UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

Luciana Yukari Uehara

"Influência do microrrelevo em caracteres foliares de espécies do sobosque de Floresta Ombrófila Densa Submontana, no Núcleo Picinguaba, Ubatuba"

Este exemplar corresponde à redação final defendida pelo(a) candidato (a) tese da Vektria da/pela Comissão Julgadora. ea

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Mestre em Biologia Vegetal

Orientadora: Profa. Dra. Sandra Maria Carmello-Guerreiro

Co-Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Campinas, 2010

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Ue3i	Uehara, Luciana Yukari Influência do microrrelevo em caracteres foliares de espécies do sobosque de Floresta Ombrófila Densa Submontana, no Núcleo de Picinguaba, Ubatuba / Luciana Yukari Uehara. – Campinas, SP: [s.n.], 2010.
	Orientadora: Sandra Maria Carmello-Guerreiro. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.
	 Microrrelevo. Folhas - Anatomia. Índice de convexidade. Área foliar específica. Carmello- Guerreiro, Sandra Maria. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Influence of micro-relief on leaf traits of species in Atlantic Ombrophilous Dense Forest, in Nucleo Picinguaba, Ubatuba. Palavras-chave em inglês: Micro-relief; Leaves - Anatomy, Index of convexity; Specific leaf

area.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Sandra Maria Carmello-Guerreiro, Juliana Lischka Sampaio Mayer, Rafael Silva Oliveira.

Data da defesa: 27/10/2010.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 27 de Outubro de 2010

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Sandra Maria Carmello-Guerreiro (Orientadora)

Profa. Dra. Juliana Lischka Sampaio Mayer

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira

Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira

Profa. Dra Sílvia Rodrigues Machado

Assinatu On Assinatura Assinatura

Assinatura

Assinatura

Agradecimentos

Ao CNPq pela concessão de bolsa de estudo.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao projeto Biota Gradiente Funcional (processo 03/12595-7), ao qual este trabalho foi vinculado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Unicamp, especialmente a dedicada, atenciosa e eficiente secretária Maria Roseli de Melo.

Ao Laboratório de Anatomia Vegetal e ao técnico Sebastião Militão (Tião).

A Juliana Lischka Sampaio Mayer, Simone de Pádua Teixeira e Rafael Silva Oliveira, pelas valiosos comentários da pré-banca.

A Sandra Maria Carmello-Guerreiro, por tudo que me ensinou, pela orientação, disposição, confiança, paciência e apoio.

Ao Fernando Roberto Martins, competente professor e profissional, pela co-orientação.

Ao Jorge Tamashiro e ao Bruno Aranha, pela identificação das espécies.

A professora Berta Lange de Morretes, pela dedicação à botânica e aos alunos ao longo de toda sua vida.

Aos amigos do Laboratório de Anatomia Vegetal e do Departamento de Biologia Vegetal da Unicamp.

Ao André, Bruno e Juliano, pelas caronas e idas a campo em Picinguaba.

A Sandra Obando, pela amizade, sempre com palavras de carinho e esperança, mesmo nas horas mais difíceis acreditando e dando força quando a gente mais precisa! Pela companhia no laboratório até altas horas, nos fins de semana e feriados!

A Aline, Lívia, Tomizawa, Fabinho, Cris, Ivan, Waka, Oscar, Fernando, Sandra, pela amizade sincera e incondicional que levarei para o resto da vida!

A Guilherme e Sarah, pela amizade, hoje e sempre!

Aos amigos da FPZSP, são todos queridos, muitas saudades e grandes lembranças!

A Natália, Rafael, Claudinha, Bruno, Renato, Patrícia, Karina, Marcelo, João, Joyce, Bruna, Vivian, Jonathan, Josie, Regina, Roberto, Daniel, Verônica, Lula, Nelson, Lilian, Paulo, Haroldo, Cris, Gustavo, Igor, Louise, Nicolai, Samantha, Claudia, Carol, Ana, a todos, pela convivência, companheirismo e amizade!

A Stephanie, Thiago, Renata, Gabriela, Juliana, por todos os momentos felizes que compartilhamos, pela torcida, confiança e amizade!

Ao Rogério Cruz pelo exemplo de vida, luta e perseverança, sempre de bom humor e sorriso no rosto! Muita saúde!

A Cybele, muito querida, obrigada pela confiança, compreensão, incentivo, por tudo! Guardarei com muito carinho todas as recordações e aprendizados proporcionados pela nossa convivência e amizade! A Natalia, grande amiga, íntegra, batalhadora! Obrigada pelas conversas, pela motivação! Ensinou que nos momentos bons, ou ruins, da vida, o importante é ter os amigos ao lado para aproveitá-los ou superá-los!

Ao Poli, Bola, Thor, Zimo, Mutt, Guda, Bernardo, Pat, Nina e Alf, pelo carinho, amizade e companheirismo!

A toda minha família, muito especial, por todo o apoio, confiança e carinho!

Ao Marcelo, pelo apoio e motivação! Por seu exemplo, ensinando a nunca desistir e seguir em busca dos objetivos, com determinação e persistência!

Ao Maurício, por mostrar superação em todos os momentos da vida!

A Liane, irmã, amiga e confidente, que mesmo estando distante me incentiva, sempre dando exemplo de empenho e de garra! Pelas longas conversas, troca de ideias, pensamentos, devaneios! Obrigada por encorajar e dar forças em todos os momentos!

A Kioko, pelo carinho, apoio, incentivo, por estar sempre presente na minha vida!

Ao Marcel, agradeço pelo amor, paciência, apoio, compreensão, por compartilhar meus sonhos e objetivos! Companheiro, parceiro, cúmplice, em todas as horas! Sou grata a você por estar ao meu lado nos momentos em que mais precisei, nas decisões mais difíceis...E também em todas as ocasiões alegres ao longo dessa nossa trajetória! Obrigada por fazer parte da minha vida! Agradeço muito a você e a sua família (Dirce, Denise, Paulo, Giuliano, Maria Clara)!

Aos meus pais, Kozo e Lourdes, com respeito e admiração, agradeço todo o amor, o suporte e o carinho, por sempre dar incentivo nos estudos e principalmente na vida! Pela dedicação, honra, por estarem sempre almejando um futuro melhor para os filhos, colocá-los sempre em primeiro lugar, por todos os esforços e sacrifícios, por apoiarem meus sonhos, muito obrigada por tudo!

A todos que, direta ou indiretamente, ajudaram na elaboração e finalização deste trabalho.

SUMÁRIO

Resumo	1
Abstracts	2
Introdução	3
Objetivos	7
Material e métodos	8
Localização e caracterização do local	8
Método de amostragem	9
Coleta dos dados 1	.2
Resultados	15
Discussão e conclusão	59
Referências bibliográficas	56

Resumo

Características morfológicas e anatômicas da folha de espécies vegetais são importantes indicadores de sua ecologia e dos habitats que ocupam. A variação das características anatômicas das folhas relacionadas às diferentes condições ambientais como deficiência hídrica, luminosidade, tipo de solo e disponibilidade de nutrientes é interpretada como resposta ecofisiológica da planta às diferenças microclimáticas.

Dentre as características morfo-anatômicas, a área foliar, a área foliar específica (AFE), a densidade estomática, a espessura total da lâmina, a espessura do parênquima paliçádico, a espessura da epiderme, a quantidade de tecido esclerenquimático e a razão entre o tecido paliçádico e lacunoso, são alguns caracteres que podem ser utilizados para avaliar o grau de escleromorfismo de uma vegetação.

Características edáficas, como disponibilidade de água e de nutrientes, pH, textura, podem sofrer variações devido a condições do relevo, como declividade. As variações do relevo estão intrinsecamente relacionadas com a disponibilidade hídrica e nutricional, exercendo grande influência em características da vegetação local.

O objetivo deste estudo foi descrever e analisar características da morfológicas e anatômicas de folhas de espécies em diferentes microrrelevos, em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa Submontana, na região da Serra do Mar, Estado de São Paulo.

Palavras-chave: anatomia foliar, microrrelevo, índice de convexidade, área foliar específica.

Abstract

Plant species morphological and anatomical leaf traits are important indicators of their ecology and habitats. The variation of leaf anatomical traits, in relation to different environmental conditions, such as water stress, light, soil type, nutrient availability, is interpreted as ecophysiological response of plants to microclimatic differences.

Among the morpho-anatomical traits, leaf area, specific leaf area (SLA), stomatal density, total thickness of leaf blade, the thickness of palisade parenchyma, thickness of epidermis, the amount of sclerenchyma, the ratio of palisade and spongy tissue, are some traits that can be used to assess the degree of scleromorphy of vegetation.

Soil characteristics, such as availability of water and nutrients, pH, texture, may vary due to relief conditions, such as slope. Relief variations are intrinsically related to water and nutrient availability, exercising great influence on the characteristics of local vegetation.

The aim of this study was to describe and analyze morphological and anatomical characteristics of leaves of herbaceous species on different micro-relief in a fragment Lower Montane Rain Forest in the Serra do Mar, State of Sao Paulo.

Keywords: leaf anatomy, micro-relief, index of convexity, specific leaf area.

Influência do microrrelevo em caracteres foliares de espécies do sobosque de Floresta Ombrófila Densa Submontana

Introdução

As plantas podem responder às influências ambientais mediante mudanças morfológicas, fisiológicas e bioquímicas, que podem ser usadas como indicadores importantes na compreensão de processos fisiológicos e adaptações ecológicas (Fahn 1964; Bradshaw 1965; Gates 1965; Grubb 1977; Mulroy & Rundel 1977; Coley 1988; Proctor *et al.* 1988; Williams *et al.* 1989; Reich *et al.* 1991; Hogan *et al.* 1994; Pachepsky *et al.* 1995; Utrillas & Alegre 1997; Turner 1994; Cunningham *et al.* 1999; Press 1999; Takasa *et al.* 1999; Niinemets 2001; Wright & Westoby 2001; Ackerly *et al.* 2002; Milla *et al.* 2008).

Luz é geralmente o recurso abiótico mais limitante, essencial para o estabelecimento, o crescimento e a sobrevivência de plantas no interior de formações florestais (Yates *et al.* 1988; Fetcher *et al.* 1994; Niinemets 1998; Gamage & Jesson 2007; Markesteijn *et al.* 2007; Kelly *et al.* 2009). Portanto, a habilidade das espécies vegetais de adquirir e utilizar a luz é um determinante importante de sua habilidade competitiva (Givnish 1988). Respostas à disponibilidade de luz envolvem características ecológicas e morfológicas (Williams *et al.* 1989; Kelly *et al.* 2009). Diferenças na capacidade de aclimatação luminosa podem ser resultado de diferenças na idade (Wika *et al.* 2008), referente ao estágio de desenvolvimento da folha, justamente no período de maiores modificações na disponibilidade de luz (Hallik *et al.* 2008).

A disponibilidade de luz varia temporal e espacialmente (Oguchi *et al.* 2005). Quando se comparam folhas do topo e do interior do dossel, há diferença de até 20 vezes na irradiância observada (Ellworth & Reich 1993; Niinemets *et al.* 1998). Em geral, apenas 1% da radiação fotossinteticamente ativa alcança o chão da floresta (Chazdon & Fetcher 1984; Chazdon 1988), sendo um espectro alterado devido à seletiva filtragem ao longo da copa das árvores da floresta (Endler 1993). Níveis de luz vermelha são mais reduzidos que os vermelhos-extremos, resultando em uma razão vermelho:vermelho-extremo que chega a 10% se comparada a locais com incidência direta (Lee 1987; Endler 1993). Florestas tropicais são constituídas por manchas de vegetação em diferentes estágios de desenvolvimento. Desse modo, diferenças na composição do dossel (grau de cobertura que determinadas copas podem proporcionar, densidade de indivíduos, deciduidade, ou localização espacial das árvores) alteram o regime de luz, influenciando principalmente as espécies do sobosque.

Muitos trabalhos com abordagem ecofisiológica têm indicado diferenças entre plantas com base em seu status sucessional ou tolerância ao sombreamento (Bazzaz & Carlson 1982; Abrams & Kubiske 1990), que podem ser inversamente relacionados a tolerância à seca (Abrams & Knapp 1986). Plantas mesofíticas, tolerantes ao sombreamento, tendem a exibir baixas taxas de trocas gasosas, altos pontos de perda de turgor, baixas espessura foliar e densidade estomática, comparadas a espécies intolerantes ao sombreamento ou xéricas (Carpenter & Smith 1981; Bazzaz & Carlson 1982; Jurik 1986; Abrams & Kubiske 1990). Estudos em regiões temperadas sugerem que espécies tolerantes ao sombreamento normalmente exibem pequena aclimatação à modificações ambientais (Boardman 1977; Bazzaz 1979). Em contraste, espécies que colonizam ambientes abertos, com alta incidência de luz, como clareiras, têm grande capacidade de aclimatação. Em geral, espécies tolerantes ao sombreamento possuem baixas taxas fotossintéticas, baixas taxas de respiração no escuro e baixos pontos de compensação luminosa (Boardman 1977; Bazzaz 1979).

Além da luminosidade, outros fatores que podem desencadear processos que levam a alterações morfo-anatômicas e fisológicas nas plantas são as características edáficas, como a disponibilidade de água e de nutrientes, pH, textura do solo. Oscilações nestas características podem ser relacionadas à variações do relevo, como por exemplo ao longo de um gradiente altitudinal e topográfico, e exercendo grande influência em características da vegetação local (Furley 1976; Sollins 1998). Variações relacionadas ao relevo de uma área podem criar condições distintas de umidade e fertilidade do solo ao longo de um gradiente topográfico. Processos erosivos predominam em áreas mais altas ou convexas, enquanto processos de sedimentação e acúmulo teriam predominância em áreas mais baixas ou côncavas, tornando-as mais úmidas e ricas em nutrientes. Aiba *et al.* (2004) propõem que essas variações refletem o gradiente de disponibilidade de água e nutrientes do solo e seriam suficientes para criar diferentes microhabitats, cada qual com diferentes conjuntos de fatores ambientais exercendo influência em caracterés morfo-anatômicos das plantas. Todas estas características influenciam a heterogeneidade ambiental de uma região.

A heterogeneidade ambiental pode ser representada pelo microrrelevo de uma área, dado pelo índice de convexidade IC (Yamakura *et al.* 1995). O índice de convexidade (IC) pode ser usado para indicar gradientes relacionados às características edáficas. Essas variações de microrrelevo podem ser suficientes para constituir diferentes nichos, permitindo a coexistência de muitas espécies diferentes, cada qual apresentando diferentes estratégias ecológicas (Westoby *et al.* 2002).

As adaptações mais facilmente detectáveis devido às características edáficas estão relacionadas a caracteres foliares. Ao analisar características morfo-anatômicas e químicas em folhas de plantas distribuídas em locais contrastantes em relação ao teor de nutrientes no solo, são encontradas divergências, relacionadas com adaptações a diversos fatores ambientais (Cunningham *et al.* 1999): folhas de espécies de florestas tropicais apresentam características que as distinguem de plantas de locais de ambientes desérticos, sugerindo que a pluviosidade e a fertilidade do solo são importantes agentes na seleção de diferentes tipos de folhas. Como a reposição da folha tem um custo nutricional significativo (Chapin 1980; Ryser 1996), atributos

4

que aumentem a longevidade são importantes, como o aumento da rigidez foliar e defesas químicas para reduzir a perda de folhas por danos físicos e herbivoria (Baldwin & Schultz 1988; Coley 1988; Reich *et al.* 1991; Choong *et al.* 1992).

Entretanto, é difícil conseguir dissociar totalmente os efeitos da pluviosidade e da fertilidade do solo, ou outra variável importante como a temperatura (Cunningham *et al.* 1999). Embora aparentemente a escassez hídrica possa oferecer desafios fisiológicos diferentes dos impostos pelo déficit de nutrientes, argumenta-se que a redução dos dois recursos desencadeia o estresse e que a tolerância ao estresse requer adaptações comuns a ambos os fatores (Grime 1977). Existem pelo menos quatro razões distintas pelas quais adaptações à pouca disponibilidade de água e de nutrientes podem ser convergentes. Primeiro, elas devem ser similares porque baixa taxa de crescimento é a primeira resposta adaptativa à disponibilidade limitada de ambos os recursos. Segundo, limitação de nutrientes pode reduzir o crescimento de raízes, limitando o acesso à água. Terceiro, baixa taxa de precipitação pode desencadear baixa disponibilidade de nutrientes, porque não há absorção se estes não estiverem em solução. Quarto, baixa taxa de crescimento devido a qualquer fator limitante deve selecionar maior proteção estrutural e química contra herbivoria (Cunningham *et al.* 1999).

Diversas características morfo-anatômicas podem ser utilizadas como indicadores de adaptações a diferentes níveis de disponibilidade de nutrientes e luz, dentre os quais a área foliar específica, proporção de tecido lignificado, caracteres relacionados à proteção contra a perda de folhas, e espessura da lâmina foliar e a densidade estomática, entre outras.

A área foliar específica (AFE) representa a razão entre a área de interceptação luminosa da folha e sua massa seca, sendo considerável a variação da AFE entre as espécies (Körner 1989; Reich 1993; Wright & Westoby 2001; Ackerly *et al.* 2002; Vile *et al.* 2005; Milla *et al.* 2008; Kelly *et al.* 2009). Devido ao fato de as folhas interceptarem a luz em uma taxa proporcional à área foliar e o custo de alocação dos recursos variar proporcionalmente com a massa, a AFE é um índice da taxa potencial de retorno do investimento na folha (Westoby *et al.* 2000). Análises do desenvolvimento de um grande número de espécies confirmam que plantas com alta AFE tendem a apresentar altas taxas de crescimento relativo (TCR) (Poorter & Remkes 1990; Marañón & Grubb 1993; Garnier & Laurent 1994; van Arendonk & Poorter 1994; Wright & Westoby 1999).

Diferenças na longevidade da folha, área foliar específica (AFE), taxa fotossintética, entre outras características, estão associadas a padrões biogeográficos, ecológicos e edáficos (Reich *et al.* 1991; Westoby *et al.* 2000). Tamanho da folha e AFE apresentam correlação positiva com gradientes de decréscimo da disponibilidade de água ou nutrientes (Givnish 1987; Cunningham *et al.* 1999; Fonseca *et al.* 2000). Estudos apresentam a AFE como sendo negativamente relacionada à longevidade das folhas, por reforço estrutural e alocação de compostos de defesa (Reich 1993; Westoby *et al.* 2000). Em ambientes em que a fertilidade do solo é reduzida, são favorecidas plantas que requerem baixas taxas nutricionais, devido ao custo nutricional significativo da

reposição de folhas, sendo importantes atributos que aumentem a longevidade foliar (Coley 1983; Baldwin & Schultz 1988; Coley 1988; Williams *et al*. 1989; Reich *et al*. 1991; Choong *et al*. 1992; Van Dam *et al*. 1996; Bussoti *et al*. 1998).

Estudos demonstram que baixo conteúdo de água na folha e aumento da espessura total da lâmina contribuem com a diminuição de AFE quando a disponibilidade de recursos é baixa, sendo os principais determinantes da sua variação (Witkowiski & Lamont 1991; Garnier & Laurent 1994). Baixa AFE (devido a folhas mais espessas ou com maior densidade) favorece a retenção de nutrientes e proteção contra dessecação (Mooney & Dunn 1970). Algumas mudanças no conteúdo de água podem ser acompanhadas de aumento na proporção de tecido esclerenquimático, enquanto outras podem ser devidas a um decréscimo geral no conteúdo hídrico das paredes celulares, citoplasma e espaços intercelulares (Cunningham *et al.* 1999).

