

RENATA MARIA GLUZEZAK

**MORFOANATOMIA FOLIAR DE *Miconia sellowiana*
Naudin (MELASTOMATACEAE) EM DIFERENTES
FORMAÇÕES VEGETACIONAIS NO ESTADO DO
PARANÁ, BRASIL.**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Botânica, Curso de Pós-Graduação em Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profa. Dr^a. Maria Regina Torres Boeger

Co-orientador: Prof. Dr. Renato Goldenberg

CURITIBA
2005

*Dedico a todos aqueles que auxiliaram
direta ou indiretamente na concretização
deste trabalho.*

AGRADECIMENTOS

Primeiramente à minha orientadora, e especialmente, amiga, Maria Regina Torres Boeger, pela excelente orientação que não deixou absolutamente nada a desejar, mas sim a agradecer. Também pela paciência e pelo total apoio nas horas mais difíceis e principalmente por acreditar em mim. Espero que algum dia eu possa retribuir toda a dedicação que em mim foi depositada.

Ao co-orientador Prof. Dr. Renato Goldenberg pelas suas correções e sugestões, as quais muito contribuíram.

Ao Prof. Dr. Walter Antonio Pereira Boeger (Zoologia) por nos ceder sempre que necessário o laboratório, seus programas e sempre resolver os mais diversos problemas e também pelo auxílio na elaboração do abstract.

Ao biólogo Nilson Belém Filho sempre prestativo e profissional, ajudando imensamente no preparo das lâminas histológicas e pelas inúmeras conversas construtivas.

À todos os funcionários do departamento de Botânica: Elizabete R. da Silva, Simone Pereira, Zé Augusto, Raul Kormann Filho e em especial ao secretário de pós-graduação, José Carlos, que sempre nos presenteia com sua competência e seu bom humor.

Aos secretários Narciso Augusto Suckow de Castro (Fofucho) e Renato Miro Arthury pelas muitas conversas e pelo apoio incondicional nas horas mais difíceis.

À todos os colegas de mestrado com quem tive a oportunidade de conviver e aprender muito, Claudia M. Chaves, Fernanda Ferrari, Liege Oliveira, Letícia Procopiak, Marcelo Cunha, Mariza Carvalho, Daniel Gaiotto, Giovana B. Alcantara, Juliano Sonerara, Luiz Mafra, Luiz Mantovani, Silvana C. Rocha, Vanessa Coquemala, Cíntia Sakagami, Dieter Liebch, Gisele Salvador, Igor M. Rezende, Juliano Bitencourt, Juliano Cordeiro, Pedro Bond, Rodrigo L. Volp, Tiago Daros.

Às meninas do laboratório de ficologia, Ane De Toni (Deisiane), Cristiane Piccinini, Priscila Bigunas e Tatiane Neiva (Pretenders) que sempre me receberam com alegria.

À colega de mestrado Cristine Gobel Donha pelo companheirismo e auxílio nas mais diversas tarefas. Como é bom conhecer pessoas como você.

Às colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal, Ana Cristina, Letícia Larcher, Lua (Maria Wilhelmina Pil) e Ciane Biu pela convivência agradável, pelas inúmeras brincadeiras e principalmente pelas demonstrações de carinho que recebi. “AS MENINAS BOAS VÃO PARA O CÉU, AS MÁS VÃO AONDE QUEREM”.

Ao inesquecível casal Ari Jr. e Letícia Cavichiolo ♥ pelo imenso auxílio nos mais diversos assuntos nestes dois anos, pelo incentivo e principalmente pela agradável companhia.

À coordenadora do departamento de pós-graduação em Botânica, Thelma A. V. Ludwig, pelo carinho e apoio neste período.

Ao colega e amigo José Antonio Leite de Queiroz do curso de pós-graduação em Engenharia Florestal por me ensinar que somos capazes de conseguir tudo o que almejamos e principalmente o que merecemos, agradeço a Deus por ter a oportunidade de conhecê-lo.

Aos doutorandos Marcio Piu e Rogério Tubino Vianna do curso de pós-graduação em Zoologia, pela imensa ajuda com os dados estatísticos e pelo empréstimo do mapa.

À Prof^a. Dr^a. Celina Wisniewski do Departamento de Solos, pela disponibilidade em coletar e identificar o solo.

