, mas ela também pode ser neutra ou prejudicial à adaptação do organismo no ambiente (De Witt et al., 1998; Alpert e Simms, 2002; Van Kleunen e Fischer, 2005; Valladares e Niinemets, 2008).

Em ambientes áridos e semiáridos a sobrevivência das espécies vegetais depende de sua capacidade de tolerar a seca. A vegetação desse tipo de ambiente, como é o caso da Caatinga é xerófila, que inclui espécies caducifólias e espinhosas, além de algumas espécies de plantas suculentas (Araújo et al., 2007). As espécies que são classificadas como xerófitas apresentam algumas características que torna possível seu estabelecimento e manutenção em

ambientes sazonalmente secos, dentre estas podemos citar um ciclo de vida curto – geralmente restrito ao período chuvoso-, associado a um pequeno porte, propagação por meio de bulbos ou rizomas e uma germinação ou brotação que são favorecidas com o início da precipitação. As xerófitas também podem ter um ciclo de vida longo, e as que o tem podem ter caules carnosos ou revestidos por camadas de cera ou tricomas que ajudam no isolamento dos raios solares. As folhas podem ter cutículas espessas, estômatos protegidos ou contráteis, tricomas, parênquima paliçádico espesso, limbo com pequena área que pode ser coriáceo ou seroso, todas essas adaptações tem a finalidade de diminuir as taxas de transpiração. Já as raízes em sua maioria são profundas e algumas vezes podem acumular água ou outras substâncias para a nutrição da planta durante os períodos de estiagem (Duque, 2004; Kearney e Shantz, 1911 *apud* Owoseye e Sanford, 1972). Suas flores têm a capacidade de completar seu ciclo de vida em um curto período de tempo, geralmente quando as condições são favoráveis, e seus frutos e sementes apresentam revestimentos duros e um longo período de dormência que é quebrada com o mínimo sinal de chuvas (Bibi et al., 2014).

A vegetação da caatinga está representada por vários tipos fisionômicos, o arbóreo, arbustivo/arbóreo, arbustivo e o herbáceo. Os estratos que incluem as plantas lenhosas são mais estudados em relação ao estrato herbáceo, pois já se sabe que o estrato herbáceo é mais proeminente, e não restrito na estação chuvosa (Araújo et.al., 2005; Reis et al., 2006; Costa et al., 2007; Oliveira, 2013). As herbáceas protegem o solo contra processos erosivos, além de manter a temperatura e umidade em níveis altos melhorando as condições e favorecendo a germinação, que também é favorecida pela retenção de sementes resultante da formação de uma malha de raízes de herbáceas na superfície do solo, o favorecimento dessa germinação tanto de lenhosas como de herbáceas é importante no processo de regeneração vegetal (Araújo, 2003).

O estabelecimento e desenvolvimento das plantas sofrem influência do ambiente, e as mudanças resultantes desta influência podem afetar as relações entre os grupos vegetais, tornando a caracterização de adaptações às condições ambientais, nesse caso xéricas, importante para compreender e explicar o comportamento das herbáceas no ambiente semiárido, que possivelmente estão relacionadas com a eficiência do uso da água. Esse maior entendimento vai auxiliar nas práticas de conservação e manejo de espécies, bem como fornecer novos dados sobre xerófitas neotropicais.

Sendo assim, esse trabalho teve como objetivo principal identificar caracteres xeromórficos típicos em órgãos vegetativos em algumas espécies de plantas herbáceas,

através da caracterização morfoanatômica dos mesmos. Uma vez que estas espécies ocorrem em três áreas (AA-curso de água ausente, AT-curso de água temporário, AP-curso de água permanente), classificadas de acordo com a distância do curso de água, este trabalho além de compreender se os caracteres morfoanatômicos encontrados, podem ser influenciados pelo aporte hídrico nessas três áreas.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e desenho experimental

O estudo foi realizado nos municípios de Itacuruba e Floresta no estado de Pernambuco, que se situam na bacia do reservatório de Itaparica. O clima para as áreas de coleta é o semiárido, Bsh, com chuvas irregulares concentradas entre os meses de novembro e abril, segundo Koeppen-Geiger. As temperaturas da região variam de 23°C à 27°C, insolação anual de até 2.800 horas e precipitação média de 448 mm/ano. (Matallo Jr., 2000).

Foram estabelecidas parcelas de 50 x 50m em áreas que estavam divididas quanto à distância do curso de água: (i) o curso de água era ausente (AA), (ii) o curso de água era temporário (AT) e (iii) o curso de água era permanente (AP), após o estabelecimento destas parcelas foram selecionadas espécies vegetais, para o desenvolvimento do estudo. Informações das três áreas de estudo são descritas na tabela 1 a seguir.

Tabela 1. Informações gerais das áreas onde foi realizado o estudo. ¹AA-área com curso de água ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente; ²Dados fornecidos pelo projeto INNOVATE (APQ- 0842-2.05/12).

Áreas de estudo ¹	Local ²	Coordenadas geográficas ²	Distância do curso da água (Km) ²	Altitude (m) ²
AA	Município de Floresta-PE	8°29'898"S 38°26'360"W	25,3	376
AT	Município de Floresta-PE	8°28'332"S 38°29'423"W	15,9	359
AP	Município de Itacuruba-PE	8°48'553"S 38°40'912"W	0,02	310

Características gerais das espécies estão descritas na tabela 2, as quais foram selecionadas de acordo com o critério representatividade e abrangência nas três áreas de interesse.

Tabela 2. Informações gerais das espécies estudadas.

Espécies estudadas	Família	Ciclo de vida
<i>Diodia teres</i> Walter	Rubiaceae	Anual
<i>Mollugo verticillata</i> L.	Molluginaceae	Anual
<i>Alternanthera tenella</i> Colla	Amaranthaceae	Perene
<i>Waltheria rotundifolia</i> Schrank	Malvaceae	Perene

2.2 Coleta e fixação do material

A partir da seleção das espécies, foram coletados 10 indivíduos de cada espécie, aleatoriamente distribuídos nas áreas de estudo. A partir dos indivíduos coletados, amostras de trechos de raízes localizadas a 5 cm da base caulinar, bem como de ramos caulinares do terceiro nó, onde o caule estava completamente desenvolvido e as folhas completamente expandidas, foram fixadas em FAA 50 – etanol 50%, ácido acético e formaldeído (Johansen, 1940) por 48 horas, seguindo a conservação em álcool etílico 70% (Jensen, 1962). Posteriormente foram encaminhados ao Laboratório de Anatomia Vegetal do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco (LAVeg/ UFPE) e então processados para posterior análise dos tecidos.

2.3 Processamento e análise do material

Para a análise de células e tecidos, as amostras fixadas, foram infiltradas e emblocadas em parafina, sendo submetidas à desidratação gradual em série etanol-butanol terciário 50% a 100% (Johansen, 1940). Posteriormente, o material foi transferido ao butanol puro onde permaneceu por 12h. Completado o processo de desidratação, as amostras foram infiltradas e incluídas em parafina em série butanol-parafina (3:1, 1:1, 1:3), sendo, posteriormente, transferidas para a parafina pura efetuando-se mais 2-3 trocas. Todo o procedimento de infiltração e inclusão em parafina foi realizado em estufa a 60°C (Kraus e Arduin, 1997).

Os materiais emblocados, foram seccionados a 10µm de espessura com o auxílio de um micrótomo rotativo Zeiss HYRAX M55. Os cortes obtidos foram submetidos à dupla coloração com safranina e azul de Alcian e, posteriormente, montados em lâminas permanentes com bálsamo do Canadá (Bukatsch, 1972).

As lâminas produzidas por este processo foram utilizadas para a descrição geral dos tecidos bem como para avaliação de parâmetros morfométricos como: (i) espessura do córtex das raízes; (ii) densidade de elementos de vaso e fibras em caules; (iii) espessura da cutícula em caules e folhas; (iv) espessura do mesofilo, do parênquima paliçádico e lacunoso, bem como o comprimento e largura do feixe vascular central nas folhas.

A identificação do perfil histoquímico foi feita apenas em raízes e caules, uma vez que esses órgãos apresentam maior probabilidade de apresentarem tecidos e estruturas de reserva relacionadas à disponibilidade hídrica natural do ambiente em virtude da distância do curso de água. Sendo assim, esta etapa foi realizada através de realização testes com cloreto férrico (Johansen, 1940), Sudan III (Sass, 1951) e lugol (Johansen, 1940), para detecção de compostos fenólicos, substâncias lipídicas e amido, respectivamente.

A análise do material foi feita no Laboratório de Anatomia Vegetal (LAVeg/ UFPE), bem como no Centro de Tecnologias Estratégicas do Nordeste (CETENE) com auxílio de microscópio óptico Olympus CX31 e Leica DM500. O registro dos principais caracteres observados foi feito em um fotomicroscópio óptico Leica DM500, com auxílio do software de captura de imagens IM50 bem como do Image J.

2.4 Análises estatísticas

Os dados obtidos a partir das análises foram avaliados através do teste ANOVA 1 fator, e os parâmetros espessura da cutícula e da epiderme das folhas foram avaliados pelo teste ANOVA 2 fatores pelo programa STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). E posteriormente submetidos ao Teste Tukey, a 5% de probabilidade.

2.5 Índice de plasticidade fenotípica (IPF)

Para a verificação do grau de plasticidade das espécies foi utilizado o índice de plasticidade fenotípica (IPF) que foi calculado para os parâmetros morfoanatômicos avaliados entre os diferentes ambientes (cursos de água ausentes, permanentes e temporários), de acordo com Valladares et al. 2006. Os valores desse índice variam entre 0 e 1, quanto mais próximo de 1 forem os valores obtidos, menor será a capacidade que as espécies estudadas possuirão de se modificar em relação ao ambiente, significando uma menor plasticidade fenotípica (Lima et al., 2010).

Sendo, $IPF = (m\u00e9dia\ m\u00e1xima - m\u00e9dia\ m\u00ednima) / (m\u00e9dia\ m\u00e1xima)$

3. RESULTADOS

3.1 Perfil histoquímico

Os testes histoquímicos foram utilizados para caracterizar o perfil histoquímico de raízes e caules das espécies ocorrentes nas diferentes áreas de estudo. Foram utilizados apenas esses órgãos uma vez que são os principais envolvidos no armazenamento de substâncias nas plantas. Na espécie *Alternanthera tenella* os compostos fenólicos estavam presentes apenas na região cortical do caule (Figura 1H), não sendo observados em nenhum tecido das raízes. Ainda nesta espécie, os grãos de amido foram observados no córtex e nas fibras xilemáticas das raízes, apenas em indivíduos das áreas onde com curso de água ausentes (AA), como mostra a figura 1A. Já os lipídios, estavam presentes apenas nas cutículas no caule (Figura 1D), no súber e nas paredes dos elementos xilemáticos da raiz.

Para *Waltheria rotundifolia* os compostos fenólicos foram registrados nas camadas subepidérmicas, no periciclo e na região medular do caule (Figura 1K), novamente não sendo encontrados nas raízes. Os grãos de amido foram encontrados nas regiões do periciclo, nos raios xilemáticos do xilema e na medula do caule em todas as áreas estudadas (Figura 1C), já nas raízes o amido ocorreu no córtex e nas fibras do xilema. As substâncias lipídicas estavam presentes apenas na cutícula do caule em todas as áreas estudadas (Figura 1G).

Em *Mollugo verticillata* os compostos fenólicos estavam presentes no córtex, no periciclo e na região medular do caule apenas dos indivíduos onde o curso de água era ausente – AA (Figura 1J), e no córtex das raízes, exceto nos indivíduos que estavam na área onde o curso de água era temporário (AT). Os grãos de amido foram observados nos raios xilemáticos e na medula do caule, apenas nos indivíduos das áreas onde o curso de água era temporário – AT (Figura 1B) bem como na raiz com ampla distribuição por todos os tecidos. Já os lipídios estavam presentes apenas na cutícula do caule em todas as áreas estudadas (Figura 1F).