A quantidade de tecido lignificado está relacionada com o grau de esclerofilia das folhas, variando de forma marcante em diferentes condições ambientais, inclusive dentro de uma mesma espécie. A esclerofilia abrange diversos aspectos morfológicos, apresentando acentuado espessamento de paredes celulares de vários tecidos, sendo variável conforme as espécies consideradas e os ambientes em que se desenvolvem (Rizzini 1997). O grau de escleromorfismo foliar expressa a relação entre as quantidades de matéria orgânica, nutrientes e energia utilizadas; esta relação reflete as características genéticas de cada espécie e sua interação com os fatores ambientais: climáticos, edáficos e bióticos (Turner 1994). Estresses hídricos e nutricionais são algumas causas atribuídas à ocorrência de esclerofilia (Sobrado & Medina 1980; Lo Gullo & Salleo 1988; Fahn 1990), bem como mecanismos de proteção da longevidade das folhas, aumentando assim o carbono foliar por unidade de investimento (Edwards et al. 2000). Plantas escleromorfas são associadas a solos pobres (Turner 1994), particularmente à baixa disponibilidade de fósforo e nitrogênio, favorecendo folhas com maiores longevidade e concentração de material estrutural (Chabot & Hicks 1982). A rigidez foliar decorre de diferenças anatômicas, como cutículas espessas, presença de esclerócitos no mesofilo, fibras em camadas hipodérmicas, células epidérmicas lignificadas ou células do parênquima com paredes mais rígidas devido a um aumento da espessura da parede ou alto conteúdo celulósico. Esses tecidos (incluindo a ocorrência de extensões de bainha) conferem às folhas uma maior dureza, o que torna rígida a textura e aumenta a espessura da folha (Tanner & Kapos 1982).

A área foliar e a herbivoria apresentam-se negativamente relacionadas aos gradientes: com aumento da altitude e da altura, ocorre diminuição da área foliar e dos níveis de perda foliar causada por herbívoros. Esses fatos corroboram a hipótese de que a esclerofilia atue como proteção contra a perda foliar por ataque de herbívoros (Lamont *et al.* 2002), uma vez que para plantas sob estresse hídrico e nutricional, o custo da reposição foliar é alto (Chapin 1980; Coley & Barone 1996; Ryser 1996). Folhas esclemorfas, mais espessas e duras, podem também estar associadas a alto conteúdo de cristais e defesas secundárias, além de baixo conteúdo nutricional. Os cristais de oxalato de cálcio são comuns nas células vegetais de vários órgãos (Fahn 1990); acumulam-se em muitas espécies de plantas terrestres e aquáticas e geralmente são depositados na forma de ráfides ou drusas de oxalato de cálcio. Baseando-se na diversidade e na distribuição espacial dos cristais, Franceschi & Nakata (2005) relatam numerosas hipóteses sobre sua função, que incluem regulação de cálcio, proteção e detoxificação. Os cristais podem manter o oxalato indisponível para as células ou atuar como reserva de cálcio para a planta (Volk *et al.* 2001; Miguel *et al.* 2009). Os cristais fazem parte da defesa estrutural das plantas (Tanner & Kapos 1982; Hanley *et al.* 2007); podem proteger a planta atuando como defesa contra herbivoria de invertebrados (Korth *et al.* 2004) e vertebrados (Ward *et al.* 1997).

A espessura da lâmina foliar e a densidade estomática são características com grande plasticidade e fortemente relacionadas. A espessura total apresenta relação diretamente proporcional à densidade estomática (Sobrado & Medina 1980; Tanner & Kapos 1982). Menor densidade estomática e menor área foliar, em espécies sob suprimento hídrico limitado, podem ser interpretadas como mecanismos de retenção de água, com diminuição da transpiração. Menor área foliar é associada com o aumento da espessura da lâmina, devido à presença de tecidos de sustentação e ao aumento no número de camadas do parênquima paliçádico (Ellsworth & Reich 1993; Niinemets *et al.* 1998).

Há forte correlação entre capacidade fotossintética e espessura foliar (Jurik 1986), entre capacidade fotossintética e área de superfície celular do mesofilo (Nobel *et al.* 1975) e entre condutância interna de CO₂ e área de superfície do cloroplasto face ao espaço intracelular (Evans *et al.* 1994). A espessura foliar é determinada pela irradiância durante o desenvolvimento foliar, com poucas alterações quando maduras (Sims & Pearcy 1992; Oguchi *et al.* 2003). A espessura total da folha decresce com o aumento da irradiância, mas a espessura dos diferentes tecidos do mesofilo (paliçádico e esponjoso) é reduzida em proporções variáveis (Ourcival *et al.* 1999). Essas modificações são relacionadas com importantes alterações na fotossíntese e na condutância estomática (Patton & Jones 1989; Abrams & Kubiske 1990; Ashton & Berlyn 1992).

A densidade estomática difere em função da idade das plantas entre várias espécies (Richardson *et al.* 2001). A luminosidade influencia a densidade estomática, com menores valores em condições de sobosque, porém não havendo resposta direta da densidade estomática em função do aumento do sombreamento (Cao 2000). Abrams *et al.* (1994) observaram que a densidade estomática estava positivamente relacionada com trocas gasosas, pois seu aumento está associado com maior condutância estomática (Boardman 1977).

Objetivo

Este estudo, vinculado ao projeto temático "Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar", teve como objetivo principal analisar os caracteres foliares de espécies

presentes no sobosque, visando investigar se as variáveis anatômicas teriam relação com variáveis ambientais microtopográficas, como convexidade e grau de luminosidade, em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Submontana, município de Ubatuba.

Considerando trabalhos anteriores (Yamakura *et al.* 1995; Aiba *et al.* 2004), sabe-se que as características morfológicas e anatômicas foliares variam de acordo com as condições microclimáticas e edáficas de uma área. Observando a variação dos microrrelevos, verifica-se que quanto mais convexo o relevo, mais positivo o índice de convexidade (IC), havendo diminuição na disponibilidade de água e de nutrientes Neste estudo pretendeu-se verificar se há relação entre áreas com índice de convexidade positivos e maior incidência de características morfo-anatômicas ligadas à esclerofilia (como alta proporção de tecido esclerenquimático, alta densidade estomática, maior espessura total da lâmina foliar, maior espessura da epiderme, maior espessura da nervura principal, maior espessura da cutícula).

Material e métodos

Localização e caracterização do local de estudo

O estudo foi realizado em uma área de um hectare (S 23º 21' 59.8"– W 45º 05' 02.8"), localizada na Fazenda Capricórnio, Núcleo Picinguaba, apresentando altitudes variando de 348,6 a 395 metros acima do nível do mar (figura 1).

O Núcleo de Picinguaba, com área de 47500 ha, está localizado no município de Ubatuba, estado de São Paulo, e integra o Parque Estadual da Serra do Mar (315390 ha). O núcleo preserva todo um gradiente altitudinal, desde o nível do mar até altitudes de 1.300 metros, favorecendo a existência de vários ecossistemas representativos da Mata Atlântica: Formações Pioneiras com Influência Marinha (Dunas); Formações Pioneiras com Influência Fluvial (Caxetal); Formações Pioneiras com Influência Flúvio-Marinha (Mangue), Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Mata de Restinga), Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Ombrófila Densa Montana (Morellato *et al.* 2000). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa Submontana (Veloso *et al.* 1991).

A região apresenta clima tropical úmido sem estação seca, caracterizado pela precipitação média anual de 2.100 mm, com umidade relativa do ar média sempre superior a 80% e temperatura média anual de 22° C (Setzer 1966). A temperatura média do mês mais frio do ano é superior a 18° C e a alta umidade constante decorrente de precipitação abundante em todos os meses. O clima médio para 30 anos (entre 1966 e 1995) mostra a existência de uma estação super-úmida, com chuvas freqüentes, de outubro a abril (precipitação média de 285 mm mensais) e uma estação menos úmida de maio a setembro, com chuvas menos constantes, mas sem déficit hídrico (precipitação média de 118 mm mensais). Os dias mais longos duram, em média, 13 horas e ocorrem durante a estação super-úmida, enquanto os dias mais curtos (entre 10 e 11 horas) ocorrem durante o período de menor pluviosidade (Morellato *et al.* 2000).



Figura 1: Topografia da área de estudo, localizada na Fazenda Capricórnio, município de Ubatuba. As áreas coloridas são referentes à cotas altimétricas. As parcelas côncavas e convexas indicadas foram calculadas utilizando-se o índice de convexidade (IC).

Método de Amostragem

A heterogeneidade ambiental pode ser representada pelo microrrelevo de uma área, mediante o índice de convexidade IC (Yamakura *et al.* 1995): o IC é definido como a altitude da parcela central menos a altitude da área formada pelas oito parcelas que a cercam. A altitude da parcela central é definida como a média das altitudes tomadas nos seus quatro cantos, e a altitude da área periférica é definida como a média das altitudes dos 12 cantos formados pelas oito parcelas vizinhas à parcela central (excluindo os quatro cantos compartilhados com esta).

O índice de convexidade (IC) pode ser usado para indicar gradientes de características edáficas. Um IC positivo (IC > 0) indica uma parcela convexa em relação às parcelas vizinhas, na qual predominam os processos de retirada devido ao fluxo lateral superficial, implicando em que o solo seja mais raso, mais seco e tenha menores teores de nutrientes. Um IC negativo (IC < 0) indica uma parcela côncava em relação às vizinhas, na qual predominam os processos de acúmulo, implicando em que o solo seja mais profundo, mais úmido e com maiores teores de nutrientes. Nas áreas inclinadas prevaleceriam os processos de passagem de água, sedimentos e nutrientes, provenientes das áreas convexas.

Tabela 1: Relação das parcelas e dos índices de convexidade (IC). Estão indicadas as 50 parcelas amostradas e os respectivos valores de IC. Foram selecionadas 25 parcelas côncavas e 25 parcelas convexas.

Parcela	IC Positivo	Parcela	IC Negativo
H3	1,52	F8	-0,94
B2	1,63	18	-0,94
E9	1,64	JO	-0,94
B1	1,68	G8	-1,09
A6	1,72	F6	-1,14
G2	1,88	C2	-1,16
A0	1,9	D0	-1,16
G1	1,97	G6	-1,16
C8	2,03	F5	-1,19
A 4	2,14	G5	-1,2
D9	2,16	A8	-1,24
D7	2,22	E1	-1,26
C4	2,27	H9	-1,29
B7	2,3	19	-1,33
A3	2,43	G9	-1,35
D8	2,71	F0	-1,4
C5	3,13	J1	-1,43
A2	3,29	J4	-1,61
B3	3,53	D1	-2
B5	3,58	E0	-2,31
B 6	3,66	12	-2,94
C7	3,86	10	-3,04
C6	3,98	J3	-3,35
A1	4,14	J2	-3,55
B4	4,66	l1	-3,74

A amostragem foi realizada em uma área de 1 hectare, de 100 x 100 m, dividida em 100 parcelas contíguas de 10 x 10 metros. Foi determinado o índice de convexidade (IC) de cada parcela de 10 x 10m (tabela 1). O microrrelevo é descrito tanto de maneira quantitativa (o valor do IC) quanto de maneira qualitativa, classificando-o em côncavo ou convexo. Foram escolhidas as 25 parcelas com ICs mais positivos (microrrelevo convexo), e as 25 parcelas com ICs mais negativo (microrrelevo côncavo) (figura 2).

A9	В9	C9	D9	E9	F9	G9	H9	19	J9
A8	B8	C8	D8	E8	F8	G8	H8	18	J8
A7	B7	C7	D7	E7	F7	G7	H7	17	J7
A6	B6	C6	D6	E6	F6	G6	H6	16	J6
A5	B5	C5	D5	E5	F5	G5	H5	15	J5
A4	B4	C4	D4	E4	F4	G4	H4	14	J4
A3	В3	СЗ	D3	E3	F3	G3	H3	13	J3
A2	B2	C2	D2	E2	F2	G2	H2	12	J2
A1	B1	C1	D1	E1	F1	G1	H1	11	J1
A0	B0	C0	D0	E0	F0	G0	H0	10	JO

Figura 2: Esquema da área de estudo (dividida em 100 parcelas de 10x10m), localizada na Fazenda Capricórno. Foram selecionadas 50 parcelas: os quadros com preenchimento mais claro representam o índice de convexidade positivo (microrrelevo convexo) e os quadros com preenchimento mais escuro representam o índice de convexidade negativo (microrrelevo côncavo).

Em cada uma dessas 50 parcelas foram amostrados indivíduos de plantas eudicotiledôneas e magnolideas, com altura máxima de 1,50 m, cujo sistema aéreo seja constituído por eixos caulinares lenhosos ou herbáceos conspícuos. Foram amostradas plantas do estrato herbáceo-arbustivo, tanto de espécies típicas do sobosque como de espécies de dossel, que devido ao estádio ontogenético integravam o sobosque. Esses indivíduos foram provisoriamente classificados em morfo-espécies. Sempre que possível foram coletados ramos com estruturas reprodutivas, de modo a possibilitar a identificação taxonômica. Em cada parcela foi amostrado um indivíduo de cada morfo-espécie. De cada indivíduo foram coletadas folhas totalmente expandidas, no quarto ou quinto nó de cada eixo, de modo a padronizar o estádio de desenvolvimento de cada folha. A identificação taxonômica das espécies foi realizada com o auxílio de especialistas do Departamento de Botânica da Unicamp (tabela 2).

Tabela 2: Lista com as famílias e as 15 espécies amostradas em um trecho do Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Família	Espécie
Clusiaceae	Garcinia gardneriana (Planch & Triana) Zappi
Lauraceae	Ocotea venulosa (Nees) Baitello
Melastomataceae	Miconia cinnamomifolia Naudin
	Miconia rigidiuscula Cogn.
Monimiaceae	Mollinedia oligantha Perkins
	Mollinedia schottiana Perkins
Moraceae	Brosimum lactescens (S.Moore) C.C. Berg
Myristicaceae	Virola bicuhyba Warb.
Myrtaceae	Campomanesia guaviroba Benth & Hook f.
Piperaceae	Piper scutifolium Yunck
Proteaceae	Roupala brasiliensis Klotzsch
Rubiaceae	Faramea picinguabea M.Gomes
	Psychotria leitana C.M. Taylor
	Psychotria nuda (Cham. & Schltdl.) Wawra
	Psychotria suterella Müll. Arg.

Todas as espécies amostradas ocorrem em ambos os microrrelevos, côncavo e convexo. Porém as espécies apresentaram uma distribuição não uniforme nas parcelas estudadas, sendo algumas espécies mais abundantes que outras. Essa distribuição seria justificada pelas variações microtopográficas, que selecionariam diferentes espécies e com abundâncias distintas.

Coleta dos dados

Área Foliar Específica (AFE)

O cálculo de AFE foi feito de acordo com Cunningham *et al.* (1999); para cada indivíduo foram coletadas três folhas totalmente expandidas. Procede-se com a retirada de um disco foliar, com área conhecida, da região do terço mediano da folha, realizada com auxílio de um furador de metal. Foram retirados três discos de cada folha coletada. O material foi colocado para secar em

estufa a 80°C, por 48 h. Em seguida, determina-se a massa seca do disco foliar, utilizando-se balança analítica. A área foliar específica foi calculada, através de mensuração indireta, relacionando a área do disco foliar com a respectiva massa seca. Conhecendo-se os valores da área foliar (Af) e de sua massa seca (MSf), foi calculada a área foliar específica (AFE):

 $AFE = Af / MSf (cm^2 . mg^{-1})$

Anatomia foliar

Foram utilizadas três folhas de cada morfo-espécie em cada parcela para a análise estrutural. As folhas foram fixadas em FAA 50 (formaldeído, ácido acético, etanol 50%, 1:1:18 v/v) (Johansen 1940). Segmentos da área da nervura principal e região do limbo (provenientes do terço mediano) foram desidratados, incluídos em resina plástica (Historesin® Leica), seguindo a técnica de Sidman (1961), e seccionados em plano transversal utilizando-se um micrótomo rotativo. As secções foram coradas com Azul de Toluidina a 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (Feder & O'Brien 1968).

Para anatomia foliar foram mensurados: espessura total da lâmina foliar, espessura da nervura principal, espessura da epiderme nas faces adaxial e abaxial, espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima lacunoso, espessura da cutícula nas faces adaxial e abaxial e de camada subepidérmica, quando houver. Também foi determinada a proporção de tecido esclerenquimático na folha. Para se obter este parâmetro, foram considerados o xilema, o floema e fibras perivasculares, em relação à área total da nervura principal. Cada medição foi realizada em três secções distintas da mesma folha, sendo calculada uma média com os valores obtidos.

As medidas foram tomadas e analisadas por meio de imagens capturadas em microscópio acoplado à câmera digital, utilizando-se o software Image Pro Plus versão 4.1.0.0 para Windows 95/NT/98, da empresa Média Cybernetics. As medições foram feitas através do software Image J (versão 1.43u), disponibilizado por National Institutes of Health, em http://rsb.info.nih.gov/ij.

Densidade Estomática

A densidade estomática foi estimada de acordo com o método de Oliveira *et al.* (2004). Pelo menos três folhas de cada morfo-espécie em cada parcela foram usadas para estimar a densidade estomática. A densidade de estômatos foi determinada por meio de impressão da epiderme feita em uma fita transparente de celulose, umedecida com acetona, e aplicada na superfície da região mediana da folha. A densidade estomática foi determinada através da contagem dos estômatos, realizada com auxílio de microscópio e visualizados com objetiva de 20x e ocular de 10x (totalizando uma área de 0,46 milímetros quadrados). A contagem foi realizada utilizando-se seis impressões estomáticas por folha, sendo três em cada face da lâmina foliar.

Abertura do dossel

Uma caracterização da cobertura vegetal foi realizada a partir de amostragem em pontos fixos, na área de estudo, para avaliação do grau de abertura do dossel. Para a quantificação de luz sob o dossel, geralmente são utilizados equipamentos sofisticados e de alto custo. Como alternativa, emprega-se o densiômetro, para a realização de medida indireta para estimar a abertura do dossel e a consequente entrada de luz. A cobertura do dossel foi quantificada utilizando-se um densiômetro esférico, que reflete uma amostra do dossel em um espelho côncavo quadriculado, pela contagem dos quadrados interceptados pela folhagem estimando-se a porcentagem de cobertura.

Um densiômetro esférico convexo foi utilizado para determinar o grau de abertura do dossel em cada uma das 50 parcelas. As medições foram efetuadas a 1,3m do solo. Em cada parcela de 10x10m, foram estabelecidos quatro pontos de amostragem. Com isso, foi possível caracterizar o nível de sombreamento proporcionado pela vegetação em diferentes locais.

Altitude Média

A altitude é um dos descritores ambientais utilizados. Para cada parcela foi determinada a altitude média: a altitude é calculada pela média das altitudes dos quatro vértices da parcela.

Análise dos Dados

Para todas as variáveis morfológicas analisadas foi realizada análise de variância, e sendo F significativo, o teste de Tukey foi aplicado ao nível de 5% de probabilidade. As análises estatísticas foram realizadas no software BioEstat, versão 4.0.

Análises multivariadas foram utilizadas para estudar as relações ecológicas deste trabalho. Estas análises têm por objetivo avaliar um conjunto de variáveis aleatórias relacionadas entre si. Foram abordados dois conjuntos de informações distintas para explorar as relações das plantas com o ambiente: um conjunto dos caracteres foliares e um segundo com variáveis ambientais. Essas informações são representadas por duas matrizes de dados. Os dados foram submetidos a análises de agrupamento ou similaridade. Em seguida o conjunto de dados foi analisado pelo método de ordenação de Análises de Componentes Principais (PCA). A última etapa foi proceder à análise de ordenação direta RDA (Análises de Redundâncias), que maximiza a redundância entre as variáveis dos conjuntos de dados. Toda estatística multivariada foi processada através do programa FITOPAC 1.6 (Shepherd 2006).

Resultados

No total foram coletadas amostras de 132 indivíduos de 15 espécies. A amostragem diferiu entre as espécies, pelo fato de a distribuição das espécies também não ser uniforme entre as parcelas. A espécie com maior distribuição e amostragem foi *Psychotria leitana*. As espécies com menor amostragem foram *Faramea picinguabea* e *Ocotea venulosa*.