À Anelissa Donha pelo empréstimo dos dados referentes à classificação do solo da Fazenda Canguiri.

Aos professores do curso de pós-graduação da Universidade Federal do Paraná: Kátia Ribas, Yedo Alquini, Cleusa Bona e Willian Rodrigues por todo o conhecimento adquirido e pelas inúmeras dúvidas sanadas.

Ao Prof. Dr. Paulinho Labiak pela disponibilidade em coletar o solo.

Aos professores do curso de pós-graduação em Engenharia Florestal Roderjan, Franklin e Yoshiko pelo auxílio na coleta do solo.

Aos técnicos, Sérgio, Matilde e Rosangela do centro de microscopia eletrônica de varredura da UFPR pelo imenso auxílio na preparação e registro fotográfico do material.

Aos componentes da banca de avaliação pelas correções e sugestões feitas, que muito contribuíram para a melhoria do trabalho: Prof^ª. Dr^ª. Maria Eugênia Costa (UEPG-PR); Prof. Dr. Moacyr Eurípedes Medri (UEL-PR) e suplente Prof^ª. Dr^ª. Cleusa Bona (UFPR).

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao meu querido namorado Bento Stang pelo carinho incentivo e principalmente pela compreensão da ausência durante estes dois anos.

À minha querida mãe Sueli Terezinha Gluzezak e à minha irmã Lurdes Maria Gluzezak que procuraram aceitar e entender minha ausência quase que completa em suas vidas.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS.....	x
RESUMO.....	xi
ABSTRACT.....	xii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	7
2.1 DESCRIÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO.....	7
2.1.1 Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre).....	7
2.1.2 Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra).....	8
2.1.3 Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).....	9
2.2 COLETA E FIXAÇÃO DO MATERIAL.....	11
2.3 PROCESSAMENTO DO MATERIAL.....	12
2.4 MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV).....	15
2.5 MONTAGEM DE LÂMINAS SEMIPERMANENTES E PERMANENTES.....	15
2.6 TESTES MICROQUÍMICOS.....	16
2.7 ANÁLISE DA MORFOLOGIA FOLIAR.....	16
2.8 DESCRIÇÕES MORFOLÓGICAS E ANATÔMICAS.....	17
2.9 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	18
2.10 COLETA DO SOLO.....	18
3 RESULTADOS.....	19
3.1 DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA E ANATÔMICA.....	19
3.2 VARIÁVEIS QUANTITATIVAS.....	24
3.3 ANÁLISES DO SOLO.....	30
4 DISCUSSÃO.....	33
4.1 MORFOLOGIA FOLIAR.....	33

4.2 ANATOMIA FOLIAR.....	34
4.3 VARIÁVEIS QUANTITATIVAS.....	37
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	47
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	50

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1	Localização geográfica das áreas de coleta das diferentes formações vegetacionais: Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre), Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra), Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).....	12
FIGURA 2	Vista geral da Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre).....	13
FIGURA 3	Vista geral da Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra).....	13
FIGURA 4	Vista geral da Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).....	13
FIGURA 5	Aspecto do hábito de <i>M. sellowiana</i> na Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre).....	14
FIGURA 6	Aspecto do hábito de <i>M. sellowiana</i> na Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra).....	14
FIGURA 7	Aspecto do hábito de <i>M. sellowiana</i> na Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).....	14
FIGURA 8	Aspecto da lâmina foliar de <i>M. sellowiana</i> . (a) Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre), (b) Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra), (c) Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).	21
FIGURA 9	Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Estepe Gramíneo-Lenhosa. Barra = 300 μm	22
FIGURA 10	Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Estepe Gramíneo-Lenhosa. Seta preta indica estômato, seta branca indica tricoma glandular. Barra = 300 μm	22
FIGURA 11	Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Montana. Barra = 300 μm	22

