**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Sistemas subterrâneos de Asteraceae do Cerrado paulista:
abordagens anatômica, ecológica e reprodutiva**

Graziela Cury

**Tese apresentada para obtenção do título de
Doutor em Ciências. Área de concentração:
Fisiologia e Bioquímica de Plantas**

**Piracicaba
2008**

Graziela Cury
Bióloga

**Sistemas subterrâneos de Asteraceae do Cerrado paulista: abordagens
anatômica, ecológica e reprodutiva**

Orientadora:
Profa. Dra. **BEATRIZ APPEZZATO DA GLÓRIA**

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutor em Ciências. Área de concentração:
Fisiologia e Bioquímica de Plantas

Piracicaba
2008

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP

Cury, Graziela

Sistemas subterrâneos de Asteraceae do Cerrado paulista: abordagens anatômica, ecológica e reprodutiva / Graziela Cury. - - Piracicaba, 2008.
95 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2008.
Bibliografia.

1. Anatomia vegetal 2. Caule 3. Cerrado 4. Compositae 5. Germinação de Sementes 6. Sistema radicular I. Título

CDD 583.55
C982s

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Ao meu querido

Pedro, com todo o meu amor

OFEREÇO

Este trabalho é dedicado aos
meus pais, Wladimir e Maria
Francisca com toda a minha
gratidão

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Beatriz Appezzato da Glória por sua dedicação, orientação segura, ensinamentos transmitidos, apoio e toda a sua compreensão nos momentos mais difíceis.

À Farmacêutica Marli Kasue Misaki Soares, técnica do Laboratório de Anatomia Vegetal da ESALQ/USP pela amizade, auxílio técnico prestado na execução das atividades práticas e por oferecer um ambiente de trabalho sempre em perfeitas condições.

À Bióloga Denise Zanchetta, que era responsável pela Estação Ecológica de Itirapina, pela permissão da coleta do material botânico.

Ao Professor Dr. Vinicius Castro Souza (ESALQ/USP) pela identificação do material botânico.

Aos Professores Drs. do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia e Bioquímica de Plantas (ESALQ/USP), Lázaro Eustáquio Pereira Peres, Murilo Melo, Paulo Roberto de Camargo e Castro e Ricardo Ferraz de Oliveira e às Professoras Dras. Nanuza Luiza de Menezes e Gladys Flavia Melo de Pinna, do Instituto de Biociências da USP, pelos ensinamentos transmitidos.

À Profa. Dra. Ana D. L. Coelho Novembre (ESALQ/USP) pela permissão em utilizar o Laboratório de Sementes, pelo auxílio na execução dos ensaios de germinação e pelas sugestões e contribuições prestadas.

À Engenheira Agrônoma Helena Pescarin Chamma, técnica do Laboratório de Sementes da ESALQ/USP, pelas sugestões e auxílio técnico nos ensaios de germinação.

Ao Prof. Dr. Lindolpho Capellari Junior (ESALQ/USP) por resolver minhas dúvidas relacionadas à taxonomia.

À Profa. Dra. Silvia Rodrigues Machado (UNESP/Botucatu) pela revisão do Projeto de Pesquisa e por facilitar as coletas de campo em Botucatu.

À secretária do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia e Bioquímica de Plantas, Maria Solizete G. Silva, por sua constante eficiência profissional em todos os auxílios prestados e pelo apoio.

A toda a equipe da secretaria do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP pela ajuda nos assuntos burocráticos e pelo agradável convívio.

Ao técnico do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP José A. Zandoval e ao técnico do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da UNESP/Botucatu Clemente José Campos pelo auxílio nos difíceis trabalhos de coleta no campo.

À Dra. Adriana Hissae Hayashi, que em muitos aspectos se tornou um exemplo para mim, pela amizade e por todo auxílio intelectual.

À aluna de Graduação em Engenharia Agrônômica da ESALQ Ligia Dias Moda por sua relevante ajuda nos experimentos de germinação de sementes.

A todos os amigos do Laboratório, Anielca, Cuík, João Paulo, Juliana Fernando, Juliana Mayer, Luis Vitor, Maysa, Renata, Roseli, Silvia e Simone pela agradável convivência e pelo companheirismo. Em especial agradeço à Aline não só por ter se tornado uma grande amiga, mas por ter me dado ânimo, me auxiliado muitas vezes e compartilhado muitas dificuldades.

Às meninas da república Aline, Bel, Kerli, Priscila e Roberta por terem vivido comigo tantos bons momentos.

Ao meu querido Antônio Carlos Franco Barbosa, que apesar de distante sempre esteve em meus pensamentos, por sua amizade incondicional.

Aos meus pais por todo apoio financeiro e emocional.

Ao Gustavo pela paciência, amor, carinho, apoio emocional e por me dar força, acreditando em mim nos momentos em que nem eu mesma conseguia acreditar.

À minha irmã Adriana, meu cunhado Luis e meu sobrinho Vitório por todos os agradáveis momentos compartilhados.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro concedido através do Projeto BIOTA/Cerrado (Processo 00/12469-3).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo.

SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	9
1 INTRODUÇÃO.....	10
Referências.....	12
2 ANATOMIA DO SISTEMA SUBTERRÂNEO EM SETE ESPÉCIES DE ASTERACEAE DO CERRADO PAULISTA.....	14
Resumo.....	14
Abstract.....	15
2.1 Introdução.....	16
2.2 Desenvolvimento.....	18
2.2.1 Material e Métodos.....	18
2.2.2 Resultados.....	20
2.2.3 Discussão.....	34
2.3 Conclusão.....	39
Referências.....	39
3 ESPAÇOS SECRETORES INTERNOS EM SISTEMAS SUBTERRÂNEOS ESPESSADOS DE SETE ESPÉCIES DE ASTERACEAE.....	46
Resumo.....	46
Abstract.....	47
3.1 Introdução.....	48
3.2 Desenvolvimento.....	54
3.2.1 Material e métodos.....	54
3.2.2 Resultados.....	56
3.2.3 Discussão.....	65
3.3 Conclusão.....	68
Referências.....	69

4 GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE DUAS ESPÉCIES DE ASTERACEAE DO CERRADO PAULISTA COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS	73
Resumo.....	73
Abstract.....	74
4.1 Introdução.....	75
4.2 Desenvolvimento.....	77
4.2.1 Material e métodos.....	77
4.2.1.1 Coleta e armazenamento dos frutos	77
4.2.1.2 Instalação dos experimentos, acompanhamento da germinação das sementes e do desenvolvimento das plântulas.....	77
4.2.1.3 Análise dos frutos contendo sementes não germinadas.....	80
4.2.1.4 Análise estatística.....	81
4.2.2 Resultados.....	81
4.2.2.1 Testes de germinação.....	81
4.2.2.2. Análise da presença de embrião e teste do tetrazólio.....	82
4.2.2.3 Morfologia das plântulas de <i>Lessingianthus bardanoides</i>	82
4.2.3 Discussão.....	85
4.3 Conclusões.....	91
Referências.....	91

RESUMO

SISTEMAS SUBTERRÂNEOS DE ASTERACEAE DO CERRADO PAULISTA: ABORDAGENS ANATÔMICA, ECOLÓGICA E REPRODUTIVA

A presença de sistemas subterrâneos em plantas do Cerrado é uma característica que há algum tempo vem atraindo a atenção de pesquisadores. Suas funções adaptativas e ecológicas já são bem conhecidas, mas devido à diversidade de tipos a denominação desses órgãos nem sempre é aplicada corretamente, já que muitas vezes são realizados apenas estudos morfológicos que se mostram insuficientes. Portanto, análises anatômicas representam uma ferramenta indispensável na correta aplicação terminológica dessas estruturas. A família Asteraceae, muito bem representada no Cerrado paulista, apresenta grande quantidade de espécies que possuem sistemas subterrâneos espessados com capacidade gemífera e que acumulam frutanos como fonte de reservas. Essas características permitem a sobrevivência das plantas nesse ecossistema garantindo a regeneração da parte aérea que é eliminada devido a episódios de fogo ou seca prolongada, fenômenos comuns no Cerrado, ressaltando a importância desses órgãos subterrâneos na contribuição para o banco de gemas. Em sistemas subterrâneos espessados de Asteraceae, apesar de haver poucos estudos que enfoquem este assunto, observa-se a ocorrência de estruturas secretoras com valor diagnóstico que auxiliam estudos taxonômicos da família e possuem importante papel ecológico, já que constituem estratégia de defesa contra herbivoria. No entanto, devido à realização de análises incompletas verificada na literatura, muitas vezes os espaços secretores internos são genericamente denominados como canais, quando em observações em secções longitudinais, verifica-se que na verdade não são estruturas alongadas ou sua formação ocorre de maneira diversa. Alguns sistemas subterrâneos permitem a propagação vegetativa das plantas e podem constituir importante estratégia adaptativa no Cerrado. A relação entre a taxa germinativa e a capacidade de propagar-se vegetativamente explica os diferentes resultados obtidos em ensaios de germinação de sementes de espécies que possuem ou não a capacidade de reprodução clonal através de suas estruturas subterrâneas. O conjunto de informações obtidas, não só contribui para ampliar o conhecimento da flora do Cerrado, mas também fornece argumentos que justifiquem a sua conservação.

Palavras-chave: Compositae; Anatomia vegetal; Xilopódio; Caule subterrâneo; Estruturas secretoras; Germinação de sementes; Sistema radicular difuso; Propagação vegetativa

ABSTRACT

UNDERGROUND SYSTEMS OF ASTERACEAE FROM THE SÃO PAULO STATE CERRADO: ANATOMICAL, ECOLOGICAL AND REPRODUCTIVE APPROACHES

It has some time that the presence of underground systems in plants from Cerrado is a feature that has been attracting the researcher's attention. Their ecological and adaptive functions are already well-known, but due to the diversity of underground organs types the denomination of these organs is not always correctly applied, since many times only morphological studies are performed what have shown unsatisfactory. Therefore anatomical analyses represent an essential tool to the correct terminological application of these structures. The family Asteraceae, very well represented in the Cerrado of the São Paulo state, exhibit great amount of species that possess bud bearing thickened underground systems that accumulate fructans of the inulin type as reserve compounds. These features allow the plants survival in this ecosystem assuring the regeneration of the aerial part that is eliminated due to fire episodes or extended dry, common phenomenon in Cerrado, reinforcing in this way the importance of these underground organs in the contribution to the bud bank. In thickened underground systems of Asteraceae in spite of having few studies which focus this subject, it is observed the occurrence of secretory structures with diagnosis value that aid taxonomic studies of the family and possess important ecological role since they constitute protection strategy against herbivory. Nevertheless due to the achievement of incomplete analysis as verified in the literature, many times the internal secretory spaces are generically named as canals, while in longitudinal sections observations it is verified that they are not actually elongated structures or their formation occurs of diverse way. Some underground systems allow the vegetative propagation of the plants and they can constitute important adaptation strategy in Cerrado. The relation between the germination rates and the vegetative propagation capacity explains the different results obtained in seed germination experiments of species that possess or not clonal reproduction capacity through their underground structures. The whole of information obtained contribute to extend the knowledge about the Cerrado flora and also provides arguments that justify its conservation.

Keywords: Compositae; Plant anatomy; Xylopodium; Underground stem; Secretory structures; Seeds germination; Diffuse radicular system; Vegetative propagation

1 INTRODUÇÃO

O Cerrado é a mais diversificada savana tropical do mundo com o número de espécies de plantas vasculares superior ao encontrado na maioria das regiões do planeta (KLINK; MACHADO, 2005). Recentemente esse bioma foi classificado como um “hotspot” para prioridade de conservação, devido à sua riqueza de biodiversidade, com muitas espécies animais e vegetais endêmicas, que está ameaçada pela ação humana (RAMOS et al., 2007). Em território brasileiro, o Cerrado ocupa uma área de 1,5 milhões de km² com fisionomia diversificada, desde os campos limpos de cerrado, formas campestres bem abertas, até os cerradões, formações florestais relativamente densas e, entre esses dois extremos, são encontradas formas intermediárias, em que podem ser observados campos sujos, campos cerrados ou cerrado *senso stricto* (COUTINHO, 2002). No estado de São Paulo ocorre principalmente na região centro-norte (TOLEDO FILHO; LEITÃO FILHO; RODRIGUES, 1984), sendo que pequenas manchas de cerradão podem ocupar a região centro-oeste. O leste do Estado apresenta fisionomias mais abertas como campo cerrado e campo sujo, preservadas principalmente na região de São Carlos (DURIGAN et al., 2004).

O conhecimento da biodiversidade vegetal do Cerrado além de incipiente não apresenta uniformidade em relação aos estudos de sua flora, sendo que até hoje os trabalhos enfocaram principalmente as espécies arbóreas em detrimento do estrato herbáceo e subarbustivo (ALMEIDA et al., 2005). Apesar da escassez de informações a respeito dessas camadas da vegetação, sua importância foi ressaltada por Appezzato-da-Glória et al. (2008a), que levantaram a questão dessas plantas serem mais sensíveis aos distúrbios antrópicos, e por isso poderem ser utilizadas como um parâmetro para acessar o nível de intervenção humana nesse ecossistema.

A família Asteraceae representa importante papel na flora herbáceo-subarbustiva do Cerrado paulista e, como muitas espécies são únicas e exclusivas de determinadas localidades, a necessidade de mais estudos em fragmentos da vegetação foi ressaltada por Almeida et al. (2005). De acordo com Tertuliano e Figueiredo-Ribeiro (1993), dentre a vegetação herbácea e subarbustiva de espécies de Asteraceae no Cerrado muitas delas apresentam órgão subterrâneo espessado com capacidade de produção de gemas. A presença desses órgãos permite que novos ramos caulinares possam

rebrotar após episódios de fogo ou seca prolongada, quando a planta perde sua parte aérea, contribuindo desta forma para a formação de bancos de gemas subterrâneos.

Órgãos que produzem gemas e permitem a regeneração da parte aérea acumulam reservas (ALONSO; MACHADO, 2007) e, na família Asteraceae, essa reserva ocorre na forma de frutanos (TERTULIANO; FIGUEIREDO-RIBEIRO, 1993). Os frutanos são importantes não só como fonte de carbono, mas também devido às rápidas reações de polimerização e despolimerização estão envolvidos nos processos de osmorregulação daí a sua importância em plantas adaptadas a ambientes com restrição hídrica temporária (Figueiredo-Ribeiro 1993). Nesses órgãos subterrâneos também há ocorrência de estruturas secretoras que, apesar de não terem recebido o devido enfoque dos pesquisadores, possuem relevante papel taxonômico e, de acordo com Appezzato-da-Glória et al. (2008b), podem constituir estratégia adaptativa nos mecanismos de defesa contra herbivoria.

Em relação à propagação das espécies, esses órgãos desempenham importante papel reprodutivo. Dentre as espécies de Asteraceae que ocorrem no Cerrado paulista *Lessingianthus bardanoides* (Less.) H. Rob. e *Chresta sphaerocephala* DC. encontram-se entre as mais freqüentes (ALMEIDA et al., 2005) e apresentam tipos distintos de sistemas subterrâneos, como xilopódio em *L. bardanoides*, que não possui capacidade de propagar-se vegetativamente, e um sistema radicular difuso em *C. sphaerocephala* (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008a) que constitui importante mecanismo de reprodução vegetativa da flora no Cerrado. Desta forma, resultados de ensaios de germinação de sementes dessas duas espécies podem explicar sua eficiência reprodutiva, permitindo relacionar taxa germinativa com o tipo de sistema subterrâneo que cada uma delas apresenta. No entanto, para a análise desses resultados deve-se considerar a alta produção de sementes desprovidas de embrião, fenômeno comum nessa família (SASSAKI et al.; 1999), e que influencia as taxas de germinação.

O trabalho aqui apresentado traz uma abordagem anatômica dos sistemas subterrâneos de sete espécies de Asteraceae, visando determinar o potencial desses órgãos para a contribuição no banco de gemas do Cerrado, que está apresentada no Capítulo 2. O Capítulo 3 complementa esta análise trazendo informações a respeito da ocorrência e formação de estruturas secretoras presentes nesses órgãos, procurando

contribuir com estudos taxonômicos e ecológicos da família. Por fim, o Capítulo 4 revela a relação existente entre as taxas de germinação de sementes de *L. bardanoides* e *C. sphaerocephala* e seus respectivos sistemas subterrâneos.

Este trabalho é parte do Subprojeto “Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de espécies de Asteraceae do Cerrado”, inserido no Projeto Temático da FAPESP (Processo 00/12469-3) “Estudos morfológicos, anatômicos, histoquímicos e ultra-estruturais em plantas de Cerrado (*lato sensu*) do Estado de São Paulo” do Programa BIOTA, e sua importância consiste em contribuir com a expansão do conhecimento da flora do Cerrado que, apesar de toda sua riqueza, está sofrendo o risco de ser completamente eliminada. A riqueza das plantas encontradas nesse ecossistema pode ser verificada nas espécies aqui analisadas principalmente através da constatação da presença de estruturas muito bem adaptadas a este ambiente, permitindo a sobrevivência das plantas e a manutenção das espécies em condições tão adversas. Essa riqueza também pode ser observada através da reserva de frutanos que elas acumulam. Os frutanos, além do papel ecológico, são carboidratos que podem ser utilizados para fins alimentícios e medicinais tendo potencial para serem explorados comercialmente o que justifica a conservação desta flora, ainda que as bases para a sua defesa estejam ligadas a interesses econômicos.

Referências

- ALMEIDA, A.M.; FONSECA, C.R.; PRADO, P.I.; ALMEIDA-NETO, M.; DINIZ, S.; KUBOTA, U.; BRAUN, M.R.; RAIMUNDO, R.L.G.; ANJOS, L.A.; MENDONÇA, T.G.; FURTADO, S.M.; LEWINSOHN, T.M. Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 5, p. 1-17, 2005.
- ALONSO, A.A.; MACHADO, S.R. Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian cerrado. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 55, p. 749-758, 2007.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CURY, G.; SOARES, M. K. M.; HAYASHI, A. H.; ROCHA, R. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, London, v. 135, p. 103–113, 2008a.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; HAYASHI, A.H.; CURY, G.; MISAKI-SOARES, M.K.; ROCHA, R. Occurrence of secretory structures in underground systems of seven Asteraceae species. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, 2008b. In press

COUTINHO, L.M.. O bioma do Cerrado. Parte II. In: KLEIN, A. L. (Org.). **Eugen Warming e o Cerrado brasileiro: um século depois**. São Paulo: Editora Unesp, 2002. p. 77-91.

DURIGAN, G.; BAITELLO, J.B.; FRANCO, G.A.D.C.; SIQUEIRA, M.F. **Plantas do Cerrado Paulista: Imagens de uma paisagem ameaçada**. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 2004. 475 p.

FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribuição, aspectos estruturais e funcionais dos frutanos, com ênfase em plantas herbáceas do Cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 5, p. 203-208, 1993.

KLINK, C.A.; MACHADO, R.B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, Belo Horizonte, v. 1, 147-155, Jul. 2005.

MELO-DE-PINNA, G.F.A. **Anatomia dos órgãos vegetativos dos gêneros *Richterago* Kuntze e *lanthopappus* Roque & D.J.N. Hinde (Mutisieae – Asteraceae)**. 2000. 100p. Tese (Doutorado em Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

RAMOS, A.C.S.; LEMOS-FILHO, J.P.; RIBEIRO, R.A.; SANTOS, F.R.; LOVATO, M.B. Phylogeography of the tree *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and the influence of quaternary climate changes in the brazilian Cerrado. **Annals of Botany**, Oxford, v. 100, p. 1219-1228, 2007.

SASSAKI, R.M.; RONDON, J.N.; ZAIDAN, L.B.P.; FELIPPE, G.M. Germination of seeds from herbaceous plants artificially stored in cerrado soil. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 59, p. 271-279, 1999.

TERTULIANO, M.F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. **New Phytologist**, Lancaster, v. 123, p. 741-749, 1993.

TOLEDO-FILHO, D.V.; LEITÃO FILHO, H.F.; RODRIGUES, T.S. Composição florística de área de cerrado em Mogi-Mirim (SP). **Boletim Técnico do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 38, p. 165-175, 1984.

2 ANATOMIA DO SISTEMA SUBTERRÂNEO EM SETE ESPÉCIES DE ASTERACEAE DO CERRADO PAULISTA

Resumo

No Cerrado, o desenvolvimento de sistemas subterrâneos gemíferos como estruturas de adaptação às condições adversas, em especial, o fogo e os períodos de seca podem constituir um banco de gemas neste ecossistema como foi demonstrado recentemente para os campos sulinos e pradarias norte-americanas. Nos representantes do estrato herbáceo e subarbustivo da família Asteraceae no Cerrado, esses órgãos acumulam carboidratos de reserva do tipo frutanos o que também reflete uma estratégia adaptativa dessas plantas diante das condições adversas. Este trabalho teve como objetivos estudar a anatomia dos sistemas subterrâneos de sete espécies da família Asteraceae (*Mikania cordifolia* L.f. Willd., *Mikania sessilifolia* DC, *Trixis nobilis* (Vell.) Katinas, *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC., *Lessingianthus bardanoides* Less., *Vernonia elegans* Gardner e *Vernonia megapotamica* Spreng.), visando caracterizar a natureza estrutural desses órgãos e definir sua correta terminologia, verificar a ocorrência de gemas caulinares e, quando possível, determinar sua origem e analisar a presença de compostos de reserva, para avaliar o seu potencial para rebrotar e sua contribuição para o banco de gemas no Cerrado. Os indivíduos foram coletados em áreas de Cerrado no Estado de São Paulo. Todas as espécies analisadas possuem órgãos subterrâneos espessados lignificados e gemíferos, com emissão de raízes adventícias ou laterais e frutanos do tipo inulina como compostos de reserva. As análises anatômicas permitiram definir a correta terminologia desses órgãos. Há eixo caulinar subterrâneo em *Trixis nobilis* e xilopódio nas outras seis espécies. A reserva de frutanos nesses sistemas subterrâneos e a sua capacidade de formação de gemas indicam o potencial das espécies herbáceas de Asteraceae na contribuição para o banco de gemas subterrâneo do Cerrado.