As medições foram realizadas em 2376 secções foliares. Os resultados das medições dos caracteres anatômicos são apresentados na tabela 3. Os valores de área foliar específica (AFE) são apresentados na tabela 4. Na tabela 5, estão relacionadas as porcentagens de abertura do dossel (como indicativo da irradiância em cada parcela) e as altitudes médias das parcelas.

Tabela 3. Caracteres anatômicos das 15 espécies analisadas em relação ao índice de convexidade (microrrelevos convexo e côncavo). Espessura total (Esp. Total), espessuras da epiderme da face adaxial (Esp. Ep. Ad.) e da face abaxial (Esp. Ep. Ab.), espessuras dos parênquimas paliçádico (Esp. Par. Pal.) e lacunoso (Esp. Par. Lac.), espessura da nervura principal (Esp. NP), espessuras da cutícula das faces adaxial (Cut. NP Ad.) e abaxial da nervura principal (Cut. NP Ab.), espessuras da cutícula das faces adaxial (Cut. Ad.) e abaxial da região do limbo (Cut. Ab.), espessuras das camadas subepidérmicas adaxial (S. Ad.) e abaxial (S. Ab.). Todas as medidas de espessura foram realizadas em unidades de μ m. Proporção esclerenquimática (Prop. Escl.) em porcentagem. Para densidade estomática (DE) utiliza-se unidade por área (mm²). Média \pm desvio padrão são apresentados. Médias seguidas por letras iguais não são significativamente diferentes. Níveis de significância: *** p < 0,01, ** p < 0,05, * não significativo.

Tabela 3. Caracteres anatômicos das 15 espécies analisadas em relação ao índice de convexidade (microrrelevos convexo e côncavo). Média <u>+</u> desvio padrão são apresentados. Médias seguidas por letras iguais não são significativamente diferentes. Níveis de significância: *** p < 0,01, ** p < 0,05, * não significativo.

	Esp. Total	Esp. Ep. Ad.	Esp. Par. Pal.	Esp. Pa. Lac.	Esp. Ep. Ab.	Esp. NP
Brosimum lactescens						
Convexa	90,94 <u>+</u> 3,79 a	11,32 <u>+</u> 0,28 a	17,56 <u>+</u> 2,01 a	50,34+4,64 a	8,13 <u>+</u> 1,00 b	354,18 <u>+</u> 34,38 a
Côncava	93,51 <u>+</u> 4,39 a *	11,21 <u>+</u> 0,81 a *	20,94 <u>+</u> 4,02 a *	46,75 <u>+</u> 6,79 a *	10,65 <u>+</u> 0,97 a **	294,12 <u>+</u> 9,14 b
Campomanesia quaviroba						
Convexa	67,84 <u>+</u> 1,86 a	11,37 <u>+</u> 1,15 a	20,77 <u>+</u> 1,49 a	25,47 <u>+</u> 2,12 a	9,99 <u>+</u> 0,35 a	359,35 <u>+</u> 27,89 a
Côncava	64,97 <u>+</u> 3,86a *	10,52 <u>+</u> 1,18 a *	19,61 <u>+</u> 3,66 a *	25,06 <u>+</u> 1,99 a *	9,46 <u>+</u> 0,86 a *	350,17 <u>+</u> 23,41 a *
Faramea picinguabea						
Convexa	99,64 <u>+</u> 5,85 a	12,56 <u>+</u> 0,56 a	17,22 <u>+</u> 0,44 a	59,21 <u>+</u> 5,96 a	10,66 <u>+</u> 0,34 a	297,32 <u>+</u> 17,45 a
Côncava	103,98 <u>+</u> 3,78 a *	6,16 <u>+</u> 0,79 b ***	19,18 <u>+</u> 1,32 a *	68,86 <u>+</u> 4,08 a *	7,14 <u>+</u> 0,74 b ***	346,51 <u>+</u> 40,49 a *
Garcinia gardneriana						
Convexa	138,64 <u>+</u> 7,08 a	6,30 <u>+</u> 0,27 b	16,81 <u>+</u> 0,77 a	109,39 <u>+</u> 6,75 a	5,53 <u>+</u> 0,32b	498,60 <u>+</u> 29,72 a
Côncava	144,71 <u>+</u> 6,79 a *	7,86 <u>+</u> 0,71 a **	18,82 <u>+</u> 1,51 a *	101,56 <u>+</u> 5,35 a *	7,88 <u>+</u> 0,56 a ***	511,84 <u>+</u> 37,65 a *
Miconia cinnamomifolia						
Convexa	136,59 <u>+</u> 13,83 a	11,61 <u>+</u> 1,72 a	39,98 <u>+</u> 6,4 a	77,51 <u>+</u> 13,09 a	8,59 <u>+</u> 1,62 a	496,09 <u>+</u> 60,1 b
Côncava	140,69 <u>+</u> 12,14 a *	12,29 <u>+</u> 2,02 a *	42,62 <u>+</u> 3,47 a *	77,77 <u>+</u> 9,23 a *	8,76 <u>+</u> 1,35 a *	537,59 <u>+</u> 33,82 a ***
Miconia rigidiuscula						
Convexa	98,19 <u>+</u> 1,67 a	10,57 <u>+</u> 0,55 a	22,42 <u>+</u> 3,49 a	55,57 <u>+</u> 2,38 a	8,06 <u>+</u> 0,37 a	523,54 <u>+</u> 23,12 a
Côncava	99,48 <u>+</u> 11,29 a *	11,64 <u>+</u> 3,16 a *	21,35 <u>+</u> 4,89 a *	59,09 <u>+</u> 5,57 a *	7,15 <u>+</u> 1,3 a *	517,74 <u>+</u> 43,41 a *
Mollinedia oligantha						
Convexa	116,02 <u>+</u> 15,97 a	25,75 <u>+</u> 5,51 a	26,42 <u>+</u> 4,06 a	53,43 <u>+</u> 16,49 a	11,13 <u>+</u> 2,03 b	556,23 <u>+</u> 69,03 a
Côncava	111,19 <u>+</u> 15,82 a *	29,44 <u>+</u> 4,62 a *	22,80 <u>+</u> 4,37 b **	46,39 <u>+</u> 7,68 a *	14,20 <u>+</u> 4,34 a **	485,20 <u>+</u> 68,9 b ***
Mollinedia schottiana						
Convexa	123,76 <u>+</u> 28,43 b	34,22 <u>+</u> 8,58 a	21,14 <u>+</u> 4,41 b	58,23 <u>+</u> 17,15 b	12,23 <u>+</u> 4,39 a	471,14 <u>+</u> 25,6 b
Côncava	174,31 <u>+</u> 23,61 a ***	37,68 <u>+</u> 6,42 a *	25,06 <u>+</u> 4,89 a ***	100,17 <u>+</u> 18,84 a ***	12,45 <u>+</u> 2,37 a *	564,21 <u>+</u> 107,95 a

Tabela 3. Caracteres anatômicos das 15 espécies analisadas em relação ao índice de convexidade (microrrelevos convexo e côncavo). Média <u>+</u> desvio padrão são apresentados. Médias seguidas por letras iguais não são significativamente diferentes. Níveis de significância: *** p < 0,01, ** p < 0,05, * não significativo.

	Prop. Escl.	Cut. NP Ad.	Cut. NP Ab.	Cut. Ad.	Cut. Ab.	DE
Brosimum lactescens						
Convexa	0,45+0,02 a	2,76+0,35 a	2,00+0,08 a	1,09+0,08 a	0,99 <u>+</u> 0,24 a	33,27 <u>+</u> 9,50 a
Côncava	0,42 <u>+</u> 0,04 a *	2,34 <u>+</u> 0,63 a *	2,02 <u>+</u> 0,59 a *	1,32 <u>+</u> 0,09 a *	1,16 <u>+</u> 0,12 a *	38,2 <u>+</u> 2,09 a
Campomanesia guaviroba						
Convexa	0,37 <u>+</u> 0,02 a	1,72 <u>+</u> 0,24 a	1,17 <u>+</u> 0,18	1,15 <u>+</u> 0,14 a	1,11 <u>+</u> 0,22 a	18,47 <u>+</u> 0,61 a
Côncava	0,34 <u>+</u> 0,02 a *	1,69 <u>+</u> 0,26 a *	1,06 <u>+</u> 0,07 a *	1,11 <u>+</u> 0,15 a *	0,97 <u>+</u> 0,13 a *	19,00 <u>+</u> 1,02 a *
Faramea picinguabea						
Convexa	0,34 <u>+</u> 0,01 a	2,49 <u>+</u> 0,28 a	1,94 <u>+</u> 0,15 a	1,38 <u>+</u> 0,43 a	0,60 <u>+</u> 0,06 a	11,93 <u>+</u> 1,01 b
Côncava	0,36 <u>+</u> 0,01 a *	2,29 <u>+</u> 0,32 a *	2,81 <u>+</u> 0,13 a *	1,36 <u>+</u> 0,17 a *	0,64 <u>+</u> 0,08 a *	19,8 <u>+</u> 2,88 a **
Garcinia gardneriana						
Convexa	0,28 <u>+</u> 0,02 a	1,69 <u>+</u> 0,52 a	1,33 <u>+</u> 0,37 a	1,11 <u>+</u> 0,13 a	0,65 <u>+</u> 0,09 a	20,97 <u>+</u> 2,00 a
Côncava	0,31 <u>+</u> 0,03 a *	2,71 <u>+</u> 0,83 a *	1,85 <u>+</u> 0,57 a *	1,44 <u>+</u> 0,28 a *	0,91 <u>+</u> 0,27 a *	15,69 <u>+</u> 2,57 b **
Miconia cinnamomifolia						
Convexa	0,13 <u>+</u> 0,02 a	1,78 <u>+</u> 0,19 b	1,50 <u>+</u> 0,22 a	1,45 <u>+</u> 0,21 a	0,97 <u>+</u> 0,21 a	18,93 <u>+</u> 2,04 a
Côncava	0,13 <u>+</u> 0,02 a *	2,19 <u>+</u> 0,75 a ***	1,71 <u>+</u> 0,44 a *	1,31 <u>+</u> 0,38 b **	0,82 <u>+</u> 0,21 b **	19,75 <u>+</u> 2,11 a *
Miconia rigidiuscula						
Convexa	0,15 <u>+</u> 0,02 a	2,47 <u>+</u> 0,15 a	1,45 <u>+</u> 0,16 a	1,60 <u>+</u> 0,38 a	0,88 <u>+</u> 0,2 a	18,68 <u>+</u> 0,79 a
Côncava	0,16 <u>+</u> 0,02 a *	2,01 <u>+</u> 0,8 a *	1,34 <u>+</u> 0,35 a *	1,23 <u>+</u> 0,4 a *	0,82 <u>+</u> 0,19 a *	19,28 <u>+</u> 1,49 a *
Mollinedia oligantha						
Convexa	0,31 <u>+</u> 0,05 a	1,75 <u>+</u> 0,39 b	1,25 <u>+</u> 0,42 b	1,30 <u>+</u> 0,44 b	0,79 <u>+</u> 0,20 b	11,53 <u>+</u> 2,37 b
Côncava	0,32 <u>+</u> 0,04 a *	2,22 <u>+</u> 0,48 a **	1,81 <u>+</u> 0,46 a ***	1,74 <u>+</u> 0,51 a **	1,18 <u>+</u> 0,33 a ***	20,60 <u>+</u> 3,27 a ***
Mollinedia schottiana						
Convexa	0,38 <u>+</u> 0,03 a	2,40 <u>+</u> 0,52 a	1,79 <u>+</u> 0,44 a	1,45 <u>+</u> 0,53 b	1,18 <u>+</u> 0,5 a	9,02 <u>+</u> 1,69 a
Côncava	0,39 <u>+</u> 0,05 a *	2,62 <u>+</u> 0,36 a *	2,03 <u>+</u> 0,43 a *	1,77 <u>+</u> 0,53 a ***	1,39 <u>+</u> 0,55 a *	9,99 <u>+</u> 1,9 a *

Continuação

Tabela 3. Caracteres anatômicos das 15 espécies analisadas em relação ao índice de convexidade (microrrelevos convexo e côncavo). Média <u>+</u> desvio padrão são apresentados. Médias seguidas por letras iguais não são significativamente diferentes. Níveis de significância: *** p < 0,01, ** p < 0,05, * não significativo.

	Esp Total	Esp Ep Ad	Esp Par Pal	Esp Par Lac	Esp Ep Ab	Esp NP
Ocotea venulosa						
Convexa	138 57+7 88 a	12 85+0 74 a	28 70+4 76 a	8172+1101a	10 21+0 28 a	396 89+19 41 a
Côncava	134,95 <u>+</u> 2,66a	11,93 <u>+</u> 0,32 a	26,85 <u>+</u> 2,49 a	75,21 <u>+</u> 3,56 a	9,90 <u>+</u> 0,12 a	397,90 <u>+</u> 9,57 a
P. scutifolium	*	Ŷ	~	^	^	^
Convexa	100,73 <u>+</u> 7,15 a	12,00 <u>+</u> 2,80 b	17,51 <u>+</u> 2,17 a	20,36 <u>+</u> 4,79 a	12,32 <u>+</u> 4,04 a	440,99 <u>+</u> 23,54 a
Côncava	102,33 <u>+</u> 3,52 a *	12,88 <u>+</u> 2,22 a *	18,38 <u>+</u> 2,62 a *	14,44 <u>+</u> 3,99 a *	13,71 <u>+</u> 2,83 a *	402,06 <u>+</u> 19,32 b
P. leitana						
Convexa	92,61 <u>+</u> 13,20 a	19,44 <u>+</u> 2,05 a	24,34 <u>+</u> 3,20 a	40,17 <u>+</u> 9,15 a	9,92 <u>+</u> 1,44 a	443,91 <u>+</u> 57,74 a
Côncava	86,91 <u>+</u> 5,89 b	17,23 <u>+</u> 1,36 b ***	23,76 <u>+</u> 3,91 a *	35,38 <u>+</u> 4,43 b ***	9,05 <u>+</u> 1,50 b ***	436,50 <u>+</u> 62,51 a *
P. nuda						
Convexa	148,50 <u>+</u> 25,23 a	26,66 <u>+</u> 5,86 a	34,94 <u>+</u> 7,43 a	81,64 <u>+</u> 16,06 a	18,89 <u>+</u> 4,28 b	656,15 <u>+</u> 147,44 a
Côncava	155,04 <u>+</u> 14,95 a *	29,80 <u>+</u> 2,30 a *	37,71 <u>+</u> 11,14 a *	65,48 <u>+</u> 10,42 b **	27,24 <u>+</u> 3,37 a ***	628,29 <u>+</u> 116,32 a *
P. suterella						
Convexa	92,36 <u>+</u> 5,72 a	23,07 <u>+</u> 2,51 a	29,81 <u>+</u> 6,79 a	34,87 <u>+</u> 2,29 a	11,37 <u>+</u> 2,63 b	314,17 <u>+</u> 43,08 b
Côncava	99,43 <u>+</u> 18,21 a *	21,21 <u>+</u> 3,75 a *	23,74 <u>+</u> 5,30 b	40,08 <u>+</u> 14,98 a *	15,37 <u>+</u> 3,74 a ***	531,09 <u>+</u> 169,67 a ***
R. brasiliensis						
Convexa	123,03 <u>+</u> 9,25 a	17,09 <u>+</u> 1,02 a	31,46 <u>+</u> 3,08 b	64,50 <u>+</u> 12,11 a	12,42 <u>+</u> 0,63 a	449,99 <u>+</u> 45,97 a
Côncava	115,93 <u>+</u> 10,05 a *	12,69 <u>+</u> 2,39 b ***	40,08 <u>+</u> 3,04 a	56,16 <u>+</u> 8,02 a *	11,17 <u>+</u> 0,36 b **	302,81 <u>+</u> 23,13 b ***
V. bicuhyba						
Convexa	107,25 <u>+</u> 7,86 a	16,57 <u>+</u> 2,23 a	26,06 <u>+</u> 3,84 a	45,67 <u>+</u> 3,13 a	17,36 <u>+</u> 1,22 a	530,82 <u>+</u> 71,53 a
Côncava	97,70 <u>+</u> 3,28 a *	14,35 <u>+</u> 0,51 a *	21,00 <u>+</u> 0,34 a *	41,97 <u>+</u> 0,32 a *	17,14 <u>+</u> 0,39 a *	547,58 <u>+</u> 7,85 a *

Continuação

Tabela 3. Caracteres anatômicos das 15 espécies analisadas em relação ao índice de convexidade (microrrelevos convexo e côncavo). Média <u>+</u> desvio padrão são apresentados. Médias seguidas por letras iguais não são significativamente diferentes. Níveis de significância: *** p < 0,01, ** p < 0,05, * não significativo.

Continuação

	Prop. Escl.	Cut. NP Ad.	Cut. NP Ab.	Cut. Ad.	Cut. Ab.	DE	S.Ad.	S. Ab.
Ocotoo vonuloss								
Convoya	0 30+0 01 a	5 27±0 23 a	5 43+0 42 2	3 00+0 30 5	2 46±0 22 5	13 97+1 21 5		
Côncava	0,33 <u>+</u> 0,01 a 0 37+0 02 a	5,27 <u>+</u> 0,23 a 5,02+0,19 a	5,45 <u>+</u> 0,42 a	2 82+0 1/ a	2,40 <u>+</u> 0,22 a 2 18+0 19 a	12 93+1 01 a		
Concava	*	3,02 <u>1</u> 0,13 a	3,13 <u>1</u> 0,20 a *	2,02 <u>1</u> 0,14 a	2,10 <u>1</u> 0,15 a	*		
P. scutifolium								
Convexa	0,17 <u>+</u> 0,02 a	2,58 <u>+</u> 0,68 a	2,16 <u>+</u> 0,58 b	2,05 <u>+</u> 0,61 a	1,55 <u>+</u> 0,52 a	9,60 <u>+</u> 4,97 a	24,79 <u>+</u> 2,30 a	25,45 <u>+</u> 5,18 a
Côncava	0,16 <u>+</u> 0,03 a	3,54 <u>+</u> 0,66 a	3,17 <u>+</u> 0,08 a	2,17 <u>+</u> 0,11 a	1,52 <u>+</u> 0,33 a	7,93 <u>+</u> 0,76 a	25,69 <u>+</u> 1,83 a	23,17 <u>+</u> 3,37 a
	*	*	***	*	*	*	*	*
P. leitana								
Convexa	0.25+0.02 a	2.45+0.35 a	1.61+0.29 a	1,70+0,53 a	0.86+0.25 b	12.23+3.31 b		
Côncava	0,26 <u>+</u> 0,03 a	2,40 <u>+</u> 0,32 a	1,72 <u>+</u> 0,33 a	1,77 <u>+</u> 0,67 a	0,94 <u>+</u> 0,33 a	14,57 <u>+</u> 2,23 a		
	*	*	*	*	***	***		
P nuda								
Convexa	0 26+0 05 a	2 60+0 39 a	1 63+0 30 a	1 88+0 57 a	0 81+0 08 a	13 33+1 56 b		
Côncava	0.22+0.01 a	1.56+0.51 b	1.28+0.92 a	0.87+0.60 b	0.46+0.24 a	18.93+1.72 a		
	*	***	*	**	*	***		
P suterella								
Convexa	0 16+0 01 a	2 33+0 53 a	1 97+0 43 a	1 73+0 60 a	0 93+0 19 a	7 92+0 70 b		
Côncava	0.16+0.02 a	2.11+0.69 a	1.78+0.59 a	1.37+0.51 b	0.91+0.32 a	8.52+0.98 a		
	*	*	*	**	*	**		
R brasiliensis								
Convexa	0.48+0.05 a	3 17+0 72 a	2 63+0 38 a	2 65+0 28 a	1 40+0 16 a	9 22+1 17 a		
Côncava	0.42+0.03 a	2.63+0.26 a	2.59+0.12 a	3.10+0.13 a	1.90+0.30 a	10.20+0.46 a		
	*	*	*	*	*	*		
V bicububa								
Conveya	0 3/1+0 09 a	3 35+0 90 a	2 21+0 25 a	2 1/1+0 13 a	1 89+0 88 9	12 70+4 75 a		
Côncava	0.32+0.03 a	3 38+0 15 a	1 79+0 07 h	2,14 <u>10,13</u> a	1 37+0 27 a	10 80+1 74 a		
CONCAVA	0,52 <u>1</u> 0,05 a ∗	3,30 <u>1</u> 0,13 a	**	2,13 <u>1</u> 0,11 a	1,51 <u>1</u> 0,21 a	*		

Tabela 4: Área foliar específica (AFE; cm² g⁻¹) das espécies, analisados em relação ao índice de convexidade (microrrelevos convexo e côncavo). Médias <u>+</u> desvio padrão são apresentados. Valores seguidos por letras iguais não são significativamente diferentes. Níveis de significância: *** p < 0,01, ** p < 0,05, * não significativo.