FIGURA 12	Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Montana.....	22
FIGURA 13	Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Mista.....	22
FIGURA 14	Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Mista.....	22
FIGURA 15	Eletromicrografia em Microscopia Eletrônica de Varredura da superfície abaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Mista.....	23
FIGURA 16	Eletromicrografia em Microscopia Eletrônica de Varredura da superfície abaxial da folha de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Mista evidenciando estrias epicuticulares e estômatos.....	23
FIGURA 17	Secção transversal do mesofilo foliar de <i>M. sellowiana</i> da Estepe Gramíneo-Lenhosa.....	25
FIGURA 18	Secção transversal do mesofilo foliar de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Densa Montana.....	25
FIGURA 19	Secção transversal do mesofilo foliar de <i>M. sellowiana</i> da Floresta Ombrófila Mista.....	25
FIGURA 20	Secção transversal da nervura central da folha de <i>M. sellowiana</i> na Estepe Gramíneo-Lenhosa.....	27
FIGURA 21	Secção transversal da nervura central da folha de <i>M. sellowiana</i> na Floresta Ombrófila Densa Montana.....	27
FIGURA 22	Secção transversal da nervura central da folha de <i>M. sellowiana</i> na Floresta Ombrófila Mista.....	27
FIGURA 23	Diagrama mostrando a relação das variáveis quantitativas com as formações vegetacionais estudadas, indicando o gradiente esclerofilia – mesofilia.....	49

LISTA DE TABELAS

TABELA 1	QUADRO COMPARATIVO DAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS DAS TRÊS FORMAÇÕES VEGETACIONAIS ESTUDADAS	10
TABELA 2	VALORES MÉDIOS, DESVIOS PADRÃO (ENTRE PARÊNTESES) E COEFICIENTE DE VARIAÇÃO DA ÁREA FOLIAR, PESO SECO, ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR (AEF) (n = 96), DENSIDADE ESTOMÁTICA E DENSIDADE DE TRICOMAS (n = 192) DAS FOLHAS DE <i>Miconia sellowiana</i> NAS DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETACIONAIS.....	31
TABELA 3	VALORES MÉDIOS, DESVIOS PADRÃO (ENTRE PARÊNTESES) E COEFICIENTE DE VARIAÇÃO DAS ESPESSURAS (μm) DA CUTÍCULA DA EPIDERME DAS FACES ADAXIAL E ABAXIAL, EPIDERME DAS FACES ADAXIAL E ABAXIAL, PARÊNQUIMA PALIÇADICO, PARÊNQUIMA LACUNOSO E TOTAL DA LÂMINA FOLIAR DE <i>Miconia sellowiana</i> NAS DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETACIONAIS (n= 12).....	32

RESUMO

Este estudo investigou a morfologia e anatomia foliar de *Miconia sellowiana* Naudin, ocorrente em três diferentes formações vegetacionais: Estepe Gramíneo-Lenhosa, Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista, no estado do Paraná. Foram coletados ramos de seis indivíduos em cada local, onde selecionou-se 20 folhas de cada um, entre o 4º e o 6º nós no sentido ápice-base. Destas, 16 folhas foram prensadas entre jornal e secas até atingirem peso constante. Amostras da região mediana das folhas restantes foram fixadas em FAA 70 e conservadas em álcool 70%. As variáveis analisadas foram: área foliar (cm^2), peso seco foliar (g), área específica foliar ($\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$), densidade de tricomas e estômatos ($\text{n}^\circ.\text{mm}^{-2}$), espessura da cutícula (μm), espessura total (μm) e dos tecidos da lâmina foliar (μm). Além da descrição morfológica e anatômica da folha. Para avaliar a diferença significativa entre as características foliares quantitativas das diferentes formações vegetacionais utilizou-se ANOVA (análise de variância). As análises morfoanatômicas da folha de *Mi. sellowiana* indicam que as diferenças significativas ($p < 0,05$) para área foliar, peso seco, densidade estomática, densidade de tricomas da epiderme da face adaxial, espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima lacunoso e na espessura total da lâmina são respostas às condições ambientais diferenciadas principalmente entre as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa e das folhas das Florestas Ombrófila Densa Montana e Ombrófila Mista. Condições ambientais como alta intensidade luminosa, baixa umidade relativa do ar, associadas às condições de solo como baixa retenção de água e baixa fertilidade são fatores que caracterizam a Estepe Gramíneo-Lenhosa como ambiente mais xeromórfico. As folhas de *M. sellowiana* que respondem ao xeromorfismo apresentaram menores áreas foliares e pesos secos, maiores densidades estomáticas e de tricomas da epiderme de ambas as faces, espessura da cutícula da epiderme da face adaxial, espessuras do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso e total. A influência que os fatores externos exercem sobre a planta é menor quanto menor for sua área exposta. As Florestas Ombrófila Densa Montana e Ombrófila Mista apresentam condições mais mesomórficas que a Estepe Gramíneo-Lenhosa. No entanto, quando compara-se as duas formações florestais, observa-se que a Floresta Ombrófila Mista é a que apresenta menor luminosidade, maior umidade relativa do ar e maior fertilidade do solo. Estas características ambientais diferenciadas provavelmente são determinantes na variação da estrutura foliar encontrada para as folhas das florestas estudadas. As folhas de *M. sellowiana* da Floresta Ombrófila Mista apresentaram as maiores áreas foliares e pesos secos, menores densidades estomáticas, densidades de tricomas da epiderme das faces adaxial e abaxial, espessura da cutícula da epiderme da face adaxial, espessura do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso e total da lâmina. As variações na morfologia e anatomia desta espécie parecem ser adaptações ecológicas importantes relacionadas às condições de luminosidade, disponibilidade de água e condições de solo dos diferentes ambientes. A plasticidade destas características permite que esta espécie cresça em diferentes ambientes desenvolvendo várias estratégias para superar as condições ambientais, quando desfavoráveis.