Palavras-chave: Compositae; Morfoanatomia; Xilopódio; Eixo caulinar subterrâneo; Raízes; Frutanos

2 ANATOMY OF UNDERGROUND SYSTEMS IN SEVEN ASTERACEAE SPECIES FROM THE CERRADO OF THE STATE OF SÃO PAULO

Abstract

In the Cerrado the development of bud bearing underground systems as adaptive structures to the adverse conditions in special fire and dry periods may constitute a bud bank in this ecosystem as recently shown for *campos sulinos* and North American prairies. In the herbaceous and subshrubby layers representatives of the family Asteraceae in the Cerrado these organs accumulate fructans as carbohydrates reserve what also reflects an adaptational strategy of these plants to adverse conditions. The objectives of this work were to study the anatomy of the underground systems of seven species of the family Asteraceae (*Mikania cordifolia* L.f. Willd., *Mikania sessilifolia* DC., *Trixis nobilis* (Vell.) Katinas, *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC., *Lessingianthus bardanoides* Less., *Vernonia elegans* Gardner e *Vernonia megapotamica* Spreng.) aiming to characterize the structural nature of these organs and to define their correct terminology, to verify the occurrence and origin, when possible, of shoot buds and to analyze the presence of storage compounds to evaluate the resprouting potential and the contribution to the bud bank in the Cerrado. The individuals were collected in Cerrado areas in the state of São Paulo. All the analyzed species possess bud bearing lignified thickened underground organs with emission of lateral or adventitious roots and fructans of the inulin type as storage compounds. There is an underground stem axis in *Trixis nobilis* and xylopodium in the other six species. The fructans in these underground systems and the ability of bud forming indicate the potential of the herbaceous Asteraceae species in contributing to the belowground bud bank of the Cerrado.

Keywords: Compositae; Morphoanatomy; Xylopodium; Underground stem axis; Roots; Fructans

2.1 Introdução

Banco de gemas, conceito introduzido por Harper (1977) e expandido por Klimesova e Klimes (2007), consiste em todas as gemas presentes nas plantas que podem ser potencialmente utilizadas para regeneração vegetativa, através da emissão de novos brotamentos, ramificação ou reposição caulinar após ocorrência de danos ou perda da parte aérea por fatores climáticos extremos como a seca ou o fogo. Recentemente, a importância dos sistemas subterrâneos no banco de gemas, na regeneração de plantas após distúrbios e na manutenção da população, tem sido relatada por alguns autores em campos sulinos (OVERBECK, 2005; FIDELIS et al., em preparação), nas pradarias norte-americanas (BENSON; HARTNETT; MANN, 2004; DALGLEISH, 2007; N'GUESSAN, 2007) e no Cerrado (ALONSO; MACHADO, 2007; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008).

No Cerrado, sistemas subterrâneos gemíferos podem contribuir para a formação de bancos de gemas subterrâneos (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008) e, de acordo com Ratter, Ribeiro e Bridgewater (1997) o desenvolvimento dessas estruturas constitui importante adaptação ao fogo, o que, segundo Coutinho (1982), protege as plantas contra esse distúrbio. Entre os tipos de sistemas subterrâneos que ocorrem no Cerrado podem ser citados xilopódios (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2007), raízes tuberosas, sistemas difusos caulinares ou radiculares (ALONSO; MACHADO, 2007) e rizóforos (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008). A presença desses órgãos influencia na dinâmica da população, já que permite a formação de novos ramos caulinares após episódios de fogo ou seca prolongada, quando a planta perde a sua parte aérea. De acordo com Kauffman, Cummings e Ward (1994) na vegetação do Cerrado, o fogo pode estimular a formação de novos brotamentos a partir de órgãos subterrâneos, sendo este um primeiro sinal de sobrevivência após o distúrbio (SOARES; SOUZA; LIMA, 2006). Episódios frequentes de fogo podem favorecer particularmente as espécies com maior capacidade gemífera, sendo que o aumento no número de indivíduos com perda da parte aérea e rebrotamento subterrâneo reafirma a importância dos órgãos subterrâneos na adaptação ao fogo (MEDEIROS; MIRANDA, 2008). A idéia de adaptação das espécies a uma condição ambiental que inclui a presença do fogo proposta por Coutinho (1990) é reforçada por Savadogo (2007), que

observou que várias espécies respondem a essa condição com aumento na produtividade, no florescimento, na dispersão das sementes e no estabelecimento de plântulas; e por Overbeck (2005) ao afirmar que, se intervalos de fogo tornarem-se muito longos, o banco de gemas pode desaparecer.

Além do fogo, a flora do Cerrado convive com períodos de seca, aos quais suas espécies apresentam resistência (CASTRO et al., 1999). Segundo Munhoz e Felfili (2007), a seca afeta a fenologia das plantas do estrato herbáceo e subarborescente do Cerrado, que é determinada pela sazonalidade. Os mesmos autores verificaram forte redução no florescimento durante a estação seca, e Appezzato-da-Glória et al. (2008) observaram que xilopódios de espécies de Asteraceae perdem seus ramos caulinares no período de seca e rebrotam na estação de chuva.

Órgãos que produzem gemas que rebrotam nos períodos favoráveis de crescimento acumulam reservas (ALONSO; MACHADO, 2007). Verdaguer e Ojeda (2005) associaram a importância do banco de gemas e a reserva de amido, sendo que a diminuição de carboidratos em órgão subterrâneo após o período de brotação, foi registrada por Dietrich e Figueiredo-Ribeiro (1985). De acordo com Hoffmann (1999), em plantas de Cerrado ocorre alto investimento no acúmulo de carboidratos de reserva em órgãos subterrâneos, o que permite rápida reposição de tecidos que foram perdidos pela ação do fogo e desta forma, contribuindo com sua sobrevivência.

A família Asteraceae tem importante papel no estrato herbáceo e subarborescente do Cerrado (ALMEIDA, et al., 2005), sendo que muitos de seus representantes possuem órgãos subterrâneos espessados que acumulam carboidratos na forma de frutanos e exibem capacidade de produção de gemas (TERTULIANO; FIGUEIREDO-RIBEIRO, 1993). Os frutanos são importantes não só como fonte de carbono, mas também devido às rápidas reações de polimerização e despolimerização estão envolvidos nos processos de osmorregulação daí a sua importância em plantas adaptadas a ambientes com restrição hídrica temporária (FIGUEIREDO-RIBEIRO, 1993).

Este trabalho teve como objetivos estudar a anatomia dos sistemas subterrâneos de sete espécies da família Asteraceae (*Mikania cordifolia* L.f. Willd., *Mikania sessilifolia* DC., *Trixis nobilis* (Vell.) Katinas, *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC., *Lessingianthus bardanoides* Less., *Vernonia elegans* Gardner e *Vernonia megapotamica* Spreng.),

visando caracterizar a natureza estrutural desses órgãos e definir sua correta terminologia, verificar a ocorrência de gemas caulinares e, quando possível, determinar sua origem e analisar a presença de compostos de reserva, para avaliar o seu potencial para rebrotar e sua contribuição para o banco de gemas no Cerrado.

2.2 Desenvolvimento

2.2.1 Material e Métodos

Indivíduos adultos de sete espécies de Asteraceae foram coletados em populações naturais de áreas de Cerrado no Estado de São Paulo, no município de Botucatu (22°53'S e 48°29'W) e na Estação Ecológica de Itirapina (22°13'S e 47°54'W), cujas informações podem ser visualizadas na Tabela 1.

A parte aérea foi herborizada, as espécies identificadas pelo curador do Herbário ESA, Prof. Dr. Vinicius Castro Souza e as exsicatas incorporadas no mesmo Herbário.

Tabela 1 - Espécies estudadas, tribo, local e data de coleta e número de tombo no Herbário ESA

Espécies	Tribo	Local de coleta	Data de coleta	Número ESA
<i>Mikania cordifolia</i> L.f. Willd.	Eupatorieae	Botucatu	18/03/2005	88792
<i>Mikania sessilifolia</i> DC	Eupatorieae	Botucatu	18/03/2005	88791
<i>Trixis nobilis</i> (Vell.) Katinas	Mutisiae	Botucatu	26/01/2005	92159
<i>Pterocaulon alopecuroides</i> (Lam.) DC.	Plucheeae	Itirapina	24/01/2005	88790
<i>Lessingianthus bardanoides</i> (Less.) H.Rob.	Vernonieae	Itirapina	29/01/2003	84369
<i>Vernonia elegans</i> Gardner	Vernonieae	Botucatu	18/03/2005	88787
<i>Vernonia megapotamica</i> Spreng.	Vernonieae	Botucatu	26/01/2005	88789

Para as análises anatômicas, sistemas subterrâneos de três indivíduos de cada espécie foram fixados em FAA 50 (formaldeído + ácido acético glacial + álcool etílico 50%) (JOHANSEN, 1940), desidratados em série etílica até etanol 100%, fragmentados e infiltrados em resina plástica (Leica Historesin) para obtenção de blocos. Em micrótomo rotativo os blocos foram seccionados (5 – 10 µm de espessura) e as

secções coradas com azul de toluidina (SAKAI, 1973) para montagem de lâminas histológicas permanentes em resina sintética “Entellan”. Também foram feitos cortes à mão-livre, corados com vermelho congo e verde iodo (DOP; GAUTIÉ, 1928) para montagem de lâminas histológicas semi-permanentes em glicerina 40%. Para verificar a presença de compostos fenólicos foi utilizado cloreto férrico (JOHANSEN, 1940), mucilagem e pectina foram detectadas pelo vermelho de rutênio (JOHANSEN, 1940) e paredes suberizadas pelo Sudan IV (JENSEN, 1962).

As imagens foram capturadas digitalmente através de microscópio Leica DM LB com uma câmera de vídeo acoplada a um computador, no qual foi utilizado o software IM50 para análise de imagens.

Para a análise dos compostos de reserva, foi investigada a presença de frutanos do tipo inulina. Amostras dos sistemas subterrâneos e de suas raízes adventícias e laterais foram fixadas em álcool 70% e seccionadas à mão-livre. Sob luz polarizada, os cristais de inulina foram visualizados e sua presença confirmada pelo teste com reagente ácido de timol sulfúrico (JOHANSEN, 1940).

As fotomicrografias foram obtidas com o uso de um microscópio Nikon Labophot ou estereomicroscópio Nikon SMZ-2T.

2.2.2 Resultados

Todas as espécies analisadas possuíam órgãos subterrâneos espessados lignificados e gemíferos, com emissão de raízes adventícias ou laterais (Figuras 1A-F) e frutanos do tipo inulina (Figura 7I) como compostos de reserva.

Com exceção de *Trixis nobilis*, cujo órgão subterrâneo era constituído por um eixo caulinar (Figura 1C), todas as demais espécies possuíam xilopódio (Figuras 1A, B, D-F), conforme pode ser visualizado na Tabela 2, onde também se observa o tipo de estrutura anatômica, a origem da gema (Figuras 2C-E) e qual o órgão e o tecido em que ocorria o armazenamento dos frutanos.

Tabela 2 – Tipo de sistema subterrâneo e estrutura anatômica, origem da gema e ocorrência de frutanos. O sinal (-) significa ausência de frutanos

Espécie	Tipo e estrutura anatômica do órgão subterrâneo	Origem da gema	Frutanos	
			órgão subterrâneo	raiz
<i>Mikania cordifolia</i>	xilopódio caulinar e raízes adventícias	não foi possível observar	-	parênquima do raio xilemático
<i>Mikania sessilifolia</i>	xilopódio caulinar e raízes adventícias	câmbio	-	parênquima cortical
<i>Trixis nobilis</i>	eixo caulinar e raízes adventícias	gema axilar	parênquima cortical	parênquima cortical e medular
<i>Pterocaulon alopecuroides</i>	xilopódio radicular e raízes laterais	câmbio	parênquima cortical	-
<i>Lessingianthus bardanoides</i>	xilopódio caulinar e raízes adventícias	periciclo	-	parênquima cortical e medular
<i>Vernonia elegans</i>	xilopódio caulinar e raízes adventícias	câmbio	-	parênquima cortical
<i>Vernonia megapotamica</i>	xilopódio caulinar e raízes adventícias	parênquima cortical	-	parênquima cortical e medular

Todos os xilopódios possuíam estruturas anatômicas complexas em função da enxertia natural entre os seus ramos caulinares (Figura 1G). As gemas (Figura 1H) estavam sempre protegidas por catafilos. Todos os xilopódios e todas as raízes adventícias e laterais possuíam endoderme com estrias de Caspary evidentes (Figura 6E). Em todos os xilopódios de origem caulinar e no eixo caulinar de *Trixis nobilis* a

maturação centrífuga do xilema primário (Figuras 2A, 4B e 5D) em toda a extensão dos órgãos confirmou sua estrutura caular. No xilopódio radicular e raízes laterais de *Pterocaulon alopecuroides* (Figuras 2B e 7D) e nas raízes adventícias de *Mikania cordifolia* (Figura 7G) a natureza estrutural foi confirmada pela presença de metaxilema no centro do órgão, e protoxilema exarco em todas as demais raízes adventícias (Figuras 7E e F).

Figura 1 - A-F) Aspecto geral dos sistemas subterrâneos. A) *Mikania cordifolia*. B) *Mikania sessilifolia*. C) *Trixis nobilis*. A seta indica uma gema axilar. D) *Pterocaulon alopecuroides*. E) *Vernonia megapotamica*. F) *Vernonia elegans*. G) Secção transversal do xilopódio de *V. elegans* mostrando enxertia entre os ramos caulinare. H) Xilopódio de *V. megapotamica* com emissão de gemas caulinare. EC = eixo caulinar; G = gema; RA = raízes adventícias; RC = ramos caulinare; RL = raízes laterais. Barras: G e H = 900 μ m

Figura 2 - A) Secção transversal do xilopódio de *Mikania sessilifolia*. Verificar no destaque a maturação centrífuga do xilema primário. B e C) Secções transversais do xilopódio de *Pterocaulon alopecuroides*. B) Elementos de metaxilema (setas) no centro da estrutura. C) Gema de origem cambial. D) Secção transversal do xilopódio de *Vernonia megapotamica* com gema originada no parênquima cortical. E) Secção transversal do caule subterrâneo de *Trixis nobilis* com gema axilar. CA = câmbio; E = endoderme; G = gema; L = lacuna; M = medula. Barras: A e B = 30 μm ; C e D = 100 μm ; E = 200 μm

Órgãos subterrâneos

O xilopódio de *Mikania cordifolia* ocorria em posição vertical em relação ao solo, podendo seu formato ser tanto alongado quanto globoso e seu tamanho podendo variar de 4,0 – 9,0 cm de comprimento e 2,0 – 6,0 cm de largura (Figura 1A). As gemas encontraram-se em grupos por toda a extensão do órgão e as raízes adventícias também eram emitidas ao longo de toda a estrutura. Seu revestimento era constituído por duas camadas celulares superficiais de parênquima cortical contendo compostos fenólicos (Figuras 3B e C) e apenas em alguns setores ainda se observava a presença da epiderme. Entre as células parenquimáticas corticais foram observados vários agrupamentos de braquiesclereides como em *Mikania sessilifolia* (Figura 4A). Em sua estrutura secundária ocorriam faixas radiais de xilema e floema resultantes da variação da atividade cambial (Figuras 3A e D), com parênquima radial abundante, elementos condutores do xilema grandes em diâmetro e muitos deles obstruídos por tilos (Figura 3A) e o centro do órgão apresentava medula parcialmente esclerificada como em *Mikania sessilifolia* (Figura 4B).

O xilopódio de *Mikania sessilifolia* encontrou-se posicionado verticalmente em relação ao solo. Sua estrutura tinha em média 5 cm de comprimento e 2 cm de largura (Figura 1B), com raízes adventícias emitidas a partir da porção inferior da estrutura e gemas localizadas por toda a extensão do órgão. Seu revestimento era constituído pela epiderme com tricomas e abaixo dela foram observadas três camadas celulares com acúmulo compostos fenólicos (Figura 4A). Conforme comentado havia vários agrupamentos de braquiesclereides entre as células parenquimáticas (Figura 4A) do córtex. Havia floema secundário, no qual os elementos condutores e o parênquima axial estavam delimitados pelas fibras floemáticas e dispostos em forma de cunhas irregulares como em *Trixis nobilis* (Figura 4C), câmbio e xilema secundário. No centro do órgão a medula apresentou-se parcialmente esclerificada (Figura 4B).

O sistema subterrâneo de *Trixis nobilis* era constituído por um eixo caulinar provido de nós e entrenós marcantes com gemas axilares, orientado horizontalmente no solo. Seu tamanho variava de 5,0 – 9,0 cm de comprimento e 1,5 - 2,0 cm de largura (Figura 1C). As raízes adventícias eram emitidas apenas na região nodal. Todo o eixo caulinar era revestido pela epiderme provida de estômatos e tricomas (Figuras 4C-E),

embora em alguns pontos fosse observada a sua descontinuidade devido ao atrito com as partículas de solo (Figura 4C). Havia traços foliares (Figura 4C) e feixes corticais entre as células parenquimáticas do córtex e abaixo do córtex observou-se floema secundário (Figura 4C) disposto de forma semelhante à descrição anterior, ou seja, as fibras delimitavam as células dos sistemas axial e radial, câmbio e xilema secundário e no centro do órgão a medula.

Figura 3 - A-D) - Secções transversais do xilopódio de *Mikania cordifolia*. A) Estrutura secundária com faixas radiais de xilema e floema. As setas maiores indicam o câmbio e as setas menores a ocorrência de tilos no interior dos elementos de vaso do xilema. B) Revestimento constituído por duas camadas celulares superficiais do parênquima cortical contendo compostos fenólicos (seta). C) Células do revestimento contendo compostos fenólicos (*) após reação com cloreto férrico. D) Detalhe da Figura 3A evidenciando o floema secundário, câmbio (seta) e xilema secundário. C = córtex; FS = floema secundário; XS = xilema secundário. Barras: A = 200 μm; B = 30 μm; C = 10 μm; D = 50 μm

Figura 4 - A e B) Secções transversais do xilopódio de *Mikania sessilifolia*. A) Revestimento constituído por epiderme com tricomas (seta menor), três camadas celulares superficiais do parênquima cortical contendo compostos fenólicos (setas maiores) e córtex com braquiesclerides (*). B) Maturação centrífuga do xilema primário e medula parcialmente esclerificada. C-E) Secções transversais do caule subterrâneo de *Trixis nobilis*. C) Epiderme com descontinuidade devido ao atrito com partículas do solo (*), córtex e floema secundário. D) Estômato. E) Parte de um tricoma na epiderme (seta). C = córtex; EP = epiderme; ES = estômato; FS = floema secundário; TF = traço foliar; M = medula. A, B e D = 50 μm ; C = 200 μm ; E = 30 μm

O xilopódio de *Pterocaulon alopecuroides* era formado por um eixo globoso curto, medindo cerca de 2,5 cm de largura e 2,0 cm de comprimento (Figura 1D). As gemas encontravam-se na porção média do órgão. Na porção proximal ocorria a emissão dos ramos aéreos e na porção distal a emissão de muitas raízes laterais. O parênquima cortical revestia o xilopódio adulto e pôde-se observar acúmulo de compostos fenólicos em duas camadas de células na porção média do córtex e divisões nas camadas subjacentes (Figura 5A) antes da eliminação de parte do córtex. Abaixo do córtex observou-se floema secundário, com disposição semelhante à descrita para as espécies anteriores, câmbio e xilema secundário. O xilema primário ocupava o centro da estrutura (Figura 2B).

Os dados referentes à descrição do xilopódio de *Lessingianthus bardanoides*, bem como a origem de suas gemas e a presença de frutanos encontram-se em Appezzato-da-Glória et al. (2008). Esse órgão possuía formato globoso com cerca de 2,6 cm de comprimento e 2,3 cm de largura. As gemas ocorriam muito próximas entre si e havia emissão de raízes adventícias pouco tuberizadas. Seu revestimento era inicialmente realizado por epiderme unisseriada com tricomas, porém observou-se a primeira periderme originada superficialmente. O súber era formado por aproximadamente cinco camadas celulares estratificadas (Figura 5B). Entre as células parenquimáticas corticais ocorriam muitas braquiesclereides isoladas ou agrupadas e algumas delas apresentavam um cristal prismático (Figura 5E). A endoderme era conspícua com células visivelmente maiores que as demais células corticais (Figuras 5C e E). Abaixo do córtex observou-se floema secundário, com faixas de elementos condutores e parênquima axial alternadas com braquiesclereides, câmbio e xilema secundário (Figura 5C). No centro do órgão a medula apresentou-se esclerificada (Figura 5D).