	Área Foliar Específica (AFE)		
Espécies	M. convexo	M. côncavo	р
Brosimum lactescens	95,85 <u>+</u> 9,22 b	117,21 <u>+</u> 10,37 a	**
Campomanesia guaviroba	135,74 <u>+</u> 15,88 a	116,3 <u>+</u> 19,18 a	*
Faramea picinguabea	164,51 <u>+</u> 15,3 a	122,22 <u>+</u> 5,96 b	**
Garcinia gardneriana	91,9 <u>+</u> 9,33 a	83,09 <u>+</u> 8,56 a	*
Miconia cinnamomifolia	173,52 <u>+</u> 28,27 a	176,52 <u>+</u> 33,75 a	×
Miconia rigidiuscula	144,03 <u>+</u> 17,24 b	188,79 <u>+</u> 21,51 a	***
Mollinedia oligantha	143,54 <u>+</u> 24,76 a	161,39 <u>+</u> 27,64 a	*
Mollinedia schottiana	163,24 <u>+</u> 34,73 a	164,47 <u>+</u> 43,95 a	*
Ocotea venulosa	97,00 <u>+</u> 3,60 b	145,8 <u>+</u> 9,50 a	***
Piper scutifolium	236,27 <u>+</u> 29,83 a	206,18 <u>+</u> 40,96 a	*
Psychotria leitana	147,14 <u>+</u> 33,38 a	150,75 <u>+</u> 27,49 a	*
Psychotria nuda	150,96 <u>+</u> 21,69 a	169,92 <u>+</u> 30,84 a	*
Psychotria suterella	152,35 <u>+</u> 54,76 a	163,42 <u>+</u> 38,86 a	*
Roupala brasiliensis	110,67 <u>+</u> 14,30 b	135,86 <u>+</u> 21,28 a	**
Virola bicuhyba	107,88 <u>+</u> 13,62 b	128,33 <u>+</u> 8,19 a	**
	1		

Tabela 5: Altitide média (em metros) e abertura do dossel (calculada em porcentagem) de cada parcela, relacionadas ao índice de convexidade positivo (microrrelevo convexo) e ao índice de convexidade negativo (microrrelevo côncavo).

Micro	orrelevo Con	vexo	Microrrelevo Côncavo				
Parcela	Alt. Méd.	Abert.	Parcela	Alt. Méd.	Abert.		
H3	367,11	16,41	l1	353,28	13,28		
B2	380,84	17,97	J2	356,36	17,45		
E9	391,67	17,71	J3	360,04	16,41		
B1	377,92	15,1	10	350,47	15,1		
A6	381,76	20,31	12	357,61	16,15		
G2	366,25	15,63	E0	358,64	22,92		
A0	378,14	23,7	D1	367,16	21,88		
G1	361,66	14,32	J4	364,87	18,23		
C8	388,68	15,63	J1	354,58	16,67		
Α4	382,62	21,35	F0	356,66	22,66		
D9	391,84	21,09	G9	384,99	15,36		
D7	388,89	14,58	19	381,94	28,65		
C4	385,44	17,71	H9	382,97	12,76		
B7	385,91	22,92	E1	364,31	20,57		
A3	382,89	24,74	A8	376,56	16,67		
D8	390,56	16,93	G5	373,66	16,15		
C5	388,19	22,14	F5	376,2	15,37		
A2	382,86	23,44	G6	376,16	15,1		
B3	384,4	21,09	D0	363,21	20,83		
B5	387,58	27,34	C2	376,08	18,49		
B6	387,58	21,35	F6	378,65	17,19		
C7	389,93	20,83	G8	381,69	13,28		
C6	389,74	16,93	JO	352,29	15,36		
A1	382	22,66	F8	384,44	16,67		
B4	386,92	28,91	18	379.01	14,84		

Anatomia Foliar

Os resultados obtidos dos caracteres anatômicos estão sumarizados na tabela 3. As figuras 3 a 116 são ilustrações de anatomia foliar das espécies estudadas.

Brosimum lactescens (S.Moore) C.C. Berg Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura apresenta-se plano-convexa. A epiderme é uniestratificada, recoberta por fina camada de cutícula. O córtex é formado por camadas de colênquima próximas às epidermes adaxial e abaxial, e mais internamente por camadas de parênquima fundamental. O sistema vascular é formado por três feixes vasculares colaterais, um central de grande porte, em forma de arco, e por dois de menor porte que se posicionam

adaxialmente na extremidade do arco. Fibras perivasculares de paredes lignificadas formam cordões interrompidos por células parenquimáticas junto ao floema (fig. 3).

Com respeito à variações dos caracteres foliares ao índice de convexidade, observou-se que a espessura total da nervura principal foi maior em microrrelevo convexo (p < 0.05). Entretanto, não foi encontrada diferença significativa nos demais parâmetros mensurados em relação à convexidade do relevo (ver tab. 3).

Região do limbo

A folha é hipoestomática, com estômatos situados no mesmo nível das demais células da epiderme. A epiderme é uniestratificada, sendo que as células da face adaxial e da abaxial apresentam formato que variam de cúbicas a retangulares e tamanho semelhantes recobertas por cutícula relativamente fina. O mesofilo apresenta o parênquima paliçádico variando de uma a duas camadas de células justapostas e o lacunoso constituído de cinco a sete estratos celulares, com amplos espaços intercelulares (fig. 4).

Quanto ao índice de convexidade, a espessura da epiderme abaxial foi a única característica que apresentou diferença significativa (p < 0.05), com maior valor em microrrelevo côncavo (IC negativo) (ver tab. 3).

Campomanesia guaviroba Benth & Hook f. Nervura Principal

A nervura principal apresenta epiderme uniestratificada, recoberta por camada fina de cutícula em ambas as faces. É biconvexa, com maior proeminência junto à face abaxial. O córtex é formado por duas a três camadas de colênquima próximo à epiderme em ambas as faces, e por quatro a cinco camadas de parênquima fundamental mais internamente (fig. 5). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte em forma de arco. Fibras perivasculares de paredes lignificadas formam cordões interrompidos por células parenquimáticas junto ao floema e xilema (fig. 5).

Região do limbo

A epiderme é uniestratificada, sendo revestida por uma camada de cutícula relativamente fina em ambas as faces. A folha é hipoestomática, com os estômatos situados no mesmo nível das células da epiderme. O mesofilo apresenta parênquima paliçádico uniestratificado com células alongadas e parênquima lacunoso composto por três a quatro camadas. Notam-se amplos espaços intercelulares no parênquima lacunoso e idioblastos distribuídos por todo o mesofilo (fig. 6). Os idioblastos são células volumosas e alongadas, localizados entre as células do parênquima paliçádico (fig. 6).

Em nenhum dos atributos foliares avaliados em C. guaviroba foi verificada diferença

significativa entre amostras de IC positivos e IC negativos (tab. 3).

Faramea picinguabea M. Gomes Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se biconvexa, sendo mais proeminente junto à face abaxial (fig. 7). A epiderme é unisseriada, sendo recoberta por cutícula tanto na face adaxial (fig. 9), quanto na abaxial (fig. 10). O córtex é formado por quatro a seis camadas de colênquima mais externamente e parênquima fundamental. O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte, em forma de arco. Fibras perivasculares de paredes lignificadas formam cordões interrompidos por células parenquimáticas junto ao floema e xilema (fig. 7).

Na região da nervura principal, não foi verificada variação significativa nos caracteres foliares em relação ao microrrelevo (ver tab. 3).

Região do limbo

O mesofilo apresenta parênquima paliçádico é unisseriado e o parênquima lacunoso é composto por seis a oito estratos, apresentando amplos espaços intercelulares (fig. 8). Idioblastos com conteúdo corado por Azul de toluidina estão distribuídos por todo o mesofilo, geralmente situados próximos à epiderme adaxial (fig. 8); ocorre reação metacromática com o Azul de toluidina, resultando em uma coloração esverdeada indicando a presença de polifenóis. A epiderme foliar é uniestratificada em ambas as faces (fig. 8). A folha é hipoestomática, com estômatos situados no mesmo nível das demais células da epiderme (figs. 8 e 11). É possível observar a presença de cutícula relativamente fina (fig. 11).

As espessuras da epiderme das faces adaxial e abaxial da folha foram maiores em microrrelevo convexo (p < 0.01), enquanto que a densidade estomática foi mais alta em amostras oriundas de microrrelevos côncavos (p < 0.05). Os demais atributos anatômicos não variaram significativamente (tab. 3).

Garcinia gardneriana (Planch & Triana) Zappi Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se plano-convexa (fig. 12). A epiderme é uniestratificada, sendo recoberta por cutícula relativamente espessa, tanto na face adaxial, quanto na abaxial. Células da epiderme encontram-se fortemente coradas, sendo indicativo de presença de secreção em seu interior (fig. 12). O córtex é formado por duas camadas de colênquima internamente a epiderme, seguido por parênquima fundamental. O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte, em forma de arco (fig. 12).

Os caracteres da nervura principal analisados não apresentaram variação significativa entre os índices de convexidade (ver tab. 3).

Região do limbo

A epiderme é uniestratificada em ambas as faces. Recobrindo a epiderme, é possível observar a presença de cutícula relativamente espessa. A folha é hipoestomática e os estômatos estão localizados no mesmo nível das células da epiderme (fig. 13). O mesofilo apresenta parênquima paliçádico uniestratificado, enquanto o parênquima lacunoso é composto por seis a oito estratos, apresentando amplos espaços intercelulares (fig. 13). As células do parênquima, adjacentes às faces adaxial e abaxial da epiderme, apresentam conteúdo evidenciado pela coloração com Azul de Toluidina (fig. 13). Há reação de metacromasia do corante Azul de Toluidina, indicando presença de compostos fenólicos (Barreiro & Machado 2007).

Observam-se células volumosas de paredes espessadas, próximas à epiderme da face adaxial, que são idioblastos com secreção evidenciada em seu interior (fig. 13). Também observam-se idioblastos com cristais de oxalato de cálcio distribuídos por todo o mesofilo, principalmente próximos ao parênquima paliçádico (fig. 13).

As espessuras da epiderme das faces adaxial e abaxial foram maiores em IC negativos (p < 0.05 e p < 0.01, respectivamente) (tab. 3). Foi verificada maior densidade estomática em IC positivo (p < 0.05). Para os demais atributos foliares, não se constatou diferenças significativas em relação ao microrrelevo.

Miconia cinnamomifolia Naudin

Nervura Principal

A nervura principal é plano-convexa, sendo mais proeminente na face abaxial (fig. 14). Apresenta epiderme uniestratificada, sendo recoberta por cutícula em ambas as faces (figs. 14, 18 e 19). Células adjacentes à epiderme apresentam conteúdo intensamente corado, nas faces adaxial e abaxial (figs. 14,18 e 19).

O córtex é formado externamente por quatro a seis camadas de colênquima e internamente por várias camadas de parênquima fundamental, próximo à epiderme da face adaxial há duas camadas de parênquima clorofiliano (fig. 14). Ainda no córtex são observadas células isoladas de parede espessa e lignificada (figs. 14-16). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular bicolateral central de grande porte, em forma de arco e vários feixes bicolaterais de pequeno porte voltados para a face adaxial (figs. 14-15). Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio são observados junto ao floema e xilema (figs. 14-16).

As espessuras da nervura principal e da cutícula da epiderme na face adaxial foram maiores em microrrelevo côncavo (p < 0.01). Não foi encontrada diferença significativa em outras características da nervura principal analisadas (ver tab. 3).

Região do limbo

A epiderme foliar é uniestratificada em ambas as faces (fig. 17). Uma cutícula relativamente fina reveste a lâmina foliar. A folha é hipoestomática, estando o estômato situado no mesmo nível das demais células da epiderme. O mesofilo é dorsiventral: o parênquima paliçádico apresenta de dois a três estratos e o parênquima lacunoso é composto por quatro a seis estratos, apresentando amplos espaços intercelulares (fig. 17). Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio também são comumente encontrados no mesofilo, geralmente com ocorrência entre a epiderme na face adaxial e o parênquima paliçádico (fig. 17).

Tanto a cutícula da face adaxial, quanto da face abaxial, apresentaram espessura maior em microrrelevo convexo (p < 0.05). Os demais atributos foliares não exibiram diferença significativa quanto ao índice de convexidade (tab. 3).

Miconia rigidiuscula Cogn.

Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se biconvexa, sendo muito mais proeminente junto à face abaxial (fig. 20). O córtex é formado por duas a quatro camadas de colênquima adjacente à epiderme e parênquima fundamental, e próximo à face adaxial há duas camadas de parênquima clorofiliano (fig. 20). Ainda no córtex são observadas células isoladas de parede espessada e idioblastos com cristais de oxalato de cálcio tipo drusas. O sistema vascular é formado por um único feixe vascular bicolateral central de grande porte, em forma de arco e vários feixes bicolaterais de pequeno porte voltados para a face adaxial (fig. 20). A epiderme é unisseriada, sendo recoberta por cutícula relativamente fina em ambas as faces (figs. 22 e 23).

Região do limbo

A epiderme foliar é uniestratificada em ambas as faces (fig. 21). A folha é hipoestomática e os estômatos situados no mesmo nível das células da epiderme abaxial. O mesofilo é dorsiventral, apresentando estratos compactos, sem grandes espaços intercelulares (fig. 21). O parênquima paliçádico é constituído de um a dois estratos e o parênquima lacunoso é composto por cinco a sete estratos celulares (fig. 21). Há ocorrência de idioblastos com cristais de oxalato de cálcio, em geral localizados entre o parênquima paliçádico e o lacunoso (fig. 21). É possível observar a presença de cutícula relativamente fina (figs. 24 e 25).

Não foi constatada diferença significativa nos atributos foliares de *M. rigidiuscula* quanto ao índice de convexidade (tab. 3).

Mollinedia oligantha Perkins Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se biconvexa (fig. 26), porém com

25

protuberância levemente mais acentuada em secções de folhas provenientes de microrrelevo convexo (fig. 33). A epiderme na face adaxial apresenta dois estratos celulares, a epiderme e uma camada subepidérmica, porém sendo uniestratificada na face abaxial (fig. 26). Cutícula relativamente grossa recobre a epiderme em ambas as faces (figs. 28 e 29). O córtex é formado por quatro a seis camadas de colênquima mais externamente, duas a três camadas de parênquima clorofiliano e várias camadas de parênquima fundamental mais internamente (fig. 26 e 33). No córtex ainda são observados idioblastos com conteúdo fenólico e lipofílico (fig. 26 e 33). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte, em forma de arco e mais dois voltados para face adaxial. Fibras perivasculares de paredes lignificadas são observadas junto ao floema e xilema (fig.26 e 33).

A espessura total da nervura principal apresentou maior valor em microrrelevo convexo (p < 0.01). Entretanto, as espessuras da cutícula das faces adaxial e abaxial foram maiores em microrrelevo côncavo (p<0.05 e p<0.01, respectivamente). A proporção de tecido esclerenquimático não diferiu significativamente (tab. 3).

Região do limbo

A folha é hipoestomática. A epiderme da face abaxial é uniestratificada, porém na face adaxial apresenta dois estratos celulares, observada em secções de folhas provenientes de microrrelevos côncavo (fig. 27) e convexo (fig. 34). A epiderme é recoberta por cutícula relativamente fina (figs. 30 a 32). O mesofilo com parênquima paliçádico composto por um a dois estratos, e parênquima lacunoso com cerca de cinco estratos apresentando amplos espaços intercelulares (figs. 27 e 34). Distribuídos por todo o mesofilo estão idioblastos com conteúdo denso (figs. 27, 32 e 34).

Os seguintes parâmetros apresentaram maiores valores em microrrelevo côncavo: espessura da epiderme abaxial (p < 0.05), espessuras da cutícula das faces adaxial (p < 0.05) e abaxial (p < 0.01), bem como a densidade estomática (p < 0.01). Como contraste, verificou-se maior espessura do parênquima paliçádico em IC positivo (p < 0.05). Não foi observada diferença significativa nos demais atributos foliares mensurados (ver tab. 3).

Mollinedia schottiana (Spreng.) Perkins Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se biconvexa (fig. 35). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte, em forma de arco e mais dois voltados para face adaxial (fig. 35). Fibras perivasculares de paredes lignificadas são observadas junto ao floema e xilema (fig. 35, 36 e 43). O córtex é formado por quatro a seis camadas de colênquima mais externamente, parênquima fundamental e duas a três camadas de parênquima clorofiliano mais internamente (fig. 35 e 43). A epiderme da face adaxial apresenta

dois estratos celulares, sendo que a epiderme da face abaxial é uniestratificada (figs. 35 e 43). Cutícula relativamente espessa recobre a epiderme (figs. 39, 40, 46 e 47). Há ocorrência de tricomas tectores longos (fig. 43).

Esta espécie apresentou diferenças anatômicas significativas em relação ao índice de convexidade do relevo. Entre as diferenças das amostras coletadas em parcelas com IC positivos e negativos, verificou-se que as secções referentes às áreas convexas apresentaram maior quantidade de tricomas (fig. 43) e maior espessura total da nervura principal (p < 0.01). Para outros atributos foliares não houve diferença significativa nos resultados analisados (tab. 3).

Região do limbo

A folha é hipoestomática, apresenta epiderme com dois estratos na face adaxial e uniestratificada na face abaxial (figs. 37, 38, 44 e 45). No mesofilo, o parênquima paliçádico é composto por um a dois estratos (figs. 37, 38, 44 e 45). O parênquima lacunoso com cerca de cinco a sete estratos, apresenta amplos espaços intercelulares (figs. 37, 38, 44 e 45). Distribuídos por todo o mesofilo estão células com conteúdo fortemente corado (figs. 37 e 45). Em várias regiões do mesofilo foi observada a presença de cristais (figs. 38). A epiderme é recoberta por cutícula relativamente fina (figs. 41, 42, 48 e 49).

Diferenças significativas dos caracteres foliares, relacionadas ao índice de convexidade das parcelas, foram encontradas nas espessuras da lâmina foliar, dos parênquimas paliçádico e lacunoso, e da cutícula da epiderme adaxial; estes apresentaram valores mais altos em microrrelevo côncavo (p < 0.01 para todos os itens citados, ver tab. 3). Nas secções transversais é possível observar que folhas provenientes de ambos os microrrelevos apresentam tricomas (fig. 37, 44 e 45), porém plantas oriundas de áreas convexas apresentaram tricomas tectores mais longos e em maior quantidade (fig. 44 e 45).

Ocotea venulosa (Nees) Baitello Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se biconvexa, sendo mais proeminente junto à face adaxial (fig. 50). O córtex é formado externamente por duas a três camadas de células de parede espessada e lignificada, e internamente por parênquima fundamental e duas a três camadas de parênquima clorofiliano (fig. 50). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte, em forma de arco (fig. 50). Fibras perivasculares de paredes lignificadas são observadas junto ao floema e xilema (fig. 50).