ABSTRACT

This study investigated leaf morphology and the anatomy of *Miconia sellowiana* Naudin, that occurs in three different vegetational formations: Estepe Gramíneo-Lenhosa, Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista, on the Paraná State. Twenty leaves were selected from branches of six individuals from each formation, between the 4° and 6° knots, from the apex to the base. Sixteen leaves were pressed and dried to constant weight. Median sections of the remaining leaves were fixed in FAA 70. The following variables were analyzed: leaf area (cm²), leaf dried weight (g), leaf specific area (cm².g⁻¹), density of trichomes and stomata (n°.mm⁻²), cuticle thickness (µm), total thickness (µm), and thickness of the tissues of the lamina (µm). Morphological and anatomical description of the leaf were also accomplished. To evaluate the existence of significant differences among the leaves, quantitative characteristics from the different vegetational formations were compared using ANOVA (analysis of variance). The morphoanatomical analysis of the leaf of *M. sellowiana* indicate that the significant differences (p< 0,05) for leaf area, dry leaf weight, stomata density, trichome density of the adaxial surface, thickness of the palisade and the spongy parenchyma and total thickness of the lamina are responses to different environmental conditions, mainly among the leaves of Estepe Gramíneo-Lenhosa and the leaves of Florestas Ombrófila Densa Montana and Ombrófila Mista. Environmental conditions such as high light intensity, low humidity, associated to soil conditions (such as low water retention and low soil fertility) are the features that characterize the Estepe-Gramíneo Lenhosa as more xeromorphic environment. The leaves of *M. sellowiana* that respond to xeromorphism present higher smaller leaf area and dry weight, higher mean values for stomata and trichome density, thickness of the cuticle of the adaxial epidermis, thickness of the palisade and the spongy parenchyma and total thickness of the lamina. The influence that the external factors are directly proportional to the exposed area. The forests present more mesomorphic conditions than Estepe-Gramíneo Lenhosa. However, when compared both forest formations, the Floresta Ombrófila Mista present the lower light intensity, higher humidity, and soil fertility. These environmental characteristics, probably are determinants on the structural variation found in the studied leaves. The leaves of *M. sellowiana* from Floresta Ombrófila Mista present higher leaf area and dry weight, lower stomata and trichome densities, thickness of palisade and spongy parenchyma, and total thickness. The variations on the morphology and anatomy of this species appear to be important ecological adaptations related to different light and soil conditions, besides water disponibility, among the studied environments. The plasticity of the morphological features allows this species to grow in different environments, developing several strategies to compensate environmental conditions, when they are desfavorable.

1 INTRODUÇÃO

As variações na estrutura das plantas são comumente afetadas pelos diversos fatores ambientais e, são expressas principalmente na morfologia e anatomia foliar (MAUSETH, 1988; FAHN; CUTLER, 1992; LARCHER, 2000). As plantas respondem quanto à disponibilidade de luz e água, concentração de nutrientes no solo, tipo de relevo, altitude, clima, entre outros fatores. A interação destes fatores ambientais contribui para a grande diversidade de espécies de plantas e, conseqüentemente, em sua distribuição nos diferentes biomas, permitindo que a planta sobreviva nos mais adversos ambientes (DICKISON, 2000).