Diodia teres apresentou compostos fenólicos na região cortical de caules e raízes, exceto naquelas de indivíduos presentes em áreas cujo curso de água era ausente – AA (Figura 1I). Esta espécie não apresentou reserva de amido em indivíduos de nenhuma das áreas estudadas. Já os lipídios estão presentes apenas na cutícula do caule de indivíduos presentes em todas as áreas estudadas (Figura 1E).

3.2 Descrição morfoanatômica e análise de parâmetros morfométricos

3.2.1 Raiz

Dado o crescimento secundário das raízes estudadas, o sistema de revestimento da raiz de *Diodia teres* estava composto pela periderme, cujo felogênio se instalou a partir de células subepidérmicas, de modo que parte do córtex permanece. Essa região cortical, que consiste no sistema fundamental, estava constituída por células parenquimáticas que apresentam idioblastos contendo cristais de ráfides (Figura 2A-C). Em *D. teres* essa região apresentou menor espessura nos indivíduos do ambiente onde o curso de água era permanente (AP), conforme apresentado na tabela 1. O sistema vascular consistia de um cilindro vascular que ocupava maior proporção da circunferência do órgão, resultante da atividade cambial típica, cujo floema apresentou, essencialmente, células parenquimáticas, além de elementos de tubo crivado e células companheiras. Já o xilema, apresentou um arranjo em anéis concêntricos, contendo células as parenquimáticas, as fibras, que compunham uma matriz celular densa onde os elementos de vaso estavam inseridos, com diâmetros variáveis nas três áreas estudadas (Figura 2A-C). A densidade dos elementos de vaso e fibras apresentaram maiores valores na área com curso de água permanente (AP), conforme apresentado na tabela 3.

Assim como em *D. teres*, as raízes de *Mollugo verticillata* também apresentaram o sistema de revestimento formado pela periderme, com o felogênio se instalando a partir de células subepidérmicas, uma vez que parte da região cortical constituído por 4 a 5 camadas de células, constituindo assim o sistema fundamental (Figura 2 D-F). A espessura do córtex foi maior nos indivíduos que estavam nas áreas onde os cursos de água eram temporários – AT (Tabela 3). O sistema vascular consistia de um sólido cilindro vascular resultante da atividade cambial típica, formado pelos tecidos vasculares secundários, cujo floema apresentou, células parenquimáticas, além de elementos de tubo crivado e células companheiras. Já o xilema, teve como principais células as parenquimáticas, as fibras, que compunham uma matriz celular densa onde os elementos de vaso estavam inseridos, com diâmetros variáveis nas três áreas estudadas (Figura 2 D-F). Quanto aos parâmetros morfométricos, foi possível perceber que a densidade dos elementos de vaso e fibras foi maior na área com curso de água ausente (AA), conforme apresentado na tabela 3.

Em *Alternanthera tenella* o sistema de revestimento também estava constituído pela periderme cujo felogênio se instalou a partir de células subepidérmicas conforme mostra a figura (Figura 2 G-I). Da mesma forma que nas outras duas espécies descritas acima, a região cortical permanece devido ao local onde o felogênio se instalou e apresentou cerca de 4

camadas de células parenquimáticas cuja maior espessura do córtex foi observada na área onde o curso de água estava ausente - AA (Tabela 3). O sistema vascular é formado por câmbios acessórios, uma variação cambial, que constitui faixas alternadas de floema e xilema (Figura 2 G-I). Da mesma forma que nas demais espécies descritas, o floema apresentou células parenquimáticas, elementos de tubo crivados e células companheiras, enquanto que o xilema estava constituído por células parenquimáticas, fibras e elementos de vaso com variações no diâmetro nas três áreas estudadas (Figura 2 G-I). A densidade das fibras foi semelhante nas áreas onde os cursos de água eram ausentes (AA) e permanentes (AP), já a densidade de elementos de vaso não diferiu significativamente entre as áreas como mostra a tabela 3.

Waltheria rotundifolia apresentou o sistema de revestimento constituído pela periderme, no entanto, nessa espécie o felogênio se instalou a partir do periciclo, uma vez que o córtex não estava mais presente, sendo assim, não apresentou sistema fundamental (Figura 2 J-L). O sistema vascular se caracterizou por um sólido cilindro resultante da atividade cambial típica, produzindo floema e xilema secundários (Figura 2 J-L). Do ponto de vista dos tipos celulares, o floema, assim como nas demais espécies, também apresentou células parenquimáticas, elementos de tubo crivados e células companheiras, enquanto que o xilema estava constituído por células parenquimáticas, fibras e elementos de vaso com variações no diâmetro nas três áreas estudadas (Figura 2 J-L). Nesta espécie foi possível perceber uma tendência clara a formação de anéis xilemáticos concêntricos (Figura 2 J-L). Quanto à densidade dos elementos de vaso e das fibras, os maiores valores ocorreram nas áreas cuja água era ausente (AA) ou temporária (AT), como mostra a tabela 3.

3.2.2 Caule

No caule da espécie *Diodia teres* o sistema de revestimento encontra-se em estágio primário do desenvolvimento o qual era constituído por uma epiderme unisseriada revestida por uma cutícula, que teve espessura média significativamente igual para todas as áreas estudadas (Figura 3 A-C). O sistema fundamental apresentou córtex com quatro camadas de células parenquimáticas, armazenadoras de amido, conforme descrito anteriormente (*ver item 3.1 Perfil histoquímico*). Foi possível ainda observar a endoderme que apresentou células de formato retangular. A camada mais externa do sistema vascular – o periciclo – apresenta-se descontínuo, parenquimático e multisseriado (Figura 3 A-C). Além disso, por apresentar-se, mesmo que discretamente, em estágio secundário de crescimento, o sistema vascular consistiu

de um cilindro vascular resultante da atividade cambial típica culminando com a formação do xilema e floema secundários. O floema apresentou células parenquimáticas, elementos de tubo crivado e células companheiras, enquanto que o xilema mostrou células parenquimáticas, elementos de vaso e fibras (Figura 3 A-C). Independente da condição hídrica da área onde essa espécie se encontrava, os parâmetros morfométricos do sistema vascular (i.e., densidade dos elementos de vaso e fibras), e a espessura cuticular não apresentaram diferenças significativas, como mostra a tabela 4.

Mollugo verticillata apresentou o sistema de revestimento formado pela epiderme unisseriada revestida por uma cutícula delgada, que não diferiu significativamente quanto a sua espessura, entre as diferentes áreas estudadas (Tabela 4). O sistema fundamental está representado por um córtex estreito com quatro camadas de células parenquimáticas (Figura 3 D-F). Com atividade cambial típica, o sistema vascular consistiu de um cilindro vascular cujo floema secundário apresentou células parenquimáticas, elementos de tubo crivado e células companheiras, enquanto que o xilema secundário mostrou células parenquimáticas, elementos de vaso e fibras (Figura 3 D-F). A densidade dos elementos de vaso e das fibras xilemáticas foi significativamente maior nas áreas onde o curso de água era temporário – AT (Tabela 4).

Alternanthera tenella, também apresentou o sistema de revestimento formado pela epiderme que estava revestida por uma cutícula espessa que foi significativamente maior nos indivíduos das áreas onde o curso de água era permanente (AP), conforme apresentado na tabela 4. O sistema fundamental de *A. tenella* estava formado por uma camada de colênquima angular. Internamente a este se observou o tecido parenquimático 4 camadas de células parenquimáticas contendo idioblastos com cristais de oxalato de cálcio em forma de drusas, compondo o córtex (Figura 3 G-I). O periciclo apresentou-se descontínuo, multisseriado e fibroso, com cerca de 3 a 4 camada de células. Os tecidos vasculares condutores formavam um cilindro vascular resultante da atividade cambial, cujo floema apresentou células parenquimáticas, elementos de tubo crivado e células companheiras e o xilema, consistiu de uma matriz de fibras onde estavam inseridas células parenquimáticas e elementos de vaso. O sistema vascular desta espécie apresentou ainda faixas de câmbios acessórios, iniciados pela formação de porções de floema incluso no xilema (Figura 3 G-I). Em relação aos parâmetros densidade de elementos e de fibras xilemáticas, os maiores valores foram registrados para os indivíduos das áreas onde o curso de água era ausente (AA) ou permanente (AP), como mostrado na tabela 4.

Assim como as demais espécies, *Waltheria rotundifolia* apresentou o sistema de revestimento formado pela epiderme unisseriada revestida por uma cutícula cuja espessura não variou nas diferentes áreas estudadas (Tabela 4). O sistema fundamental é formado por um córtex com 4 camadas de células, nos indivíduos das áreas onde os cursos de água eram ausentes e com 2 a 3 camadas de células nos indivíduos das outras áreas, a endoderme possui entre 2 a 3 camadas de células. O periciclo é descontínuo, fibroso e multisseriado, tendo parede mais espessa nos indivíduos onde o curso de água era ausente (AA) ou temporário (AT), como mostra a figura 3 J-L. Assim como nas demais espécies, o sistema vascular também consistia de um cilindro vascular resultante da atividade cambial, cujo floema e xilema apresentaram composição celular semelhante as demais (Figura 3 J-L). Para os parâmetros densidade dos elementos de vaso e das fibras do xilema, os menores valores foram observados para a área onde o curso de água era ausente (AA) e os maiores para a área onde o curso de água era permanente – AP (Tabela 4).

3.2.3 Folha

Foram observados, descritos e mensurados os tecidos e estruturas das folhas das quatro espécies estudadas. A cutícula de ambas as faces das folhas teve sua espessura mensurada e nas espécies *Alternanthera tenella* (Figura 4C), *Mollugo verticillata* (Figura 4B) e *Waltheria rotundifolia* (Figura 4D), não apresentaram diferença significativa na espessura nem entre as faces da epiderme, nem entre as áreas estudadas. Já para *Diodia teres* a cutícula da face adaxial, independente área (AA, AT ou AP), apresentou maiores valores em relação à face abaxial (Figura 4A).

Em ambas as faces de todas as espécies estudadas, a epiderme é unisseriada, em *Alternanthera tenella* a face adaxial sempre teve um valor médio da espessura da maior que a face abaxial para todos os ambientes, e os indivíduos do ambiente onde os cursos de água eram temporários tiveram uma maior espessura de cutícula em relação aos demais (Figura 5C). Nas espécies *Diodia teres* e *Waltheria rotundifolia* não houve diferença significativa na espessura da epidérmica entre as faces, mas para *D. teres* os maiores valores foram registrados para os indivíduos em onde o curso de água era temporário – AT (Figura 5A). Já em *W. rotundifolia*, a espessura epidérmica teve seu maior valor registrado para os indivíduos da área onde o curso de água era ausente – AA (Figura 5D). Em *Mollugo verticillata* a espessura da epiderme foi maior na face adaxial independente da área (Figura 5B).

Ainda na epiderme foliar, foi possível registrar a presença de estômatos localizados ao mesmo nível das demais células da epiderme bem como tricomas tectores nas faces adaxial e abaxial sendo esses de dois tipos em *W. rotundifolia*: tectores simples e estrelados (Figura 6).

Diodia teres, *Mollugo verticillata* e *Alternanthera tenella* apresentaram mesófilo dorsiventral cujo parênquima paliçádico encontrava-se voltado para a face adaxial enquanto que o parênquima lacunoso estava voltado para a face abaxial, sendo formado por células arredondas, constituindo de 2 a 3 camadas de células, onde foram encontradas drusas (Figura 6 A-I). A espessura do mesofilo de *A. tenella* foi maior na área onde o curso de água era temporário (AT), assim como em *M. verticillata* (Tabela 5). Já em *D. teres*, a espessura do mesofilo foi maior nos indivíduos da área onde o curso de água era permanente – AP (Tabela 5). Tanto o parênquima paliçádico como lacunoso, que foram avaliados individualmente, apresentaram-se da mesma forma que o mesofilo como um todo, ou seja, os valores médios da espessura foram maiores no ambiente onde os cursos de água eram temporários (AT) em *A. tenella* e *M. verticillata* (Tabela 5) e maiores nos indivíduos da área onde o curso de água era permanente (AP) em *D. teres* (Tabela 5). Já em *Waltheria rotundifolia* o mesofilo foi do tipo isobilateral (Figura 6 J-L), cujo parênquima paliçádico encontrava-se voltado tanto para face adaxial como para a face abaxial, tendo este, quatro camadas de células. A espessura desse tecido também variou de acordo com as áreas estudadas, nesse caso o mesofilo foi dividido em parênquima paliçádico superior e inferior. O mesofilo como um todo, bem como o parênquima paliçádico superior e o inferior, separadamente, tiveram seus menores valores médios nos indivíduos da área onde o curso de água era permanente – AP (Tabela 5).