Observou-se a presença de idioblastos, células parenquimáticas maiores que as demais e com parede de espessamento irregular que não se coraram com Azul de Toluidina, localizados próximos à epiderme da face adaxial (fig. 50). Também é possível observar idioblasto com conteúdo evidenciado por reação com Sudan IV (fig. 52). A epiderme é uniestratificada, sendo

recoberta por cutícula grossa tanto na face adaxial, quanto na abaxial formando flanges cuticulares em ambas as faces (figs. 52 e 53).

Região do limbo

A epiderme de *Ocotea venulosa* é uniestratificada em ambas as faces (fig. 51). É possível observar a presença de cutícula espessa (figs. 54 e 55). A epiderme é constituída por células retangulares, com paredes periclinais externas providas de cutícula, que se projeta para o interior das paredes anticlinais, formando flanges cuticulares (figs. 54 e 55). A folha é hipoestomática, sendo o estômato levemente projetado em relação às demais células da epiderme (fig. 55). O mesofilo é constituído por um a dois estratos de parênquima paliçádico e parênquima lacunoso, composto por cinco a sete estratos, apresentando amplos espaços intercelulares. Idioblastos volumosos, maiores que as demais células do mesofilo e com parede de espessamento irregular, que não se coraram com Azul de Toluidina (fig. 51 e 54), são observados próximos à epiderme na face adaxial.

Os caracteres foliares de *O. venulosa* analisados não apresentaram diferença significativa em relação ao índice de convexidade (ver tab. 3).

Piper scutifolium Yunck.

Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se biconvexa (fig. 56). O córtex é formado externamente por quatro a seis camadas de colênquima, e duas a três camadas de parênquima clorofiliano e parênquima fundamental mais internamente (fig. 56). O sistema vascular é formado por três feixes vasculares colaterais envoltos por fibras de paredes lignificadas (fig. 56 e 57). Na região central da nervura observa-se a presença de um espaço com conteúdo fortemente evidenciado por coloração com Azul de Toluidina (figs. 56 e 57). A epiderme é constituída por dois estratos celulares (fig. 56), sendo recoberta por cutícula espessa em ambas as faces (figs. 59 e 60).

Diferenças significativas foram verificadas nas espessuras da nervura (maior em microrrelevo convexo, p < 0.05) e da cutícula da face abaxial (maior em microrrelevo côncavo, p < 0.01). Não há diferença significativa para os demais atributos foliares relacionados à nervura principal (ver tab. 3).

Região do limbo

A folha de *Piper* é hipoestomática e os estômatos encontram-se no mesmo nível das demais células epidérmicas (fig. 58). A epiderme é formada por dois estratos celulares (fig. 58), recoberta por cutícula relativamente espessa (figs. 61 e 62). Observa-se que a camada mais interna da epiderme é constituída por células grandes e de paredes finas em ambas as faces (fig.

58). No mesofilo, o parênquima paliçádico é uniestratificado e o parênquima lacunoso é constituído de duas a quatro camadas celulares (fig. 58). Ambos apresentam-se bem compactos, com poucos espaços intercelulares significativos. Há presença de idioblastos com cristais, e outras inclusões não definidas, distribuídas pelo mesofilo.

Os atributos foliares do mesofilo não apresentaram diferenças significativas relacionadas ao índice de convexidade (p > 0,05, ver tab. 3).

Psychotria leitana C.M. Taylor Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se plano-convexa, sendo mais proeminente junto à face adaxial (fig. 63 e 69). A epiderme é uniestratificada (fig. 63). O córtex é formado por duas a três camadas de colênquima mais externamente, e por parênquima fundamental e duas a três camadas de parênquima clorofiliano mais internamente (figs. 63 e 69). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte, em forma de arco (figs. 63 e 69). Fibras perivasculares de paredes lignificadas são observadas junto ao floema e xilema (fig. 63 e 69). Verificou-se a ocorrência de idioblastos com cristais, próximos à epiderme da face adaxial e ao feixe vascular (fig. 69). Observa-se cutícula relativamente espessa nas faces adaxial e abaxial (figs. 65, 66, 71 e 72). Observou-se presença de tricomas tectores e idioblastos em grande parte das secções analisadas, porém em amostras provenientes de áreas com microrrelevo convexo houve maior ocorrência de tricomas e idioblastos com cristais.

Quanto aos caracteres da nervura principal, não foram constatadas diferenças significativas relacionadas ao microrrelevo (tab. 3).

Região do limbo

A epiderme foliar é uniestratificada em ambas as faces (figs. 64 e 70). O mesofilo é constituído por dois estratos celulares de parênquima paliçádico e por três a quatro estratos de parênquima lacunoso, que apresentando amplos espaços intercelulares (figs. 64 e 70). Foi observada ocorrência de idioblastos com cristais de oxalato de cálcio, principalmente próximos ao parênquima paliçádico (figs. 64 e 70). A folha é hipoestomática, com estômatos localizados no mesmo nível em relação às demais células da epiderme (figs. 68). Observa-se cutícula relativamente delgada (figs. 67, 68, 73 e 74).

Em relação ao índice de convexidade, os seguintes caracteres apresentaram diferença significativa (p < 0.01), sendo maiores em microrrelevo convexo: espessuras da lâmina foliar, da epiderme nas faces adaxial e abaxial, e do parênquima lacunoso. A espessura da cutícula da face abaxial do mesofilo e a densidade estomática também apresentaram diferenças significativas (p < 0.01), porém com maiores valores relacionados a microrrelevos côncavos (ver tab. 3).

Psychotria nuda (Cham. & Schltdl.) Wawra Nervura Principal

A nervura principal apresenta-se biconvexa em secção transversal, com projeção maior em direção à face adaxial (fig. 75). A epiderme é uniestratificada(fig. 75). O córtex é formado por quatro a seis camadas de células de colênquima, parênquima fundamental e uma a duas camadas de parênquima clorofiliano voltado para face adaxial (fig.75). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central de grande porte, em forma de arco (fig. 75). Fibras perivasculares de paredes lignificadas são observadas junto ao floema e xilema (fig. 75). Presença de cutícula relativamente espessa tanto na face adaxial, quanto na abaxial (figs. 78 e 79).

Quanto à convexidade, foi encontrada diferença significativa na espessura da cutícula da face adaxial (p<0,05), maior em microrrelevo convexo (tab. 3). Para os demais atributos da nervura principal, não houve diferença relacionada ao índice de convexidade.

Região do limbo

A epiderme foliar é uniestratificada (fig. 76 e 77). A folha é hipoestomática, com estômatos localizados no mesmo nível em relação às demais células da epiderme (fig. 76). O mesofilo é formado por parênquima paliçádico uniestratificado e por três a seis estratos de parênquima lacunoso, com presença de amplos espaços intercelulares (figs. 76 e 77). Foi observada ocorrência de idioblastos com cristais tipo ráfide e outros (independentemente do microrrelevo da qual a amostra foi coletada) (figs. 76 e 77). Observa-se cutícula relativamente espessa nas faces adaxial e abaxial (figs. 80 e 81).

Em amostras provenientes de microrrelevos convexos, notou-se maior espessura do parênquima lacunoso (p<0,05) e da cutícula da face adaxial do mesofilo (p<0,05), bem como maior ocorrência de espaços intercelulares no parênquima lacunoso, quando comparadas a amostras originárias de parcelas côncavas (figs. 76 e 77). Espessura da epiderme abaxial e densidade estomática também apresentaram diferenças significativas (p<0,01), porém com os maiores valores relacionados a microrrelevos côncavos. Os demais parâmetros foliares não possuíam valores significativamente diferentes (tab. 3).

Psychotria suterella Müll. Arg. Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se biconvexa, com maior proeminência junto à face abaxial (fig. 82). A epiderme é uniestratificada (fig. 82). O córtex é formado externamente por uma a duas camadas de colênquima, por duas a sete camadas de parênquima fundamental, e por uma a duas camadas de parênquima clorofiliano voltado para a face adaxial (fig.82). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central
de grande porte, em forma de arco (fig. 82). Fibras perivasculares de paredes lignificadas são observadas junto ao floema e xilema (fig. 82). É possível observar uma a duas camadas de células com parede celular espessa e lignificada internamente a epiderme abaxial (fig.82). Também na região da face abaxial, abaixo do feixe vascular, observa-se a presença de duas cavidades, de diâmetro considerável em relação às demais células da nervura (fig. 82). Esta singularidade da espécie é uma das características que corrobora com grande acréscimo na espessura total da nervura principal. Cutícula espessa recobre a epiderme tanto na face adaxial, quanto na abaxial (figs. 84, 85, 89 e 90).

Em relação ao índice de convexidade, a espessura da nervura apresenta diferença significativa (p<0,01), sendo maior em microrrelevo côncavo. Para os demais caracteres da nervura principal não foram verificadas diferenças significativas (ver tab. 3).

Região do limbo

A epiderme foliar é uniestratificada (fig. 83) e recoberta por cutícula nas faces adaxial e abaxial (figs. 86, 87, 91 e 92). O mesofilo é constituído por um ou dois estratos celulares de parênquima paliçádico e por cerca de quatro estratos de parênquima lacunoso (figs. 83 e 88). Verificou-se a presença de idioblastos com cristais, tendo maior ocorrência em amostras provenientes de microrrelevos côncavos (figs. 88). A folha é hipoestomática, com estômatos levemente projetados em relação às demais células da epiderme (figs. 83 e 92).

Foram encontradas diferenças significativas em relação às espessuras do parênquima paliçádico (p<0,01) e da cutícula da face adaxial do mesofilo (p<0,05), com maiores valores em microrrelevos convexos. Contrastantemente, a espessura da epiderme na face abaxial (p<0,01) e a densidade estomática (p<0,05) apresentam valores mais altos relacionados a microrrelevos côncavos (ver tab. 3). As outras características foliares não possuem variação significativa relacionada à convexidade.

Roupala brasiliensis Klotzsch Nervura Principal

Em secção transversal, a nervura principal apresenta-se plano-convexa, com maior protuberância junto à face abaxial (fig. 93). A epiderme é uniestratificada (fig. 93). O córtex é formado por duas camadas de parênquima clorofiliano adjacente à epiderme da face adaxial, e duas a quatro camadas de colênquima junto à face abaxial (fig. 93). Observa-se que o parênquima clorofiliano e uma camada de células do colênquima adjacente à epiderme da face abaxial apresentam conteúdo evidenciado por forte coloração com Azul de Toluidina (fig. 93). O sistema vascular é formado por cinco feixes vasculares colaterais centrais separados por uma ou duas fileiras de células parenquimáticas, dispostos em forma de arco e por dois feixes menores adjacentes à face adaxial (fig. 93). Fibras de paredes lignificadas são observadas junto ao floema

e xilema (fig. 93). Cutícula relativamente espessa é observada em ambas as faces (figs. 96 e 97).

A espessura da nervura principal apresenta diferença significativa (p<0,01) em relação à convexidade, tendo maior valor em microrrelevo convexo (ver tab. 3). Não foram verificadas mais diferenças relacionadas à topografia.

Região do limbo

A epiderme foliar é uniestratificada em ambas as faces (figs. 94 e 95). A folha é hipoestomática, com estômato localizado no mesmo nível das demais células da epiderme na face adaxial (fig. 94). O mesofilo é formado por parênquima paliçádico unisseriado contendo compostos fenólicos, e por parênquima lacunoso composto por cinco a seis estratos, com grandes espaços intercelulares (figs. 94 e 95). A primeira camada do parênquima lacunoso, adjacente ao paliçádico, e a camada adjacente à epiderme da face abaxial contém compostos fenólicos, presença indicada pela coloração esverdeada com Azul de Toluidina (figs. 94, 95 e 98). Toda a epiderme é recoberta por cutícula, sendo a camada da face adaxial relativamente mais espessa quando comparada à face abaxial (figs. 98 e 99).

As espessuras da epiderme das faces adaxial e abaxial são maiores em microrrelevo convexo (p<0,01 e p<0,05, respectivamente). A espessura do parênquima paliçádico é maior em microrrelevo côncavo (p<0,01). Não foram observadas diferenças significativas nas demais características foliares em relação ao indice de convexidade (ver tab. 3).

Virola bicuhyba Warb.

Nervura Principal

Em secção tranversal, apresenta-se plano-convexa, com maior projeção junto à face abaxial (fig. 100). A nervura principal possui epiderme unisseriada, recoberta por cutícula relativamente espessa (fig. 100). O córtex é formado externamente por duas a cinco camadas de colênquima e por cinco a sete camadas de parênquima fundamental mais internamente (fig. 100). As células da epiderme na face abaxial e duas camadas de células de colênquima adjacentes apresentam conteúdo evidenciado por coloração com Azul de Toluidina (fig. 100). O sistema vascular é formado por um único feixe vascular colateral central em forma de arco e por um feixe menor adjacentes à face adaxial (fig. 100). Fibras de paredes lignificadas são observadas junto ao floema e xilema (fig. 100).

Quanto ao índice de convexidade, há diferença significativa na espesssura da cutícula da face abaxial (p<0,05), com maior média em microrrelevo convexo (ver tab. 3). Não foi verificada diferença significativa nos demais atributos analisados.

Região do limbo

A epiderme foliar é uniestratificada em ambas as faces, sendo recoberta por cutícula relativamente espessa (fig. 101). A folha é hipoestomática, com estômatos levemente acima do nível das células epidérmicas (fig. 101). O mesofilo é constituído por parênquima paliçádico uniestratificado e por parênquima lacunoso variando de quatro a seis estratos. Observa-se presença de idioblasto volumoso, com parede espessada, localizado na região do parênquima lacunoso (fig. 101).

Os caracteres da região do limbo de *V. bicuhyba* não apresentaram diferenças significativas relacionadas ao índice de convexidade (tab. 3).

Densidade Estomática

Para determinação da densidade estomática foram realizadas impressões nas faces adaxial e abaxial da epiderme foliar. No total foram contabilizadas 2376 impressões estomáticas. Os valores da densidade estomática estão apresentados na tabela 3.

Das 15 espécies *Brosimum lactescens* apresentou a maior densidade estomática entre as espécies estudadas, com médias de 33,27 (em microrrelevo convexo) e 38,2 estômatos por área (em microrrelevo côncavo). *Psychotria suterella* apresentou as menores médias de densidade estomática, sendo 7,92 estômatos em áreas convexas e 8,52 em áreas côncavas (ver tab. 3).

Todas as amostras foram analisadas, com o procedimento de contagem dos estômatos, e uma parte foi fotografada para registro das informações. As figuras 102 a 116 ilustram parte desse acervo de registros. A seguir são descritos resultados obtidos da observação da vista frontal da folha de algumas das espécies.

Todas as espécies estudadas são hipoestomáticas, possuindo estômatos somente na face abaxial da epiderme da folha. Assim como a densidade estomática, a observação da epiderme fornece informações características de cada espécie.

Em vista frontal da face abaxial da epiderme de *Psychotria nuda* observou-se células da epiderme apresentando paredes anticlinais sinuosas (figs. 102 e 103) e presença de tricomas (fig. 104).

Em *Mollinedia oligantha*, observando a superfície da face abaxial da região do limbo, verificou-se presença de células com paredes anticlinais poligonais com leve sinuosidade (figs. 105 a 107). Outra espécie de Monimiaceae estudada, *Mollinedia schottiana*, também apresenta células epidérmicas com paredes anticlinais poligonais levemente sinuosoas (figs. 108 a 109).

Analisando a epiderme na face abaxial de *Psychotria leitana* é possível observar células epidérmicas com paredes anticlinais com sinuosidade mais acentuada (figs. 110 a 113).

Foi observada presença de tricomas na epiderme da face abaxial de *Psychotria suterella* (fig. 114). A espécie apresenta células epidérmicas com paredes anticlinais poligonais (figs. 114 a 116).

- Figs. 3-4 : Secções transversais da folha de *Brosimum lactescens* (S. Moore) C.C. Berg. 3: Região da nervura principal da folha, observar o feixe vascular e colênquima. 4: Região do limbo. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; F: fibras perivasculares; FI: floema; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 100 μm (3 e 4).
- Figs. 5-6: Secções transversais da folha de *Campomanesia guaviroba* Benth & Hook f. 5: Região da nervura principal da folha. 6: Região do limbo; detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. Observar a presença de idioblasto (asterisco). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 100 μm (6), 250 μm (5).
- Figs. 7-11: Secções transversais da folha de *Faramea picinguabea* M. Gomes. 7: Região da nervura principal da folha. 8: Região do limbo; observar a presença de idioblastos (setas).
 9-10: Detalhe da cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV, das faces adaxial (9) e abaxial (10) (barra= 25 μm). 11: Cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV; observar a presença de idioblasto e estômatos. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; Id: idioblasto; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras: 25 μm (9 e 10), 50 μm (8), 250 μm (7).



- Figs. 12-13: Secções transversais da folha de *Garcinia gardneriana* (Planch & Triana) Zappi. 12: Região da nervura principal da folha; observar células da epiderme fortemente coradas por Azul de Toluidina, indicando secreção em seu interior (pontas de setas). 13: Região do limbo; observar presença de idioblasto (asterisco), cutícula (ponta de seta), cristais de oxalato de cálcio (setas). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; Fv: feixe vascular; Pf: parênquima fundamental; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras= 50 μm (13), 250 μm (12).
- Figs. 14-19: Secções transversais da folha de *Miconia cinnamomifolia* Naudin. 14: Região da nervura principal da folha; observar células da epiderme fortemente coradas com Azul de Toluidina (setas). 15: Detalhe da região da nervura principal; observar células com parede espessa (ponta de seta) e ocorrência de drusas (D). 16: Detalhe da região da nervura principal; observar espessamento das paredes das células do colênquima e presença de idioblasto com cristais de oxalato de cálcio. 17: Região do limbo; observar idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (pontas de seta). 18-19: Região da nervura principal, face adaxial (18) e abaxial (19) da epiderme; detalhe para a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV; observar células com paredes espessas (pontas de seta) e conteúdo fortemente corado (seta). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; D: drusas; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; Fv: feixe vascular; Id: idioblasto; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 25 μm (15, 16, 18 e 19), 50 μm (17), 125 μm (14)



- Figs. 20-25: Secções transversais da folha de *Miconia rigidiuscula* Cogn. 20: Região da nervura principal da folha; estão evidenciados idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (ponta de seta); observar um feixe vascular central (Fvc) e outros feixes de pequeno porte (Fv, indicados por setas) voltados para a face adaxial. (barra= 125 μm). 21: Região do limbo; ponta de seta indica idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (barra= 50 μm). 22-25: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 22-23: Região da nervura principal da folha, face adaxial (22) e abaxial (23) da epiderme. 24-25: Região do limbo, face adaxial (24) e abaxial (25) da epiderme. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; FI: floema; Fv: feixe vascular; Fvc: feixe vascular central; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 25 μm (22 a 25), 50 μm (21), 125 μm (20).
- Figs. 26-34: Secções transversais da folha de *Mollinedia oligantha* Perkins. 26-27: Secções provenientes de amostras coletadas em microrrelevo côncavo. 26: Região da nervura principal da folha; observar um feixe vascular central (Fvc) e mais dois voltados para face adaxial (indicados por setas); presença de idioblastos (ponta de seta). 27: Região do limbo; destaque para epiderme multisseriada da face adaxial (Ad) e idioblastos (setas). 28-32: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 28-29: Região da nervura principal, face adaxial (28) e abaxial (29) da epiderme. 30-32: Região do limbo, face adaxial (30 e 32) e abaxial (31) da epiderme; observar estômato (31) e idioblastos com conteúdo evidenciado (ponta de seta) na fig. 32. 33-34: Secções provenientes de amostras coletadas em microrrelevo convexo. 33: Região da nervura principal. 36: Região do limbo; observar presença de idioblastos (seta). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; F: fibras perivasculares; FI: floema; Fv: feixe vascular; Fvc: feixe vascular central; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 25 µm (28 a 32), 50 µm (27 e 34), 250 µm (26 e 33).