A folha é considerada o órgão da planta que mais apresenta variações estruturais (LEWIS, 1972; PYYKKÖ, 1979; MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999) e as adaptações foliares têm sido estudadas historicamente como indicadores ambientais (DICKISON, 2000). Além disso, a folha é um dos mais importantes órgãos da planta, responsável por inúmeras de suas funções vitais. Isto ocorre devido a grande área exposta aos raios luminosos e de absorção de dióxido de carbono, ambos essenciais para os processos fotossintéticos (LEWIS, 1972; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Qualquer estratégia que a planta utilize para aumentar sua eficiência na captura de luz envolverá vantagens fotossintéticas, onde a diferenciação na estrutura foliar é um caminho adaptativo alternativo de mudança na bioquímica para a melhor captação de luz e fixação de carbono (VOLGELMANN; NISHIO; SMITH, 1996).

Em função da influência dos fatores ambientais sobre a folha, muitos estudos buscam a correlação destes com a estrutura foliar, pois é importante salientar que os diferentes fatores atuam conjuntamente sobre a vegetação. A intensidade de luz, juntamente com a disponibilidade de água no solo é um dos

fatores mais estudados (CHAZDON; KAUFMANN, 1993; BOEGER; ALVES; NEGRELLE, 1998; SMITH; BELL; SHEPHERD, 1998; MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999; MARQUES et al., 2000; MENDES; GAZARINI; RODRIGUES, 2001).

A quantidade de luz que uma folha recebe durante o seu desenvolvimento afeta a estrutura da folha madura (LEWIS, 1972). Algumas adaptações morfológicas e anatômicas foliares estão associadas intimamente com esse fator, como a ocorrência de estômatos em maior concentração na epiderme da face abaxial da folha (DICKISON, 2000). O hipoestomatismo também está associado à exposição direta da face adaxial aos raios solares, promovendo maiores temperaturas nesta superfície. Temperaturas mais altas em uma das faces da folha podem causar aumento na taxa de transpiração. Sendo assim, a posição estratégica dos estômatos na superfície abaxial evita a excessiva perda de água (CINTRON, 1970; LLERAS, 1977; GIVNISH, 1987; DONG; ZHANG, 2000; HLWATIKA; BHAT, 2002).

Outras características anatômicas também são influenciadas com as diferenças na intensidade luminosa sobre a folha. Altas intensidades luminosas estão associadas as seguintes características: menor área foliar, maior densidade estomática, maior densidade de tricomas, lâmina mais espessa devido ao incremento no número de camadas do parênquima paliçádico; células epidérmicas menores e cutícula espessa (LEWIS, 1972; ASHTON; BERLYN, 1992; THOMPSON; KRIEDEMANN; CRAIG, 1992; FAHMY, 1997; SMITH et al., 1997; MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999; HANBA; KOGAMI; TERASHIMA, 2002; HLWATIKA; BHAT, 2002).

A disponibilidade de água no solo é outro fator que atua diretamente sobre os processos fisiológicos da planta (TAIZ; ZEIGER, 2004). A baixa disponibilidade deste recurso reflete sobre diferentes características morfológicas foliares como: cutícula espessa, estômatos em ambas as superfícies e em depressão, presença de hipoderme ou camadas epidérmicas multisseriadas, alta densidade de tricomas, tecido de armazenagem de água e mesofilo simétrico. Todas essas

adaptações permitem com que as plantas ocupem ambientes áridos. As plantas que se desenvolvem nestas condições e apresentam características definidas como xeromórficas são denominadas de xerófitas (ROTH, 1984; FAHN; CUTTER, 1992; FAHMY, 1997)

Solos arenosos e bem drenados, geralmente, são considerados inférteis, devido aos processos de lixiviação. Conseqüentemente, estes solos também apresentam baixa disponibilidade de água e nutrientes e isto também é refletido na estrutura foliar (TURNER; ONG; TAN, 1995; BOEGER; WISNIEWSKI, 2003). As folhas destes ambientes apresentam menor área foliar, aumento da espessura da lâmina, e da espessura da parede externa da epiderme e maior ocorrência de hipoderme nas espécies (TANNER; KAPOS, 1982; TURNER; ONG; TAN, 1995). Outra conseqüência, para as plantas que se desenvolvem sobre esses solos, é a alta concentração de compostos fenólicos nos tecidos foliares. A presença destes compostos é entendida como uma estratégia para retenção de nutrientes nas folhas e um mecanismo de proteção contra a herbivoria e agentes patogênicos (MCKEY; WATERMAN; MBI, 1978; COLEY, 1983; TURNER, 2001).