Quanto ao sistema vascular, todas as espécies apresentaram uma nervura central constituída por um único feixe colateral além de nervuras secundárias e terciárias (Figura 6 A-L). Neste, foram avaliados os parâmetros de comprimento e diâmetro que em *Alternanthera tenella* tiveram seus maiores valores médios nos indivíduos da área com o curso de água ausentes (AA), assim como em *Mollugo verticillata* e *Waltheria rotundifolia* (Tabelas 5). Já em *Diodia teres* o comprimento do feixe não diferiu significativamente entre as áreas estudadas, enquanto que o diâmetro foi significativamente menor nas áreas onde o curso de água era ausente – AA (Tabela 5).

3.2.3 Índice de plasticidade fenotípica

Alguns dos parâmetros morfoanatômicos avaliados para folhas, caules e raízes das quatro espécies estudadas tiveram seu índice de plasticidade fenotípica calculado, os valores desses índices estão na tabela 6.

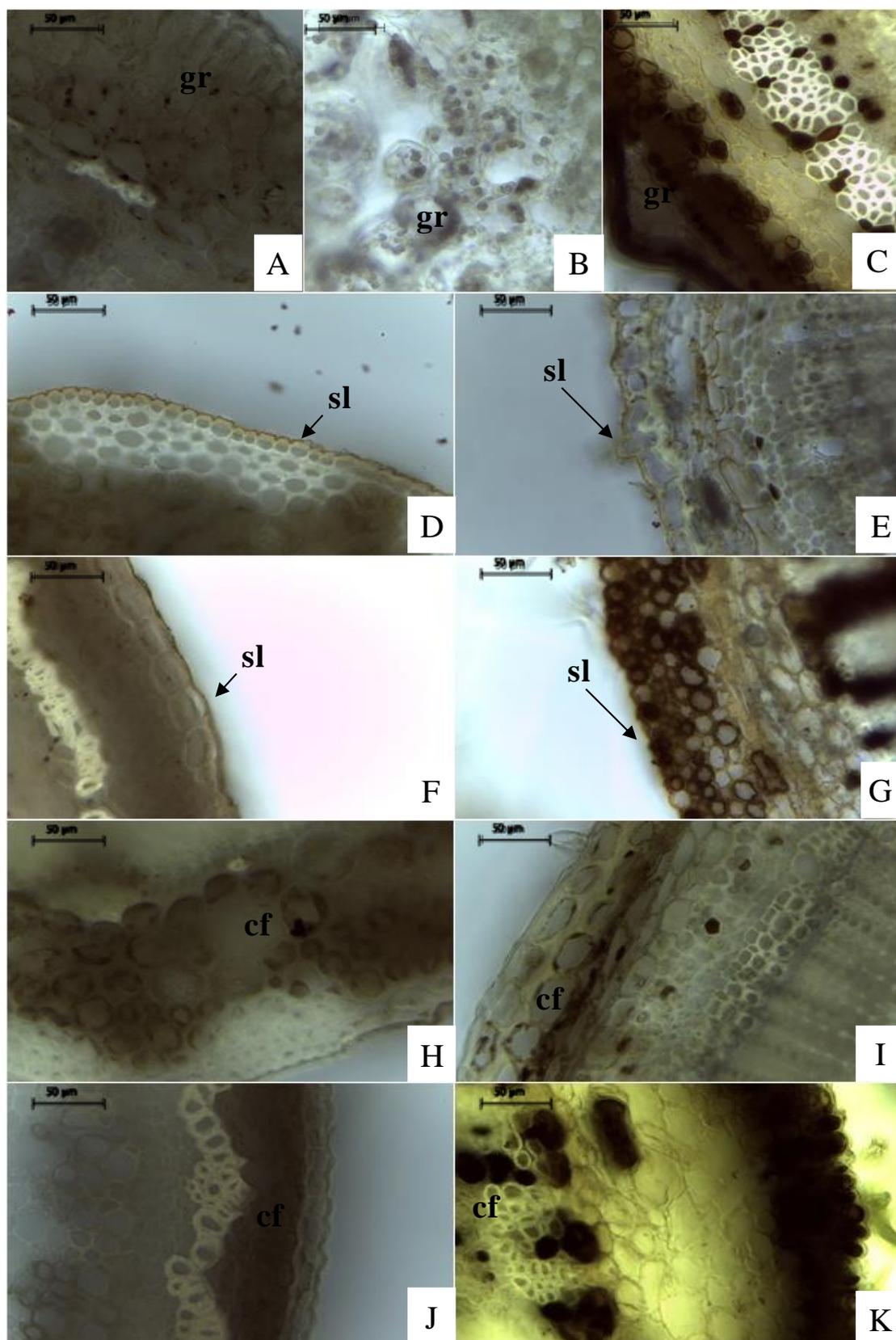


Figura 1. Secções transversais. A-C: Caule de *Alternanthera tenella*, *Mollugo verticillata* e *Waltheria rotundifolia*, respectivamente, evidenciando a presença de grãos de amido (gr). D-G: Caule de *Alternanthera tenella*, *Mollugo verticillata*, *Diodia teres* e *Waltheria rotundifolia*, respectivamente destacando a presença de substâncias lipídicas (sl). H-K: Caule de *Alternanthera tenella*, *Mollugo verticillata*, *Diodia teres* e *Waltheria rotundifolia*, respectivamente, evidenciando a presença de compostos fenólicos (cf).

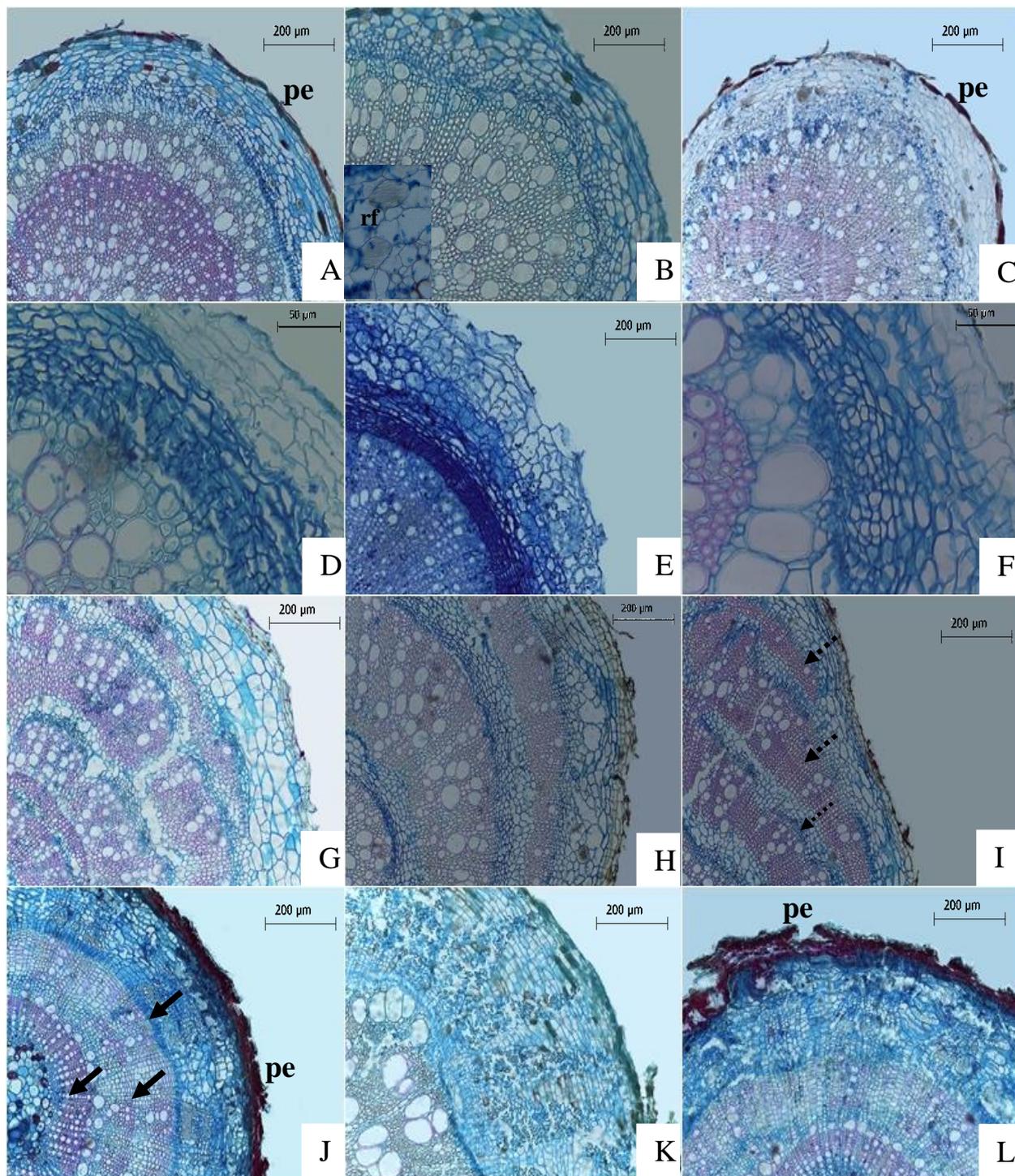


Figura 2. Secção transversal das raízes secundárias das espécies estudadas A-C: *Diodia teres* (Walter) Small, mostrando a periderme (pe), o cilindro vascular e as râfides (rf); D-F: *Mollugo verticillata* L., evidenciando a diferença entre o sistema vascular ao longo das áreas estudadas; G-I: *Alternanthera tenella* Colla, evidenciando a presença de câmbios acessórios (seta tracejada); J-L: *Waltheria rotundifolia* Schrank, evidenciando a periderme (pe) e o sistema vascular ao longo das áreas estudadas. Notas anéis xilemáticos concêntricos (seta); (A, D, G, J indivíduos onde o curso de água era ausente - AA; B, E, H, K – indivíduos onde o curso de água era temporário-AT e C, F, I, L indivíduos onde o curso de água era permanente-AP).