Figura 5 - A) - Secção transversal do xilopódio de *Pterocaulon alopecuroides* mostrando duas camadas de células na porção média do córtex contendo compostos fenólicos (seta). B-E) Secções transversais do xilopódio de *Lessingianthus bardanoides*. B) Súber. C) Córtex, floema secundário, câmbio e xilema secundário. D) Maturação centrífuga do xilema primário e medula esclerificada. E) Agrupamento de braquiesclereides entre as células parenquimáticas corticais contendo cristal prismático (*). B = braquiesclereides; C = córtex; CA = câmbio; E = endoderme; FS = floema secundário; M = medula; S = súber; XS = xilema secundário. Barras: A = 100 μm ; B = 30 μm ; C = 200 μm ; D = 50 μm ; E = 10 μm

O xilopódio de *Vernonia megapotamica* possuía forma alongada e encontrava-se posicionado verticalmente em relação ao solo. O seu tamanho variou de 1,2 - 4,0 cm de comprimento e 0,6 - 1,1 cm de largura (Figura 1E). As gemas ocorriam muito próximas entre si (Figura 1H) e estavam localizadas ao longo de toda a estrutura, e muitas raízes adventícias eram emitidas por toda a extensão do órgão. O revestimento era epidérmico com células contendo compostos fenólicos, porém ocorreu instalação de felogênio na camada subepidérmica (Figura 6A). Logo abaixo da primeira periderme observou-se o parênquima cortical, e entre suas células, ocorriam poucos agrupamentos de braquiesclereides. Em sua porção média ocorria uma camada celular contendo compostos fenólicos e sob esta camada um novo felogênio instalou-se (Figura 6B). A endoderme apresentou-se de forma semelhante à descrita para *L. bardanoides*. Abaixo do córtex observou-se floema secundário, disposto de forma semelhante à que ocorre em *M. sessilifolia*, câmbio e xilema secundário. No centro a medula apresentou-se parcialmente esclerificada como em *M. sessilifolia* (Figura 4B).

O xilopódio de *Vernonia elegans* podia ser encontrado no solo verticalmente ou inclinado e seu tamanho era cerca de 3 cm de comprimento e 3 cm de largura (Figura 1F). Raízes adventícias eram emitidas a partir da porção mediana inferior e as gemas estavam localizadas ao longo de toda a estrutura. Seu revestimento era similar ao de *P. alopecuroides*, porém com apenas uma camada celular contendo compostos fenólicos (Figura 6C). Entre as células parenquimáticas corticais e entre os elementos condutores do floema foram observados agrupamentos de braquiesclereides tendo sido observada em algumas células a presença de cristal prismático (Figura 6D). A endoderme apresentou-se de forma semelhante às descritas para as duas espécies anteriores. Abaixo do córtex observou-se floema secundário, disposto de forma semelhante à que ocorre em *L. bardanoides*, câmbio e xilema secundário. No centro do órgão a medula apresentou-se esclerificada (Figura 6F).

Figura 6 - A e B) Secções transversais do xilopódio de *Vernonia megapotamica*. A) Epiderme contendo compostos fenólicos (seta maior) e instalação do felogênio na camada subepidérmica (seta menor). B) Camada celular na porção média do córtex contendo compostos fenólicos (seta maior) e, abaixo desta camada celular, a instalação de um novo felogênio (seta menor). C-F) Secções transversais do xilopódio de *V. elegans*. C) Camada celular na porção média do córtex contendo compostos fenólicos (seta). D) Cristais prismáticos (setas) no interior de braquiesclereides agrupadas entre os elementos condutores do floema. E) Endoderme com estrias de Caspary evidentes (seta). F) Medula esclerificada. C = córtex; CA = câmbio; E = endoderme; EP = epiderme; FS = floema secundário; M = medula. Barras: A, B, D e F = 50 μm ; C = 100 μm ; E = 30 μm

Raízes adventícias e laterais

Em estrutura primária todas as espécies apresentaram revestimento constituído por epiderme unisseriada, e a presença de pêlos radiculares como em *V. elegans* (Figura 7A). Em *T. nobilis*, a parede periclinal externa das células epidérmicas era espessa e rica em pectina (Figura 7B). Abaixo da epiderme, em *M. sessilifolia*, *T. nobilis*, *L. bardanoides*, *V. megapotamica* e *V. elegans* observou-se a presença de exoderme com uma camada celular em que a parede periclinal externa e as paredes radiais eram espessadas em suberina (Figura 7C). O córtex externo de *P. alopecuroides* era constituído por grandes espaços intercelulares semelhantes a um aerênquima (Figura 7D) e a porção externa do córtex de *T. nobilis* apresentou células colenquimatosas (Figura 7B). No córtex interno de *P. alopecuroides*, *L. bardanoides*, *V. megapotamica* e *V. elegans* foram observadas camadas celulares estratificadas dispostas radialmente (Figura 7D). Braquiesclereídes foram observadas entre as células parenquimáticas do córtex em *M. sessilifolia*, *T. nobilis* e *M. cordifolia* (Figura 7H). Cilindro vascular sólido foi observado apenas em *P. alopecuroides* e *M. cordifolia* (Figuras 7D e G). No cilindro vascular oco de *T. nobilis*, *L. bardanoides*, *V. elegans* e *M. sessilifolia* (Figura 7E) foram observados muitos pólos de protoxilema, enquanto em *V. megapotamica* havia apenas quatro pólos (Figura 7F). Em estrutura primária a medula já se apresentava esclerificada em *M. sessilifolia*, *L. bardanoides*, *V. megapotamica* e *V. elegans* (Figuras 7E e F). Em *L. bardanoides* não foi observado desenvolvimento de estrutura secundária em suas raízes adventícias. Nas demais espécies, com exceção de *T. nobilis*, houve instalação superficial do felogênio (Figura 7J) e desenvolvimento de braquiesclereídes entre as células parenquimáticas corticais em *V. megapotamica* e *V. elegans*.

Figura 7 - A) Secção transversal de raiz adventícia de *Vernonia elegans* evidenciando os pêlos radiculares (seta). B) Secção transversal de raiz adventícia de *Trixis nobilis* evidenciando o córtex e células da epiderme com espessamento em pectina (seta). C) Secção transversal de raiz adventícia de *V. megapotamica* evidenciando a exoderme corada com Sudan IV sob luz polarizada. D) Secção transversal de raiz lateral de *Pterocaulon alopecuroides* evidenciando epiderme, córtex externo formado por amplos espaços intercelulares (*), córtex interno e centro do órgão com metaxilema (seta). E) Secção transversal de raiz adventícia de *Mikania sessilifolia* com vários pólos de protoxilema. F) Secção transversal de raiz adventícia de *V. megapotamica* com quatro pólos de protoxilema. G e H) Secções transversais de raiz adventícia de *M. cordifolia*. G) Cilindro vascular sólido (seta). H) Braquiesclereides entre as células do córtex (seta). I) Secção longitudinal de raiz adventícia de *V. megapotamica* evidenciando a presença de cristais de inulina (seta) vistos sob luz polarizada em células medulares. J) Secção longitudinal de raiz adventícia de *M. sessilifolia* mostrando a instalação superficial do felogênio (seta). CC = células colenquimatosas; CI = córtex interno; EP = epiderme; EX = exoderme; M = medula; XS = xilema secundário. Barras: A-D e J = 30 μ m; E, F e I = 50 μ m; Figuras G e H = 100 μ m

2.2.3 Discussão

Neste trabalho foi constatada a presença de sistemas subterrâneos espessados gemíferos em todas as espécies estudadas e sua correta terminologia pôde ser definida a partir da análise anatômica de suas estruturas. A importância do estudo anatômico para a classificação de sistemas subterrâneos já foi relatada por alguns autores (MENEZES; HANDRO; CAMPOS, 1969; FIGUEIREDO, 1972; PAVIANI, 1972) que julgaram insuficientes apenas as características morfológicas para a correta aplicação da terminologia, ressaltando a necessidade de um estudo complementar. Em seis das espécies aqui analisadas, seu sistema subterrâneo foi classificado como xilopódio devido à presença de características morfológicas descritas por Lindman (1906), como complexidade estrutural, consistência extremamente rígida, capacidade gemífera e formatos variados e características anatômicas acrescentadas por Paviani (1987), como presença de auto-enxertia e predominância de tecidos lenhosos. A análise anatômica também permitiu determinar a origem estrutural desses órgãos, já que esta pode ser radicular, mista ou caulinar (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008). A origem caulinar em xilopódio já foi registrada em *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff (Asteraceae) (VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006a); origem radicular em *Clitoria guyanensis* (Aubl.) Benth (Leguminosae) (RIZZINI; HERINGER, 1961) e origem mista em *Brasilia sickii* G.M. Barroso (Asteraceae) (PAVIANI, 1977), *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson e em *Mandevilla velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae), (APPEZZATO-DA-GLÓRIA; ESTELITA, 2000), *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Leguminosae) (MILANEZ; MORAES-DALLAQUA, 2003), *Calea verticillata* (Klatt) Pruski (Asteraceae) (VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006a), *Vernonia grandiflora* Less. (Asteraceae) (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2007), *Chromolaena squalida* (DC.) K & R e *Pterocaulon angustifolium* DC. (Asteraceae) (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008). A presença de xilopódio desde os primeiros estudos foi relatada em plantas do Cerrado (RAWITSCHER; FERRI; RACHID, 1943; RAWITSCHER; RACHID, 1946; RACHID, 1947; RIZZINI; HERINGER; EZECHIAS, 1961; RIZZINI; HERINGER, 1962, 1966; RIZZINI, 1963, 1965) e foi interpretada como uma adaptação à seca, já que estão localizados na porção superficial no solo, onde há pouco

suprimento de água. Desta forma, acumulam nutrientes e água para rebrotar na estação chuvosa (RIZZINI; HERINGER, 1961).

A denominação sugerida neste trabalho para o sistema subterrâneo de *Trixis nobilis* como eixo caulinar pouco tuberoso foi baseada em suas características morfológicas. Embora provido de nós e entrenós marcantes e de raízes adventícias emitidas a partir da região nodal, não foi observado o desenvolvimento de gemas formando novas estruturas subterrâneas, o que caracterizaria o segundo sistema de ramificação caulinar, ou seja, o rizóforo. Além disso, a sua parte aérea é formada pelo desenvolvimento do próprio eixo caulinar que emite ramos aéreos, não caracterizando o rizoma. A presença de estômatos e tricomas nesse eixo caulinar subterrâneo de *T. nobilis*, característica que também foi observada no rizóforo de *Smilax quinquenervia* Vell. (Smilacaceae) por Andreatta e Menezes (1999) e em espécies de *Vernonia* por Sajo e Menezes (1986) e Hayashi e Appezzato-da-Glória (2005) sugere a evolução desse eixo a partir de um órgão ancestral aéreo. De acordo com Metcalfe e Chalk (1950), algumas espécies de Asteraceae têm feixes vasculares corticais incluindo espécies da tribo Mutisieae como o caule aéreo de *Ianthoppapus corymbosus* Roque & Hind (MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2002) e o eixo caulinar subterrâneo de *T. nobilis* aqui analisado.

A presença de endoderme com estrias de Caspary evidentes em todos os xilopódios de origem caulinar analisados neste estudo pode ser utilizada para demonstrar a continuidade dos tecidos na planta e enfatizar a definição da endoderme como a camada mais interna do córtex (MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2002). A presença de endoderme foi também relatada em todos os órgãos de *I. corymbosus*, por Melo-de-Pinna e Menezes (2002).

O revestimento epidérmico ou por camadas celulares do parênquima cortical, localizadas tanto na porção superficial como mediana do córtex, contendo compostos fenólicos foi relatada nos sistemas subterrâneos de cinco espécies nesse trabalho e está relacionada à proteção do órgão na defesa contra agentes externos bióticos ou abióticos (HUTZLER et al., 1998). No rizoma de *Equisetum arvense* L. (Equisetaceae), Hutzler et al. (1998) encontraram altas concentrações de compostos fenólicos no córtex externo e em *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Ijin (Asteraceae), Lotocka e

Geszprych (2004) referem-se à ausência de um felogênio no rizoma e nas raízes desta espécie, atribuindo a proteção desses órgãos à defesa química provida por uma fina camada de células mortas não suberizadas contendo compostos fenólicos.

Dentre as características anatômicas analisadas neste trabalho, deve ser ressaltado o crescimento 'anômalo' que resulta na formação de faixas radiais de xilema e floema que constituem a estrutura secundária do xilopódio adulto de *M. cordifolia*. Solereder (1908) e Metcalfe e Chalk (1950) relataram para este gênero um crescimento secundário 'anômalo' de origem pericíclica que forma no caule feixes secundários de xilema e floema e está presente em espécies de lianas como é o caso de *M. cordifolia*. *M. sessilifolia*, espécie de hábito ereto, estudada nesta pesquisa, não apresenta este padrão de crescimento em seu xilopódio. Adamson (1934) descreveu em caules lignificados de pequenos arbustos em gêneros da tribo Inuleae a formação de um câmbio de origem pericíclica que produz internamente faixas de xilema e floema. O autor sugere que este tipo de crescimento secundário 'anômalo' teria sido desenvolvido como uma adaptação para essas plantas que já tiveram hábito total ou parcialmente herbáceo.

Em relação à anatomia das raízes, nas raízes laterais de *P. alopecuroides* e nas raízes adventícias de *L. bardanoides*, *V. elegans* e *V. megapotamica* foi verificada a presença de camadas celulares internas do córtex dispostas radialmente provavelmente originadas a partir da endoderme meristemática. A função da endoderme meristemática que possui importante papel no espessamento primário em monocotiledôneas (MENEZES et al., 2005) foi registrada na formação do córtex interno de raízes Asteraceae em outros trabalhos (MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2002; MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2003; LUQUE-ARIAS; SÁNCHEZ, 2004; MACHADO et al., 2004).

Os órgãos subterrâneos das espécies analisadas neste trabalho apresentam características anatômicas que podem ser consideradas como uma adaptação às condições em que essas plantas desenvolveram-se. Tarshis (2005) ressaltou a necessidade de descrições detalhadas a respeito de características presentes em espécies vegetais que refletem sua relação com o ambiente para a conservação da biodiversidade vegetal. A presença de braquiesclereides cujas paredes são lignificadas e muito espessas reflete a esclerofilia comum em plantas de Cerrado, bem como a

presença de súber composto por várias camadas celulares encontrado no xilopódio de *L. bardanoides* (RIZZINI, 1997). Por ser um ambiente com restrição hídrica temporária, as plantas no Cerrado podem apresentar características anatômicas relacionadas à retenção de água em seus tecidos. Nas raízes adventícias do eixo caulinar de *T. nobilis* foi observada a presença de substâncias pécticas na parede periclinal externa de suas células epidérmicas. De acordo com Fahn e Cutler (1992), devido à capacidade de absorção de água, as pectinas participam na regulação da economia de água nas plantas.

Em relação às gemas presentes nos sistemas subterrâneos das espécies aqui estudadas observa-se que o tecido responsável pela sua formação pode variar, sendo sua origem cambial em *M. sessilifolia*, *P. alopecuroides* e *V. elegans*, pericíclica em *L. bardanoides* (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008), a partir do parênquima cortical em *V. megapota mica* e gemas axilares em *T. nobilis*. Dentre os trabalhos que estudam a anatomia de sistemas subterrâneos, muitos citam a presença de gemas, mas nem todos mostram sua origem. Menezes, Handro e Campos (1969) verificaram a presença de gemas protegidas por tricomas no caule subterrâneo de *Pfaffia jubata* Mart. (Amaranthaceae), que são de origem exógena e endógena. No xilopódio de *Brasilia sickii* G.M. Barroso (Asteraceae), o desenvolvimento das gemas está correlacionado com uma área parenquimática (PAVIANI, 1987). Na raiz axial pouco tuberosa de *Vernonia oxylepis* Sch. Bip. (Asteraceae) as gemas têm origem no periciclo proliferado (VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006b), nos xilopódios de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapota micum* (Spreng) Sherff o tecido que dá origem às gemas é o câmbio (VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006a), no xilopódio de *Vernonia grandiflora* a gema é originada a partir da proliferação do parênquima cortical, na raiz tuberosa de *Vernonia brevifolia* Less. (Asteraceae) a partir do periciclo proliferado (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2007), nos xilopódios de *C. squalida* e *P. angustifolium* a origem da gema é cambial, e gemas axilares no xilopódio de *Lessingianthus glabratus* (Less.) H. Rob. e no rizóforo de *Orthopappus angustifolius* (Sw.) Gleason (Asteraceae) (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008).

No xilopódio de *M. cordifolia* não foi possível estabelecer qual o tecido de origem das gemas caulinares, porém estavam localizadas superficialmente e não na casca não

se tratando de gemas epicórmicas (CREMER, 1972; BURROWS, 2000, 2002). Foi observada a presença de uma gema que apresenta várias gemas axilares. Fato semelhante foi relatado por Hayashi (2003) em *Eupatorium maximilianii* Schrad. ex DC. (Asteraceae) como resultado da lesão na porção terminal da gema do xilopódio, que não é embebida na casca, liberando as gemas axilares produzidas nos meristemas axilares dos catafilos.

A ocorrência de frutanos foi confirmada nos órgãos subterrâneos de todas as espécies analisadas. Vários autores sugerem que os frutanos possuem um papel adaptativo e seu metabolismo é uma resposta às condições ambientais. Em plantas de clima temperado a função desses carboidratos parece estar relacionada principalmente à crioproteção (PONTIS; DEL CAMPILLO, 1985; NELSON; SPOLLEN, 1987; HENDRY, 1987, 1993; PONTIS, 1989). Já em espécies de Cerrado, a importância do armazenamento de frutanos nos órgãos subterrâneos de reserva está ligada aos processos de regeneração da parte aérea e florescimento e à resistência da planta contra a perda de água. Em experimentos realizados com *Viguiera discolor* Baker (Asteraceae), Isejima, Figueiredo-Ribeiro e Zaidan (1991) constataram que plantas induzidas para floração contêm uma maior quantidade de inulina nas raízes tuberosas do que plantas sem indução. A espécie *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae) acumula frutanos em seu rizóforo como a principal reserva de carboidratos e em fase vegetativa e de dormência as plantas atingem seus níveis mais altos da substância no órgão subterrâneo (CARVALHO; DIETRICH, 1993) e tem sua concentração reduzida durante a rebrota e o florescimento (FIGUEIREDO-RIBEIRO et al., 1991). Dias-Tagliacozzo et al. (2004) demonstraram que a resistência de *V. herbacea* à restrição hídrica está relacionada a alterações no metabolismo de frutanos favorecendo a retenção de água no rizóforo.

A emissão de ramos aéreos a partir de gemas localizadas em órgãos subterrâneos foi verificada nas sete espécies deste estudo, dentre as quais seis possuem xilopódio e, a sobrevivência de plantas do Cerrado devido ao potencial gemífero de xilopódios já foi discutida por Rizzini e Heringer (1961,1962). Sistemas subterrâneos de Cerrado que também apresentam esta estratégia adaptativa foram verificados em outros trabalhos nos quais esses órgãos estão associados ao

armazenamento de reservas de carboidratos, por exemplo, o acúmulo de frutanos em rizóforos (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2005; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008); raízes tuberosas (VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006b; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008); xilopódios (VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006a; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008); raízes adventícias tuberosas (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2007) e de amido no xilopódio (ALONSO; MACHADO, 2007). A partir desses dados nota-se a diversidade de tipos de órgãos subterrâneos acumuladores de reservas presentes no Cerrado contribuindo para a formação do banco de gemas.

É interessante ainda ressaltar que também haja exemplos de órgãos subterrâneos gemíferos formando banco de gemas em outros ecossistemas que possuem forte interferência do fogo como é o caso dos rizomas nas pradarias norte-americanas (BENSON; HARTNETT; MANN, 2004), dos lignotubers na Austrália, África do Sul e Califórnia (KLIMESOVA; KLIMES, 2007) e nos campos sulinos do Brasil (FIDELIS et al., em preparação).

2.3 Conclusões

A presença de órgãos subterrâneos gemíferos que acumulam reservas de carboidratos constitui estratégia adaptativa das plantas às condições do Cerrado e contribuem para a formação do banco de gemas. Além do Cerrado, em outros ecossistemas onde também há interferência do fogo, observa-se a ocorrência dessas estruturas formando banco de gemas.

Referências

ADAMSON, R.S. Anomalous secondary thickening in Compositae. **Annals of Botany**, Oxford, v.48, p. 505-514, 1934.

ALMEIDA, A.M.; FONSECA, C.R.; PRADO, P.I.; ALMEIDA-NETO, M.; DINIZ, S.; KUBOTA, U.; BRAUN, M.R.; RAIMUNDO, R.L.G.; ANJOS, L.A.; MENDONÇA, T.G.; FURTADO, S.M.; LEWINSOHN, T.M. Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 5, p. 1-17, 2005.

ALONSO, A.A.; MACHADO, S.R. Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian cerrado. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 55, p. 749-758, 2007.