- Figs. 35-42: Secções transversais da folha de *Mollinedia schottiana* Perkins coletadas em micorrelevo côncavo. 35: Região da nervura principal da folha. 36: Detalhe da região da nervura principal; observar fibras perivasculares; pontas de setas indicam formação de cristais. 37-38: Região do limbo. 37: Presença de idioblastos (pontas de seta) e células com compostos fenólicos (setas). 38: Setas indicam idioblastos com cristais de oxalato de cálcio. 39-42: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 39-40: Região da nervura principal, face adaxial (39) e abaxial (40) da epiderme. 40-42: Região do limbo, face adaxial (41) e abaxial (42) da epiderme; observar estômato (42). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; F: fibras perivasculares; FI: floema; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; T: tricoma; X: xilema). Barras = 25 μm (39 a 42), 50 μm (37 e 38), 125 μm (36), 250 μm (35).
- Figs. 43-49: Secções transversais da folha de *Mollinedia schottiana* Perkins coletadas em microrrelevo convexo. 43: Região da nervura principal da folha; observar maior ocorrência de tricomas (T). 44-45: Região do limbo; observar idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (setas) e tricomas (T). Secções transversais das faces adaxial (49) e abaxial (50) do mesofilo (barra= 25 μm). 46-49: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 46-47: Região da nervura principal, face adaxial (46) e abaxial (47) da epiderme. 48-49: Região do limbo, face adaxial (48) e abaxial (49) da epiderme. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; F: fibras perivasculares; FI: floema; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; T: tricoma; X: xilema). Barras = 25 μm (45 a 49), 50 μm (44), 250 μm (43).



- Figs. 50-55: Secções transversais da folha de *Ocotea venulosa* (Nees) Baitello. 50: Região da nervura principal da folha; observar presença de idioblastos (asteriscos) e fibras perivasculares (F). 51: Região do limbo; asteriscos indicam idioblastos. 52-55: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 52-53: Região da nervura principal, face adaxial (52) e abaxial (53) da epiderme; setas indicam flanges cuticulares (52 e 53), e ponta de seta sinaliza idioblasto (52). 54-55: Região do limbo, face adaxial (54) e abaxial (55) da epiderme; observar flanges cuticulares (setas); idioblasto (54) e estômato (55). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; Id: idioblasto; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 25 μm (52 a 55), 100 μm (51), 250 μm (50).
- Figs. 56-62: Secções transversais da folha de *Piper scutifolium* Yunck. 56-57: Região da nervura principal da folha; observar três feixes vasculares; asterisco sinaliza a presença de espaço na região central da nervura, com secreção fortemente corada por Azul de Toluidina. 58: Região do limbo; observar camada subepidérmica (Cs), estômatos (E), idioblasto (seta), ráfides (R). 59-62: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 59-60: Região do limbo, face adaxial (61) e abaxial (59) e abaxial (60) da epiderme. 61-62: Região do limbo, face adaxial (61) e abaxial (62) da epiderme. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; Cs: camada subepidérmica; E: estômato; F: fibras perivasculares; Pc: parênquima clorofiliano; Pl: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; R: ráfide). Barras = 25 μm (57, 59 a 62), 50 μm (58), 125 μm (56).



- Figs. 63-68: Secções transversais da folha de *Psychotria leitana* C.M. Taylor coletadas em microrrelevo côncavo. 63: Região da nervura principal; observar presença de fibras perivasculares (F) e tricomas (T). 64: Região do limbo; pontas de setas indicam ráfides, seta sinaliza idioblasto com cristal de oxalato de cálcio. 65-68: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 65-66: Região da nervura principal, face adaxial (65) e abaxial (66) da epiderme; observar tricoma (66). 67-68: Região do limbo, face adaxial (67) e abaxial (68) da epiderme; observar estômato (68). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; Pc: parênquima clorofiliano; Pf: parênquima fundamental; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; T: tricoma; X: xilema). Barras = 25 μm (65 a 68), 50 μm (64), 125 μm (63).
- Figs. 69-74: Secções transversais da folha de *Psychotria leitana* C.M. Taylor coletadas em microrrelevo convexo. 69: Região da nervura principal da folha; setas indicam idioblastos com cristais de oxalato de cálcio. 70: Região do limbo; observar presença de ráfides (pontas de seta) e tricoma (T). 71-74: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 71-72: Região da nervura principal, face adaxial (71) e abaxial (72) da epiderme; observar presença de tricoma (72). 73-74: Região do limbo, face adaxial (73) e abaxial (74) da epiderme. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; Pc: parênquima clorofiliano; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; T: tricoma; X: xilema). Barras = 25 μm (71 a 74), 50 μm (70), 250 μm (69).



- Figs. 75-81: Secções transversais da folha de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra. 75: Região da nervura principal da folha; observar fibras perivasculares (F) e o parênquima clorofiliano (Pc). 76: Região do limbo; coletada em microrrelevo côncavo; observar idioblasto (Id) e estômato (E). 77: Região do limbo; coletada em microrrelevo convexo; evidencia-se idioblasto (Id). 78-81: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 78-79: Região da nervura principal, face adaxial (78) e abaxial (79) da epiderme. 80-81: Região do limbo, face adaxial (80) e abaxial (81) da epiderme. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; Fl: floema; Id: idioblasto; Pc: parênquima clorofiliano; Pl: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 25 μm (78 a 81), 50 μm (76 e 77), 125 μm (75).
- Figs. 82-92: Secções transversais da folha de Psychotria suterella Mull. Arg.. 82: Região da nervura principal da folha; observar a ocorrência de duas cavidades (asteriscos) próximas ao feixe vascular. 83 a 87: Secções transversais da folha de Psychotria suterella coletadas em micorrelevo convexo. 83: Região do limbo; observar estômato levemente projetado em relação às demais células da epiderme. 84-87: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 84-85: Região da nervura principal, face adaxial (84) e abaxial (85) da epiderme. **86-87:** Região do limbo, face adaxial (86) e abaxial (87) da epiderme. 88 a 92: Secções transversais da folha de Psychotria suterella coletadas em micorrelevo côncavo. 88: Região do limbo; observar idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (pontas de seta) e ráfide (seta). 89-92: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV. 89-90: Região da nervura principal, face adaxial (89) e abaxial (90) da epiderme. **91-92:** Região do limbo, face adaxial (91) e abaxial (92) da epiderme; observar estômato (92). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; Pc: parênquima clorofiliano; Pl: parênquima lacunoso; Pp: parênquima palicádico; X: xilema). Barras = 25 μm (84 a 87, 89 a 92), 50 μm (83 e 88), 125 μm (82).



- Figs. 93-99: Secções transversais da folha de *Roupala brasiliensis* Klotzsch. 93: Região da nervura principal da folha; observar fibras perivasculares (F) e células do parênquima clorofiliano e do colênquima com conteúdo fortemente corado com Azul de Toluidina (setas). 94-95: Região do limbo; observar estômato (100), feixes vasculares e setas indicam conteúdo fortemente corado em células do parênquima adjacentes à epiderme das faces adaxial e abaxial (101). 96-99: Detalhe da epiderme com a cutícula evidenciada pela reação com Sudan IV; observar flanges cuticulares (setas) e células adjacentes à epiderme com conteúdo evidenciado (pontas de seta). 96-97: Região da nervura principal, face adaxial (96) e abaxial (97) da epiderme; 98-99: Região do limbo, face adaxial (98) e abaxial (99) da epiderme. (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 25 μm (96 a 99), 50 μm (94 e 95), 125 μm (93).
- Figs. 100-101: Secções transversais da folha de *Virola bicuhyba* Warb. 100: Região da nervura principal da folha; observar fibras perivasculares (F) e células adjacentes à epiderme da face abaxial com conteúdo evidenciado pela coloração com Azul de Toluidina (seta). 101: Região do limbo; observar estômato (E) e idioblasto (asterisco). (Ab: epiderme abaxial; Ad: epiderme adaxial; Co: colênquima; E: estômato; F: fibras perivasculares; FI: floema; PI: parênquima lacunoso; Pp: parênquima paliçádico; X: xilema). Barras = 100 μm (101), 250 μm (100).



- Figs. 102-104: Vista frontal da região do limbo de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra.
 102: Estômatos evidenciados na face abaxial. 103: Superfície da face abaxial da região do limbo. 104: Superfície da face abaxial da folha; setas indicam tricomas. Barras: 25 μm (102), 100 μm (103 e 104).
- Figs. 105-107: Vista frontal da região do limbo de *Mollinedia oligantha* Perkins. 105: Superfície da face abaxial. 106: Superfície da face abaxial da região do limbo. 107: Estômatos da superfície abaxial. Barras: 25 μm (107), 50 μm (105), 100 μm (106).
- Figs. 108-109: Vista frontal da região do limbo de *Mollinedia schottiana* Perkins. 108: Estômatos da face abaxial. 109: Superfície da face abaxial do mesofilo. Barras= 25 μm (108), 50 μm (109).
- Figs. 110-112: Vista frontal da região do limbo de *Psychotria leitana* C.M. Taylor. 110: Estômatos da face abaxial. 111: Superfície da face abaxial da região do limbo. 112: Estômatos Barras= 25 µm(110-112).
- Figs. 113-116: Vista frontal da região do limbo de *Psychotria suterella* Mull. Arg. 113: Estômatos presentes na face abaxial . 114: Superfície da face abaxial; evidenciam-se tricomas e estômatos. 115: Superfície da face abaxial. 116: Estômatos. Barras= 25 μm (113), 50 μm (116), 100 μm (114 e 115).



Análise dos Dados

Nas figuras 117 a 124 são apresentadas as análises multivariadas: análise de agrupamento UPGMA, análises de componentes principais (PCA) e análises de redundâncias (RDA), relacionando variáveis ambientais a caracteres foliares.

Os caracteres foliares e as variáveis ambientais foram relacionados empregando-se análises multivariadas. O conjunto de dados das 15 espécies associadas aos microrrelevos côncavo e convexo foi inicialmente explorado empregando-se a análise de agrupamento. O dendrograma baseado em atributos foliares foi elaborado pelo método de agrupamento Canberra e com média de grupo UPGMA (fig. 117). A correlação cofenética do dendrograma expressa o grau de distorção da matriz original dos dados e é expresso pelo gráfico de correlação cofenética (fig. 118). O valor cofenético obtido neste estudo foi de 0,755322. Quanto maior o coeficiente cofenético, menor será a distorção da matriz original dos dados (Valentim 2000); dessa forma, a matriz original está bem representada e preservada.

Observando o dendrograma notam-se três agrupamentos maiores, nos quais estão relacionadas amostras associadas tanto a microrrelevo convexo (CX) quanto côncavo (C) dentro do mesmo grupo. O primeiro agrupamento inclui amostragens de *Psychotria leitana* (PL), *Mollinedia oligantha* (MO), *Psychotria nuda* (PN), *Psychotria suterella* (PS), *Brosimum lactescens* (B) e *Miconia rigidiuscula* (MR). O segundo grupo relaciona as seguintes espécies: *Miconia cinnamomifolia* (M), *Miconia rigidiuscula* (MR), *Mollinedia oligantha* (MO), *Garcinia gardneriana* (G) e *Faramea picinguabea* (F). Um terceiro conjunto engloba *Mollinedia schottiana* (MO), *Psychotria nuda* (PN), *Roupala brasiliensis* (R), *Virola bicuhyba* (V) e *Ocotea venulosa* (O). Mais isoladas e distantes encontram-se amostras de *Piper scutifolium* (P), *Mollinedia schottiana* (MO) e de *Psychotria nuda* (PN), que apresentam menor similaridade com as demais acima citadas.

Para a Análise de Componentes Principais (PCA), foi elaborada uma matriz com dados de atributos foliares de 50 parcelas, sendo 25 com microrrelevo convexo e 25 com microrrelevo côncavo. Os caracteres foliares analisados foram os seguintes:

- ETOTAL: espessura total da lâmina foliar;
- EPAD: espessura da epiderme da face adaxial;
- PPAL: espessura do parênquima paliçádico;
- PLAC: espessura do parênquima lacunoso;
- EPAB: espessura da epiderme da face abaxial;
- ESPNP: espessura da nervura principal;
- PESC: proporção esclerenquimática;
- CAD: espessura da cutícula da face adaxial da epiderme na nervura principal;
- CAB: espessura da cutícula da face abaxial da epiderme na nervura principal;

- CLAD: espessura da cutícula da face adaxial da região do limbo;
- CLAB: espessura da cutícula da face abaxial da região do limbo;
- DE: densidade estomática;
- AFE: área foliar específica;

Os caracteres SAD (espessura da camada subepidérmica da face adaxial) e SAB (espessura da camada subepidérmica da face abaxial) não foram incluídos nas análises pelo fato de estarem presentes em apenas uma espécie, *Piper scutifolium*.

Pela ordenação feita pela PCA não foi observada clara separação das amostras em relação a áreas côncavas ou convexas. A maior parte dos dados foi ordenada na região central do gráfico; somente as amostras de *Ocotea venulosa* associadas a microrrelevos côncavo (OC1) e convexo (OCX1) ficaram distanciadas (figs. 119 e 120). Aparentemente parte considerável dos dados está relacionada a densidade estomática (DE) e área foliar específica (AFE) (figs. 119 e 120).

Constatou-se que há uma ordenação das amostras relacionadas às variáves densidade estomática (DE), área foliar específica (AFE) e espessura do parênquima paliçádico (PPAL). Estas estão diretamente relacionadas entre si, mas apresentam uma relação inversa com as demais variáveis (figs. 119 e 120). Outra ordenação estaria mais vinculada aos seguintes atributos foliares: ETOTAL, EPAD, EPAB, PESC, CAD, CAB, CLAD e CLAB, que se apresentam positivamente relacionados (figs. 119 e 120).

A variância total dos dados foi explicada em aproximadamente 60% nos três eixos, contabilizando 25.21 % no eixo 1, 20.21% no eixo 2 e 14.44% no terceiro eixo (figs. 119 e 120).

Em seguida, procedeu-se à Análise de Redundâncias (RDA). A RDA foi baseada em duas matrizes de dados: uma contemplando dados foliares, anteriormente selecionados para a PCA, e a segunda matriz com variáveis ambientais. As variáveis ambientais analisadas foram:

- IC: índice de convexidade;
- Alt. Méd.: altitude média;
- Abert: abertura do dossel.

Observa-se que a Abert e o IC são positivamente relacionados, porém apresentam relação inversa com a Alt. Med. (figs. 121 e 122). A DE, PESC, CAD e CAB também têm relação positiva entre si, mas possuem relação inversa com os demais caracteres foliares (fig. 123). Por sua vez, a AFE, CLAD, EPAB, ESPNP, CLAB, EPAD, PPAL e ETOTAL são positivamente relacionados (fig. 123). A variância total dos dados explicada em RDA foi de 58,82% nos três eixos: 25.13%, 19.78% e 13.91%, respectivamente.

Com aplicação de RDA, não houve formação de uma tendência dos dados em relação às variáveis ambientais aplicadas (figs. 121 e 122). Neste caso, nenhuma das variáveis utilizadas exerce influência individual suficiente a ponto de formar um grupo de espécies com características adaptativas, morfológicas ou anatômicas, compartilhadas.

Em relação à RDA com caracteres foliares, aparentemente dois grupos foram ordenados. O primeiro agrupamento está relacionado com CAD, CAB, DE, PESC e PLAC (figs. 123 e 124). Envolve amostras provenientes de microrrelevos convexos (CX) e côncavos (C) de: *Brosimum lactescens* (B), *Campomanesia guaviroba* (C), *Faramea picinguabea* (F), *Miconia cinnamomifolia* (M), *Ocotea venulosa* (O), *Psychotria leitana* (PL), *Roupala brasiliensis* (R) e *Virola bycuhiba* (V).

O segundo agrupamento é constituído por amostras oriundas tanto de áreas côncavas (C) quanto convexas (CX) das seguintes espécies: *Miconia cinnamomifolia* (M), *Mollinedia oliganta* (MO), *Mollinedia schottiana* (MS), *Ocotea venulosa* (O), *Piper scutifolium* (P), *Psychotria leitana* (PL), *Psychotria nuda* (PN) e *Psychotria suterella* (PS). Este grupo encontra-se mais relacionado com: AFE, CLAD, CLAB, EPAD e ESPNP (figs. 123 e 124).

Encontram-se amostras distanciadas, não fortemente relacionadas com os caracteres foliares analisados (fig. 123 e 124). Situação semelhante ocorre em RDA associada a variáveis ambientais (figs. 121 e 122).



Figura 117: Dendrograma baseado em caracteres foliares de 15 espécies relacionados a microrrelevos convexos e côncavos, elaborado pelo método Canberra e média de grupo UPGMA.



Figura 118: Gráfico de Correlação Cofenética do método de agrupamento Canberra e com média de grupo UPGMA.



Figura 119: Gráfico dos eixos 1 e 2 da Análise de Componentes Principais (PCA) baseada em caracteres foliares de 15 espécies associadas a microrrelevos convexos e côncavos.



Figura 120: Gráfico dos eixos 1 e 3 da Análise de Componentes Principais (PCA) baseada em caracteres foliares de 15 espécies associadas a microrrelevos convexos e côncavos.



Figura 121: Gráfico dos eixos 1 e 2 da Análise de Redundâncias (RDA) baseada em variáveis ambientais.



Figura 122: Gráfico dos eixos 1 e 3 da Análise de Redundâncias (RDA) baseada em variáveis ambientais.



Figura 123: Gráfico dos eixos 1 e 2 da Análise de Redundâncias (RDA) baseada em caracteres foliares.



Figura 124: Gráfico dos eixos 1 e 3 da Análise de Redundâncias (RDA) baseada em caracteres foliares.

Discussão e Conclusão

A maioria das folhas das espécies estudadas não apresentou características atribuídas ao escleromorfismo, com exceção de casos pontuais que serão abordados a seguir. Características como menor área foliar, maior densidade estomática, maior espessura total da lâmina, abundância de tecido esclerenquimático, são indicativas de maior grau de escleromorfismo (Boeger & Wisniewski 2003). De forma geral, foram observados caracteres mesofíticos, decorrentes de um ambiente com alta pluviosidade e sem estação seca, onde o teor de água no solo nunca atua como fator limitante para o estabelecimento das espécies porque é um recurso abundante ao longo de todo o ano e em todas as posições topográficas.

Os resultados contrariaram a hipótese do estudo, que esperava uma correlação entre caracteres escleromorfos e índices de convexidade positivos. Também esperava-se que os atributos foliares sofressem alterações nas diferentes espécies de acordo com variações ambientais, como em resposta à intensidade luminosa. A disponibilidade hídrica é constante e abundante (não há deficit hídrico na região amostrada), e possivelmente contribui para a constância da estrutura foliar. A disponibilidade de nutrientes não aparenta possuir grande variação entre os microrrelevos (ao menos na área e na escala analisadas). Pode-se relacionar a fertilidade do solo com as condições de excesso de umidade que impedem a decomposição, havendo portanto o acúmulo de matéria orgânica nestes locais (Raij 1991). Esta situação se justifica pelo fato do excesso de umidade ser comumente verificado em vegetação sob mata, onde o sombreamento da vegetação reduz perda de água por evaporação, e em solos com elevados teores de argila, que preserva a umidade do solo. Assim sendo, nessas áreas onde há maior umidade, há a preservação de matéria orgânica, que influencia na retenção de cátions e conseqüentemente eleva os valores de saturação por bases, indicadores de solos mais férteis.