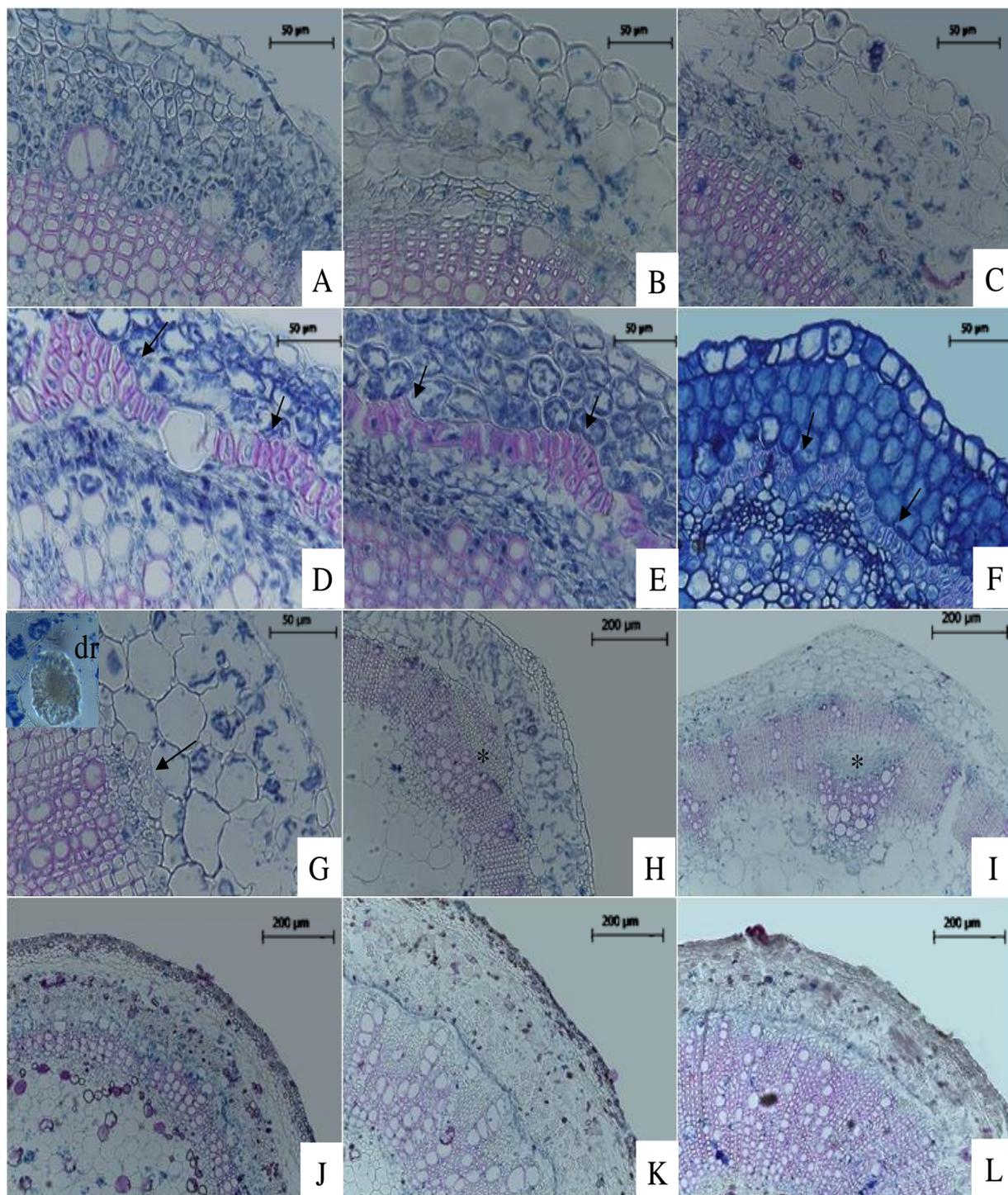


Figura 3. Secção transversal A-C: caule de *Diodia teres*, evidenciando os sistemas de revestimento, fundamental e vascular; D-F: caule de *Mollugo verticillata*, evidenciando o periciclo contínuo e fibroso (seta); G-I caules de *Alternanthera tenella*, dando ênfase ao periciclo fibroso (seta) (D), evidenciando a presença do câmbio acessório (asterisco) e destacando a presença de drusa (dr); J-L: caules de *Waltheria rotundifolia*, com destaque a diferença do sistema vascular; (A, D, G, J indivíduos onde o curso de água era ausente - AA; B, E, H, K indivíduos onde o curso de água era temporário-AT e C, F, I, L indivíduos onde o curso de água era permanente-AP).

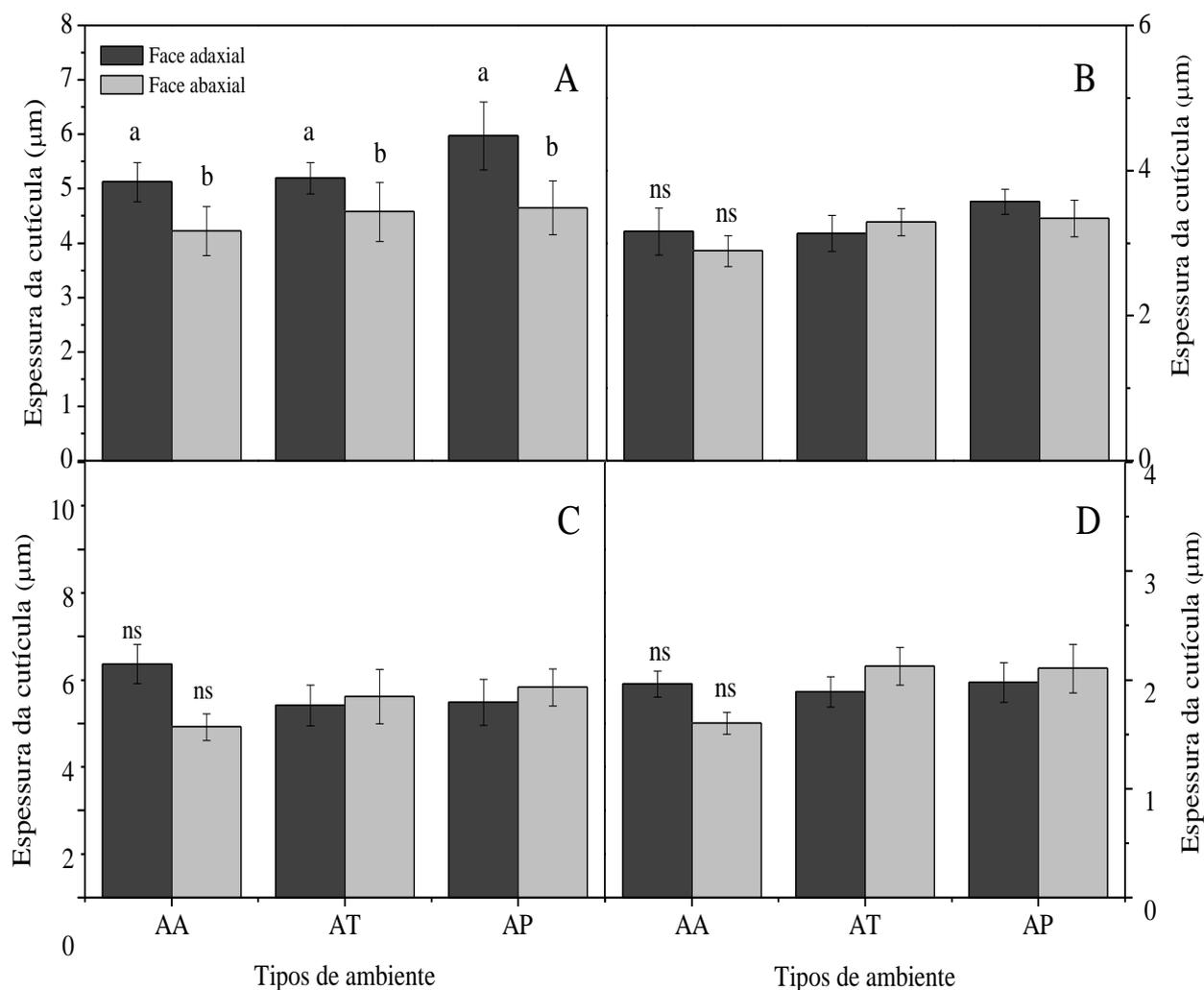


Figura 4. Espessura cuticular das faces adaxial e abaxial de *Diodia teres* (A), *Mollugo verticillata* (B), *Alternanthera tenella* (C) e *Waltheria rotundifolia* (D) nas três áreas estudadas (AA-área onde o curso de água é ausente; AT-área onde o curso de água é temporário; AP-área onde o curso de água é permanente). Letras minúsculas indicam diferenças entre as faces adaxial e a abaxial, ns indica a ausência de diferenças significativas pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$).

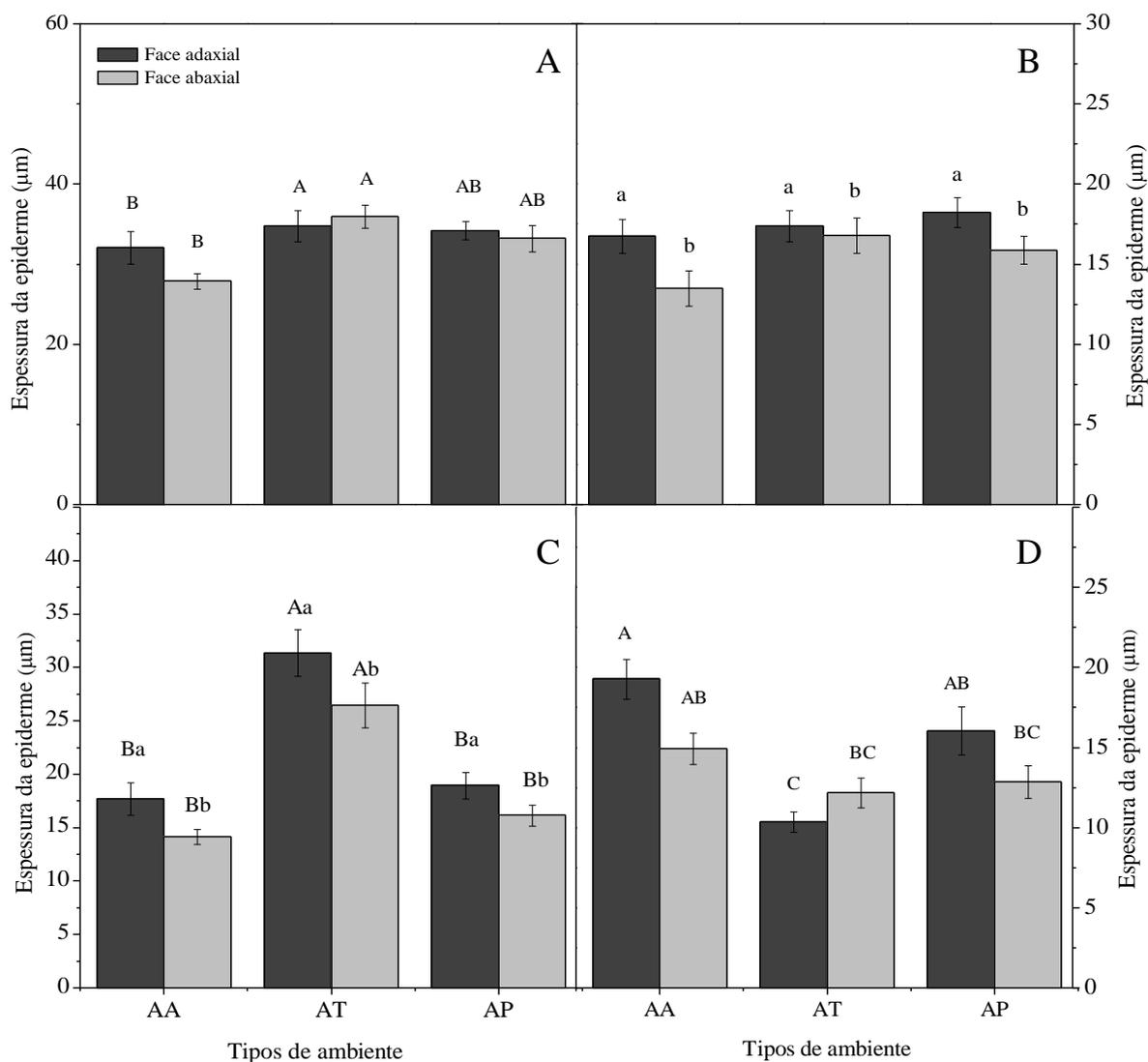


Figura 5. Espessura epidérmica das faces adaxial e abaxial de *Diodia teres* (A), *Mollugo verticillata* (B), *Alternanthera tenella* (C) e *Waltheria rotundifolia* (D) em função do ambiente quanto à distância do curso de água (AA representa a área onde o curso de água é ausente, AP onde é permanente e AT onde o curso de água é temporário). Letras maiúsculas indicam diferença entre os ambientes e letras minúsculas indicam diferenças entre as faces adaxial e abaxial, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$).