ANDREATA, R.H.P.; MENEZES, N.L. Morfoanatomia do embrião, desenvolvimento pós-seminal e origem do rizóforo de *Smilax quinquenervia* Vell. (Smilacaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 18, p. 39-51, 1999.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. **Morfologia de sistemas subterrâneos**: histórico e evolução do conhecimento no Brasil. Ribeirão Preto: A.S. Pinto, 2003. 80p.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; ESTELITA, M.E.M. The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson and *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, p. 27-35, 2000.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CURY, G.; SOARES, M.K.M.; HAYASHI, A.H.; ROCHA, R. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, London, v. 135, p. 103–113, 2008.

BENSON, E.J.; HARTNETT, D.C.; MANN, K.H. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairie plant populations. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 91, p. 416–421, 2004.

BURROWS, G.E. An anatomical study of epicormic bud strand structure in *Eucalyptus cladocalyx* (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 48, p. 233-245, 2000.

BURROWS, G.E. Epicormic strand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae): implications for fire resistance and recovery. **New Phytologist**, Lancaster, v. 153, p. 111-131, 2002.

CARVALHO, M.A.M.; DIETRICH, S.M.C. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby at different phenological phases. **New Phytologist**, Lancaster, v. 123, p. 735-740, 1993.

CASTRO, A.A.J.F.; MARTINS, F.R.; TAMASHIRO, J.Y.; SHEPHERD, G.J. How rich is the flora of brazilian cerrados? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Washington, v. 86, p. 192-224, 1999.

COUTINHO, L.M. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. In: HUNTLEY, B.J.; WALKER, B.H. (Ed.). **Ecology of tropical savannas**: ecological studies. New York: Springer-Verlag, 1982. p. 273-91.

COUTINHO, L.M. O Cerrado e a ecologia do fogo. **Ciência Hoje**, Rio de Janeiro, v. 12, p. 24-30, 1990.

CREMER, K.W. Morphology and development of the primary and accessory buds of *Eucalyptus regnans*. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 20, p. 175-195, 1972.

DALGLEISH, H.J. **Belowground bud banks as regulators of grassland dynamics**. 2007. 93 p. Dissertation (Doctor of Philosophy in Biology) - College of Arts and Sciences, Kansas State University, Manhattan, 2007.

DIAS-TAGLIACCOZZO, G.M.; ITAYA, N.M.; CARVALHO, M.A.M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; DIETRICH, S.M.C. Fructans and water suppression on intact and fragmented rhizophores of *Vernonia herbacea*. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 47, p. 363-373, 2004.

DIETRICH, S.M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Organos subterraneos y propagacion vegetativa en plantas de los cerrados brasileiros. **Medio Ambiente**, Bogota, v. 7, p. 45-52, 1985.

DOP, P.; GAUTIÉ, A. **Manuel de technique botanique**. Paris: J. Lamarre, 1928. 591p.

FAHN, A.; CUTLER, D.F. **Xerophytes**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1992. 178 p.

FIGUEIREDO, R.C.L. Sobre a anatomia dos órgãos vegetativos de *Ocimum nudicaule* Benth. (Labiatae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 44, p. 549-570, 1972.

FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribuição, aspectos estruturais e funcionais dos frutanos, com ênfase em plantas herbáceas do Cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 5, p. 203-208, 1993.

FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; ISEJIMA, E.M.; DIAS-TAGLIACCOZZO, G.M.; CARVALHO, M.A.M.; DIETRICH, S.M.C. The physiological significance of fructan accumulation in Asteraceae from the Cerrado. **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 43, p. 443-446, 1991.

HARPER, J.L. **Population Biology of Plants**. New York: Academic Press, 1977. 892p.

HAYASHI, A.H. **Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de espécies herbáceo-subarbustivas e arbóreas, enfatizando a origem das gemas caulinares**. 2003. 154p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2003.

HAYASHI, A.H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 53, p. 273-279, 2005.

HAYASHI, A.H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 50, p. 979-988, 2007.

HENDRY, G. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. **New Phytologist**, Lancaster, v. 106, p. 201-216, 1987.

HENDRY, G.A.F. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. **New Phytologist**, Lancaster, v. 123, p. 3-14, 1993.

HOFFMANN, W.A. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. **Ecology**, New York, v. 80, p. 1354-1369, 1999.

HUTZLER, P.; FISCHBACH, R.; HELLER, W.; JUNGBLUT, T.P.; REUBER, S.; SCHMITZ, R.; VEIT, M.; WEISSENBO, G.; SCHNITZLER, J.P. Tissue localization of phenolic compounds in plants by confocal laser scanning microscopy. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, p. 953–965, 1998.

ISEJIMA, E.M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; ZAIDAN, L.B.P. Fructan composition in adventitious tuberous roots of *Viguiera discolor* Baker (Asteraceae) as influenced by daylength. **New Phytologist**, Lancaster, v. 119, p. 149-154, 1991

JENSEN, W.A. **Botanical histochemistry**: principle and practice. San Francisco: W.H. Freeman, 1962. 408 p.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw - Hill Book , 1940. 523 p.

KAUFFMAN, J.B.; CUMMINGS, D.L.; WARD, D.E. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. **Journal of Ecology**, London, v. 82, p. 519-531, 1994.

KLIMESOVA, J.; KLIMES, L. Bud banks and their role in vegetative regeneration – A literature review and proposal for simple classification and assessment. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Zurich, v. 8, p. 115–129, 2007.

LINDMAN, C.A.M. **Vegetationen i Rio Grande do Sul (Sydbrasilien)**. Stockholm: Nordin & Josephson, 1906. 239 p.

ŁOTOCKA, B.; GESZPRYCH, A. Anatomy of the vegetative organs and secretory structures of *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 144, p. 207-233, 2004.

LUQUE-ARIAS, R.; SÁNCHEZ, J.C.E. Características de la endodermis em la raíz de *Coespeletia* (Asteraceae). **Caldasia**, Bogota, v. 26, p. 53-60, 2004.

MACHADO, S.R.; OLIVEIRA, D.M.T.; DIP, M.R.; MENEZES, N.L. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, p. 115-123, 2004.

MEDEIROS, M.B.; MIRANDA, H.S. Post-fire resprouting and mortality in cerrado woody plant species over a three-year period. Edinburgh **Journal of Botany**, Edinburgh, v. 65, p. 53–68, 2008.

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

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

MENEZES, N.L.; HANDRO, W.; CAMPOS, J.F.B.M. Estudos anatômicos em *Pfaffia jubata* Mart. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Botânica**, São Paulo, v. 331, p. 195-237, 1969.

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

METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses**. Oxford: Clarendon Press, 1950. 2 v.

MILANEZ, C.R.D.; MORAES-DALLAQUA, M.A. Ontogênese do sistema subterrâneo de *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Fabaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.26, p. 415-427, 2003.

MUNHOZ, C.B.R.; FELFILI, J.M. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a Savannah (Campo Sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 67, p. 299-307, 2007.

NELSON, C.J.; SPOLLEN, W.G. Fructans. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 71, p. 512-516, 1987.

N'GUESSAN, M. **Effects of grazing on growth and morphology of rhizomatous and caespitose grasses in tallgrass prairie**. 2007. 65 p. Thesis (Master of Science in Biology) - College of Arts and Sciences, Kansas State University, Manhattan, 2007.

OVERBECK, G. **Effect of fire on vegetation dynamics and plant types in subtropical grassland in southern Brazil**. 2005. 138 p. Dissertation (Doktors der Naturwissenschaften) - Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan, Technischen Universität München, München, 2005.

PAVIANI, T.I. Estudos morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G.M. Barroso: I. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 32, p. 451-472, 1972.

PAVIANI, T.I. Estudo morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G.M. Barroso. II: anatomia da raiz, do xilopódio e do caule. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 37, p. 307-324, 1977.

PAVIANI, T.I. Anatomia do desenvolvimento do xilopódio de *Brasilia sickii* G.M. Barroso. Estágio inicial. **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 39, p. 399-405, 1987.

PONTIS, H.G. Fructans and cold stress. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 134, p. 148-150, 1989.

PONTIS, H.G.; DEL CAMPILLO, E. Fructans. In: DEY, P.M.; DIXON, R.A. (Ed.). **Biochemistry of storage carbohydrates in green plants**. London: Academic Press, 1985. chap. 5, p. 205-227.

RACHID, M. Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 80, p. 1-140, 1947.

RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany**, Oxford, v. 80, p. 223-230, 1997.

RAWITSCHER, F.K.; RACHID, M. Troncos subterrâneos de plantas brasileiras. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 18, p. 261-280, 1946.

RAWITSCHER, F.; FERRI, M.G.; RACHID, M. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil Meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 15, p. 267-294, 1943.

RIZZINI, C.T. O fator edáfico na formação do xilopódio de *Mimosa multipinna* Benth. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 35, p. 75-77, 1963.

RIZZINI, C.T. Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do Cerrado. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 37, p. 87-113, 1965.

RIZZINI, C.T.. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos sociológicos e florísticos**. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda, 1997. 747 p.

RIZZINI, C.T.; HERINGER, E.P. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 34, p. 235-247, 1962.

RIZZINI, C.T., HERINGER, E.P. Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 38, p. 85-112, 1966.

RIZZINI, C.T.; HERINGER, E.P.; EZECHIAS, P. Underground organs of plants from some southern brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. **Phyton**, Horn, v. 17, p. 105-124, 1961.

SAJO, M.G.; MENEZES, N.L. Anatomia do rizóforo de espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 46, p. 189-196, 1986.

SAKAI, W.S. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. **Stain Technology**, Baltimore, v. 48, p. 47-249, 1973.

SAVADOGO, P. **Dynamics of Sudanian Savanna-Woodland Ecosystem in Response to Disturbances**. 2007. 53 p. Thesis (Doctoral in Forest Genetics and Plant Physiology) - Faculty of Forest Sciences, Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå, 2007.

SOARES, J.J.; SOUZA, M.H.A.; LIMA, M.I. Twenty years of post-fire plant succession in a "cerrado", São Carlos, SP, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 66 (2B), p. 587-602, 2006.

SOLEREDER, H. **Systematic anatomy of the Dicotyledons**: a handbook for laboratories of pure and applied botany. Oxford: Clarendon Press, 1908. 2v.

TARSHIS, L.G. Morphological–anatomical features of underground organs in some higher plant species in relation to their adaptation to ecological conditions. **Russian Journal of Ecology**, Yekaterinburg, v. 36, p. 81–88, 2005.

TERTULIANO, M.F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. **New Phytologist**, Lancaster, v. 123, p. 741-749, 1993.

VERDAGUER, D.; OJEDA, F. Evolutionary transition from resprouter to seeder life history in two erica (Ericaceae) species: insights from seedling axillary buds. **Annals of Botany**, Oxford, v. 95, p. 593–599, 2005.

VILHALVA, D.A.A.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff – Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, p. 39-47, 2006a.

VILHALVA, D.A.A.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Morfoanatomia da raiz tuberosa de *Vernonia oxylepis* Sch. Bip. in Mart. ex Baker – Asteraceae. **Acta Botânica Brasilica**, São Paulo, v. 20, p. 591-598, 2006b.

3 ESPAÇOS SECRETORES INTERNOS EM SISTEMAS SUBTERRÂNEOS ESPESSADOS DE SETE ESPÉCIES DE ASTERACEAE

Resumo

Espécies de Asteraceae do Cerrado podem possuir como característica adaptativa, a presença de sistemas subterrâneos espessados gemíferos que desenvolvem estruturas secretoras com importante valor taxonômico e ecológico. No entanto, poucos estudos enfocam a ocorrência de estruturas secretoras em sistemas subterrâneos espessados de Asteraceae e, dentre os que constam na literatura, a maioria limita-se a análises incompletas, nas quais a caracterização anatômica baseia-se apenas em observações de poucas secções transversais levando a definições imprecisas. Em raízes de espécies de Asteraceae também ocorre alguma defasagem nas análises para identificação de estruturas secretoras. Portanto, este trabalho teve como objetivo analisar a ocorrência e formação de estruturas secretoras em sistemas subterrâneos espessados e suas raízes adventícias e laterais de sete espécies de Asteraceae: *Mikania cordifolia* L.f. Willd., *Mikania sessilifolia* DC (tribo Eupatorieae), *Trixis nobilis* (Vell.) Katinas (tribo Mutisieae), *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC. (tribo Plucheeae), *Lessingianthus bardanoides* Less., *Vernonia elegans* Gardner e *Vernonia megapotamica* Spreng. (tribo Vernonieae). Os indivíduos foram coletados em áreas de Cerrado no Estado de São Paulo. Os testes histoquímicos detectaram a presença de substâncias lipídicas em todas as estruturas secretoras. Os xilopódios e as raízes adventícias de *Mikania cordifolia* e *M. sessilifolia* e o xilopódio de *Pterocaulon alopecuroides* possuem cavidades endodérmicas. Cavidades no xilema secundário foram observadas nos xilopódios de *M. cordifolia* e *M. sessilifolia*. Em *Trixis nobilis* ocorrem cavidades no córtex e no floema secundário de seu caule subterrâneo e, em suas raízes adventícias, ocorrem cavidades no floema secundário. Canais endodérmicos foram observados nas raízes adventícias de *T. nobilis*, *V. megapotamica*, *V. elegans* e *Lessingianthus bardanoides*, e nas raízes laterais de *P. alopecuroides*. O xilopódio de *Vernonia megapotamica* possui cavidades corticais. A necessidade de observações em secções transversais e longitudinais para a caracterização dos espaços internos em Asteraceae é ratificada pela formação de estruturas alongadas semelhantes a canais resultantes da fusão de pequenas cavidades localizadas muito próximas entre si.

Palavras-chave: Compositae; Estruturas secretoras; Sistemas subterrâneos; Canais; Cavidades

3 INTERNAL SECRETORY SPACES IN THICKENED UNDERGROUND SYSTEMS OF SEVEN ASTERACEAE SPECIES

Abstract

Cerrado Asteraceae species may have such an adaptation feature as thickened bud-forming underground systems which develop secretory structures with an important taxonomic and ecological value. However, few studies focus on the occurrence of secretory structures in thickened underground systems of Asteraceae, and most of those found in literature are restricted to incomplete analyses having the anatomical characterization based only on the observation of a few cross sections, thus leading to inaccurate definitions. In roots of Asteraceae species the analysis to identify secretory structures is also somewhat discrepant. Therefore, the aim of this work was to analyze the occurrence and formation of secretory structures in thickened underground systems and adventitious and lateral roots of seven Asteraceae species: *Mikania cordifolia* L.f. Willd., *Mikania sessilifolia* DC (tribe Eupatorieae), *Trixis nobilis* (Vell.) Katinas (tribe Mutisieae), *Pterocaulon alopecuroides* (Lam.) DC. (tribe Plucheeae), *Lessingianthus bardanoides* Less., *Vernonia elegans* Gardner and *Vernonia megapotamica* Spreng. (tribe Vernonieae). Individuals were collected in Cerrado areas in the state of São Paulo. Histochemical tests detected lipidic substances in all secretory structures. Xylpodia and adventitious roots of *Mikania cordifolia* and xylopodium of *M. sessilifolia* and *Pterocaulon alopecuroides* have endodermal cavities. Cavities in the secondary xylem were observed in the xylopodia of *M. cordifolia* and *M. sessilifolia*. In *Trixis nobilis*, the cavities occurred in the cortex and in the secondary phloem of the underground stem, with cavities of the secondary phloem occurring in the adventitious roots. Endodermal canals were observed in the adventitious roots of *T. nobilis*, *V. megapotamica*, *V. elegans* and *Lessingianthus bardanoides*, and in the lateral roots of *P. alopecuroides*. The xylopodium of *Vernonia megapotamica* has cortical cavities. The need for observations of cross and longitudinal sections in order to characterize the inner spaces of Asteraceae is endorsed by the formation of canal-like elongated structures resulting from the merge of small cavities close from one another.

Keywords: Compositae; Secretory structures; Underground systems; Canals; Cavities

3.1 Introdução

A família Asteraceae possui ampla distribuição e, de acordo com Bremer (1994), constitui o maior grupo dentre as Angiospermas com cerca de 1540 gêneros e 23000 espécies, representando 10% da flora mundial. No Brasil, ocorrem aproximadamente 300 gêneros e 2000 espécies, comuns nas formações abertas, principalmente no Cerrado (SOUZA; LORENZI, 2005).

De acordo com Tertuliano e Figueiredo-Ribeiro (1993), dentre a vegetação herbácea e subarborescente de espécies de Asteraceae no Cerrado muitas delas apresentam órgão subterrâneo espessado com capacidade de produção de gemas. As gemas subterrâneas, segundo Rizzini (1997), estão protegidas do fogo e podem emitir novos ramos caulinares em épocas favoráveis, o que auxilia a sobrevivência da espécie. Além disso, em muitas espécies de Asteraceae, esses órgãos espessados desenvolvem estruturas secretoras que podem contribuir na defesa contra a herbivoria (APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008).

Para Tetley (1925), a ocorrência e a localização das estruturas secretoras em Asteraceae também podem fornecer subsídios de valor diagnóstico auxiliando na caracterização taxonômica do grupo. No entanto, poucos trabalhos enfocando a ocorrência de estruturas secretoras em sistemas subterrâneos espessados de Asteraceae têm sido desenvolvidos (HOEHNE; GROTTA; SCAVONE, 1952; PANIZZA; GROTTA, 1965; RAGONESE, 1988; CURTIS; LERSTEN, 1990; MACHADO et al., 2004; ŁOTOCKA; GESZPRYCH, 2004; HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2005; VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008).

Curtis e Lersten (1990) ao estudarem o rizoma de *Solidago canadensis* L. (tribo Astereae) comentam sobre a dificuldade terminológica da denominação de canais ou ductos para as estruturas que não formam longos espaços internos nas Asteraceae. Os autores observaram que, em *S. canadensis*, os supostos canais eram de fato cavidades muito próximas cujos septos de separação rompiam durante o processo de tuberização do órgão. Os autores propuseram o termo reservatórios de óleo. Esse termo também foi adotado por Lotocka e Geszprych (2004) ao analisarem o rizoma de *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (tribo Cynareae). Já Vilhalva e Appezzato-da-Glória (2006) ao

realizarem secções longitudinais observaram canais nos xilopódios de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e de *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff (tribo Heliantheae).

Portanto, a terminologia desses espaços secretores internos, muito comuns nas Asteraceae, pode estar equivocada, já que algumas identificações são baseadas somente em análises de poucas secções transversais, o que não permite a exata diferenciação das estruturas, que acabam sendo genericamente definidas como canais.

Em relação à presença de canais secretores em raízes não espessadas de Asteraceae, Melo-de-Pinna e Menezes (2003) elaboraram uma lista na qual são citadas 54 espécies de diferentes tribos. A essa lista foram incluídas várias outras espécies com estruturas secretoras em raízes não espessadas, bem como a informação a respeito da análise em secções longitudinais ou transversais seriadas, conforme mostrado na Tabela 1.

Como pode ser observado na Tabela 1, em 23 espécies estudadas não foram realizadas análises em secções longitudinais ou transversais seriadas visando a denominação correta da estrutura. Em *Eupatorium rugosum* Spreng. (tribo Eupatorieae), Lersten e Curtis (1986) ao realizarem seções longitudinais denominaram as estruturas secretoras presentes nas raízes, de cavidades e não canais.

Diante da escassez de dados e problemas na terminologia das estruturas secretoras em Asteraceae, o presente trabalho procura trazer informações a respeito da ocorrência e, quando possível, da formação das estruturas secretoras em sistemas subterrâneos espessados de sete espécies de Asteraceae das tribos Eupatorieae (2), Mutisiae (1), Plucheeae (1) e Vernonieae (3) visando sua correta identificação e assim, podendo contribuir com futuros estudos taxonômicos e ecológicos da família.