Foram observados caracteres levemente escleromorfos em alguns indivíduos, ou espécies, como: alta densidade estomática em *Brosimum lactescens* (tab. 3), incidência relativamente alta de idioblastos com cristais de oxalato de cálcio tipo drusa em *Miconia cinnamomifolia* (figs. 14 a 17) e em *Miconia rigidiuscula* (figs. 20 e 21), cutícula espessa em *Ocotea venulosa* (figs. 52 a 55), ocorrência de tricomas longos em *Mollinedia schottiana* (figs. 53 a 55), quantidade considerável de fibras perivasculares de paredes lignificadas em *Roupala brasiliensis* (fig. 93). Porém, foram alterações pontuais, não constituíram uma tendência nas espécies estudadas. A ausência de padrão também pode ser o resultado de várias condições microclimáticas contrastantes impostas pelas diferentes microtopografias (tais como período de exposição à luz, temperatura e evaporação do solo e do ar, taxas de acúmulo e decomposição de serrapilheira e matéria orgânica). Além do mais, os caracteres citados acima são utilizados como atributos de defesa contra herbivoria, não necessariamente um resultado associado a deficit hídrico ou nutricional.

Espécies que ocorrem em regiões úmidas e sombreadas geralmente produzem folhas com menores espessura e densidade estomática, comparadas a espécies de locais mais secos, ou mais expostos à luz (Abrams *et al.* 1994). Essas mudanças apresentam componentes tanto genéticos quanto ambientais. A espessura total apresenta relação diretamente proporcional à densidade estomática (Sobrado & Medina 1980; Tanner & Kapos 1982). Maior densidade estomática e menor área foliar, em espécies sob suprimento hídrico limitado, podem ser interpretadas como mecanismos de retenção de água, com diminuição da transpiração. Menor área foliar é associada com o aumento da espessura da lâmina, devido à presença de tecidos de sustentação e ao aumento no número de camadas do parênquima paliçádico (Fahn 1990).

No presente estudo, foi observada relação entre espessura do limbo e densidade, uma vez que os dois parâmetros apresentaram valores relativamente baixos. Os valores corroboram a influência de fatores ambientais a caracteres foliares, uma vez que o local não é caracterizado como tendo restrição hídrica. Entretanto, para esses caracteres não foram notadas significativas variações das espécies em relação aos índices de convexidade.

As seguintes espécies apresentaram diferença significativa em relação à densidade estomática: *Faramea picinguabea, Garcinia gardneriana, Mollinedia oligantha, Psychotria leitana, Psychotria nuda e Psychotria suterella.* Com exceção de *G. gardneriana*, as outras espécies apresentaram maior densidade estomática em microrrelevos côncavos contrariando a hipótese inicial, que considerava haver relação com áreas convexas.

Em geral, foram observados valores baixos para espessura da lâmina foliar, bem como para os parênquimas paliçádico e lacunoso. A espessura da folha exerce um importante papel no funcionamento da folha e da planta como um todo, sendo relacionada a estratégias de uso e aquisição de recursos. A quantidade de luz absorvida por uma folha, e a difusão de CO2 através dos tecidos, ao menos parcialmente, depende da espessura foliar (Agustí *et al.* 1994; Syvertsen *et al.* 1995; Vile *et al.* 2005). Folhas mais espessas foram associadas com aumento da longevidade e gastos, custos de construção (Mediavilla *et al.* 2001; Westoby *et al.* 2002).

Analisando a espessura da nervura principal, verificou-se variação significativa para *Brosimum lactescens, Mollinedia oligantha, Piper scutifolium e Roupala brasiliensis,* todas com maior média em microrrelevo convexo; *Miconia cinnamomifolia, Mollinedia schottiana* e *Psychotria suterella* apresentaram maior espessura em áreas côncavas. Era esperado que as espécies apresentassem maiores espessuras em áreas convexas, devido a características edáficas inerentes, como menor disponibilidade hídrica e nutricional. Com isso, haveria maior incremento em tecido colênquimático e vascular e na espessura da epiderme e da cutícula, resultando em aumento da espessura total da região da nervura principal. Todavia, outros fatores ambientais, como a luminosidade, devem ser considerados, podendo afetar a espessura da folha. Ressalta-se novamente que as características da planta são relacionadas a um conjunto de fatores ambientais, não somente a um único e determinante fator.

60

Em Piper scutifolium observou-se a ocorrência de camadas subepidérmicas tanto na face adaxial quanto abaxial. Diversos trabalhos abordam o tema com outras espécies de Piperaceae, questionando a ocorrência de uma hipoderme ou de uma epiderme múltipla, com resultados divergentes. Takemori *et al.* (2003) concluíram que o tecido subepidérmico especializado em reserva de água, citado como hipoderme para as espécies de *Peperomia*, origina-se a partir de divisões periclinais das células protodérmicas da face adaxial da folha, caracterizando uma epiderme múltipla. Souza *et al.* (2004) descrevem presença de epiderme múltipla em *Peperomia dahlstedtii* e camadas subepidérmicas em outras duas espécies, *Ottonia martiana* e *Piper diospyrifolium.* Trabalhos abordando o desenvolvimento de *Piper hispidum* não observaram divisões periclinais das células da protoderme, concluindo que as camadas subepidérmicas caracterizavam uma hipoderme (Albiero 2005). Como não há consenso, neste estudo optou-se pelo emprego do termo camada subepidérmica em *Piper scutifolium,* por ser necessário a realização de análise ontogenética para caracterizá-la como hipoderme ou epiderme múltipla.

Os estratos subepidérmicos frequentemente observados nas folhas de representantes de diferentes gêneros na família Monimiaceae têm sido mencionados geralmente na literatura, como hipoderme (Metcalfe & Chalk 1950; Money *et al.* 1950; Metcalfe 1987). Contudo, muitos estudos não relatam o processo de formação dessas camadas celulares. Segundo Esau (1977), uma epiderme múltipla origina-se por divisões periclinais das células protodérmicas, enquanto a hipoderme é formada a partir de divisões das células subjacentes à protoderme. Callado *et al.* (2006) descreveram o desenvolvimento ontogenético da lâmina foliar em *Mollinedia oligantha*, observando que o estrato interno é formado pelas divisões periclinais das células protodérmicas, e concluindo tratar-se de uma autêntica epiderme múltipla. Sendo assim, neste estudo considera-se a ocorrência de epiderme múltipla em *Mollinedia oligantha*. Como são espécies congenéricas, possivelmente também há presença de epiderme múltipla em *Mollinedia schottiana*.

A espessura da epiderme e da cutícula na face adaxial foi maior do que na face abaxial (das regiões do limbo e da nervura principal). Quadro semelhante foi observado por Boeger & Wisniewiski (2003), trabalhando com espécies arbóreas de Floresta Ombrófila Densa. Aumento na espessura de cutícula é considerado defesa contra herbivoria, pois a cutícula incrementa a espessura da folhas contribuindo com a sua textura coriácea. A cutícula atua como barreira contra fungos, bactérias e insetos (Boeger & Wisnieswiski 2003).

Avaliação quantitativa da cutícula mostra que essa característica varia de acordo com o ambiente. O espessamento da cutícula é um método simples de conservar água e a biossíntese da cutícula apresenta baixo custo energético (Fritsch & Salisbury 1955; Pallardy 1981). Cutículas mais finas, quando encontradas em diferentes ambientes, como foi observado, são resultado das condições de baixa irradiação e umidade alta dentro da floresta. A ausência de diferenças na espessura da cutícula entre os habitats sugere que, dentro da floresta, a disponibilidade hídrica não afeta a determinação, formação e espessura da cutícula. Temperatura também pode ser um estímulo. As mudanças da cutícula relacionadas a propriedades do espectro de radiação possuem um efeito indireto em relações hídricas, como resultado de alterações na temperatura da folha (Pallardy 1981).

A grande maioria dos cloroplastos está localizada nas células do parênquima paliçádico: devido à forma e ao arranjo das células, os cloroplastos podem se dispor paralelamente às paredes celulares, maximizando o uso da luz. Outro fator que aumenta a eficiência fotossintética é a ampliação de um sistema de espaços intercelulares no mesofilo, facilitando as trocas gasosas. Em todas as espécies analisadas houve predominância de parênquima paliçádico unisseriado (embora em algumas espécies possam ocorrer até três estratos), havendo incremento na espessura foliar.

A ocorrência de idioblastos oleíferos no mesofilo de *Piper hispidum* é descrita por Albiero (2005). Tratam-se de células usualmente isoladas que distinguem-se das células vizinhas em tamanho e forma, contendo substâncias lipídicas. O gênero Piper é conhecido pela produção de hidrocarbonetos, terpenos e compostos fenólicos (Keller & Klohs 1963; O`Hara *et al.* 1965). Em espécies de *Miconia* foram encontrados compostos fenólicos (Baldwin & Schultz 1988). Para espécies de *Ocotea* são descritos muitos compostos químicos como: alcalóides (Vilegas *et al.* 1989), lignanas (Morais *et al.* 1999), mono e sesquiterpenos (Diaz *et al.* 1980; Aiba *et al.* 1973), fenilpropanoídes (Diaz *et al.* 1980). Idioblastos oleíferos em órgãos vegetativos também são descritos para Monimiaceae, contendo principalmente mono e sesquiterpenos (Money *et al.* 1950; Gottlieb & Salatino 1987).

Coley (1988) propôs uma teoria na qual afirma que plantas adaptadas a ambientes com alta disponibilidade de recursos podem investir carbono no crescimento, apresentando baixos níveis de compostos fenólicos. Também propõe que espécies pioneiras possuem níveis de compostos fenólicos mais baixos e taxas de crescimento mais elevadas, quando comparadas a espécies não-pioneiras (Coley 1983).

Foram observados idioblastos nas secções da folha de *Piper scutifolium*, bem como em *Campomanesia guaviroba, Faramea picinguabea, Garcinia gardneriana, Ocotea venulosa e Virola bicuhyba*. Metcalfe & Chalk (1950) mencionam que canais ou células de conteúdo mucilaginoso são estruturas comumente encontradas em Piperaceae. Neste estudo, foi realizada coloração com Sudan IV, que evidencia substâncias lipofílicas (Johansen, 1940). Observou-se que algumas células parenquimáticas armazenam conteúdo que reagiu positivamente ao Sudan IV, indício que caracterizaria como idioblastos oleíferos. Porém, ressalta-se a necessidade da realização de análises histoquímicas para confirmação da natureza do conteúdo destas células.

Na região central da nervura principal de *Piper scutifolium* há um espaço evidenciado com secreção fortemente corada em lilás por Azul de Toluidina (fig. 56); a reação metacromática com Azul de Toluidina é empregada na detecção de compostos fenólicos (Barreiro & Machado 2007). Albiero (2005) cita a ocorrência de canais e dutos em espécies de Piperaceae. Neste estudo não

foi possível afirmar se o espaço verificado em *P. scutifolium* seria um canal ou duto. Para se afirmar a existência de canal é necessária a realização de secções longitudinais da região da nervura principal da folha, bem como a aplicação de testes histoquímicos para a determinação da secreção observada.

Verificou-se a presença de idioblastos com cristais de oxalato de cálcio tipo drusa em *Garcinia gardneriana, Miconia cinnamomifolia, Miconia rigidiuscula, Mollinedia schottiana, Piper scutifolium, Psychotria leitana, Psychotria nuda*. Em *Psychotria leitana, Psychotria nuda e Psychotria suterella*, deparou-se com a presença de ráfides. Os cristais de oxalato de cálcio são comuns nas células vegetais de vários órgãos (Fahn 1990; Hanley *et al.* 2007); são produtos do metabolismo da planta e estão associados com remoção do excesso de cálcio (Volk *et al.* 2001), ou podem manter o oxalato indisponível para as células da planta (Miguel *et al.* 2009). De acordo com Aerts & Chapin (2000), folhas com alta incidência de cristais ocorrem principalmente em espécies crescendo em solos com baixa fertilidade e podem estar relacionados a redução da perda de tecidos foliares e de nutrientes por ação da herbivoria por invertebrados (Ruiz *et al.* 2002; Korth *et al.* 2004) e vertebrados (Ward *et al.* 1997). A presença de cristais diminui a palatabilidade das folhas (McKey *et al.* 1978).

Como a reposição da folha tem um custo nutricional significativo (Chapin 1980; Ryser 1996), atributos que aumentem a longevidade foliar são importantes, como o aumento da rigidez da folha e defesas químicas para reduzir a perda por danos físicos e herbivoria (Coley 1983; Baldwin & Schultz 1988; Coley 1988; Reich *et al.* 1991; Choong *et al.* 1992; Van Dam *et al.* 1996; Bussoti *et al.* 1998).

Em relação à proporção esclerenquimática, nenhuma das espécies avaliadas apresentou diferenças significativas. As porcentagens observadas não foram elevadas e não houve variação das espécies entre os diferentes microrrelevos. O tecido esclerenquimático tem como característica principal a presença de paredes secundárias espessadas, lignificadas ou não. As células do esclerênquima são encontradas em faixas ou ao redor dos tecidos vasculares, fornecendo proteção e sustentação. Plantas com características escleromórficas são geralmente associadas a deficiências hídricas, baixos teores de nutrientes no solo, defesa contra herbivoria ou mecanismos de proteção para aumentar a longevidade das folhas.

Em todas as espécies analisadas a região da nervura principal apresenta colênquima como componente que contribui para o aumento da espessura. O colênquima é um tecido que apresenta a função de sustentar as regiões e órgãos da planta que possuem crescimento primário, ou que estão sujeitos a movimentos constantes (Fahn 1964; Esau 1977). As células do colênquima apresentam espessamento mais acentuado da parede celular primária. O colênquima dispõe-se em posição periférica, na forma de cordões, ou constituindo um cilindro contínuo abaixo da epiderme, nas nervuras de maior porte das folhas.

Área foliar específica (AFE), que é superfície de captura de luz da planta em relação ao

investimento por unidade de massa seca, é uma medida indireta do retorno em investimentos em um órgão produtivo (Lambers & Poorter 1992. Niklas *et al.* 2007; Milla *et al.* 2008). AFE é particularmente sensível às mudanças externas no ambiente, e em mecanismos internos da planta, como observado em muitos estudos (Roumet *et al.* 1999; Poorter & Nagel 2000; Westoby *et al.* 2000; Niinemets 2001; Niklas *et al.* 2007; Milla & Reich 2007; Milla *et al.* 2008). Todavia, Walters e Reich (1999) observaram que espécies tolerantes ao sombreamento mostraram menor variabilidade em AFE quando cresceram em condições contrastantes de luminosidade. Neste estudo, os valores de AFE foram relativamente altos em todas as espécies, porém significativos em apenas seis das 15 espécies analisadas: *Brosimum lactescens, Faramea picinguabea, Miconia rigidiuscula, Ocotea venulosa, Roupala brasiliensis e Virola bicuhyba* (tab. 4).

Geralmente, a AFE decresce e a massa foliar por área aumenta com a elevação em montanhas tropicais (Howard 1969; Tanner & Kapos 1982; Körner 1989). Este padrão tem importantes implicações para o conteúdo e concentração de nutrientes foliares (Grubb 1977), isótopos de carbono (Körner & Diemer 1987; Vitousek *et al.* 1988), longevidade foliar (Reich *et al.* 1991) e também decomposição e ciclagem de nutrientes (Tanner 1981). Entretanto, uma dificuldade em analisar variação na morfologia foliar é o fato de que comparações entre ambientes geralmente envolvem comparações entre espécies também (Geeske *et al.* 1994), uma vez que a variação é constituída por componentes tanto genéticos quanto ambientais.

Características estruturais responsáveis pelas alterações no tamanho da folha e em AFE também ajudam a explicar a variação entre espécies. Folhas grandes investem cerca de 40% a mais em feixes vasculares e outros tecidos de suporte, comparado a folhas menores (Niimenets *et al.* 2006). Consequentemente, há menor porcentagem de componentes fotossinteticamente ativos por unidade de massa, e menores taxas metabólicas em folhas maiores (Niinemets *et al.* 2006). Temperatura da folha e demanda evaporativa também contribuem para variação no tamanho foliar (Gates 1980). Variação em AFE é afetada principalmente por modificações em densidade e espessura foliar. Mudanças na composição do tecido levam a modificações na densidade foliar, podendo acarretar em variação na espessura da folha. Aumento na espessura devido à alterações no número de camadas de parênquima lacunoso ou paliçádico produzem folhas mais espessas e com menor AFE. Isto pode ocorrer sob condições de alta irradiância ou de altas temperaturas (Oguchi *et al.* 2003).

As análises multivariadas resultaram aparentemente na ordenação de dois grupos funcionais de caracteres foliares (Ackerly 2004, Marks & Lechowicz 2006) (figs. 123 a 126). Com o uso de Análise de Redundâncias (RDA), o primeiro conjunto caracteriza-se por apresentar variações na espessura da cutícula da região da nervura principal (CAD e CAB), na densidade estomática (DE) e na proporção de tecido esclerenquimático (PESC), associadas ao índice de convexidade (IC) e à abertura do dossel (Abert). O segundo agrupamento também é relacionado a espessura da cutícula, porém da região do limbo (CLAD e CLAB). Variações em AFE, nas

espessuras da epiderme (EPAD e EPAB) e total (ETOTAL) são apresentadas pelo grupo.

Observando a disposição dos caracteres foliares nas análises foi possível verificar variáveis altamente relacionadas, como no caso do aumento na espessura da cutícula (CAD e CAB) estar associada com aumento em tecido esclerenquimático (PESC) e densidade estomática (DE) (figs. 123 e 124). O mesmo ocorre quanto a acréscimos nas espessuras da cutícula (CLAD e CLAB) e da epiderme (EPAD e EPAB), que consequentemente resultam em aumento nas espessuras da região da nervura principal (ESPNP) e total da folha (ETOTAL) (figs. 123 e 124). A AFE estar relacionada com espessura da epiderme (EPAD e EPAB) e da cutícula (CLAD e CLAB) também é esperado: aumentando-se a espessura da epiderme e da cutícula, há incremento na massa da folha ou alteração na área foliar, influenciando a AFE (fig. 124).

Todavia, variáveis que não são intuitivamente associadas aparecem relacionadas na ordenação feita com RDA: a espessura da cutícula (CLAD e CLAB) com a espessura do parênquima paliçádico (PPAL) (fig. 124). Outro caso foi constatado com as variáveis de espessuras dos parênquimas paliçádico (PPAL) e lacunoso (PLAC), que são apresentadas inversamente relacionadas (fig. 123).

Também é interessante que os dois grupos compartilhem as espécies, só que amostras provenientes de áreas distintas. Dentro de um mesmo agrupamento também são representadas amostras provenientes de microrrelevos côncavos e convexos, mostrando que o IC não é primordial na ordenação dos conjuntos de dados. O mesmo ocorre com os outros fatores ambientais, que não exercem influência integral sobre os agrupamentos. Tais fatos evidenciam a existência de outros fatores ambientais, também responsáveis pelas diferenças anatômicas e morfológicas encontradas, que não foram analisados, fazendo-se necessária maior investigação.

Para concluir, parece ser possível identificar comportamentos de plasticidade na anatomia, que podem ser relacionados com a ecologia das espécies. A investigação da anatomia e da morfologia foliar revelou algumas diferenças significativas em caracteres analisados, com variação entre as espécies (tab. 3). Contudo, não foi possível determinar com exatidão todos os fatores responsáveis pela variação das características foliares. Para entender essa relação sugerese a pesquisa de mais espécies, também ampliando o estudo para um número maior de habitats.

Este estudo buscou informações sobre a estrutura foliar de espécies nativas em um gradiente topográfico, com o intuito de contribuir para o conhecimento científico, e também fornecer mais subsídios para serem empregados na conservação, recuperação e manejo de áreas remanescentes da Floresta Atlântica: conhecer as respostas das espécies às variações no ambiente é de grande importância para compreendermos os padrões de distribuição geográfica das espécies e para traçar planos de manejo e conservação.