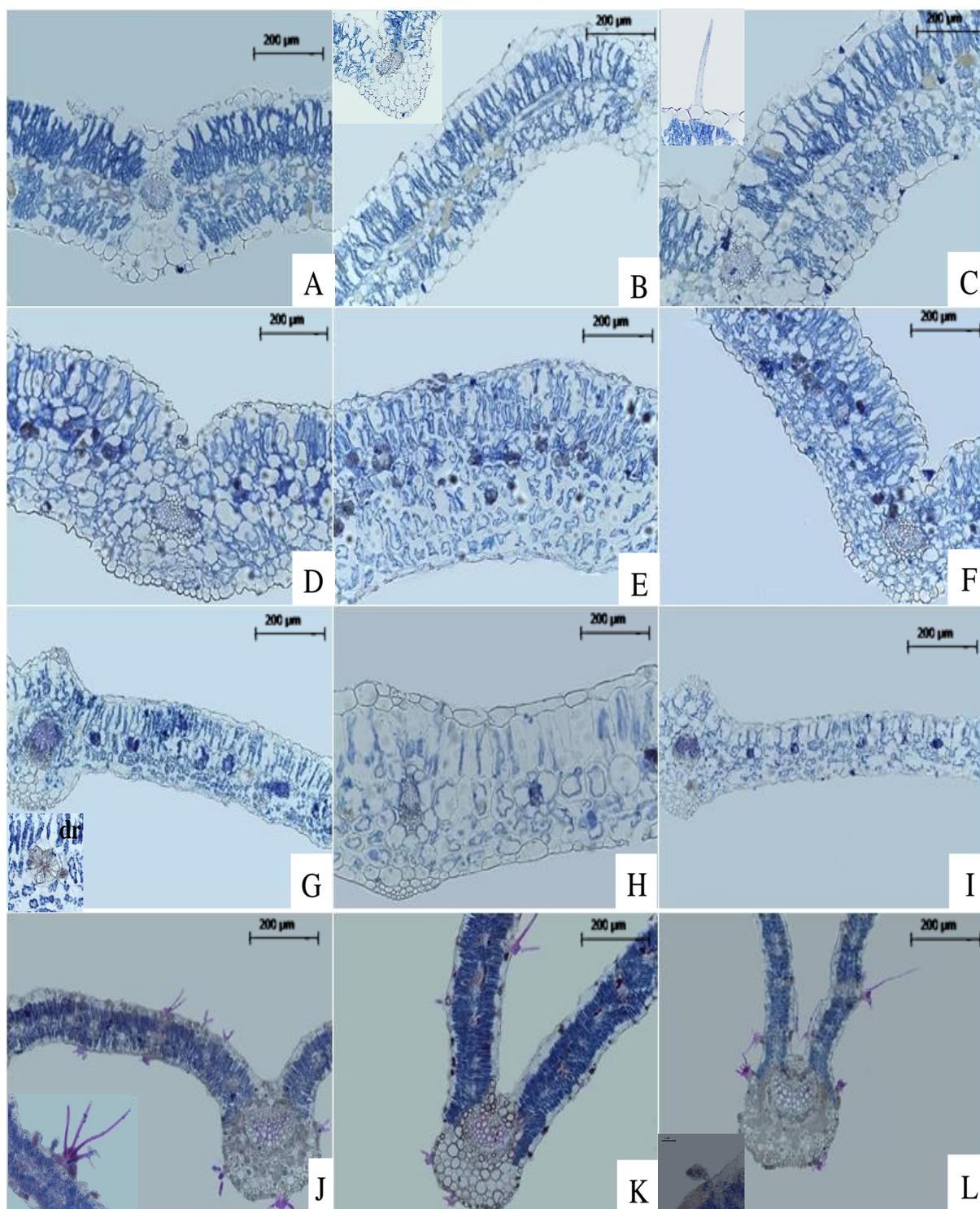


Figura 6. Secção transversal das folhas. A-C: *Diodia teres*, evidenciando o mesofilo dorsiventral e o feixe colateral vascular central. Notar tricoma na epiderme; D-F: *Mollugo verticillata*, evidenciando o mesofilo dorsiventral e os feixes centrais; G-I *Alternanthera tenella*, mostrando o mesofilo dorsiventral e os feixes colaterais centrais; J-L: *Waltheria rotundifolia*, evidenciando o feixe colateral central e o mesofilo isobilateral. Notar tricomas estrelados na epiderme. (A, D, G, J indivíduos onde o curso de água era ausente; B, E, H, K indivíduos onde o curso de água era temporário e C, F, I, L indivíduos onde o curso de água era permanente).

Tabela 3. Parâmetros morfométricos analisados na raiz das espécies estudadas. Letras minúsculas indicam diferença entre os ambientes e, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$). ¹AA-área com curso de água é ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente.

Parâmetros morfoanatômicos			
Áreas estudadas¹	<i>Alternanthera tenella</i>		
	Espessura do córtex (μm)	Densidade de elementos de vaso	Densidade de fibras
AA	183,71 \pm 32,67 ^a	12,36 \pm 2,32 ^{ns}	111,14 \pm 14,20 ^a
AT	155,53 \pm 24,20 ^b	13,98 \pm 4,79	73,07 \pm 14,83 ^b
AP	153,41 \pm 24,68 ^b	12,72 \pm 4,14	94,41 \pm 22,92 ^a
<i>Diodia teres</i>			
AA	140,81 \pm 17,81 ^a	8,01 \pm 1,80 ^b	99,22 \pm 18,81 ^b
AT	148,45 \pm 27,37 ^a	5,82 \pm 0,91 ^c	69,30 \pm 10,80 ^c
AP	103,77 \pm 27,01 ^b	11,21 \pm 2,47 ^a	129,53 \pm 25,35 ^a
<i>Mollugo verticillata</i>			
AA	99,30 \pm 23,05 ^b	7,84 \pm 1,73 ^a	65,71 \pm 14,16 ^a
AT	230,11 \pm 45,80 ^a	5,25 \pm 0,91 ^b	53,61 \pm 15,31 ^b
AP	87,86 \pm 17,70 ^b	5,12 \pm 1,42 ^b	34,16 \pm 4,16 ^c
<i>Waltheria rotundifolia</i>			
AA	-	22,46 \pm 3,12 ^a	354,35 \pm 54,58 ^a
AT	-	23,39 \pm 3,09 ^a	203,81 \pm 50,33 ^b
AP	-	15,68 \pm 4,26 ^b	119,33 \pm 23,39 ^c

Tabela 4. Parâmetros morfométricos analisados no caule das espécies estudadas. Letras minúsculas indicam diferença entre os ambientes e, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$). ¹AA-área com curso de água é ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente.

Parâmetros morfoanatômicos			
Áreas estudadas¹	<i>Alternanthera tenella</i>		
	Espessura da cutícula (μm)	Densidade de elementos de vaso	Densidade de fibras
AA	1,56 \pm 0,33 ^b	15,64 \pm 2,87 ^a	86,93 \pm 11,54 ^a
AT	1,60 \pm 0,49 ^b	9,68 \pm 2,01 ^b	52,38 \pm 11,6 ^b
AP	2,21 \pm 0,53 ^a	14,43 \pm 3,27 ^a	76,14 \pm 17,09 ^a
<i>Diodia teres</i>			
AA	1,60 \pm 0,41 ^{ns}	2,73 \pm 1,42 ^{ns}	32,70 \pm 4,61 ^{ns}
AT	1,93 \pm 0,52	3,09 \pm 0,88	34,01 \pm 5,41
AP	2,01 \pm 0,54	2,54 \pm 1,05	34,94 \pm 6,21
<i>Mollugo verticillata</i>			
AA	2,03 \pm 0,79 ^{ns}	3,81 \pm 1,1 ^a	27,95 \pm 5,81 ^b
AT	2,44 \pm 0,64	4,21 \pm 1,19 ^a	53,01 \pm 9,13 ^a
AP	1,99 \pm 0,39	2,79 \pm 1,01 ^b	15,13 \pm 4,59 ^c
<i>Waltheria rotundifolia</i>			
AA	1,41 \pm 0,44 ^{ns}	5,04 \pm 1,89 ^c	80,23 \pm 18,20 ^c
AT	1,55 \pm 0,45	12,67 \pm 3,03 ^b	173,35 \pm 33,78 ^b
AP	1,63 \pm 0,44	19,94 \pm 5,60 ^a	531,66 \pm 104,08 ^a

Tabela 5. Parâmetros morfométricos analisados nas folhas das espécies estudadas. Letras minúsculas indicam diferença entre os ambientes e, pelo teste Tukey, a 5% de probabilidade a posteriori da ANOVA fatorial ($p < 0.01$). ¹AA-área com curso de água é ausente; AT-área com curso de água temporário; AP-área com curso de água permanente. * *Waltheria rotundifolia* apresenta apenas parênquima paliçádico, sendo este dividido em superior e inferior (i.e., parênquima lacunoso = parênquima paliçádico inferior).

Parâmetros morfoanatômicos					
<i>Alternanthera tenella</i>					
Áreas estudadas¹	Espessura do mesofilo (µm)	Parênquima paliçádico (µm)	Parênquima lacunoso (µm)	Comprimento do feixe central (µm)	Diâmetro do feixe central (µm)
AA	234,82±8,54 ^b	115,54±15,99 ^b	119,02±4,68 ^b	185,40±18,28 ^a	143,53±27,50 ^a
AT	338,23±43,11 ^a	165,14±28,44 ^a	184,71±30,53 ^a	129,41±20,75 ^b	70,29±10,75 ^c
AP	165,83±20,78 ^c	78,35±19,43 ^c	85,88±19,17 ^c	119,86±19,88 ^b	99,05±6,70 ^b
<i>Diodia teres</i>					
AA	286,30±11,86 ^b	143,10±12,89 ^b	135,97±15,51 ^b	116,50±10,59 ^{ns}	89,70±7,51 ^b
AT	276,89±42,87 ^b	144,99±18,23 ^b	145,77±22,73 ^b	129,26±55,05	116,06±45,59 ^{ab}
AP	334,41±40,48 ^a	165,51±13,99 ^a	168,45±23,26 ^a	105,02±8,39	128,70±14,70 ^a
<i>Mollugo verticillata</i>					
AA	331,16±38,17 ^b	170,24±22,78 ^b	170,26±23,18 ^b	103,88±14,56 ^a	142,87±19,26 ^a
AT	438,76±53,22 ^a	215,53±21,55 ^a	221,86±35,79 ^a	89,72±10,03 ^b	90,29±10,21 ^c
AP	272,27±14,43 ^c	143,74±14,92 ^c	128,59±11,33 ^c	83,52±18,40 ^b	126,15±14,54 ^b
<i>Waltheria rotundifolia</i> *					
AA	125,16±6,46 ^a	66,90±5,54 ^a	58,78±5,23 ^a	134,25±13,67 ^a	185,58±9,07 ^a
AT	120,17±11,55 ^a	62,43±7,41 ^a	55,62±4,33 ^a	96,84±16,48 ^b	131,71±60,27 ^b
AP	90,59±14,27 ^b	48,32±12,07 ^b	40,13±9,47 ^b	92,77±20,58 ^b	174,80±23,65 ^a

Tabela 6. Índice de Plasticidade Fenotípica (IPF) calculados para alguns parâmetros morfoanatômicos analisados em todas as espécies nos diferentes tipos de ambiente. Valores próximos a 0 indicam maior plasticidade e valores mais próximos de 1 indicam menor plasticidade.

Parâmetros morfoanatômicos	Espécies			
	<i>Alternanthera tenella</i>	<i>Diodia teres</i>	<i>Mollugo verticillata</i>	<i>Waltheria rotundifolia</i>
Espessura da cutícula Adaxial	0,18	0,14	0,12	0,04
Espessura da cutícula Abaxial	0,19	0,09	0,13	0,25
Espessura da epiderme Adaxial	0,44	0,08	0,08	0,46
Espessura da epiderme Abaxial	0,47	0,22	0,07	0,18
Espessura do mesofilo	0,51	0,17	0,38	0,28
Comprimento do feixe central	0,35	0,19	0,20	0,31
Diâmetro do feixe central	0,51	0,30	0,37	0,29
Espessura da cutícula caulinar	0,29	0,20	0,18	0,13
Densidade dos elementos de vaso do caule	0,37	0,18	0,34	0,75
Densidade das fibras do caule	0,40	0,06	0,71	0,85
Espessura do córtex radicular	0,16	0,30	0,62	-
Densidade dos elementos de vaso da raiz	0,12	0,48	0,35	0,33
Densidade das fibras da raiz	0,34	0,46	0,48	0,66

4. DISCUSSÃO

O perfil histoquímico das plantas estudadas revelou a presença de compostos fenólicos, amido e lipídios em raízes e caules corroborando a literatura existente para plantas de caatinga. Plantas de caatinga costumam apresentar substâncias como glicose, tanino, amido

em tecidos de reserva que podem ou não estar relacionados ao intumescimento de órgãos (i.e., bulbos, xilopódio etc.), armazenadores de nutrientes. (Cavalcanti e Resende, 2006).