Tabela 1 - Lista adaptada de Melo-de-Pinna e Menezes (2003) com a inclusão de outras espécies com estruturas secretoras em raízes não espessadas. Os sinais + e – indicam análise em secções longitudinais ou em secções transversais seriadas para confirmar se a estrutura é canal (= ducto) ou não

(continua)

Espécie	Tribo	Análise da estrutura secretora	Referência
<i>Anacyclus</i> spp. ¹	Anthemideae	-	Metcalf e Chalk (1950)
<i>Santolina insularis</i> (Genn. Ex Fiori) ²	Anthemideae	+ (canal)	Sacchetti et al. (1997)
<i>S. leucantha</i> Bertol. ²	Anthemideae	+ (canal)	Pagni e Masini (1999)
<i>S. ligustica</i> Arrigoni ²	Anthemideae	+ (canal)	Pagni et al. (2003)
<i>Aster</i> spp. ¹	Astereae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Erigeron canadensis</i> L. ¹	Astereae	+ (canal)	Williams (1947)
<i>Erigeron</i> spp. ¹	Astereae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Solidago canadensis</i> L. ²	Astereae	+ (reservatório)	Curtis e Lersten (1990)
<i>Solidago</i> spp. ¹	Astereae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Carlina</i> spp. ¹	Cardueae	-	Metcalf e Chalk (1950)
<i>Carthamus</i> spp. ¹	Cardueae	-	Metcalf e Chalk (1950)
<i>Centaurea</i> spp. ¹	Cardueae	-	Metcalf e Chalk (1950)
<i>Cirsium</i> spp. ¹	Cardueae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin ²	Cynareae	+ (reservatório)	Lotocka e Geszprych (2004)
<i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Rob. ²	Eupatorieae	+ (canal)	Appezato-da-Glória et al. (2008)
<i>Eupatorium perfoliatum</i> L. ¹	Eupatorieae	+ (canal)	Williams (1947)
<i>E. rugosum</i> Spreng. ¹	Eupatorieae	+ (cavidade)	Lersten e Curtis (1986)
<i>Eupatorium</i> spp. ¹	Eupatorieae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Gyptis lanigera</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob. ²	Eupatorieae	+ (canal)	Appezato-da-Glória et al. (2008)
<i>Mikania</i> spp. ¹	Eupatorieae	+ (canal)	Williams (1954)

Tabela 1 - Lista adaptada de Melo-de-Pinna e Menezes (2003) com a inclusão de outras espécies com estruturas secretoras em raízes não espessadas. Os sinais + e – indicam análise em secções longitudinais ou em secções transversais seriadas para confirmar se a estrutura é canal (= ducto) ou não

(continuação)			
Espécie	Tribo	Análise da estrutura secretora	Referência
<i>Helenium</i> spp. ¹	Helenieae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Helenium</i> spp. ¹	Helenieae	+ (canal)	Tetley (1925)
<i>Tagetes patula</i> L. ²	Helenieae	+ (canal)	Poli, Sacchetti e Bruni (1995)
<i>Tagetes</i> spp. ¹	Helenieae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Ambrosia trifida</i> L. ²	Heliantheae	+ (canal)	Lersten e Curtis (1988)
<i>Bidens pilosa</i> L. ¹	Heliantheae	-	Duarte e Estelita (1999)
<i>Bidens</i> spp. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Calea pinnatifida</i> Banks ¹	Heliantheae	-	Hoehne, Grotta e Scavone (1952)
<i>C. verticillata</i> (Klatt) Pruski ²	Heliantheae	+ (canal)	Vilhalva e Appezzato-da-Glória (2006)
<i>Coespeletia alba</i> (A.C. Sm.) Cuatrec. ²	Heliantheae	+ (cavidade)	Luque-Arias (2004)
<i>C. lutescens</i> (Cuatrec. & Aristeguieta) Cuatrec. ²	Heliantheae	+ (cavidade)	Luque-Arias (2004)
<i>C. miritziana</i> (Sch. Bip. Ex Wedd.) Cuatrec. ²	Heliantheae	+ (cavidade)	Luque-Arias (2004)
<i>C. spicata</i> (Sch. Bip. Ex Wedd.) Cuatrec. ²	Heliantheae	+ (cavidade)	Luque-Arias (2004)
<i>C. timotensis</i> (Cuatrec.) Cuatrec. ²	Heliantheae	+ (cavidade)	Luque-Arias (2004)
<i>Coreopsis</i> spp. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Cosmos</i> spp. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Dahlia imperialis</i> Roezl. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1947)
<i>Dahlia</i> spp. ¹	Heliantheae	-	Metcalf e Chalk (1950)
<i>Galinsoga ciliata</i> (Raf.) Blake ¹	Heliantheae	-	Duarte (1997)

Tabela 1 - Lista adaptada de Melo-de-Pinna e Menezes (2003) com a inclusão de outras espécies com estruturas secretoras em raízes não espessadas. Os sinais + e – indicam análise em secções longitudinais ou em secções transversais seriadas para confirmar se a estrutura é canal (= ducto) ou não

(continuação)			
Espécie	Tribo	Análise da estrutura secretora	Referência
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav. ¹	Heliantheae	-	Duarte (1997)
<i>Helianthus</i> spp. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Isostigma megapotamicum</i> (Spreng.) Sherff ²	Heliantheae	+ (canal)	Vilhalva e Appezzato-da-Glória (2006)
<i>Parthenium argentatum</i> Gray ²	Heliantheae	+ (canal)	Joseph, Shah e Scavone (1988)
<i>Rudbeckia lacinata</i> L. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1947)
<i>Silphium</i> spp. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Smallanthus sonchifolius</i> (Poepp. & Endl.) ²	Heliantheae	-	Machado et al. (2004)
<i>Spilanthes acmella</i> L. ¹	Heliantheae	-	Grotta (1944)
<i>Verbesina</i> spp. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Xanthium canadensis</i> Mill. ¹	Heliantheae	+ (canal)	Williams (1947)
<i>Inula</i> spp. ¹	Inuleae	-	Metcalfe e Chalk (1950)
<i>Inula</i> spp. ¹	Inuleae	+ (canal)	Tetley (1925)
<i>Ianthopappus corymbosus</i> Roque & Hind ¹	Mutisieae	+ (canal)	Melo-de-Pinna e Menezes (2002)
<i>Richterago amplexyfolia</i> (Gardner) Roque ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. angustifolia</i> (Gardner) Cabrera ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. arenaria</i> (Baker) Roque ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. conduplicata</i> Roque ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. hatschbackii</i> Zardini ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. lanata</i> Roque ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)

Tabela 1 - Lista adaptada de Melo-de-Pinna e Menezes (2003) com a inclusão de outras espécies com estruturas secretoras em raízes não espessadas. Os sinais + e – indicam análise em secções longitudinais ou em secções transversais seriadas para confirmar se a estrutura é canal (= ducto) ou não

(conclusão)			
Espécie	Tribo	Análise da estrutura secretora	Referência
<i>R. polymorpha</i> (Less.) Cabrera ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. polyphylla</i> (Baker) Roque ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. radiata</i> (Vell.) Cabrera ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. riparia</i> Roque ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>R. stenophylla</i> Cabrera ¹	Mutisieae	-	Melo-de-Pinna e Menezes (2003)
<i>Pterocaulon angustifolium</i> DC. ²	Plucheeae	+ (canal)	Appezato-da-Glória et al. (2008)
<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cassini ²	Tageteae	+ (canal)	Fonseca, Meira e Casali (2006)
<i>Chresta sphaerocephala</i> DC. ²	Vernonieae	+ (canal)	Appezato-da-Glória et al. (2008)
<i>Elephantopus</i> spp. ¹	Vernonieae	+ (canal)	Williams (1954)
<i>Lessingianthus bardanoides</i> (Less.) H.Rob. ²	Vernonieae	+ (canal)	Appezato-da-Glória et al. (2008)
<i>L. glabratus</i> (Less.) H.Rob. ²	Vernonieae	+ (canal)	Appezato-da-Glória et al. (2008)
<i>Lychnophora candelarium</i> Sch. Bip. ¹	Vernonieae	+ (canal)	Luque, Menezes e Semir (1997)
<i>L. cipoensis</i> Semir & Leitão Filho ¹	Vernonieae	+ (canal)	Luque, Menezes e Semir (1997)
<i>L. pohlii</i> Sch. Bip. ¹	Vernonieae	+ (canal)	Luque, Menezes e Semir (1997)
<i>Orthopappus angustifolius</i> (Sw.) Gleason ²	Vernonieae	+ (canal)	Appezato-da-Glória et al. (2008)
<i>Vernonia</i> spp. ¹	Vernonieae	+ (canal)	Williams (1954)

¹ Espécie da lista de Melo-de-Pinna e Menezes (2003); ² Espécie incluída na lista de Melo-de-Pinna e Menezes (2003)

3.2 Desenvolvimento

3.2.1 Material e Métodos

Indivíduos adultos de sete espécies de Asteraceae foram coletados em populações naturais de áreas de Cerrado no Estado de São Paulo, no município de Botucatu (22°53'S e 48°29'W) e na Estação Ecológica de Itirapina (22°13'S e 47°54'W), cujas informações podem ser visualizadas na Tabela 2.

A parte aérea foi herborizada, as espécies identificadas pelo curador do Herbário ESA, Prof. Dr. Vinicius Castro Souza e as exsicatas incorporadas no mesmo Herbário.

Tabela 2 - Espécies estudadas, tribo, local e data de coleta e número de tombo no Herbário ESA

Espécies	Tribo	Local de coleta	Data de coleta	número ESA
<i>Mikania cordifolia</i> L.f. Willd.	Eupatorieae	Botucatu	18/03/2005	88792
<i>Mikania sessilifolia</i> DC	Eupatorieae	Botucatu	18/03/2005	88791
<i>Trixis nobilis</i> (Vell.) Katinas	Mutisiae	Botucatu	26/01/2005	92159
<i>Pterocaulon alopecuroides</i> (Lam.) DC.	Plucheeae	Itirapina	24/01/2005	88790
<i>Lessingianthus bardanoides</i> Less.	Vernonieae	Itirapina	29/01/2003	84369
<i>Vernonia elegans</i> Gardner	Vernonieae	Botucatu	18/03/2005	88787
<i>Vernonia megapotamica</i> Spreng.	Vernonieae	Botucatu	26/01/2005	88789

Para as análises anatômicas, sistemas subterrâneos de três indivíduos de cada espécie foram fixados em FAA 50 (formaldeído + ácido acético glacial + álcool etílico 50%) (JOHANSEN, 1940), desidratados em série etílica até etanol 100%, fragmentados e infiltrados em resina plástica (Leica Historesin) para obtenção de blocos. Em micrótomo rotativo os blocos foram seccionados (5 – 10 µm de espessura) e as secções coradas com azul de toluidina (SAKAI, 1973) para montagem de lâminas histológicas permanentes em resina sintética “Entellan”. As estruturas secretoras foram analisadas em secções longitudinais e transversais seriadas.

Para verificar a natureza química das substâncias encontradas nas estruturas secretoras os cortes obtidos à mão-livre e em micrótomo de deslize, foram submetidos

aos seguintes testes histoquímicos: Sudan IV e Sudan Black B (JENSEN, 1962), para lipídios totais; reagente de Nadi (DAVID; CARDE, 1964), para terpenóides; vermelho de rutênio (JOHANSEN, 1940), para mucilagem e cloreto férrico (JOHANSEN, 1940), para compostos fenólicos.

As imagens foram capturadas digitalmente através de microscópio Leica DM LB com uma câmera de vídeo acoplada a um computador, no qual foi utilizado o software IM50 para análise de imagens.

3.2.2 Resultados

Todas as espécies estudadas apresentaram estruturas secretoras nos órgãos subterrâneos espessados e em suas raízes adventícias e laterais (Tabela 3). A secreção era amarelo-alaranjada (Figuras 1B-F) e reagiu positivamente para Sudan IV (Figura 5A) e, ou Sudan Black B indicando a presença de lipídios totais.

Tabela 3 - Ocorrência e tipos de estruturas secretoras em sistemas subterrâneos de sete espécies de Asteraceae

Espécie	Ocorrência e tipo de estrutura secretora	
<i>Mikania cordifolia</i>	xilopódio: cavidades no córtex e no xilema secundário	raízes: cavidades no córtex
<i>Mikania sessilifolia</i>	xilopódio: cavidades no córtex e no xilema secundário	raízes: cavidades no córtex
<i>Trixis nobilis</i>	caule subterrâneo: cavidades no córtex e no floema secundário	raízes: canais no córtex e cavidades no floema secundário
<i>Pterocaulon alopecuroides</i>	xilopódio: cavidades no córtex	raízes: canais e cavidades no córtex
<i>Lessingianthus bardanoides</i>	xilopódio: endoderme secretora	raízes: canais no córtex e endoderme secretora
<i>Vernonia elegans</i>	xilopódio: endoderme secretora	raízes: canais no córtex e endoderme secretora
<i>Vernonia megapotamica</i>	xilopódio: cavidades no córtex e endoderme secretora	raízes: idioblastos e canais no córtex e endoderme secretora

O xilopódio de *M. cordifolia* apresentou cavidades endodérmicas próximas ao floema, cujo epitélio era constituído por células do parênquima cortical e células da endoderme providas de estrias de Caspary evidentes (Figura 1A). O aumento do lume da cavidade resultou de lise celular (Figura 1C). Cavidades secretoras também estavam presentes no xilema secundário desse xilopódio entre as células parenquimáticas do raio vascular (Figura 1D). Nas raízes adventícias do xilopódio ocorriam cavidades endodérmicas opostas ao floema. Essas cavidades, na estrutura primária da raiz, em secção transversal, apresentavam lume losangular e eram delimitadas por quatro células epiteliais sendo duas endodérmicas e duas do parênquima cortical. Na estrutura secundária da raiz, o epitélio, com estrias de Caspary bem visualizadas, dividiu-se e passou a ser formado por quatro camadas celulares e o lume da cavidade tornou-se

arredondado (Figura 1E). No início da formação dessas cavidades observou-se, em plano longitudinal, a separação de células da endoderme e do parênquima cortical em diferentes pontos originando pequenos espaços isolados por septos (Figura 1G). Com o rompimento dos septos houve a formação de uma estrutura alongada (Figura 1H), que em estágio mais avançado de desenvolvimento, apresentava o lume aumentado devido à lise celular (Figura 1F).

No xilopódio de *M. sessilifolia* havia cavidades endodérmicas, semelhantes às descritas para o xilopódio de *M. cordifolia*, exceto pelo fato do epitélio ser constituído por até três camadas celulares resultantes da multiplicação de suas células (Figura 2A). Porém, somente na estrutura secundária do xilopódio de *M. sessilifolia* foi possível observar cavidades (Figura 2B) no raio vascular. Tais cavidades resultaram da separação de células parenquimáticas desde a medula até o córtex (Figuras 2C-F) formando uma estrutura alongada (Figura 2B). As raízes adventícias de *M. sessilifolia*, em estrutura primária, exibiam cavidades endodérmicas opostas ao floema, com lume arredondado e epitélio formado por uma camada de células provenientes da endoderme e do parênquima cortical. Na estrutura secundária, o epitélio após divisões celulares passou a ser formado por duas camadas de células. O surgimento dessas cavidades, observado em plano longitudinal, resultava da separação seqüencial das células da endoderme com estrias de Caspary evidentes e do parênquima cortical. Em estágio mais avançado de desenvolvimento notou-se, em secção longitudinal, que as cavidades dispunham-se em fileiras sem haver anastomose entre elas (Figuras 2G e H).

Figura 1 - A-C) Secções transversais do xilopódio de *Mikania cordifolia* com cavidades endodérmicas (*). A) Estrias de Caspary (setas grandes) e célula epitelial em divisão (seta pequena). B) Secreção lipídica no interior da cavidade (seta). C) Lise celular (seta) na cavidade endodérmica (*). D) Secção transversal do xilopódio de *M. cordifolia* com cavidade (*) no xilema secundário. E e F) Secções transversais de raiz adventícia de *M. cordifolia* com cavidades endodérmicas (*) contendo secreção e estria de Caspary nas células endodérmicas (seta). F) Lise celular na cavidade (seta). G e H) Secções longitudinais de raiz adventícia de *M. cordifolia*. G) Separação de células endodérmicas com estrias Caspary (setas) e células corticais para a formação das cavidades (*). H) Cavidade cortical (*). C = córtex. Barras: A e B = 10 µm; C e G = 50 µm; D e H = 100 µm; E e F = 30 µm

Figura 2 - A-F) Secções transversais do xilopódio de *Mikania sessilifolia* com cavidade endodérmica (.) e no raio vascular (*). Em A a seta está indicando a estria de Caspary. D) Separação de células parenquimáticas do raio vascular (setas). G e H) Secções longitudinais de raiz adventícia de *M. sessilifolia* com cavidades endodérmicas (*) e estria de Caspary (seta). C = córtex; M = medula; XS = xilema secundário. Barras: A= 50 μm ; B = 200 μm ; C a G= 100 μm ; H = 30 μm

O caule subterrâneo de *T. nobilis* possuía cavidades no córtex interno, cujo epitélio era formado apenas por células corticais, opostas ao floema (Figura 3A). As cavidades presentes no raio floemático, vistas em secção transversal, originaram-se por separação e posterior lise celular, com rompimento de septos entre os espaços, levando à expansão do seu lume (Figuras 3B-D). Nas raízes adventícias de *T. nobilis* haviam canais endodérmicos cuja formação, vista em secção longitudinal, resultava da separação de células da endoderme, com estrias de Caspary visíveis, e células do parênquima cortical. Na estrutura primária da raiz observou-se que esses canais, vistos em secção transversal, ocorriam opostos ao floema, possuíam epitélio formado por duas células parenquimáticas e duas células endodérmicas e seu lume era losangular. Na estrutura secundária, as células epiteliais dividiram-se anticlinalmente e o lume do canal passou a ser arredondado. No raio floemático houve a formação de pequenas cavidades, resultantes da separação de células parenquimáticas, isoladas por septos que se rompiam expandindo o lume e resultando na formação de estruturas alongadas (Figuras 3E-H).

O xilopódio de *P. alopecuroides* apresentava cavidades endodérmicas próximas ao floema. O epitélio possuía três a quatro camadas de células resultantes de divisões celulares (Figuras 4A e B). As raízes laterais do xilopódio, em estrutura primária, apresentavam canais endodérmicos com formação e localização similares aos descritos em *T. nobilis*, exceto pelo formato irregular (Figura 4C). Em secção longitudinal observa-se o canal com secreção (Figuras 4D-F) e as estrias de Caspary nas células endodérmicas do epitélio (Figura 4F). Com o crescimento secundário havia a formação de novas cavidades secretoras (Figura 4G) resultantes da separação de células do parênquima cortical (Figura 4H). Com o desenvolvimento do órgão, as células entre as cavidades sofriam lise (Figura 4I) formando estruturas alongadas (Figura 4J).

Figura 3 - A-D) Secções transversais do caule subterrâneo de *Trixis nobilis*. A) Cavidade cortical (.) e no raio floemático (*). B-D) Formação de cavidade no raio floemático (*). As setas mostram os septos entre as cavidades. E-H) Secções longitudinais da raiz adventícia de *T.nobilis*, mostrando a formação de cavidade no raio floemático (.) com septos entre as cavidades (setas). FS = floema secundário; RF = raio floemático. Barras: A e E-H = 100 μ m; B-D = 30 μ m

Figura 4 - A e B) Secções transversais do xilopódio de *Pterocaulon alopecuroides* mostrando cavidades endodérmicas (*) e estrias de Caspary (setas). C) Secção transversal de raiz lateral em crescimento primário de *P. alopecuroides* com canal endodérmico (seta). D-F) Secções longitudinais de raiz lateral em crescimento primário de *P. alopecuroides*. D) Gota lipídica sendo secretada para o interior do canal (seta). E) Canal cortical com secreção (*). F) Canal cortical (*) evidenciando estria de Caspary na célula endodérmica (seta). G e H) Secções transversais de raiz lateral em crescimento secundário de *P. alopecuroides* com cavidades corticais (*). H) Início da formação da cavidade pela separação de células corticais. I e J) Secções longitudinais de raiz lateral em crescimento secundário de *P. alopecuroides* mostrando a formação de cavidades corticais (*). A seta mostra a separação de células. FS = floema secundário. Barras: A, F e H = 30 µm; B, E, G e J = 50 µm; C e D = 10 µm; I = 100 µm

Os xilopódios de *L. bardanoides*, *V. elegans* e *V. megapotamica* possuíam endoderme secretora de substâncias lipídicas e, células do parênquima cortical e floemático em *L. bardanoides* e do parênquima cortical em *V. megapotamica* apresentavam conteúdo lipídico (Figura 5A). Em *V. megapotamica* havia cavidades corticais, cujo epitélio, formado por uma camada celular, continha gotas lipídicas (Figura 5B). As raízes adventícias dessas três espécies apresentavam endoderme secretora de substâncias lipídicas (Figuras 5C e D) e, em crescimento primário, eram observados canais endodérmicos similares aos descritos para *T. nobilis* (Figuras 5D-F). Em *V. elegans* podiam ocorrer duas fileiras de canais e por divisão anticlinal uma mesma célula endodérmica, com estrias de Caspary visíveis, participava do epitélio de dois canais adjacentes (Figura 5F). No córtex externo das raízes adventícias de *V. megapotamica* eram observados idioblastos contendo substâncias lipídicas (Figura 5G).

Figura 5 - A) Secção transversal do xilopódio de *Vernonia megapotamica*, com células corticais (*) e endodérmicas (seta) com secreção de substâncias lipídicas coradas com Sudan IV. B) Secção longitudinal do xilopódio de *V. megapotamica* mostrando a cavidade (*) e gotas lipídicas no epitélio (setas). C) - Secção transversal de raiz adventícia de *Lessingianthus bardanoides* com endoderme secretora de substâncias lipídicas coradas com Sudan Black B (seta). D) Secção transversal de raiz adventícia de *Vernonia elegans* com endoderme secretora de substância lipídicas coradas com Sudan IV e canais (setas). E) Secção longitudinal de raiz adventícia de *L. bardanoides* mostrando canal (*). Figura F) Secção transversal de raiz adventícia de *V. elegans* com canais (*), estria de Caspary (seta grande) e célula endodérmica em divisão (setas pequenas). G) Secção transversal de raiz adventícia de *V. megapotamica* com idioblastos contendo substâncias lipídicas coradas com Sudan IV no córtex externo (setas). C = córtex; E = endoderme; F = floema; M = medula. Barras: A-F = 30 μ m; G = 100 μ m

3.2.3 Discussão

Conforme mostrado na Tabela 1, apesar de muitos autores terem descrito a presença de canais secretores em Asteraceae apenas com secções transversais, Col, em 1903, destaca pela primeira vez a diferença entre canais e cavidades, considerando que as cavidades são mais curtas e mais largas. Neste trabalho, ao analisarmos os sistemas subterrâneos espessados e as suas raízes adventícias e laterais foi possível observar canais e cavidades de diferentes formatos e origens.