Referências bibliográficas

- Abrams, M.D. & Knapp, A.K. 1986. Seasonal water relations of three gallery forest hardwood species in northeast Kansas. **Forest Science 32:** 687-696.
- Abrams, M.D. & Kubiske, M.E. 1990. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: influence of light regime and shade tolerance rank. Forest Ecology and Management 31: 245-253.
- Abrams, M.D.; Kubiske, M.E. & Mostoller, S.A. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrastin temperature tree species. **Ecology 75(1):** 123-133.
- Ackerly, D.D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecological Monographs 74(1):** 25-44.
- Ackerly, D.D.; Knight, C.A.; Weiss, S.B. & Barton, K. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribuition of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. **Oecologia 130**: 449-457.
- Aerts, R. & Chapin III, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: Re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research 30:** 1-67.
- Agustí, S.; Enriquez, S.; Frostchristensen, H.; Sand-Jensen, K. & Duarte, C.M. 1994. Light harvesting among photosynthetic organisms. **Functional Ecology 8**: 273-279.
- Aiba, C.K.; Braz Filho, R. & Gottlieb, O.R. 1973. Porosin: a neolignan from *Ocotea porosa*. **Phythochemistry 12:** 413-416.
- Aiba, S.; Kitayama, K. & Takyu, M. 2004. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species of a montane Forest on Mount Kinabalu, Borneo. Plant Ecology 174: 147-161.
- Albiero, A.L.M. 2005. Morfoanatomia dos órgãos vegetativos e reprodutivos de Piper crassinervium H.B. & K. E Piper hispidum Sw. (Piperaceae). Dissertação de doutorado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (Unesp), Campus Rio Claro.
- Ashton, M.S. & Berlyn, G. 1992. Leaf adaptations of some Shore species to sun and shade. **New Phytologist 121**: 587-596.
- Baldwin, I.T. & Schultz, J.C. 1988. Phylogeny and the patterns of leaf phenolics in gap and forestadapted Piper and Miconia understory shrubs. **Oecologia 75:**105-109.
- Barreiro, D.P. & Machado, S.R. 2007. Coléteres dendróides em Alibertia sessilis (Vell.) K. Schum., uma espécie não-nodulada de Rubiaceae. Revista Brasileira de Botânica 30(3): 387-399.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. **Annual Review of Ecology** and Systematics 10: 351-371.

Bazzaz, F.A. & Carlson, R.W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light
environment of early and late successional plants. Oecologia 54: 313-316.

- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology 28:** 335-337.
- Boeger, M.R.T. & Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 26 (1): 61-72.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics 13**: 115-155.
- Bussoti, F.; Gravana, E.; P. Grossoni & Tani, C. 1998. Ocurrence of tannins in leaves of beech trees (Fagus sylvatica) along an ecological gradient, detected by histochemical and ultrastructural analyses. New Phytologist 138: 469-479.
- Callado, C. H.; Freitas, M. H. V.; Lima, H. R. P. & Costa, C. G. 2006. Diferenciação da epiderme múltipla da lâmina foliar de *Mollinedia oligantha* Perkins. **Floresta e ambiente 12(2)**: 75-78.
- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany 78 (10)**: 1245-1253.
- Carpenter, S.B. & Smith, N.D. 1981. A comparative study of leaf thickness among southern Appalachian hardwoods. **Canadian Journal of Botany 59**: 1393-1396.
- Chabot, B.F. & Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 233-260.
- Chapin, F.S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 233-260.
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. **Advances in Ecological Research 18**: 1-63.
- Chazdon, R.L. & Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. **Journal of Ecology 72**: 553-564.
- Choong, M.F.; Lucas, P.W.; Ong, J.S.Y.; Pereira, B.; Tan, H.T.W. & Turner, I.M. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. New Phytologist 121:597-610.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs 53(2)**: 209-233.
- Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of antiherbivore defense. **Oecologia 74**:531-536.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review** of Ecology and Systematics 27: 305-335.
- Cunningham, S.A.; Summerhayes, B. & Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecology**

69(4):569-588.

- Diaz, A.M.P.; Gottlieb, H.E. & Gottlieb, O.R. 1980. Dehydrodieugenols from *Ocotea cymbarum*. **Phytochemistry 19**: 681-682.
- Edwards, C., Read, J. & Sanson, G. 2000. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. **Oecologia 123**: 158-167.
- Ellsworth, D.S. & Reich, P.B. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. **Oecologia 96**: 169-178.
- Endler, J.A. 1993. The color of light in forest and its implications. **Ecological Monographs 63**: 1-27.
- Esau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants. New York, John Wiley & Sons, Inc.
- Evans, J.R.; von Caemmerer, S.; Setchell, B.A. & Hudson, G.S. 1994. The relationship between CO2 transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tabacco with a reduced content of rubisco. **Australian Journal of Plant Physiology 21**: 475-495.

Fahn, A. 1964. Some anatomical adaptations of desert plants. **Phytomorphology 14**: 93-102.

- Fahn, A. 1990. **Plant anatomy**. Oxford: Pergamon Press.
- Feder, N. & O'Brien, T. P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. American Journal of Botany 55(1): 123-142.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S.F. & Chazdon, R.L. 1994. Physiological ecology of plants. In: L. McDade, K.S. Bawa, H. Hespenheide, and G.S. Hartshorn (eds.), LaSelva: ecology and natural history of a neotropical rain forest. University of Chicago Press, Chicago, IL. pp. 128-141.
- Fonseca, C.R.; Overton, J.M.; Collins, B. & Westoby, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorous gradients. **Journal of Ecology 88**: 964-977.
- Franceschi, V.R. & Nakata, P.A. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. **Annual Review of Plant Biology 56**: 41-71.
- Fritsch, F.E. & Salisbury, E. 1955. Plant form and function. London: Bell and Sons.
- Furley, P.A. 1976. Soil-slope-plant relationships in the northern Maya mountains, Belize, Central America. **Journal of Biogeography 3**: 303-319.
- Gamage, H.K. & Jesson, L. 2007. Leaf heteroblasty is not an adaptation to shade: seedling anatômical and physiological responses to light. New Zealand Journal of Ecology 31(2): 245-254.
- Garnier, E. & Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. **New Phytologist 128**: 725-736.
- Gates. D.M. 1965. Energy, plants and ecology. **Ecology 46:** 1-13.
- Gates. D.M. 1980. **Biophysical Ecology**. Springer-Verlag, New York.
- Geeske, J.; Aplet, G. & Vitousek, P.M. 1994. Leaf morphology along environmental gradients in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. **Biotropica 26(1)**: 17-22.

- Givnish, T.J. 1987. Comparative studies of leaf form assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist 106**:131-160.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal** of Plant Physiology 15: 63-92.
- Gottlieb, O.R. & Salatino, A. 1987. Função e evolução de óleos essenciais e de suas estruturas secretoras. **Ciência e Cultura 39**: 707-715.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist 111**: 1169-1194.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribuition on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. **Annual Review of Ecology and Systematics 8**:83-107.
- Hallik, L.; Kull, O.; Niinemets, Ü. & Aan, A . 2008. Contrasting correlation networks between leaf structure, nitrogen and chlorophyll in herbaceous and woody canopies. Basic and Applied Ecology, doi: 10.1016;j.baae.2008.08.001
- Hanley, M.E.; Lamont, B.B.; Fairbanks, M.M. & Rafferty, C.M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivory defence. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 8**: 157-178.
- Hogan, K.P.; Smith, A.P.; Araus. J.L. & Saavedra, A. 1994. Ecotypic differenciation of gas exchange responses and leaf anatomy in a tropical forest understory shrub from areas of contrasting rainfall regimes. **Tree Physiology 14**:819-831.
- Howard, R.A. 1969. The ecology of an elfin foret in Puerto Rico, 8. Studies on strem growth and form of leaf structure. **Journal of the Arnold Arboretum 50**: 225-262.
- Johansen, D.A. 1940. Plant Microtecnique. 1st. ed. New York: Mc Graw Hill Company.
- Jurik, T.W. 1986. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. **American Journal of Botany 73:** 1083-1092.
- Keller, F. & Klohs, M.W. 1963. A review of the chemistry and pharmacology of the constitutents of *Piper methysticum*. **Lloydia 26**: 1015.
- Kelly, J.; Jose, S.; Nichols, J.D. & Bristow, M. 2009. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. Forest Ecoloy and Manegement 257: 287-293.
- Körner, Ch. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes. **Oecologia 81**: 379-391.
- Körner, Ch. & Diemer, M. 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. **Functional Ecology 1**: 179-194.
- Korth, K.L.; Gomes, V. M.; Silva-Neto, S.J. & Da Cunha, M. 2004. The structure of colleters in several species of Simira (Rubiaceae). **Annals of Botany 94**: 733:740.
- Lambers, H. & Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. Advances in Ecological Reseach 23: 187-261.

- Lamont, B.B.; Groom, P.K. & Cowling, R.M. 2002. Leaf morphology of 89 tree species form a Lowland Tropical Rain Forest (Atlantic Forest) in South Brazil. Functional Ecology 16: 403-412.
- Lee, D.W. 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical forests. **Biotropica 19**: 161-166.
- Lo Gullo, M.A. & Salleo, S. 1988. Different strategies of drought resistence in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. **New Phytologist 108**: 267-276.
- Marañón, T. & Grubb, P.J. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size relative growth rate relationship in Mediterranean annuls. **Functional Ecology 7**: 591-599.
- Markesteijn, L.; Poorter, L. & Bongers, F. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. **American Journal of Botany 94(4):** 515-525.
- Marks, C.O. & Lechowics, M.J. 2006. Alternative Designs and the Evolution of Functional Diversity. **The american naturalist 167(1):**55-66.
- McKey, D.; Aterman, P.J.W.; Mbi, C.N.; Gartlan, J.S. & Struhsaker, T.T. 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain forest: ecological implications. **Science 202**: 61-63.
- Mediavilla, S.; Escudero, A. & Heilmeier, H. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. Tree Physiology 21: 251-259.
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1950. **Anatomy of the Dicotyledons Monimiaceae**. London, Oxford, Clarendon Press. V. 2. 1138-1145.
- Metcalfe, C.R. 1987. **Anatomy of the Dicotyledons Monimiaceae**. 2^o edition. London, Oxford, Clarendon Press. V. 3. 108-122.
- Miguel, E.C.; Moraes, D.G. & Da Cunha, M. 2009. Stipular colleters in *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra (Rubiaceae): micromorphology, anatomy and cristals microanalysis. Acta Botanica Brasilica 23(4): 1034-1039.
- Milla, R. & Reich, P.B. 2007. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. Proceedings of the Royal Society of London Series B 274: 2109-2114.
- Milla, R., Reich, P.B., Niinemets, U. & Castro-Díez, P. 2008. Environmental and developmental controls on specific leaf area are little modified by leaf allometry. Functional Ecology 22: 565-576.
- Money, L.L.; Bailey, I.W. & Swamy, B.G.L. 1950. The morphology and relationships of the Monimiaceae. Journal of the Arnold Arboretum 31: 372-403.
- Mooney, H.A. & Dunn, E.L. 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyllous shrubs. **Evolution 24**: 292-303.
- Morais, L.C.S.L.; Almeida, R.N.; Da-Cunha, E.V.L., Da-Silva, M.S.; Barbosa-Filho, J.M. & gray, A.I.

1999. Further lignans from Ocotea duckei. Pharmacologic Biology 37: 144-147.

- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.S.C., Romera, E.C. & Zipparro, V. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. **Biotropica 32**:811-823.
- Mulroy, T.W. & Rundel, P.W. 1977. Annual plants: adaptations to desert environments. **Bioscience 27(2)**: 109-115.
- Niinemets, Ü. 1998. Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. **Plant Ecology 134**: 1-11.
- Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in tress and shrubs. **Ecology 82(2)**:453-469.
- Niinemets, Ü.; Portsmuth, A . & Tobias, M. 2006. Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. **New Phytologist 171**: 91-104.
- Niklas, K.J.; Cobb, E.D.; Niinemets, Ü.; Reich, P.B. Sellin, A .; Shipley, B. & Wright, I.J. 2007. Diminishing returns`in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104: 8891-8896.
- Nobel, P.S.; Zaragoza, L.J. & Smith, W.K. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of Plectranthus parviflorus Henckel. **Plant Physiology 55**: 1067-1070.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K. & Hirose, T. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment 26:** 505-512.
- Oguchi, R.; Hirosaka, K. & Hirose, T. 2005. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. **Plant, Cell and Environment 28**:916-927.
- O`Hara, M.J.; Kinnard, W.J. & Buckley, J.P. 1965. Preliminary characterization of aqueous extracts of *Piper methysticum* (Kava, Kawa Kawa). Journal of Pharmacology Sciences 54: 1021-1025.
- Oliveira, V.M.; Forni-Martins, E.R.; Magalhães, P.M. & Alves, M.N. 2004. Chromosomal and morphological studies of diploid and polyploid cytotypes of *Stevia rebaudiana* (Bertoni) Bertoni (Eupatorieae, Asteraceae). **Genetics and Molecular Biology 27(2)**: 215-222.
- Ourcival, J.M.; Joffre, R. & Rambal, S. 1999. Exploring the relationships between reflectance and anatomical and biochemical properties in *Quercus ilex* leaves. **New Phytologist 143**: 351-364.
- Pachepsky, L.B.; Haskett, J.D. & Acock, B. 1995. A two-dimensional model of leaf gas exchange with special reference to leaf anatomy. **Journal of Biogeography 22**: 209-214.
- Pallardy, S.G. 1981. Closely related woody plants. In: Kozlowiski T.T. ed. **Water deficits and plant growth**, Vol. VI, Ch. 8. New York: Academic Press.

Patton, L. & Jones, M.B. 1989. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic

characteristics of willows. New Phytologist 111: 657-661.

- Poorter, H. & Nagel, O . 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO2, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology 27: 595-607.
- Poorter, H. & Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in RGR. **Oecologia 83**: 553-559.
- Press, M. 1999. The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. **New Phytologist 143**: 213-219.
- Proctor, J.; Lee, Y.F.; Langley, A.M.; Munro, W.R.C. & Nelson, T. 1988. Ecological studies on Gunung Silam, a smal ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia. I. Environment, forest structure and floristics. Journal of Ecology 76: 320-340.
- Raij, B. V. 1991. Fertilidade do Solo e Adubação: Acidez e Calagem. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato. Piracicaba.
- Reich, P.B. 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant forms and climates: `the blind men and the elephant retold`. Functional Ecology 7: 721-725.
- Reich, P.B.; Uhl, C.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. **Oecologia 86**:16-24.
- Richardson, A.D.; Ashton, P.M.S.; Berlyn, G.P.; McGruddy, M.E. & Cameron, I.R. 2001. Withincrow foliar plasticity of Western Hemlock, *Tsuga heterophylla*, in relation to stand age. Annals of Botany 88 (6): 1007-1015.
- Rizzini, C.T. 1997. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2ª edição. Ambito Cultural Edições Ltda. São Paulo.
- Roumet, C.; Laurent, G. & Roy, J. 1999. Leaf structure and chemical composition as affected by elevated CO2: genotypic responses of two perennial grasses. New Phytologist 143: 73-81.
- Ruiz, N.; Ward, D. & Saltz, D. 2002. Calcium oxalate crystal in leaves of *Pancratium sickenbergeri*: constitutive or induced defence? **Functional Ecology 16**: 99-105.
- Ryser, P. 1996. The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. **Functional Ecology 10**:717-723.
- Setzer, J. 1966. **Atlas climatológico do estado de São Paulo**. Comissão Interestadual da Bacia do Paraná-Paraguai. CESP, São Paulo.
- Sidman, R. L. 1961. Histogenesis of mouse retina studies with [3H]thymidine. In: *The Structure of the Eye* (ed. G. Smelser). New York: Academic Press. pp. 487-506.
- Sims, D.A. & Pearcy, R.W. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* Araceae to a transfer from low to hight light. **American Journal of Botany** 79: 449-455.

- Sobrado, M.A. & Medina, E. 1980. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the 'Bana' vegetation of Amazonas. **Oecologia 45**: 341-345.
- Sollins P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology 79**: 23-30.
- Souza, L.A.; Moscheta, I.S. & Oliveira, J.H.G. 2004. Comparative morphology and anatomy of the leaf and stem of *Peperomia dahlstedtii*, *Ottonia martiana* and *Piper diospyrifolium* (Piperaceae). Gayana Botanica 61(1): 6-17.
- Syvertsen, J.P.; Lloyd, J.; McConchie, C.; Kriedemann, P.E. & Farquhar, G.D. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO2 diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant, Cell and Environment 18**: 149-157.
- Takasa, M.; Kato, T. & Fukaki, H. 1999. The endodermis and shoot gravitropism. **Trends in Plant** Science 4: 103-107.
- Takemori, N.K., Bona, C. & Alquini, Y. 2003. Anatomia comparada das folhas de espécies de *Peperomia* (Piperaceae): I. Ontogênese do tecido aqüífero e dos estômatos. Acta Botanica Brasilica 17(3): 387-394.
- Tanner, E.V.J. 1981. The decomposition of leaf liter in Jamaican montane forests. **Journal of Ecology 69**: 263-273.
- Tanner, E.V.J. & Kapos, V. 1982. Leaf structure of Jamaican upper montane rain-forest trees. **Biotropica 14(1)**: 16-24.
- Turner, I. M. 1994. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography 21**: 413-419.
- Utrillas, M.J. & Alegre, L. 1997. Impact of water stress on leaf anatomy and ultrastructure in *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Under natural condictions. **International Journal of Plant** Sciences 158(3): 313-324.
- Valentim, J. L. 2000. Ecologia Numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos. Interciência. Rio de Janeiro.
- Van Arendonk, J.J. C.M. & Poorter, H. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. Plant, Cell and Environment 17: 963-970.
- Van Dam, N.M.; De Jong, T.J.; Iwasa, Y. & Kubo, T. 1996. Optimal distribuition of defences: are plants smart investors? **Functional Ecology 10**: 128-136.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Vile, D.; Garnier, E.; Shipley, B.; Laurent, G.; Navas, M.; Roumet, C.; Lavorel, S.; Diaz, S.; Hodgson, J.G.; Lloret, F.; Midgley, G.F.; Poorter, H.; Rutherford, M.C.; Wilson, P.J. & Wright, I.J. 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves.
 Annals of Botany 96: 1129-1136.

- Vilegas, J.H.Y.; Gottlieb, O.R.; Kaplan, M.A.C. & Gottlieb, H.E. 1989. Aporphine alkaloids from *Ocotea caesia*. **Phytochemistry 28**: 3577-3578.
- Vitousek, P.M.; Matson, P.A. & Turner, D.A. 1988. Elevational and age gradients in Hawaiian montane rainforests: foliar and soil nutrients. **Oecologia 77**: 565-570.
- Volk, G.M.; Lynch-Holm, V.J.; Kostman, T.A.; Goss, L.J. & Franceschi, V.R. 2001. The role of the druse and raphide calcium crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratioites* leaves. **Plant Biology 4**: 34-35.
- Walters, M.B. & Reich, P.B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? New Phytologist 143: 154.
- Ward, D.; Spiegel, M. & Saltz, D. 1997. Gazelle herbivory and interpopulation differences in calcium oxalate content of leavez of a desert lily. Journal of Chemical Ecology 23: 333-346.
- Westoby, M., Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematics 33: 125-159.
- Westoby, M., Warton, D. & Reich, P.B. 2000. The Time Value of Leaf Area. **The American** Naturalis 155: 649-656.
- Wika, T.; Robakowski, P. & Zytkowiak. 2008. Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative responses of *Taxus baccata* L. Needles to contrasting irradiance environments.
 Photosynthetic Research 95: 87-99.
- Williams, K.; Field, C.B. & Mooney, H.A. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus Piper. The American Naturalist 133(2): 198-211.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia 88**: 486-493.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. Journal of Ecology 87: 85-97.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. **Oecologia 127**:21-29.
- Yamakura, T, Kanzaki, M., Itoh, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Chai, E.O.K., Lee, H.S., Ashton, P.S. 1995. Topography of a large scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. **Tropics 5:** 41-56.
- Yates, D.J.; Unwin, G.L. & Doley, D. 1988. Rainforest environment and physiology. **Proceedings** of the Ecological Society of Australia 15: 31-37.