Os compostos fenólicos foram observados na região cortical do caule e raiz de quase todas as espécies estudadas. Castro et al., (2004) relatam que essas substâncias têm diversas funções, não sendo restrito a plantas de ambientes xéricos, atuando no suporte mecânico (i.e., lignina), além de proporcionar proteção contra herbivoria e ataques de patógenos que podem oferecer uma vantagem a estas plantas, uma vez que a condições ambientais tem uma grande influência no estabelecimento e desenvolvimento dos vegetais.

De acordo com a literatura, diversos fatores ambientais, como sazonalidade, ritmo circadiano, radiação, temperatura, altitude e umidade podem modificar o metabolismo secundário vegetal, interferindo quantitativamente e/ou qualitativamente na produção de compostos (Sobrinho et al., 2009).

Os grãos de amido estavam presentes em caules e raízes de *W. rotundifolia* em todas as áreas estudadas, bem como nas raízes de *M. verticillata* em todas as áreas e em *A. tenella* apenas nas áreas onde o curso de água era ausente (AA). Essas substâncias, quando armazenadas no caule, atuam como reserva para o crescimento, enquanto que nas raízes, o amido armazenado pode ser hidrolisado em carboidratos e auxiliar na manutenção da pressão de turgor e na osmorregulação. Dessa forma, nos períodos com baixa disponibilidade hídrica torna-se possível a manutenção hídrica dificultando a perda de água para o solo, além de manter o fluxo solo-raiz (Morgan, 1984). Portanto, o acúmulo de amido propicia a manutenção dos indivíduos no ambiente e permite que as plantas possam suportar o estresse hídrico. Açúcares derivados do amido acumulado também podem ser liberados no xilema auxiliam no balanço hídrico evitando a perda excessiva de água que pode causar embolia, que é um problema comum em plantas de ambiente xéricos (Salleo et al., 2008, 2009; Hacke e Sperry, 2003).

As substâncias lipídicas foram encontradas na cutícula do caule de todas as espécies analisadas nos três ambientes e, em *A. tenella* também no súber e nas paredes dos elementos condutores, cuja função está diretamente relacionada à redução da perda de água, a proteção da planta bem como a eficiência na condução, sendo fundamentais à sobrevivência das espécies estudadas no ambiente de caatinga. A cutícula é um dos mais importantes caracteres que ajudam a planta a sobreviver em ambientes xéricos como a caatinga podendo apresentar variações na espessura em resposta as condições ambientais, como será discutido adiante (Fanh, 1990; Fanh e Cutler, 1992). Devido à sua composição, ou seja, uma matriz de pectina,

ceras e cutina, que são substâncias lipídicas com propriedades hidrofóbicas, a cutícula atua evitando a perda de água por transpiração (Mauseth, 1988; Alquini et al., 2003; Burghardt e Riederer, 2006; Larcher, 2006).

Já a suberina, a outra camada lipídica detectada ao longo das análises histoquímicas, foi detectada no súber e na parede dos elementos de vaso, conforme descrito acima atua na proteção e condução, respectivamente. Esta substância consiste em um polímero contendo poliésteres aromáticos, e funciona como uma barreira, sobretudo em partes subterrâneas de diversos órgãos vegetais e superfícies de regiões que sofreram injúrias (Pollard et al., 2008). Assim como a cutina, a suberina forma uma barreira que auxilia no controle do fluxo de gases, água e solutos, apresentando assim uma importante função na proteção de plantas a partir de estresses bióticos e abióticos (Dickson, 2000; Pollard et al., 2008).

A presença da suberina nos elementos condutores do xilema é pouco relatada na literatura, no entanto, sua presença nesta região da planta é fortemente associada à processos de cicatrização (i.e. a injúrias ou condições ambientais), e tem função tanto de suporte mecânico como na eficiência na condução como explica Biggs (1987).

Além das substâncias descritas acima, inclusões minerais de oxalato de cálcio ocorrem na raiz de *D. teres*, sob a forma de ráfides, enquanto que no caule de *A. tenella* e folha de *D. teres*, *M. verticillata* e *W. rotundifolia*, sob a forma de drusas, sem distinção entre as áreas avaliadas. O acúmulo desses cristais está relacionado com a defesa contra herbivoria, uma vez que reduz a digestibilidade das folhas podendo até ocasionar a morte do herbívoro (Konno et al, 2014). Além disso, cristais, de modo geral, ajudam a planta na proteção contra incidência de raios UV evitando assim a perda de água por transpiração, uma vez que refletem o excesso de raios solares que incidem sobre a superfície dos órgãos vegetais (Darling, 1989; Fanh e Cutler, 1992). Porém, sua função em plantas de ambientes sazonais não está totalmente clara (Franceschi e Nakata, 2005; Evert, 2006).

A estrutura interna geral dos órgãos vegetativos das espécies estudadas apresentou caracteres comumente observados em outros representantes das famílias as quais pertencem a caatinga (Metcalf e Chalk, 1950; Fanh e Cutler, 1992). As principais variações observadas em cada um dos órgãos analisados e suas relações com as características das diferentes áreas serão discutidas, a seguir na seguinte ordem: raiz, caule e folha, para facilitar a compreensão.

O avançado estágio de crescimento secundário das raízes pode ser verificado através da presença da periderme por meio da instalação do felogênio que aconteceu a partir de células subepidérmicas em todas as espécies estudadas, exceto em *W. rotundifolia*, cujo

córtex não foi observado, devido a provável instalação do felogênio a partir de células do periciclo, como acontece com muitas espécies de muitas famílias de eudicotiledôneas (Mazzoni-Viveiros e Costa, 2003). O processo de crescimento secundário ocasiona a suberificação ou suberização por meio da formação do súber que irá proteger os órgãos vegetais da dessecação e de ataque de herbívoros, sobretudo em espécies perenes (Jupp e Newman, 1987).

Corroborando em parte as descrições da literatura disponível, a manutenção do córtex das espécies estudadas pode estar envolvida com uma possível estratégia de armazenamento de água e nutrientes, sobretudo, em *D. teres* e *M. verticillata*, cujos maiores valores de espessura cortical foram observados nas plantas das áreas onde o curso de água era temporário (AT) ou ausente (AA), apresentando muitos grãos de amido, conforme descrito acima no perfil histoquímico. Kolb et al. (1998) relatam que plantas de ambiente xérico submetidas à alagamentos apresentam aumento significativo no córtex de suas raízes, devido ao provável aumento do volume das células desta região quando estão cheias de água, podendo esta ficar aí armazenada para ser acessada em momento adverso. No entanto, alguns autores (Fahn e Cutler 1992; Machado et al., 2003), mencionam que em ambientes extremamente secos, se observa uma tendência de redução drástica no número de camadas de células da região cortical em raízes jovens, visando encurtar a rota de absorção e transporte de água a partir do solo.

Embora sejam herbáceas (eudicotiledôneas), as plantas estudadas apresentaram crescimento secundário típico, com atividade dos meristemas secundários, ou seja, o felogênio, como descrito acima, produzindo a periderme, e o câmbio vascular promovendo a formação dos tecidos vasculares secundários em raízes e caules (Fanh, 1990). O câmbio vascular, como em outras espécies vegetais de regiões tropicais, apresentou variações em sua atividade marcada pela produção de tecido xilemático cujas fibras e elementos de vaso mostraram diferentes densidades em resposta à distância do curso de água das áreas estudadas, sendo esta uma tendência associada à proteção do xilema à cavitação e consequente interrupção na condução, fenômeno comum em ambientes xéricos como a Caatinga (Carlquist, 1988). A densidade de elementos de vaso e fibras foi maior quanto maior a distância do curso de água, ou seja, nas áreas com curso de água ausente (AA) ou temporário (AT). Essas observações corroboram as descrições da literatura, que indicam uma tendência de aumento da densidade, sobretudo, das fibras estando relacionada a uma proteção contra um possível colapso dos vasos em situações de estresse hídrico. Sendo assim, essa

densa matriz de fibras, como observada nas espécies estudadas no presente trabalho, pode desempenhar um papel de apoio para elementos de vaso que transportam água sob baixa pressão (Hacke e Sperry, 2001). Vale salientar ainda que, os anéis xilemáticos concêntricos observados nas raízes de *D. teres* e *W. rotundifolia*, também representam variações na atividade cambial as quais se assemelham àqueles observadas em raízes e caule de espécies arbustivas e arbóreas em resposta a disponibilidade hídrica (Carlquist, 1988; Bell et al., 1996). Pois, mesmo não mensuradas, variações no diâmetro de elementos condutores e fibras bem como na largura desses anéis puderam ser notadas, merecendo serem mais bem explorados.

É importante mencionar que outros parâmetros do xilema secundário, como comprimento e diâmetro das células condutoras e não condutoras, das espécies estudadas precisam ser avaliados para uma melhor compreensão dessas repostas.

Câmbios acessórios ou sucessivos foram observados nas raízes de *A. tenella*, uma Amaranthaceae como ocorre em outros representantes dessa família bem como na ordem Caryophyllales a qual ela pertence (Carlquist, 1988). A presença desses câmbios vasculares sucessivos, em *A. tenella*, indubitavelmente representa uma estratégia única de sobrevivência em ambientes com déficit hídrico, uma vez que este tipo de câmbio vascular produz os tecidos vasculares em alternância com os tecidos parenquimáticos que atuam no armazenamento de reservas e na recuperação de fotossintatos e água, conforme menciona Carlquist (2007).

Nas espécies estudadas a cutícula observada no caule foi relativamente espessa em todas as espécies, corroborando valores encontrados na literatura, representando assim uma importante adaptação das plantas ao ambiente xérico (Alquini, et al. 2003). Além disso, a espessura não apresentou diferenças significativas quando comparada as espécies ocorrentes nas três áreas estudadas exceto em *A. tenella* que apresentou valores significativamente maiores em áreas AP e AT. Esses resultados corroboram em parte às descrições de Dias (2008), que mencionam que em algumas plantas o aumento da espessura da cutícula pode comprometer a permeabilidade de CO₂ reduzindo as taxas fotossintéticas bem como a transpiração, de modo que alterações na espessura da cutícula só devem acontecer em plantas que estejam em ambientes cujos níveis de estresse hídrico são severos.

O tecido fundamental do caule das espécies estudadas estava constituído pelo parênquima fundamental e pelo colênquima do tipo angular, estando este último presente apenas em *A. tenella*. O córtex parenquimático relativamente amplo observado nas espécies estudadas e comumente descrito na literatura específica para plantas de ambientes xéricos, pode conferir numa importante vantagem na sobrevivência dessas plantas, uma vez que

auxiliam no armazenamento de água e nutrientes podendo ser acessadas quando necessário, conforme descrito por Fahn e Cutler (1992). Nas espécies estudadas, esta função do parênquima cortical pode ser reforçada ainda pela presença de grãos de amido detectados através da realização dos testes histoquímicos como descrito anteriormente. A ocorrência do colênquima apenas em *A. tenella* refere-se a um traço taxonômico comum da espécie constituindo a função de sustentação comumente referida a este tecido (Metcalf e Chalk, 1950; Fahn, 1990).