A presença de estruturas secretoras no córtex de sistemas subterrâneos espessados é uma característica já descrita na literatura, entre as espécies de Asteraceae (HOEHNE; GROTTA; SCAVONE, 1952; PANIZZA; GROTTA, 1965; RAGONESE, 1988; CURTIS; LERSTEN, 1990; LOTOCKA; GESZPRYCH, 2004; MACHADO et al., 2004; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008) e, dentre as espécies aqui apresentadas, cinco delas possuem cavidades corticais. No entanto, nos xilopódios de *Mikania cordifolia* e *M. sessilifolia*, além das cavidades corticais (endodérmicas), é relatada pela primeira vez para a família Asteraceae, a presença de cavidades no xilema secundário em sistemas subterrâneos espessados.

Alguns autores (HOEHNE; GROTTA; SCAVONE, 1952; RAGONESE, 1988; VILHALVA; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2006; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008) já relataram a ocorrência de estruturas secretoras no floema secundário de sistemas subterrâneos espessados de Asteraceae. Em *Trixis nobilis*, além das cavidades corticais, o caule subterrâneo também apresenta cavidades no floema secundário resultantes da fusão de cavidades menores. Essa fusão pode estar ocorrendo para que essas estruturas acompanhem o crescimento do raio floemático em divisão, como observado por Luque-Arias (2004) em raízes de *Coespeletia*.

Em relação às raízes, observou-se que *M. cordifolia* e *M. sessilifolia* possuem cavidades endodérmicas opostas ao floema cuja formação se dá exclusivamente por separação de células do córtex e da endoderme, portanto cavidades de origem esquizógena, sem a ocorrência de lise celular. São visivelmente mais curtas que canais com o comprimento estabelecido, inclusive na maturidade. Esse tipo de cavidade foi observado em raízes de *Eupatorium rugosum*, também pertencente à tribo Eupatorieae, por Lersten e Curtis (1986) que denominaram essas estruturas de “cavidades

tubulares”, por serem espaços internos que se alongam, mas que sempre se mantêm discretos sem a formação de estruturas mais longas, como os canais.

Nas raízes adventícias dos sistemas subterrâneos de *T. nobilis*, *Lessingianthus bardanoides*, *Vernonia elegans* e *V. megapotamica*, e nas raízes laterais de *P. alopecuroides* foi verificada a presença de canais secretores endodérmicos localizados opostos aos pólos de floema primário, nos quais a endoderme participa de sua formação. Este é um tipo de estrutura secretora muito comum em raízes de Asteraceae (TETLEY, 1925; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008). São estruturas bastante alongadas longitudinalmente, e por isso diferenciam-se das cavidades que ocorrem nas espécies estudadas de *Mikania*.

A localização das cavidades e dos canais opostos ao floema nas raízes de todas as espécies analisadas neste trabalho e a natureza lipídica da secreção estão provavelmente relacionadas a processos de defesa contra herbivoria conforme discutido por Appezzato-da-Glória et al. (2008). Em raízes de *Santolina leucantha*, a intensa atividade secretora de produtos secundários em canais deve ter um importante papel ecológico para impedir herbivoria (PAGNI; MASINI, 1999). Em folhas de *Solidago canadensis*, Lersten e Curtis (1989) sugerem que a localização de reservatórios secretores próximos às nervuras maiores possa conferir proteção ao floema contra herbívoros. Franceschi et al. (2005) citam a ocorrência de reservatórios de substâncias químicas (fenóis, terpenóides e alcalóides) dispersos entre os vários tecidos da casca definindo-os como defesas químicas constitutivas em coníferas que protegem os nutrientes do floema contra pequenos organismos.

Além de esses espaços secretores estarem presentes opostos ao floema, eles estão associados à endoderme e esta parece ser uma característica comum de muitas raízes de Asteraceae (TETLEY, 1925; WILLIAMS, 1947, 1954; METCALFE; CHALK, 1950; LERSTEN; CURTIS, 1986; LUQUE; MENEZES; SEMIR, 1997; LUQUE, 2001; MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2002; MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2003; LOTOCKA; GESZPRYCH, 2004; LUQUE-ARIAS; SANCHEZ, 2004; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008).

Dentre as espécies aqui estudadas apenas *L. bardanoides*, *V. elegans* e *V. megapotamica*, pertencentes à tribo Vernonieae, apresentaram células secretoras na

endoderme, além daquelas relacionadas aos canais ou cavidades, confirmando as observações levantadas pelo nosso grupo de pesquisa em outros estudos sobre Asteraceae (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2005, 2007; APPEZZATO-DA-GLÓRIA et al., 2008). Tetley (1925) e Williams (1954) sugerem uma relação entre a secreção presente na endoderme e nas estruturas secretoras, considerando que os canais complementem o floema na condução de material orgânico, e a endoderme constitua uma passagem de substâncias do floema para o canal. Já Luque-Arias e Sanchez (2004), destacam a importância do metabolismo de lipídios na endoderme, admitindo que esta não seja uma mera via de passagem, mas que nela possa ocorrer o metabolismo de substâncias graxas devido a sua capacidade de óxido-redução de fenóis, conforme já foi ressaltado por Van Fleet (1961).

Como já foi dito anteriormente, as estruturas secretoras podem ser úteis em estudos taxonômicos e para isso, não só a correta identificação das estruturas é necessária, mas também verificar sua localização dentro do órgão analisado. De acordo com Melo-de-Pinna e Menezes (2003), as únicas referências da presença de canais na tribo Mutisieae são para os gêneros *Ianthopappus* (MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2002) e *Richterago* (MELO-DE-PINNA; MENEZES, 2003). No entanto, nas raízes adventícias de *T. nobilis* (tribo Mutisieae), ocorre a formação de pequenas cavidades localizadas muito próximas e que, por ruptura de septos, se unem longitudinalmente formando estruturas semelhantes a canais. Processo similar foi descrito por Curtis e Lersten (1990) em *Solidago canadensis*, que denominaram tais estruturas de reservatórios de óleo. Em *Pterocaulon alopecuroides* (tribo Plucheeae), no presente estudo, esse tipo de formação de estrutura secretora também ocorre em suas raízes laterais. É interessante observar que esses reservatórios parecem fundir-se aos canais endodérmicos formados no crescimento primário da raiz, já que não são mais vistos no crescimento secundário. Lotocka e Gieszprych (2004) ressaltam que em órgãos subterrâneos alguns reservatórios param de funcionar e com o tempo desaparecem, sendo possivelmente obliterados, o que poderia explicar o fato de os canais secretores endodérmicos da estrutura primária não serem mais vistos no crescimento secundário das raízes laterais de *P. alopecuroides*.

No caso da família Asteraceae, comparações entre características ocorrentes em diferentes espécies permitem estabelecer proximidade entre tribos. Dentre as espécies aqui estudadas, pode-se citar o padrão de formação dos reservatórios secretores nas raízes adventícias de *T. nobilis* e nas raízes laterais de *P. alopecuroides*, que também é o mesmo encontrado em *S. canadensis* por Curtis e Lersten (1990) o que pode refletir proximidade entre as tribos Mutisieae, Plucheeae e Astereae.

Dentro da tribo Vernonieae, Vilhalva (2004) sugere que a homogeneidade em relação à ausência de canais secretores em folhas pode ser generalizada aos sistemas subterrâneos, dando a esta observação uma conotação taxonômica. De fato, as espécies dessa tribo, aqui apresentadas, também não possuem canais no xilopódio, dado esse que pode contribuir para fins diagnósticos. Além disso, neste trabalho pode ser observado que os órgãos subterrâneos na tribo Vernonieae possuem características comuns entre suas espécies, podendo ser utilizadas como caracteres unificadores dentro da família. Os xilopódios de *L. bardanoides*, *V. elegans* e *V. megapotamica* possuem endoderme secretora de substância lipídicas. Essa característica já foi descrita para os rizóforos de *V. herbacea* e *V. platensis* (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2005) e para as raízes tuberosas de *V. breviflora* e *V. grandiflora* (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2007). Em células do parênquima cortical nos xilopódios de *L. bardanoides* e de *V. megapotamica*, é notada a presença de conteúdo lipídico, o que também ocorre nos rizóforos de *V. herbacea*, *V. platensis* (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2005) e na raiz tuberosa de *V. brevifolia* (HAYASHI; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2007). Foi observada a presença de idioblastos secretores no córtex radicular de *V. megapotamica*, também relatada para *Chresta sphaerocephala* por Appezzato-da-Glória et al. (2008).

3.3 Conclusões

A formação de estruturas alongadas semelhantes a canais, resultantes da fusão de pequenas cavidades localizadas muito próximas e que, por ruptura de septos, se unem longitudinalmente ratificam a necessidade de observações em secções transversais e longitudinais para a caracterização dos espaços internos em Asteraceae.

A ocorrência de endoderme secretora merece ser investigada num maior número de espécies de Asteraceae pertencentes a diferentes tribos visando confirmar se essa constitui de fato um caráter unificador para a tribo Vernonieae.

Referências

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; HAYASHI, A.H.; CURY, G.; MISAKI-SOARES, M.K.; ROCHA, R. Occurrence of secretory structures in underground systems of seven Asteraceae species. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, 2008. In press.

BREMER, K. **Asteraceae**: cladistic and classification. Oregon: Timber Press-Portland, 1994. 752 p.

COL, M. Recherches sur l'appareil sécréteur interne des Composées. **Journal de Botanique**, Paris, v. 17, p. 288-318, 1903.

CURTIS, J.D.; LERSTEN, N.R. Oil reservoirs in stem, rhizome, and root of *Solidago canadensis* (Asteraceae, tribe Astereae). **Nordic Journal of Botany**, Copenhagen, v. 10, p. 443-449, 1990.

DAVID, R.; CARDE, J.P. Coloration différentielle des inclusions lipidiques et terpeniques des pseudophylles du pin maritime au moyen du reactif Nadi. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 258, p. 1338-1340, 1964.

DUARTE, M.R. **Caracteres anatômicos de *Bidens pilosa* L., *Galinsoga parviflora* Cav. e *G. ciliata* (Raf.) Blake, Asteraceae**. 1997. 175 p. Tese (Doutorado em Ciências Farmacêuticas) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997.

DUARTE, M.R.; ESTELITA, M.E.M. Caracteres anatômicos de *Bidens pilosa* L., Asteraceae. **Hoehnea**, São Paulo, v. 26, p. 15-27, 1999.

FONSECA, M.C.M.; MEIRA, R.M.S.A.; CASALI, V.W.D. Anatomia dos órgãos vegetativos e histolocalização de compostos fenólicos e lipídicos em *Porophyllum ruderale* (Asteraceae). **Planta Daninha**, Viçosa, v. 24, p. 707-713, 2006.

FRANCESCHI, V.R.; KROKENE, P.; CHRISTIANSEN, E. KREKLING, T. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. **New Phytologist**, Lancaster, v. 167, p. 353-376, 2005.

GROTTA, A.S. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Spilanthes acmella* L. (Compositae). **Anais da Faculdade de Farmácia e Odontologia da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 4, p. 130-164, 1944.

HAYASHI, A.H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 53, p. 273-279, 2005.

HAYASHI, A.H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 50, p. 979-988, 2007.

HOEHNE, W.; GROTTA, A.S.; SCAVONE, O. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Calea pinnatifida* Banks. **Anais da Faculdade de Farmácia e Odontologia da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 10, p. 9-33, 1952.

JENSEN, W.A. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco: W.H. Freeman, 1962. 408 p.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw - Hill Book, 1940. 523 p.

JOSEPH, J.P.; SHAH, J.J.; INAMDAR, J.A. Distribution, development and structure of resin ducts in guayule (*Parthenium argentatum* Gray). **Annals of Botany**, Oxford, v. 61, p. 377-387, 1988.

LERSTEN, N.R.; CURTIS, J.D. Tubular cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 73, p. 1016-1021, 1986.

LERSTEN, N.R.; CURTIS, J.D. Secretory reservoirs (ducts) of two kinds in giant ragweed (*Ambrosia trifida*; Asteraceae). **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 75, p. 1313-1323, 1988.

LERSTEN, N.R.; CURTIS, J.D. Foliar oil reservoir and distribution in *Solidago canadensis* (Asteraceae, tribe Astereae). **Nordic Journal of Botany**, Copenhagen, v. 9, p. 281-287, 1989.

ŁOTOCKA, B.; GESZPRYCH, A. Anatomy of the vegetative organs and secretory structures of *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 144, p. 207-233, 2004.

LUQUE, R. Caviades secretoras en la raíz de *Espeletiinae* (Asteraceae). **Plantula**, Merida, v. 3, p. 1-9, 2001.

LUQUE-ARIAS, R. Estructura primaria del sistema radical de *Coespeletia* Cuatrec. **Interciencia**, Caracas, v. 29, p. 13-18, 2004.

LUQUE-ARIAS, R.; SÁNCHEZ, J.C.E. Características de la endodermis em la raíz de *Coespeletia* (Asteraceae). **Caldasia**, Bogota, v. 26, p. 53-60, 2004.

LUQUE, R.; MENEZES, N.L.; SEMIR, J. La función secretora de la endodermis de la raíz de espécies de *Lychnophora* Mart. (Asteraceae). **Plantula**, Merida, v. 1, p. 221-228, 1997.

MACHADO, S.R.; OLIVEIRA, D.M.T.; DIP, M.R.; MENEZES, N.L. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, p. 115-123, 2004.

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

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

METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Oxford: Clarendon Press, 1950. 2 v.

PAGNI, A.M.; MASINI, A. Morphology, distribution, and histochemistry of secretory structures in vegetative organs of *Santolina leucantha* Bertol. (Asteraceae). **Israel Journal of Plant Sciences**, Jerusalem, v. 47, p. 257-263, 1999.

PAGNI, A.M.; ORLANDO, R.; MASINI, A.; CICCARELLI, D. Secretory structures of *Santolina ligustica* Arrigoni (Asteraceae), an Italian endemic species. **Israel Journal of Plant Sciences**, Jerusalem, v. 51, p. 185–192, 2003.

PANIZZA, S.; GROTTA, A.S. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Solidago microglossa* D.C. Compositae. **Revista da Faculdade de Farmácia e Bioquímica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 3, p. 27-50, 1965.

POLI, F.; SACCHETTI, G.; BRUNI, A. Distribution of internal secretory structures in *Tagetes patula* (Asteraceae). **Nordic Journal of Botany**, Copenhagen, v. 15, p. 197-205, 1995.

RAGONESE, A.M. Canales secretores en los órganos vegetativos de *Eupatorium inulaefolium* H.B.K. (Compositae). **Acta Farmacéutica Bonaerense**, Buenos Aires, v. 7, p. 161-168, 1988.

RIZZINI, C.T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**: aspectos ecológicos sociológicos e florísticos. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições, 1997. 747 p.

SACCHETTI, G.; ROMAGNOLI, C.; BALLERO, M.; TOSI, B.; POLI, F. Internal secretory structures and preliminary phytochemical investigation on flavonoid and coumarin content in *Santolina insularis* (Asteraceae). **Phyton**, Horn, v. 37, p. 219-228, 1997.

SAKAI, W.S. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. **Stain Technology**, Baltimore, v. 48, p. 47-249, 1973.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática**: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005. 640 p.

TERTULIANO, M.F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. **New Phytologist**, Lancaster, v. 123, p. 741-749, 1993.

TETLEY, U. The secretory system of the roots of the Compositae. **New Phytologist**, Lancaster, v. 24, p. 138-162, 1925.

VAN FLEET, D.S. Histochemistry and function of the endodermis. **Botanical Review**, New York, v. 27, p. 165-220, 1961.

VILHALVA, D.A.A. **Morfo-Anatomia de sistemas subterrâneos de três espécies de Asteraceae do Cerrado do Estado de São Paulo**. 2004. 62 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2004.

VILHALVA, D.A.A.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff – Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, p. 39-47, 2006.

WILLIAMS, B.C. The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the roots of vascular plants. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 34, p. 455-462, 1947.

WILLIAMS, B.C. Observations on intercellular canals in root tips with special reference to the Compositae. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 41, p. 104-106, 1954.

4 GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE DUAS ESPÉCIES DE ASTERACEAE DO CERRADO PAULISTA COM DIFERENTES ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS

Resumo

A destruição do Cerrado ocorre de forma intensa e, ainda hoje, sua flora não é totalmente conhecida, principalmente no que se refere ao estrato herbáceo e subarbustivo, no qual a família Asteraceae é importante para a composição florística. No Estado de São Paulo, um levantamento recente indicou que a tribo Vernonieae é a que apresenta maior número de espécies, entre as quais se destacam *Lessingianthus bardanoides* (Less.) H. Rob. e *Chresta sphaerocephala* DC.. Ambas apresentam sistema subterrâneo espessado, representado por xilopódio, na primeira sem capacidade de propagar-se vegetativamente e, na segunda, sistema radicular difuso, com capacidade de propagação vegetativa. Este trabalho teve como objetivos estudar os efeitos de diferentes condições de temperatura na germinação de sementes de *L. bardanoides* e *C. sphaerocephala*, comparar as taxas de germinação dessas duas espécies, verificar e contabilizar para cada uma das duas espécies a ocorrência de sementes sem embrião e elucidar o processo de formação do xilopódio em *L. bardanoides*. Os frutos foram coletados em área de Cerrado no Estado de São Paulo e a germinação foi avaliada sob 20, 25, 30, 15-35, 20-30 e 20-35°C com fotoperíodo de 8 horas e a 25° C com fotoperíodo de 8 e 12 horas, todos com intensidade luminosa de 2.400 lux. A germinação foi também avaliada em temperatura entre 20 e 40°C e em intensidade luminosa de 300 a 60000 lux durante o dia. Os resultados indicaram que a melhor temperatura para a germinação de sementes de *L. bardanoides* é 25°C e para *C. sphaerocephala* 20°C; *L. bardanoides* possui taxa germinativa e número de frutos contendo sementes com embrião, maiores que *C. sphaerocephala*. Este trabalho demonstrou que *L. bardanoides*, espécie cujo sistema subterrâneo é um xilopódio e sua única forma de reprodução é a sexuada, apresenta maior taxa de germinação já que o número de frutos com sementes providas de embriões é maior, em relação a *C. sphaerocephala*, espécie que possui capacidade de propagação vegetativa através de seu sistema subterrâneo. A intensidade luminosa influencia a morfologia das plântulas e, conseqüentemente, a estrutura do xilopódio em *L. bardanoides*.

Palavras-chave: Xilopódio; Sistema radicular difuso; Propagação sexuada; Propagação vegetativa; *Lessingianthus bardanoides*; *Chresta sphaerocephala*

4 SEED GERMINATION OF TWO ASTERACEAE SPECIES FROM THE SAO PAULO STATE CERRADO WITH DIFFERENT REPRODUCTIVE STRATEGIES

Abstract

The destruction of the Cerrado is intense and its flora is not fully known yet, especially regarding herbaceous and subshrubby layers in which family Asteraceae is important in flora composition. A recent survey in the state of São Paulo indicated that the tribe Vernonieae is the one with the highest number of species, especially *Lessingianthus bardanoides* and *Chresta sphaerocephala*. Both have a thickened underground system, represented by a xylopodium incapable of vegetative propagation in the former, and a diffuse root system with the ability to propagate vegetatively in the latter. The aim of this work was to study the effects of different temperature conditions on the germination of *L. bardanoides* and *C. sphaerocephala* seeds, compare the germination rates of these two species, verify and estimate the occurrence of embryoless seeds and elucidate the process of xylopodium formation in *L. bardanoides*. Fruits were collected in a Cerrado area in the state of São Paulo and germination evaluated under 20, 25, 30, 15-35, 20-30, and 20-35°C with an eight-hour photoperiod, and under 25°C with an eight- and 12-hour photoperiod, all with luminous intensity of 2,400 lux. Germination was also evaluated at temperatures ranging between 20-40°C and luminous intensity of 300 to 60,000 lux at day time. The results indicated that the best temperature for the germination of *L. bardanoides* seeds is 25°C and for *C. sphaerocephala*, 20°C; *L. bardanoides* has a germination rate and number of embryo-bearing seed fruits higher than *C. sphaerocephala*. This work demonstrates that *L. bardanoides*, a species with an underground system consisting of a xylopodium and having sexual reproduction as its only means of reproduction, has a higher germination rate, since the number of fruits with embryo-bearing seeds is higher in relationship to *C. sphaerocephala*, a species which has a vegetative propagation through its underground system. The luminous intensity affects seedling morphology and, accordingly, the xylopodium structure in *L. bardanoides*.

Keywords: Xylopodium; Diffuse root system; Sexual propagation; Vegetative propagation; *Lessingianthus bardanoides*; *Chresta sphaerocephala*

4.1 Introdução

O bioma Cerrado compreende uma área de 1,5 milhões de km² do território brasileiro e apresenta vegetação diversificada possuindo desde os campos limpos, formas campestres bem abertas, até os cerradões, formações florestais relativamente densas e, entre esses dois extremos, são encontradas formas intermediárias, em que podem ser observados campos sujos, campos cerrados ou cerrado *sensu stricto* (COUTINHO, 2002).