Quanto ao sistema vascular, este apresentou uma estrutura semelhante àquela descrita na literatura para representantes das mesmas famílias (Metcalf e Chalk, 1950). Assim como na raiz, câmbios acessórios ou sucessivos foram observados também no caule de *A. tenella* (Amaranthaceae), representando uma variação da atividade cambial comum em representantes da família bem como das Caryophyllales, ordem a qual pertence esta espécie (Metcalf e Chalk, 1950; Carlquist, 1988). Aqui no caule esta variação pode apresentar a mesma estratégia de sobrevivência descrita para este caráter nas raízes (Carlquist, 2007).

Quanto à densidade de vasos e fibras, as respostas apresentaram-se bem variadas nas áreas estudadas, embora tenha sido observada uma tendência semelhante àquela das raízes bem como em outras plantas de ambientes xéricos. No caule, os elementos de vaso e as fibras tendem a ser mais densamente distribuídos em áreas mais distantes do curso de água como AA e AT, exceto em *W. rotundifolia* cujos maiores valores acontecem na área com água permanente (AP). Esses resultados corroboram as descrições da literatura para este caráter cujo aumento da densidade pode ampliar a capacidade de proteção dos vasos à cavitação que pode comprometer a condutividade hidráulica do xilema (Hacke e Sperry, 2001). Embora não mensurado, nem testado estatisticamente, observa-se uma tendência a redução do diâmetro dos vasos em áreas mais distantes do curso de água como a AA, corroborando as descrições feitas para outras xerófitas como estratégia para evitar a cavitação e embolia (Carlquist, 1988; Fahn e Cutler, 1992).

A análise da anatomia foliar das quatro espécies estudadas mostra que as mesmas apresentaram características típicas de outros representantes das mesmas famílias estudadas (Metcalf e Chalk, 1950), além de outros relacionados a ambientes xéricos, sujeitos a elevada temperatura e luminosidade e a baixa umidade relativa do ar (Fahn e Cutler, 1992). A cutícula de todas as espécies é relativamente espessa, embora não apresente diferenças significativas nem entre as faces da epiderme tampouco quando comparadas as três áreas estudadas, exceto *Diodia teres* que apresentou aumento significativo na cutícula da face adaxial em relação à

face abaxial. Como no caule, a cutícula foliar também é constituída por substâncias lipídicas, como cutina e cera, que tem a função de diminuir a difusão do vapor de água dos tecidos foliares internos para a atmosfera (Burghardt e Riederer, 2006; Larcher, 2006). O aumento da espessura da cutícula aumenta a resistência contra a perda de água nas folhas, ou seja, reduz a transpiração e pode levar a um aumento da eficiência no uso da água (Evert, 2006), além de proteger a folha contra altas intensidades de raios UV (Cen e Bornman, 1993; Krauss et al., 1997). Conforme descrito para o caule, a cutícula foliar também pode não ter sofrido alteração significativa devido aos ambientes estudados não apresentarem condições xéricas severas conforme descrito por Dias (2008).

A epiderme uniestratificada presente nas espécies, *D. teres*, *A. tenella* e *W. rotundifolia* apresentou variações significativas entre as áreas estudadas. *A. tenella* e *M. verticillata* apresentaram variações quanto à face foliar avaliada, isso pode ser resultado da efemeridade das espécies, no caso das anuais, ou de uma baixa capacidade de resposta plástica apresentada pelas espécies em questão. A epiderme possui dois tipos de células, as comuns e as especializadas, sendo estas últimas representadas pelos estômatos e tricomas tectores, cuja localização e estrutura são determinadas pelas condições ambientais. Todas as espécies estudadas são anfiestomáticas cujos estômatos estão situados ao mesmo nível das células epidérmicas, diferindo das características comuns das plantas de ambientes xéricos, nas quais predominam estômatos na face adaxial (Rasmunssen, 1987; Fahn e Cutler, 1992). A localização desses estômatos contribui para a formação de câmaras subestomáticas que proporciona uma alta resistência à perda de água e um gradiente de difusão entre o clorênquima e o ambiente (Fahn e Cutler, 1992). Ainda segundo Fahn e Cutler (1992), em diversas plantas xerófitas o desenvolvimento de estômatos em ambas as faces pode reduzir a difusão e a captação limitada de CO₂, proporcionando eficiência no processo fotossintético.

As quatro espécies apresentaram tricomas em suas superfícies foliares, com destaque para *W. rotundifolia* que possui 2 tipos de tricomas formando um denso indumento, representando uma adaptação importante aos ambientes xéricos, uma vez que os tricomas aumentam a reflexão dos raios solares (Holmes e Keiler, 2002), contribuindo para a diminuição da temperatura foliar (Ehleringer e Mooney, 1978; Ehleringer, 1983). Quando presentes, os tricomas, também contribuem para o aumento da espessura da camada de ar que reveste a superfície foliar e conseqüentemente, restringem a perda de vapor de água para a atmosfera através dos estômatos (Fahn e Cutler 1992; Larcher 2006), além de proteger contra herbívoros ou ataque de patógenos (Woodman e Fernandes, 199; Valkama et al., 2005).

Mesofilo multisseriado, com maior número de camadas de parênquima paliçádico em detrimento das camadas de parênquima lacunoso foi registrado em *A. tenella*, *D. teres* e *M. verticillata* e a ausência deste último em *W. rotundifolia*, mostra o investimento em tecidos fotossintéticos por partes das espécies, o que é característica de plantas submetidas a altas intensidades luminosas (Metcalf e Chalk, 1950; Fahn e Cutler, 1992).

Ainda no mesofilo, foi possível observar que as células do parênquima paliçádico apresentaram um tamanho reduzido, sendo este formado por diversas camadas de células. Essa redução no tamanho das células parenquimáticas pode ser apontada como uma característica adaptativa de resistência à seca, uma vez que células pequenas têm uma maior resistência à pressão negativa de turgor se comparada a células grandes, com maior volume (Fahn e Cutler, 1992). Quanto aos parâmetros morfométricos apenas *A. tenella* e *M. verticillata*, apresentaram relação direta com a distância do curso de água, e, portanto, com a menor disponibilidade de água, das áreas estudadas bem como com o ambiente xérico da caatinga, uma vez que, mesmo as células sendo pequenas, se observou aumento significativo na espessura total desses tecidos, refletindo um aumento na espessura geral do órgão. De acordo com a literatura (Fahn e Cutler, 1992), o mesofilo de órgãos xeromórficos bem como naqueles presentes em ambientes com elevada incidência luminosa (i.e. folhas de sol), costuma ser bastante compacto, apresentando, porém, um aumento considerável no número de camadas de parênquima paliçádico e uma diminuição no número de camadas do parênquima lacunoso, já que esse balanço apresentando por esses dois tecidos favorece trocas gasosas mais rápidas e eficientes, sobretudo em ambientes com déficit hídrico.

O feixe vascular da nervura principal das folhas apresentou comprimento maior nas áreas onde o curso de água era ausente (AA), exceto em *Diodia teres*. Já o diâmetro fugiu um pouco deste padrão, uma vez que *Waltheria rotundifolia* teve valores semelhantes para os ambientes sem água (AA) e com água permanente – AP, enquanto *Diodia teres* teve maior valor registrado no ambiente que o curso de água era permanente – AP. Esse padrão é similar àquele comumente encontrado em xerófitas e que resulta em um investimento por planta na potencialização da condutividade das diferentes áreas estudadas, conforme mencionado na literatura (Fahn e Cutler, 1992).

A plasticidade tem início a partir de alguma modificação que atua como iniciadora das respostas ligadas ao crescimento que desencadeia uma série de respostas, dentre elas as características fisiológicas, que tendem a apresentar maior plasticidade, mas em alguns casos

apesar da plasticidade ser maior para variáveis fisiológicas, as maiores diferenças estão presentes nas características estruturais (Valladares et al., 2000).

Assim, o índice de plasticidade fenotípica teve seus maiores valores registrados no geral para as espécies perenes (i.e., *Alternanthera tenella* e *Waltheria rotundifolia*), portanto, as espécies perenes possuem uma menor capacidade de modificar esses caracteres anatômicos que foram avaliados em relação às diferentes condições ambientais, o que pode ser resultado de uma boa adaptação as condições, uma vez que são espécies perenes.

O inverso foi observado nas espécies anuais (i.e., *Diodia teres* e *Mollugo verticillata*), isso pode estar relacionado com uma tentativa de resistir à pressão do ambiente, pois espécies que crescem em ambientes adversos e com baixa disponibilidade hídrica, mais distantes do curso de água, possuem uma tendência a reduzir crescimento, trocas gasosas e acumular substâncias de reserva evitando estruturas que demandem um gasto alto para sua manutenção (Goulart et al., 2011). Isso pode ser percebido para *M. verticillata* que apresentou uma reserva de amido em caules e raízes.

No mais, este trabalho gerou contribuições essenciais para a compreensão das estratégias e respostas morfoanatômicas de espécies herbáceas às condições ambientais da caatinga, bem como quanto ao comportamento das mesmas em áreas localizadas em diferentes pontos em relação ao curso de água, e, portanto, sujeitas a diferentes níveis de disponibilidade hídrica.

Porém, mesmo tendo sido avaliados parâmetros comumente descritos como plásticos para espécies arbustivas e arbóreas ocorrentes em ambientes xéricos, para as herbáceas aqui estudadas, estes caracteres apresentaram algumas respostas divergentes e poucas alterações quando comparadas as três áreas estudadas.

Os parâmetros morfoanatômicos aqui abordados, se mostraram altamente relevantes e representam o início de estudo desse tipo envolvendo herbáceas podendo embasar novas pesquisas com plantas da caatinga de modo geral. Esses resultados revelam ainda que, as espécies aqui analisadas podem apresentar respostas bastante sutis quanto à questão da disponibilidade hídrica, na escala aqui avaliada, uma vez que apresentam poucas variações nos caracteres avaliados independente da distância do curso natural de água no ambiente. Assim, é provável que outras respostas que auxiliem na compreensão de como essas plantas lidam com o fator água, sejam encontradas no aprofundamento de análises em variações cambiais em raízes e caules aqui observadas e em atributos ultraestruturais de organelas e parede de células de diferentes tecidos, através de análises complementares.

5. AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao projeto INNOVATE pelas informações sobre a distribuição de espécies e áreas de estudo, ao Centro de Tecnologia Estratégicas do Nordeste (CETENE), pelo apoio no preparo das amostras para análise. A CAPES e a FACEPE (APQ- 0842-2.05/12) pelo financiamento desta pesquisa.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ab'saber, A.N. 1974. O domínio morfoclimático semiárido das caatingas brasileiras Geomorfologia. 43, 1-37.

Alpert, P., Simms E.L. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16, 285–297.

Alquini, Y., Bona, C., Boeger, M.R.T., Costa, C.G., Barros, C.F. 2003. Epiderme. *In Anatomia Vegetal Viçosa*. Ed. UFV. 87-107.

Araújo, E.L. 2003. Diversidade de herbáceas na vegetação da caatinga.1, 82-84. *In: Jardim, E.A.G., Bastos, M.N.C., Santos, J.U.M. (Eds.). Desafios da Botânica brasileira no novo milênio: inventário, sistematização e conservação da diversidade vegetal*. Belém, Sociedade Botânica do Brasil.

Araújo, E.L., Silva, K.A., Ferraz, E.M.N., Sampaio, E.V.S.B., Silva, S.I. 2005. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de caatinga, Caruaru, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 19, 285-294.

Araújo E.L., Castro C.C., Albuquerque U.P. 2007. Dynamics of Brazilian Caatinga - a Review Concerning the Plants, Environment and People. *Functional Ecosystems and Communities*. 1, 15–28.

Balvanera, P., Aguirre, E. 2006. Tree Diversity, Environmental Heterogeneity and Productivity in a Mexican Tropical Dry Forest. *Biotropica*. 38, 479-491.

Batista, L.A., Guimarães, R.J., Pereira, F.J., Carvalho, G.R., Castro, E.M. 2010. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. *Revista Ciência Agronômica*. 41, 475-481.

- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. 13, 115-155. In: Caspary, E.M., Thoday J.M. (Eds.). *Advances in Genetics*. New York, Academic Press.
- Bell, T.L., Pate, J.S., Dixon, K.W. 1996. Relationships Between Fire Response, Morphology, Root Anatomy and Starch Distribution in South-west Australian Epacridaceae. *Annals of Botany*. 77, 357-364.
- Bibi, H., Afzal, M., Muhammad, A., Kamal, M. 2014. Morphological and Anatomical Studies on Some Monocot Xerophytes of District Karak, Pakistan. *Middle-East Journal of Scientific Research*, 22, 843-850.
- Biggs, A.R. 1987. Occurrence and location of Suberin in wound reaction zones in xylem of 17 tree species. *Phytopatology*. 77, 718-725.
- Bukatsch, F. 1972. Bermerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos* 61, 255-255.
- Burghardt, M., Riederer, M. 2006. Cuticular transpiration. In: Riederer, M., Müller, C. (Ed.). *Biology of the Plant Cuticle*. Blackwell, Oxford, UK. 23, 292-311.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- Carlquist, S. 2007. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *The Journal of the Torrey Botanical Society*. 134, 301-332.
- Castelletti, C. H. M., Santos A. M. M., Tabarelli M., Silva, J. M. C. 2003. Quanto ainda resta da caatinga? Uma estimativa preliminar, 719–734. In: Leal, I., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. (Eds.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Recife, Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco.
- Castro, H.G., Ferreira, F.A., Silva, D.J.H., Mosquim, P.R. 2004. Contribuição ao estudo das plantas medicinais metabólitos secundários. 2. ed. Visconde do Rio Branco: Suprema.
- Cavalcanti, N.B., Resende, G.M. 2006. Ocorrência de xilopódio em plantas nativas de imbuzeiro. *Revista Caatinga*. 19, 287-293.

- Cen, Y.P., Bornman, J. 1993. The effect of exposure to enhanced UV-B radiation on the penetration of monochromatic and polychromatic UV-B radiation in leaves of *Brassica napus*. *Physiologia Plantarum*, 87, 249-255.
- Costa, R.C., Araújo, F.S., Lima-Verde, L.W. 2007. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (caatinga) in northeastern, Brazil. *Journal of Arid Environments*. 68, 237–247.
- Cutler, D. F., Botha, T., Stevenson, D. W. 2011. *Anatomia vegetal: uma abordagem aplicada*. Porto Alegre: Artmed.
- Darling, M. 1989. Epidermis and hypodermis of saguaro cactus (*Cereus giganteus*): Anatomy and spectral properties. *Amer. J. Bot.* 76, 1698-1706.
- De Witt, T.J., Sih, A., Wilson, D.S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 77–81.
- Dias, L.B. 2008. *Água nas plantas*. Universidade Federal de Lavras.
- Dickison W. 2000. *Integrative plant anatomy*. Ed. Elsevier Academic Press. California, USA.
- Duque, J.G. 2004. *O Nordeste e as lavouras xerófilas*, quarta ed. Fortaleza, Brasil: Banco do Nordeste do Brasil.
- Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., 1978. Leaf Hairs: Effects on Physiological Activity and Adaptive Value to a Desert Shrub. *Oecologia*. 37, 183-200.
- Ehleringer, J.R. 1983. Characterization of a glabrate *Encelia farinosa* mutant: morphology, ecophysiology, and field observations. *Oecologia*. 57, 303-310.
- Evert, R. F. 2006. *Esau's plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body – their structure, function and development*. Terceira ed. New Jersey: John Wiley and Sons.
- Fahn, A. 1990. *Plant anatomy*. 4 ed. Pergamon Press, Oxford.
- Fahn, A., Cutler, D. F. 1992. *Xerophytes*. Berlin: Gebüder Borntraeger.
- Franceschi, V. R., Nakata, P. A. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56, 41-71.

Franklin, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood–resin composites and a new macerating method for wood. *Nature*. 155, 51.

Goulart, M. F., Lovato, M. B., de Vasconcellos Barros, F., Valladares, F., Lemos-Filho, J. P. 2011. Which Extent is Plasticity to Light Involved in the Ecotypic Differentiation of a Tree Species from Savanna and Forest? *Biotropica*. 43, 695-703.

Hacke, U. G., Sperry, J. S. 2003. Limits to xylem refiling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. *Plant Cell and Enviroment*. 26, 303-311.

Holmes, M.G., Keiller, D.R. 2002. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant Cell Environ*. 25, 85-93.

Jensen, W. A. 1962. *Botanical histochemistry: principles and practice*. W. H. Freeman, San Francisco.

Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Co., Inc.

Jupp A.P., Newman E.I. 1987. Morphological and anatomical effects of severe drought on the roots of *Lolium perenne* L. *New Phytologist* 105, 393–402.

Holmes, M.G., Keiller, D.R. 2002. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant, Cell and Environment*. 25, 85-93.

Kearney, T. H., Shantz, H. L. 1911. *Yearbook of Agric.* 10, 331 (citado por Owoseye J.A., Sanford W.W. 1972. An ecological study of *Vellozia schnitzleinia*, a drought-enduring plant of northern Nigeria. *J Ecol* 60, 807–817).

Kolb, R. M., Medri, M. E., Bianchini, E., Pimenta, J. A., Giloni, P. C., Correa, G. T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. *Revista Brasileira de Botânica*, 21.

Konno, K., Inoue, T.A., Nakamura, M. 2014. Synergistic defensive function of raphides and protease through the needle effect. *PLoS ONE*.

Kraus, J. E. e Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Universidade Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

Krauss, P., Markstadter, C., Riederer, M. 1997. Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species. *Plant, Cell and Environment*. 20, 1079-1085.

Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia vegetal*. São Paulo, RIMA.

Lima, M. A. O., Mielke, M. S., Lavinsky, A. O., França, S., Almeida, A. A. F., Gomes, F. P. 2010. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. *Scientia Forestalis*. 38, 527-534.

Machado, A.V., Santos, M., Pulilo, M. T. S., Fermino-Jr, P. C. P. 2003. Changes in root anatomy of *Hedyosmum brasiliense* Mart. drought-induced young plants. *Acta Microscópica*. 12, 25-26.

Mauseth, J.D. 1988. *Plant anatomy*. Benjamin/Cummings. Menlo Park, California.

Mazzoni-Viveiros, S. C., Costa, C. G. 2003. Periderme In: Apezato-da-Gloria, B., Carmello-Guerreiro, S. M. (eds.). *Anatomia Vegetal*. Viçosa: Editora UFV.

MMA - Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/sitio/index.php?ido=conteudo.montaeidEstrutura=203>>, 2002. Acesso em: 20 dez.2015.

Metcalf, C.R., Chalk, L. 1950. *Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction*. Clarendon Press, Oxford.

Oliveira, V. D. C., Sajo, M. G. 1999. Anatomia foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 365-374.

Oliveira, D. G., Prata, A. P., Ferreira, R. A. 2013. Herbáceas da Caatinga: composição florística, fitossociologia e estratégias de sobrevivência em uma comunidade vegetal. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias (Agrária) Brazilian Journal of Agricultural Sciences*, 8, 623-633.

Pollard, M., Beisson, Y., Li, Y., Ohlroogge, J. B. 2008. Building lipid barriers: biosynthesis of cutin and suberin. *Trends in Plant Science*. 5, 236-246.

- Rasmunssen, H. 1987. Orchid stomata - structure, differentiation, function, and phylogeny. In: Arditti, J. (Ed.) *Orchid Biology: Reviews and Perspectives, IV*. Cornell University Press, New York, 105-138.
- Reis, A.C.S. 1976. Clima da caatinga. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 48, 325-335.
- Reis, A.M.S., Araújo, E.L., Ferraz, E.M.N., Moura, A.N. 2006. Inter-annual in the floristic and population structure of an herbaceous community of “caatinga” vegetation in Pernambuco, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. 29, 497-508.
- Salleo, S. A., Tifilò, P. B. e Lo Gullo, M. A., 2008. Vessel wall vibrations: trigger for embolism repair? *Functional Plant Biology*.35, 289-297.
- Salleo, S. A., Trifilò, P.B., Espósito, S. B., Nardini, A. A., e Lo Gullo, M. A. 2009. Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism REPAIR? *Functional Plant Biology*. 36, 815-825.
- Sampaio E.V.S. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock S., Mooney H.A., Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*, Cambridge University Press, New York.
- Sampaio E.V.S.B. 1996. Fitossociologia. In: Sampaio E.V.S.B., Mayo S.J., Barbosa M.R.V. (Eds.) *Pesquisas Botânicas Nordestinas: Progresso e Perspectivas*, Recife: Sociedade Botânica do Brasil.
- Sass, J.E. 1951. *Botanical microtechnique*. Terceira ed. Iowa: State Press.
- Sobrinho, T. J. S. P., Cardoso, K. C. M., Gomes, T. L. B., Albuquerque, U. P., Amorin, E. L. C. 2009. Análise da pluviosidade e do efeito de borda sobre os teores de flavonóides em *Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud., Fabaceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia*. 19, 740-745.
- Schwinning, S., Sala, O.E. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*. 141, 211-220.
- Snyder, K. A., Tartowski, S. L. 2006. Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*. 65, 219-234.

Valladares, F., Wright, S. J., Lasso, E., Kitajima, K., Pearcy, R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*. 81, 1925-1936.

Valladares, F., Sanchez-Gomez D., Zavala, M.A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol*. 94,1103–1116.

Valladares, F., Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39, 237–257.

Valkama, E., Koricheva, J., Salminen, J.P., Helander, M., Saloniemi, I., Saikkonen, K., Pihlaja, K. 2005. Leaf surface traits: overlooked determinants of birch resistance to herbivores and foliar micro-fungi? *Trees*. 19, 191-197.

Van Kleunen M, Fischer M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166, 49–60.

Woodman, R.L., Fernandes, G.W. 1991. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. *Oikos*, 60, 11-19.

ANEXO

REGRAS DO PERIÓDICO ENVIRONMENTAL AND EXPERIMENTAL BOTANY

Link para as regras: <https://www.elsevier.com/journals/environmental-and-experimental-botany/0098-8472/guide-for-authors>

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 of the Journal Environmental and Experimental Botany

Environmental and Experimental Botany (EEB) publishes research papers on the physical, chemical, biological, molecular mechanisms and processes involved in the responses of plants to their environment.

In addition to research papers, the journal includes review articles. Submission is in agreement with the Editors-in-Chief.

The Journal also publishes special issues which are built by invited guest editors and are related to the main themes of EEB.

The areas covered by the Journal include:

- (1) Responses of plants to heavy metals and pollutants
- (2) Plant/water interactions (salinity, drought, flooding)
- (3) Responses of plants to radiations ranging from UV-B to infrared
- (4) Plant/atmosphere relations (ozone, CO₂, temperature)
- (5) Ecophysiology of Northern plants under global change and environmental stress

Each submitted manuscript related to these areas should be based on an explicitly elaborated mechanistic hypothesis.

The following types of manuscripts are not suitable for EEB: purely descriptive studies, use of unicellular or micro-organisms as models, agricultural investigations, phytopathological studies, ecological reports, studies of plant biology without considering environmental factors.

Types of issues

Alongside the standard issues, the journal publishes two other types of issues: Special issues and Virtual special issues. Special issues focus on a specific research topic and are organised by a guest editor. Virtual special issues bring together content already published on ScienceDirect. Articles appearing in virtual special issues have been selected by the Journal editor, highlighting topics that are of particular interest to the readers. The virtual issues are hosted on Elsevier.com, linking directly to the original articles on ScienceDirect.

Types of paper

1. Original full papers (Regular Papers) 2. Review articles on Environmental Issues in Plant Science.

Original papers should report the results of original research. The material should not have been previously published elsewhere, except in a preliminary form.

Reviews should be related to an area covered by the journal. These are written on invitation or after initial contact with the Editor-in-Chief.

BEFORE YOU BEGIN***Ethics in publishing***

For information on Ethics in publishing and Ethical guidelines for journal publication see

<https://www.elsevier.com/publishingethics> and <https://www.elsevier.com/journal-authors/ethics>.