No território paulista o Cerrado ocorre principalmente na região centro-norte (TOLEDO FILHO; LEITÃO FILHO; RODRIGUES, 1984), sendo que pequenas manchas de cerradão podem ocupar a região centro-oeste. O leste do Estado apresenta fisionomias mais abertas como campos cerrados e campos sujos, preservadas principalmente na região de São Carlos (DURIGAN et al., 2004).

Hoje, a destruição do Cerrado é intensa e, de acordo com Almeida et al. (2005), a flora desse bioma ainda não é totalmente conhecida, já que a cada novo levantamento, novas espécies são adicionadas à lista de angiospermas deste bioma, que possui a família Asteraceae como parte importante de sua formação florística no estrato herbáceo e subarbustivo.

Nessa família existem plantas de hábito variado como ervas, subarbustos, trepadeiras ou excepcionalmente árvores, sendo a maioria dos gêneros constituída por plantas de pequeno porte e muitas delas podem ser utilizadas como alimento, para a produção de fármacos, o preparo de bebidas, como produtoras de borracha ou inseticida (JOLY, 1998).

No estado de São Paulo, Almeida et al. (2005) realizaram um levantamento das espécies de Asteraceae presentes em oito localidades de cerrado *sensu stricto* e ressaltaram a necessidade de mais estudos da flora herbáceo-subarbustiva nesses fragmentos, já que muitas espécies são únicas e exclusivas destes locais, considerando fundamental a conservação dessas áreas.

Dentre as diferentes tribos de Asteraceae listadas nesse estudo, a que apresentou o maior número de espécies foi Vernonieae. A espécie *Lessingianthus bardanoides* (Less.) H. Rob. foi encontrada em sete das oito localidades estudadas e a *Chresta sphaerocephala* DC. em apenas uma das áreas.

Appezzato-da-Glória et al. (2008) referiu-se a essas duas espécies indicando nelas a presença de órgãos subterrâneos espessados, representado por xilopódio em *L. bardanoides* e por um sistema difuso de estrutura radicular em *C. sphaerocephala*, que constitui importante mecanismo de reprodução vegetativa da flora no Cerrado. Já o xilopódio, de acordo com Appezzato-da-Glória et al. (2008), é caracterizado por consistência rígida, auto-enxertia entre ramos caulinares e capacidade gemífera. Os autores consideraram também que a formação pode ocorrer por interferência de condições ambientais ou pode ser geneticamente determinada, e a sua estrutura anatômica ser de natureza radicular, mista ou caulinar. Além disso, o xilopódio não possui capacidade de propagar-se vegetativamente e a única forma de reprodução de *L. bardanoides* é a propagação sexuada, cuja eficiência não só garante a manutenção da espécie, mas a coloca como uma das mais freqüentes no Cerrado paulista.

A eficiência reprodutiva de uma espécie pode ser estimada pela germinação de suas sementes. Na literatura há poucos trabalhos que envolvem estudos de germinação de asteráceas do Cerrado (ACHUTTI, 1978; RUGGIERO; ZAIDAN, 1997; SASSAKI, et al., 1999; GOMES; FERNANDES, 2002; SOUZA et al., 2003; ROSAL, 2004; BERTASSO-BORGES; COLEMAN, 2005; VELTEN; GARCIA, 2005). No entanto, apenas Sasaki, et al. (1999) e Velten e Garcia (2005) relacionam taxa germinativa com a capacidade de reprodução vegetativa.

Fenômeno comum que ocorre na família Asteraceae e que está diretamente relacionado à taxa de germinação é a produção de quantidade significativa de sementes, mas muitas delas sem embrião (SASSAKI et al.; 1999), e alguns trabalhos confirmaram esse fato (ACHUTTI, 1978; SAJO; MENEZES, 1986; CLAMPITT, 1987; MALUF; WIZENTIER, 1998; SASSAKI et al., 1999; BERTASSO-BORGES; COLEMAN, 2005; VELTEN; GARCIA, 2005; TONETTI; DAVIDE; SILVA, 2006) que, apesar de comum, ainda não foi completamente elucidado e, como tem reflexos nas taxas germinativas das sementes, deve sempre ser considerado nos ensaios de germinação da família Asteraceae.

Visando aumentar o conhecimento da flora herbáceo-subarbusciva da família Asteraceae no Cerrado paulista e assim contribuir para a sua preservação, este trabalho teve como objetivos: (i) estudar os efeitos de diferentes condições de

temperatura na germinação de sementes de *L. bardanoides* e *C. sphaerocephala*; (ii) comparar as taxas de germinação dessas duas espécies; (iii) verificar e contabilizar para cada uma das duas espécies a ocorrência de sementes sem embrião e (iv) elucidar o processo de formação do xilopódio em *L. bardanoides*.

4.2 Desenvolvimento

4.2.1 Material e Métodos

4.2.1.1 Coleta e armazenamento dos frutos

Para a realização dos ensaios de germinação foram usados frutos de *L. bardanoides* (Figuras 1A e B) e *C. sphaerocephala*. (Figuras 1C e D) coletados em populações naturais de área de Cerrado no Estado de São Paulo, na Estação Ecológica de Itirapina (22°13'S e 47°54'W).

Para a coleta utilizou-se como critério de seleção, capítulos nos quais os frutos eram facilmente removidos com as mãos. A quantidade de capítulos coletada e a época da coleta variaram entre as duas espécies e logo após a coleta foram deixados por dois dias para secar à temperatura ambiente no laboratório (18 a 22°C) e, em seguida, foram transferidos para uma câmara refrigerada, com umidade relativa de 45 – 50% e temperatura de 20°C constantes, onde ficaram armazenados. Como os experimentos foram instalados em tempos diferentes, houve variação no período de armazenamento. Com *L. bardanoides* foram realizados dois testes de germinação que foram denominados experimento 1 e experimento 2. Para o primeiro experimento os frutos ficaram armazenados por 17 dias e para o segundo, 97 dias. Para o experimento de *Chresta sphaerocephala* o armazenamento dos frutos foi de 62 dias.

4.2.1.2 Instalação dos experimentos, acompanhamento da germinação das sementes e do desenvolvimento das plântulas

Para a instalação dos experimentos os capítulos foram retirados da câmara refrigerada, os frutos foram removidos manualmente, homogeneizados em uma bandeja e quando colocados para germinar foram escolhidos aleatoriamente. Frutos murchos e predados foram descartados e não foi possível diferenciar os que tinham sementes com embrião ou não através de seu aspecto ou por pressão.

Figura 1 - A e B) *Lessingianthus bardanoides* (Less.) H. Rob. A) Aspecto geral da planta no campo. B) Xilopódio com emissão de ramos aéreos e raízes adventícias. C e D) *Chresta sphaerocephala* DC. C) Aspecto geral da planta no campo. D) Sistema radicular difuso com emissão de ramos caulinares. RA = raízes adventícias; RC = ramos caulinares; SRD = sistema radicular difuso; X = xilopódio. Barra: B = 1 cm

Cada um dos dois experimentos de germinação de *L. bardanoides* foi subdividido em duas partes (*a* e *b*), sendo que a diferença de uma parte e da outra foi o ambiente em que o experimento foi conduzido.

Para a parte *a* do primeiro experimento, 25 frutos foram colocados sobre quatro folhas de papel de filtro embebidas com 23,5 mL de água destilada em caixas plásticas para germinação previamente esterilizadas, sendo feitas cinco repetições por tratamento. As caixas foram então distribuídas em seis câmaras de germinação marca *Marconi* modelo MA 402, e as temperaturas usadas foram as constantes de 20, 25, 30°C e as alternadas de 15–35, 20–30, 20–35°C, todas com fotoperíodo de 8 horas. Na parte *b* deste primeiro experimento, 34 frutos foram colocados sobre duas folhas de papel de filtro embebidas com água destilada em placas de Petri de 9 cm de diâmetro com cinco repetições. As placas de Petri foram então tampadas e colocadas em uma estante próxima à janela com luz e temperatura ambientes do laboratório.

Para a parte *a* do segundo experimento foram colocados 25 frutos sobre quatro folhas de papel de filtro embebidas com 23,5 mL de água destilada em caixas plásticas para germinação previamente esterilizadas, sendo feitas seis repetições por tratamento. As caixas foram mantidas em três câmaras de germinação, marca *Marconi* modelo MA 402, todas com temperatura de 25°C, sendo dois fotoperíodos (8 e 12 horas). Na parte *b* desse experimento 25 frutos foram colocados sobre duas folhas de papel de filtro embebidas em água destilada em placas de Petri de 9 cm, com seis repetições por tratamento. As placas de Petri foram tampadas e colocadas em uma estante próxima à janela com luz e temperatura ambientes do laboratório.

Em todas as câmaras de germinação, a luz foi fornecida por lâmpadas fluorescentes e a intensidade luminosa foi medida com o uso de um luxímetro digital, marca *Digital Instrument* modelo DLM2.

No local do laboratório, onde foi instalada a parte *b* dos dois experimentos, foi colocado junto às placas de Petri um luxímetro digital marca *Digital Instrument* modelo DLM2 para medir a intensidade luminosa e um termômetro de máxima e mínima tipo capela. Ambos permaneceram fixos durante todo o tempo em que os testes permaneceram naquele local e tanto as temperaturas máximas e mínimas quanto a intensidade luminosa foram medidas diariamente durante todo o período de

germinação, sendo a intensidade luminosa registrada a cada três horas das 7 às 18 horas do dia.

O experimento de germinação de *C. sphaerocephala* foi instalado seguindo o mesmo modelo da parte a do primeiro experimento de *L. bardanoides*, mas com 10 repetições por tratamento.

O processo de germinação foi acompanhado semanalmente, duas vezes por semana e, quando necessário, o papel de filtro foi umedecido, garantindo o suprimento suficiente de água para as sementes durante todo o teste. Em cada observação, foi registrada primeiramente a emissão da raiz primária e posteriormente o surgimento das demais estruturas da plântula; para a germinação foram consideradas como plântula normal as que possuíam dois cotilédones, o hipocótilo e a raiz primária.

Com os resultados do teste de germinação foram calculados a velocidade da germinação, pelo índice de velocidade de germinação (IVG) de acordo com a fórmula proposta por Maguire (1962) e o tempo médio de germinação (t) segundo Labouriau (1983).

4.2.1.3 Análise dos frutos contendo sementes não germinadas

Em cada um dos experimentos, após a última avaliação, todos os frutos foram mantidos nas mesmas condições por um período adicional de 30 dias para verificar se haveria semente que germinaria. No término desse período, os experimentos foram desinstalados e todos os frutos em que não ocorreu a germinação de sua semente foram seccionados longitudinalmente para verificar a presença ou ausência de embrião. As sementes, nas quais foi verificada a presença do embrião com aparência normal, foram submetidas ao teste do tetrazólio (BRASIL, 1992; VELTEN; GARCIA, 2005) para verificar sua viabilidade. Nesse teste, os frutos imediatamente após terem sido cortados longitudinalmente, foram colocados em um pequeno copo plástico contendo solução 1% de tetrazólio. Esse recipiente foi coberto com papel alumínio para evitar evaporação da solução e mantido a 30°C por 24 horas. As sementes que apresentaram o embrião colorido de vermelho foram consideradas viáveis.

4.2.1.4 Análise estatística

A análise estatística foi realizada com os resultados obtidos na parte a do primeiro e do segundo experimento com *L. bardanoides* e do experimento com *C. sphaerocephala*, tendo sido utilizado o estudo com dados inteiramente casualizados, seguido do teste de Tukey, aos níveis de 5 e 1% de probabilidade para detectar diferenças entre os tratamentos de temperatura para cada espécie e para analisar diferenças entre os fotoperíodos de *L. bardanoides*.

4.2.2 Resultados

4.2.2.1 Testes de germinação

Os resultados da parte a do primeiro experimento de *L. bardanoides* e do experimento de *C. sphaerocephala* podem ser visualizados na Tabela 1.

Tabela 1 – Taxa de germinação, cálculo do índice de velocidade de geminação (IVG) e tempo médio de germinação (t) para as diferentes temperaturas em fotoperíodo de 8 horas. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente

Espécie	Temperatura (°C)	Germinação (%)	Germinação total (%)	IVG	t (dias)
<i>Lessingianthus bardanoides</i>	20	27,2 (a)	16,5	0,138 (a)	46 (a)
	25	30,4 (a)		0,214 (a)	36 (a)
	30	11,2 (b)		0,068 (b)	39 (a)
	15-35	7,20 (b)		0,019 (b)	78 (b)
	20-30	18,4 (a,b)		0,094 (a,b)	43 (a)
	20-35	4,80 (b)		0,018 (b)	51 (a)
<i>Chresta sphaerocephala</i>	20	4,8 (a)	3	0,066 (a)	19 (a)
	25	2,0 (b)		0,029 (b)	20 (a)
	30	2,4 (b)		0,042 (a,b)	14 (a)
	15-35	2,0 (b)		0,039 (a,b)	41 (b)
	20-30	2,4 (b)		0,042 (a,b)	14 (a)
	20-35	4,0 (a)		0,060 (a)	16 (a)

Os resultados da parte a do segundo experimento de *L. bardanoides* estão apresentados na Tabela 2, onde se observa que à temperatura de 25°C em fotoperíodos de 8 e 12 horas, os resultados não apresentaram diferenças significativas quando submetidos à análise estatística.

Tabela 2 – Taxas de germinação de *Lessingianthus bardanoides*, cálculo do índice de velocidade de germinação (IVG) e tempo médio de germinação (t) para diferentes fotoperíodos em temperatura de 25°C. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente

Fotoperíodo	Germinação (%)	IVG	t (dias)
8 horas	17,3 (a)	0,211 (a)	20 (a)
12 horas	19,3 (a)	0,270 (a)	17 (a)

4.2.2.2. Análise da presença de embrião e teste do tetrazólio

Dos 1670 frutos de *L. bardanoides* colocados para germinar foram contabilizadas 343 sementes germinadas e de *C. sphaerocephala*, dos 1500 germinaram 44 (Tabela 3). Após proceder ao corte longitudinal de todos os frutos cujas sementes não germinaram, com exceção das mortas por ataque de fungos, observa-se na Tabela 3 que em *L. bardanoides* 54% não continham embrião, enquanto em *C. sphaerocephala* esse valor sobe para 85%. Além da ausência de embrião e da ocorrência de frutos com sementes mortas, outra causa de não ter ocorrido germinação foi a presença de embrião mal formado. Em *L. bardanoides* três frutos com sementes não germinadas apresentaram embrião com aparência normal e, quando submetidos ao teste do tetrazólio, revelaram coloração vermelha (Figura 2D), o que caracterizou as sementes como viáveis.

Tabela 3 – Número total de frutos com sementes germinadas, não germinadas viáveis, sem embrião, com embrião mal formado e sementes mortas

Espécie	Total	Germinação	Viáveis	Sem embrião (nº)	Sem embrião (%)	Embrião mal- formado	Sementes mortas
<i>Lessingianthus bardanoides</i>	1670	343	3	903	54	17	404
<i>Chresta sphaerocephala</i>	1500	44	0	1285	85	9	162

4.2.2.3 Morfologia das plântulas de *Lessingianthus bardanoides*

As plântulas de *L. bardanoides* foram classificadas em dois padrões de desenvolvimento (Figuras 2A-C) baseando-se em diferenças morfológicas, consequência das diferentes condições de germinação, cujas características podem ser visualizadas na Tabela 4.

Figura 2 - A-D) *Lessingianthus bardanoides* (Less.) H. Rob. A e B) Plântulas desenvolvidas a partir de sementes germinadas em intensidade de luz de 300 – 60000 lux. C) Plântula desenvolvida a partir de semente germinada intensidade de luz de 2400 lux. D) Fruto seccionado longitudinalmente mostrando embrião colorido de vermelho após teste do tetrazólio. H = hipocótilo; RA = raiz adventícia; RP = raiz primária. Barras: A = 500 μ m; B = 700 μ m; C = 900 μ m; D = 300 μ m

Tabela 4 – Padrões de desenvolvimento das plântulas de *Lessingianthus bardanoides*

Padrão	Cotilédones	Hipocótilo	Raiz primária	Raiz adventícia
1	2	intumescido	degenerada	originadas no hipocótilo
2	2	não intumescido	presente	ausente

No primeiro experimento, a variação morfológica ocorrida no desenvolvimento das plântulas foi observada em diferentes fotoperíodos e intensidades de luz. Conforme pode ser observado na Tabela 5, a maioria das plântulas cujas sementes germinaram em fotoperíodo de 8 horas e com baixa intensidade de luz (2400 lux) em câmaras de germinação, apresentou padrão 2 de desenvolvimento (Figura 2C), enquanto todas as plântulas provenientes de sementes germinadas em condições ambientais de fotoperíodo (aproximadamente 12 horas) e intensidade luminosa de 300 – 60000 lux apresentaram padrão 1 de desenvolvimento (Figuras 2A e B).

Tabela 5 - Padrões de desenvolvimento de plântulas de *Lessingianthus bardanoides* em diferentes temperaturas, fotoperíodos e intensidades de luz – Experimento 1

Temperatura (°C)	Fotoperíodo (horas)	Intensidade de luz (lux)	Germinação (n°.)	Padrão 1	Padrão 2
20 (a)	8	2400	34	7	27
25 (a)	8	2400	38	0	38
30 (a)	8	2400	14	0	14
15 – 35 (a)	8	2400	9	2	7
20 – 30 (a)	8	2400	23	4	19
20 – 35 (a)	8	2400	6	0	6
20 – 40 (b)	12	300 – 60000	77	77	0

(a) parte a do experimento; (b) parte b do experimento

Quando o experimento foi repetido alterando-se o fotoperíodo e a intensidade luminosa, observou-se que o fotoperíodo não influenciou o desenvolvimento das plântulas, pois tanto em fotoperíodo de oito quanto de 12 horas, ambos com intensidade luminosa de 2400 lux, o padrão continuou a ser o tipo 2. E em fotoperíodo ambiente (por volta de 12 horas) e intensidade luminosa de 300 – 60000 lux a maioria das plântulas manteve o padrão 1 (Tabela 6).

Tabela 6 - Padrões de desenvolvimento de plântulas de *Lessingianthus bardanoides* em diferentes temperaturas, fotoperíodos e intensidades de luz – Experimento 2

Temperatura (°C)	Fotoperíodo (horas)	Intensidade luminosa (lux)	Germinação (n°)	Padrão 1	Padrão 2
25 (a)	8	2400	26	0	26
25 (a)	12	2400	29	0	29
20–40 (b)	12	300 – 60000	26	24	2

(a) parte a do experimento; (b) parte b do experimento

4.2.3. Discussão

As sementes de *Lessingianthus bardanoides*, em fotoperíodo de oito horas, tiveram as maiores taxas germinativas e os maiores valores de IVG às temperaturas de 20, 25 e 20-30°C. Para *Chresta sphaerocephala* as melhores taxas germinativas ocorreram a 20 e 20-35°C e os maiores valores de IVG só não foram obtidos à 25°C. Comparando os resultados dessa pesquisa com os de outros estudos (RUGGIERO; ZAIDAN, 1997; FERREIRA et al., 2001; GOMES; FERNANDES, 2002; VELTEN; GARCIA, 2005; GARCIA; BARROS; LEMOS FILHO, 2006; TONETTI; DAVIDE; SILVA, 2006), nos quais também não houve separação prévia de frutos contendo sementes desprovidas de embrião, o que se observa é que dentro da tribo Vernonieae as diferentes espécies apresentam faixas distintas de temperatura para a germinação e, que também ocorre variação entre as taxas germinativas na família Asteraceae.

Em relação ao tempo médio de germinação, embora haja diferença significativa entre as duas espécies, para ambas na temperatura de 15-35°C foi a que a germinação mostrou-se mais lenta, não tendo sido verificada diferença entre as outras temperaturas. O tempo médio avalia o processo de germinação e, conforme proposto por Ferreira et al. (2001), as espécies podem ser classificadas em germinação rápida ($t < 5$ dias), germinação intermediária ($5 < t < 10$ dias) e germinação lenta ($t > 10$ dias). De acordo com essa classificação, tanto *L. bardanoides* quanto *C. sphaerocephala* são espécies com germinação lenta. Outras espécies de Asteraceae que também apresentam germinação lenta são *Trixis praestans* (Vell.) Cabrera, *Senecio heterotrichus* DC., *S. oxyphyllus* DC. e *S. selloi* DC., enquanto que outras espécies de Vernonieae como *Elephantopus mollis* H.B. & K., *Vernonia nudiflora* (Less). (FERREIRA et al., 2001), *Eremanthus elaeagnus* (Mart. ex DC.), *E. glomeratus* Less. e *E. incanus* (Less.) Less (VELTEN; GARCIA, 2005) apresentam germinação rápida.

Em relação à germinação total das duas espécies, pelos resultados aqui obtidos, observa-se na Tabela 1 que a taxa de germinação de *L. bardanoides*, é 5,5 vezes maior que a de *C. sphaerocephala*. Este resultado parece plausível quando essas taxas de germinação são associadas aos tipos de sistemas subterrâneos de cada uma das duas espécies. O órgão subterrâneo de *L. bardanoides* é constituído por um xilopódio, que não possui capacidade de propagação vegetativa, portanto a reprodução sexuada seria garantida pela taxa superior de germinação das sementes. Já *C. sphaerocephala* que possui taxa baixa de germinação possui a capacidade de propagar-se vegetativamente através do sistema radicular difuso. Em ensaios de germinação Sasaki et al. (1999), obtiveram taxa germinativa de 11% para *Vernonia herbacea* (Vell) Rusby, inferior ao valor obtido neste trabalho para *L. bardanoides*. De acordo com Hayashi e Appezzato-da-Glória (2005), *V. herbacea* é uma espécie de Cerrado cujo sistema subterrâneo é um rizóforo com capacidade de propagação vegetativa. Velten e Garcia (2005) também encontraram valores baixos em testes de germinação para *E. elaeagnus* e atribuem esse fato à ocorrência nessa espécie de reprodução assexuada a partir do sistema subterrâneo. Além disso, em espécies clonais, a produção de sementes viáveis tende a ser sempre baixa (BELL; PLUMMER; TAYLOR, 1993) o que poderia explicar o alto número de frutos com sementes sem embrião em *C. sphaerocephala* em relação à *L. bardanoides*, nessa pesquisa. Sajo e Menezes (1986), apesar de não expressarem números, relataram que em três espécies de *Vernonia* Scrb. a maior parte dos frutos em cada capítulo não transportava sementes em seu interior, associando isso ao fato dos rizóforos constituírem unidades de propagação vegetativa dessas plantas pela emissão de novos ramos aéreos a partir de porções próximas ao solo. Em *V. herbacea*, Sasaki et al. (1999) contabilizaram 85% de sementes sem embrião e Velten e Garcia (2005) observaram em espécies de *Eremanthus* que 50 a 90% das sementes não possuíam embrião.

A maioria das plantas com crescimento clonal também produz sementes, podendo apresentar preferência para alocação de seus recursos entre as duas formas de reprodução (RONSHEIM; BEVER, 2000) e, como foi observado nessa pesquisa, *C. sphaerocephala*, tem como principal forma de reprodução a propagação vegetativa, já que sua taxa germinativa é baixa, mas também produz sementes viáveis, em

quantidades pequenas. De acordo com Fenner e Thompson (2005) tanto a reprodução sexual quanto a vegetativa podem maximizar a propagação de uma planta, através da combinação das vantagens presentes nas duas estratégias reprodutivas. Enquanto descendentes clonais apresentam expectativa de vida de cerca de 1 a 2 anos, as plântulas costumam sobreviver apenas 1 a 5 meses (SARUKHÁN; HARPER, 1973). De outro modo, a proximidade dos descendentes com a planta-mãe pode representar adversidade adaptativa (NISHITANI; TAKADA; KACHI, 1999), o que faz a reprodução sexuada ser mais vantajosa. Apesar de as sementes possuírem como importante característica a variabilidade genética, a reprodução vegetativa facilita o domínio de uma área por rápida expansão lateral, além de ter um custo energético menor (FENNER; THOMPSON, 2005).

Conforme conceito estabelecido por McArthur e Wilson (1967), no que se refere à alocação de energia para a reprodução, tanto *L. bardanoides*, quanto *C. sphaerocephala* podem ser classificadas como estrategistas K. O fato de ambas as espécies desenvolverem órgãos subterrâneos espessados que permitem a rebrota da planta após períodos desfavoráveis lhes confere vantagem na competição pela sobrevivência em um ambiente hostil como o do Cerrado, mesmo que isso lhes custe reduzida fecundidade. Esta afirmação é corroborada pelo fato de serem duas espécies bastante freqüentes no Cerrado paulista de acordo com Almeida et al. (2005). *Eupatorium vauthieranum* DC., foi enquadrada como espécie estrategista-r por Maluf e Wizenier (1998), uma vez que aloca a maior parte de seus recursos para processos de reprodução sexuada.

Como já foi dito anteriormente, em espécies de Asteraceae, de um modo geral, ocorre número superior de frutos com sementes desprovidas de embrião e isto tem influência negativa na taxa germinativa. Na Tabela 3 pode-se observar um grande número de frutos com sementes sem embrião nas espécies analisadas. Se, no ensaio de germinação, forem desconsiderados os números de frutos contendo sementes mortas, com embriões mal formados e as sem embrião, a taxa germinativa é alta (99,1% para *L. bardanoides* e 100% para *C. sphaerocephala*) e está de acordo com o número de frutos com sementes formadas. Achutti (1978) encontrou em *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker apenas seis sementes contendo embrião, das 2300

analisadas; Bertasso-Borges e Coleman (2005) relataram que dos 3632 frutos analisados de *Eupatorium laevigatum* Lam., 28,2% continham embrião; em *Eremanthus erythropappus* (DC.) Tonetti, Davide e Silva (2006) encontraram aproximadamente 15% de sementes com embrião.

Um aspecto interessante a ser mencionado é que os frutos de *L. bardanoides* ficaram armazenados durante 17 dias antes da instalação do primeiro experimento e 97 dias do segundo. No entanto, este período não parece ter influenciado a viabilidade das sementes, já que em ambos os experimentos, os valores de germinação obtidos corresponderam ao número de sementes providas de embrião. Experimentos com períodos mais longos de armazenamento devem ser realizados para averiguar o período máximo, no qual os frutos dessa espécie podem ser armazenados, sem que isto afete a viabilidade de suas sementes. Em *Baccharis dracunculifolia* DC. o armazenamento dos frutos por um período de um ano diminuiu significativamente a porcentagem de germinação das sementes (GOMES; FERNANDES, 2002).

Na literatura muitos autores já discorreram a respeito das causas que levam à baixa produção de frutos com sementes formadas na família Asteraceae. Recentemente Marzinek (2008) ao abordar este assunto, sugeriu que uma das possíveis causas desse fenômeno esteja relacionada ao aborto de óvulos e sementes devido à falta de recursos maternos, visto que em um capítulo ocorrem muitas flores. No entanto, segundo Lloyd (1980), o cancelamento do investimento materno não pode ser considerado apenas como uma perda de potencial reprodutivo, mas representa uma resposta adaptativa aos limites impostos pelos recursos disponíveis. Mas, para Cooper e Brink (1949) o que pode ser causa de aborto em sementes de Asteraceae é a apomixia, ocorrência bastante comum na família (WERPACHOWSKI; VARASSIN; GOLDENBERG, 2004). Em capítulos com polinização cruzada o desenvolvimento de óvulos anormais envolve proliferação do endotélio, falha na formação do embrião e falha no desenvolvimento do endosperma, o que segundo Cichan e Palser (1982), pode causar o aborto das sementes nos estágios iniciais de desenvolvimento em *Cichorium intybus* L.

A auto-incompatibilidade é freqüente na família Asteraceae (RICHARDS, 1986) e com isso, Velten e Garcia (2005) sugerem que esta pode ser uma das possíveis causas

da redução da produção de sementes viáveis em *Eremanthus*. De fato, Ferrer e Good-Avila (2007) referem-se a 63% de 571 sistemas reprodutivos em espécies de Asteraceae, que apresentam auto-incompatibilidade.

Referente aos aspectos ecológicos, muitas espécies da família Asteraceae são hospedeiras de larvas de insetos que se alimentam de suas sementes (KLINKHAMER; DE JONG; MEIJDEN, 1988) e, de acordo com Fenner et al. (2002), estas sementes estão mais disponíveis enquanto ainda estão presas ao capítulo, e representam fonte de proteínas e minerais a serem explorados. Para Louda e Potvin (1995) além do consumo direto às flores e aos frutos em desenvolvimento de Asteraceae, o que pode reduzir a produção de sementes resultando em menor número de plântulas e de indivíduos adultos, os insetos alimentam-se nos estágios iniciais do desenvolvimento da inflorescência, causando danos ao floema e interrompendo o suprimento de nutrientes para as futuras sementes, diminuindo o número de sementes viáveis por capítulo.

Louda e Potvin (1995) ainda relataram que os capítulos localizados na parte superior de *Cirsium canescens* Nutt. amadurecem antes dos localizados na porção inferior e, em experimentos realizados, registraram que quando a interferência da herbivoria foi reduzida experimentalmente, obteve-se um maior número de sementes viáveis, já que houve uma maior contribuição proveniente dos frutos da porção inferior da planta. A partir dos resultados dessas autoras foram estabelecidas duas considerações: (1) comprovar o fato de que este tipo de herbivoria diminui o número de sementes viáveis em uma planta; (2) a diferença dos tempos de maturação das inflorescências em um mesmo indivíduo, pode influenciar significativamente a coleta dos frutos aumentando a proporção de sementes sem embrião.

Os resultados obtidos nos testes de germinação de *L. bardanoides* indicaram a presença de três sementes que, apesar de terem se mostrado viáveis após o teste de tetrazólio, não germinaram. Dentre as causas que podem ter influenciado para que não tenha havido a germinação dessas sementes, a dormência poderia ser uma delas. No entanto, a dormência é inerente à espécie e de acordo com Rizzini (1997), atingiria a germinação como um todo, não justificando a ausência do desenvolvimento embrionário em apenas três sementes. Já em relação ao período em que ocorreram os testes de germinação, eles mostraram-se demorados, o que facilitou a infestação de fungos. A

presença desses microorganismos pode ter causado interferência no processo germinativo e impedido a germinação dessas três sementes.

Através dos ensaios de germinação de *L. bardanoides* foi possível observar o desenvolvimento de plântulas morfológicamente diferentes que foram classificadas em dois padrões já descritos anteriormente. De acordo com Brasil (1992), apenas as plântulas que apresentaram o padrão 2 de desenvolvimento poderiam ser consideradas normais, por apresentarem características que assim as identifiquem. No entanto, deve ser ressaltado o fato de que as plântulas que apresentaram o padrão 1 de desenvolvimento, apesar de não poderem ser consideradas normais segundo trabalho acima citado, possuem caracteres morfológicos, como o intumescimento do hipocótilo com emissão de raízes adventícias e degeneração da raiz primária, muito semelhantes ao xilopódio dessa espécie encontrado no campo. Tannus e Assis (2004), em levantamento a respeito da composição de espécies vasculares em área de Cerrado em Itirapina, no qual a família Asteraceae, entre outras, é bem representada, mencionam o fato de essas famílias serem compostas principalmente por espécies heliófilas, que se encontram em fisionomias abertas e, portanto estão expostas à alta radiação solar. Com isso, podemos inferir que esses caracteres morfológicos, apresentados por essas plântulas, representam o início da formação do xilopódio em *L. bardanoides* e, pela análise dos resultados nas Tabelas 5 e 6, fica claro que o que levou ao desenvolvimento dessas características foi a alta intensidade luminosa, já que as plântulas desenvolvidas em intensidades de luz mais baixas são morfológicamente diferentes. Rizzini e Heringer em 1961, afirmaram que em *Clitoria guyanensis* (Aubl.) Benth. (Leguminosae) o xilopódio é determinado geneticamente e em *Mimosa multipinna* Benth. (Leguminosae), Rizzini (1963) demonstrou que essa estrutura desenvolve-se por interferências ambientais, neste caso o solo.

Em relação à sua estrutura anatômica podemos afirmar que os caracteres morfológicos apresentados por essas plântulas podem dar origem a um xilopódio de natureza caulinar, já que a raiz primária apresenta-se degenerada, não participando no processo de formação desse órgão. Rizzini e Heringer (1961) relataram que em *Mimosa multipinna* Benth. o xilopódio forma-se a partir do espessamento do hipocótilo e da porção superior da raiz primária e Paviani (1977) e Appezzato-da-Glória e Estelita

(2000), com estudos anatômicos, afirmaram que em *Brasilia sickii* G.M. Barroso (Asteraceae) e em *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson e em *Mandevilla velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae), o xilopódio possui estrutura caulinar e radicular e ambos os trabalhos consideram o xilopódio uma unidade morfológica. Portanto, as análises aqui apresentadas explicam, pela primeira vez, o porquê alguns xilopódios possuem estrutura inteiramente caulinar e a emissão de raízes adventícias tuberizadas ou não descritos em Asteraceae por Appezzato-da-Glória et al. (2008).

4.3 Conclusões

_ A melhor temperatura para a germinação de sementes de *Lessingianthus bardanoides* é 25°C e para *Chresta sphaerocephala* 20°C;

_ A espécie *L. bardanoides*, cujo sistema subterrâneo é um xilopódio e sua única forma de reprodução é a sexuada, apresenta maior taxa de germinação já que o número de frutos com sementes providas de embriões é maior, em relação a *C. sphaerocephala*, espécie que possui capacidade de propagação vegetativa através de seu sistema subterrâneo;

_ O xilopódio em *L. bardanoides* pode originar a partir do espessamento do hipocótilo e seu processo de formação é determinado por influência de condições ambientais, neste caso a alta intensidade luminosa.

Referências

ACHUTTI, M.H.C. **Aspectos morfológicos e anatômicos dos sistemas aéreo e subterrâneo e o óleo essencial das folhas de *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker (Compositae).** 1978. 253 p. Tese (Doutorado em Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1978.

ALMEIDA, A.M.; FONSECA, C.R.; PRADO, P.I.; ALMEIDA-NETO, M.; DINIZ, S.; KUBOTA, U.; BRAUN, M.R.; RAIMUNDO, R.L.G.; ANJOS, L.A.; MENDONÇA, T.G.; FURTADO, S.M.; LEWINSOHN, T.M. Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 5, p. 1-17, 2005.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; ESTELITA, M.E.M. The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson and *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, p. 27-35, 2000.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CURY, G.; SOARES, M. K. M.; HAYASHI, A. H.; ROCHA, R. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, London, v. 135, p. 103–113, 2008.

BELL, D.T.; PLUMMER, J.A.; TAYLOR, S.K. Seed germination ecology in southwestern Western Australia. **The Botanical Review**, New York, v. 59, p. 286-305, 1993.

BERTASSO-BORGES, M.S.; COLEMAN, J.R. Cytogenetics and embryology of *Eupatorium laevigatum* (Compositae). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 28, p. 123-128, 2005.

BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária, Departamento Nacional de Defesa Agrária. **Regras para análises de sementes**. Brasília, 1992. 365 p.

CICHAN, M.A.; PALSER, B.F. Development of normal and seedless achenes in *Cichorium intybus* (Compositae). **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 69, p. 885-895, 1982.

CLAMPITT, C.A. Reproductive biology of *Aster curtus* (Asteraceae), a pacific northwest endemic. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 74, p. 941-946, 1987.

COOPER, D.C.; BRINK, R.A. The endosperm-embryo relationship in an autonomous apomict, *Taraxacum officinale*. **Botanical Gazette**, Saskatoon, v. 111, p. 139-153, 1949.

COUTINHO, L.M. O bioma do Cerrado. In: KLEIN, A.L. (Org.). **Eugen Warming e o Cerrado brasileiro**: um século depois. São Paulo: Editora Unesp, 2002. pt.2. p. 77-91.

DURIGAN, G.; BAITELLO, J.B.; FRANCO, G.A.D.C.; SIQUEIRA, M.F. **Plantas do Cerrado Paulista**: imagens de uma paisagem ameaçada. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 2004. 475 p.

FENNER, M.; CRESSWELL, J.E.; HURLEY, R.A.; BALDWIN, T. Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. **Oecologia**, New York, v. 130, p. 72-77, 2002.

FENNER, M.; THOMPSON, K. **The ecology of seeds**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 250 p.

FERREIRA, A.G.; CASSOL, B.; ROSA, S.G.T.; SILVEIRA, T.S.; STIVAL, A.L.; SILVA, A.A. Germinação de sementes de Asteraceae nativas no Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 15, p. 231-242, 2001.

FERRER, M.M.; GOOD-AVILA, S.V. Macrophylogenetic analyses of the gain and loss of self-incompatibility in the Asteraceae. **New Phytologist**, Lancaster, v. 173, p. 401-414, 2007.

GARCIA, L.C.; BARROS, F.V.; LEMOS FILHO, J.P. Comportamento germinativo de duas espécies de canga ferrífera: *Baccharis retusa* DC. (Asteraceae) e *Tibouchina multiflora* Cogn. (Melastomataceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 20, p. 443-448, 2006.

GOMES, V.; FERNANDES, G.W. Germinação de aquênios de *Baccharis dracunculifolia* D.C. (Asteraceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 16, p. 421-427, 2002.

HAYASHI, A.H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany**, Collingwood, v. 53, p. 273-279, 2005.

JOLY, A.B. **Botânica**: introdução à taxonomia vegetal. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1998. 777 p.

KLINKHAMER, P.G.L.; DE JONG, T.J.; MEIJDEN, E.V.D. Production, dispersal and predation of seeds in the biennial *Cirsium vulgare*. **Journal of Ecology**, London, v. 76, p. 403-414, 1988.

LABOURIAU, L.G. **A germinação de sementes**. Washington: Secretaria Geral da OEA, 1983. 174 p.

LLOYD, D.G. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. **New Phytologist**, Lancaster, v. 86, p. 69-79, 1980.

LOUDA, S.M.; POTVIN, M.A. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime of a native plant. **Ecology**, New York, v. 76, p. 229-245, 1995.

MAGUIRE, J.D. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, Madison, v. 2, p. 176-177, 1962.

MALUF, A.M.; WIZENTIER, B. Aspectos fenológicos e germinação de sementes de quatro populações de *Eupatorium vauthierianum* DC. (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 21, p. 247-251, 1998.

MARZINEK, J. **Aspectos estruturais de órgãos reprodutivos de seis espécies de Eupatorieae (Asteraceae), com ênfase na ontogênese das cipsela e sementes**. 2008. 81 p. Tese (Doutorado em Botânica) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho", Botucatu, 2008.

McARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **The theory of island biogeography**. New Jersey: Princeton University Press, 1967. 87 p.

NISHITANI, S.; TAKADA, T.; KACHI, N. Optimal resource allocation to seeds and vegetative propagules under density-dependent regulation in *Sineylessis palmata* (Compositae). **Plant Ecology**, Amsterdam, v. 141, p. 179-189, 1999.

PAVIANI, T.I. Estudo morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G.M. Barroso. II: anatomia da raiz, do xilopódio e do caule. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 37, p. 307-324, 1977.

RICHARDS, A.J. **Plant breeding systems**. London: George Allen & Unwin, 1986. 529 p.

RIZZINI, C.T. O fator edáfico na formação do xilopódio de *Mimosa multipinna* Benth. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 35, p. 75-77, 1963.

RIZZINI, C.T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos sociológicos e florísticos**. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda, 1997. 747 p.

RIZZINI, C.T.; HERINGER, E.P.; EZECHIAS, P. Underground organs of plants from some southern brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. **Phyton**, Horn, v. 17, p. 105-124, 1961.

ROSAL, L.F. **Germinação, indução de calos, micropropagação e anatomia foliar da candeia (*Eremanthus erythropappus* (DC.) Mac Leish)**. 2004. 106 p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2004.

RONSHHEIM, M.L.; BEVER, J.D. Genetic variation and evolutionary trade-offs for sexual and asexual reproductive modes in *Allium vineale* (Liliaceae). **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 87, p. 1769-1777, 2000.

RUGGIERO, P.G.C.; ZAIDAN, L.B.P. Estudos de desenvolvimento de *Viguiera robusta* Gardn., uma Asteraceae do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 20, p. 1-9, 1997.

SAJO, M.G.; MENEZES, N.L. Origem e crescimento do rizóforo em espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae), da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 46, p. 197-202, 1986.

SARUKHÂN, J.; HARPER, J.L. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. **Journal of Ecology**, London, v. 61, p. 675-716, 1973.

SASSAKI, R.M.; RONDON, J.N.; ZAIDAN, L.B.P.; FELIPPE, G.M. Germination of seeds from herbaceous plants artificially stored in cerrado soil. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 59, p. 271-279, 1999.

SOUZA, A.V.; PINTO, J.E.B.P.; BERTOLUCCI, S.K.V.; CORRÊA, R.M.; CASTRO, E.M. Germinação de embriões e multiplicação *in vitro* de *Lychnophora pinaster* Mart. **Ciência Agrotécnica**, Lavras, Edição Especial, p. 1532-1538, 2003.

TANNUS, J.L.S.; ASSIS, M.A. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina – SP, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, p. 489-506, 2004.

TOLEDO-FILHO, D.V.; LEITÃO FILHO, H.F.; RODRIGUES, T.S. Composição florística de área de cerrado em Mogi-Mirim (SP). **Boletim Técnico do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 38, p. 165-175, 1984.

TONETTI, O.A.O.; DAVIDE, A.C.; SILVA, E.A.A. Qualidade física e fisiológica de sementes de *Eremanthus erythropappus* (DC.) Mac Leish. **Revista Brasileira de Sementes**, Pelotas, v. 28, p. 114-121, 2006.

VELTEN, S.B.; GARCIA, Q.S. Efeitos da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Eremanthus* (Asteraceae), ocorrentes na Serra do Cipó, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, p. 753-761, 2005.

WERPACHOWSKI, J.S.; VARASSIN, I.G.; GOLDENBERG, R. Ocorrência de apomixia e partenocarpia em algumas espécies subtropicais de Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, p. 607-613, 2004.