Outros fatores ambientais também influenciam, diretamente ou indiretamente, na estrutura foliar. A topografia do relevo pode contribuir com a baixa disponibilidade de água no solo, devido ao escoamento da água das chuvas, intensificando o processo de lixiviação (BOTREL et al., 2002). A variação de altitude, em função das mudanças de temperatura e umidade, também promove alterações nas folhas da vegetação (DUDLEY, 1978), como incremento na densidade estomática, na espessura da lâmina e na área específica foliar (KÖRNER; BANNISTER; MARK, 1986). Fator climático como a temperatura, apresenta uma relação inversa com a área foliar. (DOLPH; DILCHER, 1980).

Entretanto, é importante salientar que os diferentes fatores ambientais atuam conjuntamente sobre a vegetação. Muitas vezes, é difícil determinar a ação isolada de cada fator, em condições naturais. Vários estudos enfocam a interação entre fatores ambientais sobre a estrutura foliar, como luz, nutrientes,

disponibilidade de água (NIINEMETS, 1999; BARUCH; PATTISON; GOLSTEIN, 2000; NAVAS; GARNIER, 2002), irradiação, temperatura (BALLANTINE; FORDE, 1970, SMITH; NOBEL, 1978), luz e regimes hídricos (SMITH; BELL; SHEPHERD, 1998; RÔÇAS; SCARANO; BARROS, 2001; NODA; MURAOKA; WASHITANI, 2004), luz e disponibilidade de nutrientes no solo (JURIK; CHABOT; CHABOT, 1982; THOMPSON; KRIEDEMANN; CRAIG, 1992; MEZIANE; SHIPLEY, 1999).

Sob influência de diferentes fatores ambientais, muitas espécies de plantas desenvolvem diferentes estratégias, representadas por características morfológicas, anatômicas e fisiológicas, como já foi salientado, para se manter e se propagar nos mais diversos ambientes (SCHLICHTING, 1986; SULTAN, 1995; SULTAN, 2003). Esta capacidade é chamada de plasticidade fenotípica. Contudo, as características morfológicas das plantas são geneticamente determinadas, mas também podem ser fortemente influenciadas pelo meio ambiente como uma forma de adaptação (DAVY; NOBLE; OLIVER, 1990), sendo que a interação de efeitos genéticos e ambientais atua conjuntamente para modelar o fenótipo (SCHLICHTING, 2002).

VIA e LANDE (1985) consideram que espécies com grande potencial de plasticidade para caracteres ligados à sobrevivência apresentam vantagens adaptativas em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição, visto que as mudanças produzidas podem facilitar a exploração de novos nichos, resultando no aumento da tolerância ambiental. Esta plasticidade das diversas espécies para permanecerem nos mais diferentes ambientes é um recurso disponível que as plantas experimentam durante toda a sua história evolutiva (TILMAN, 1988).

A anatomia ecológica procura relacionar as características fenotípicas das espécies vegetais, expressas por meio de diferentes variações morfológicas e anatômicas, em resposta à influência dos diversos fatores ambientais que agem sobre estas. Espera-se que plantas que ocupam ambientes heterogêneos apresentem um grande potencial plástico em suas características fisiológicas e /ou morfológicas (FUZETO; LOMÔNACO, 2000).

HLWATIKA e BHAT (2002) estudando a anatomia foliar de onze espécies de plantas concluíram ser possível identificar o comportamento plástico das espécies utilizando como recurso à morfologia foliar.

Miconia sellowiana Naudin é uma espécie com distribuição ampla podendo ocorrer em diferentes tipos de vegetação, fato este que, também contribui para a grande variação morfológica encontrada nesta espécie (GOLDENBERG, 2000).

A espécie *Miconia sellowiana* Naudin, pertence à família Melastomataceae. Esta família é composta por cerca de 116 gêneros, com cerca de 4.500 espécies, distribuídas pelas regiões tropicais do globo (RENNER, 1993). Nos neotrópicos a família Melastomataceae possui cerca de 3.000 espécies, sendo 1.000 pertencentes ao gênero *Miconia*. As espécies da família Melastomataceae compõem as mais diversas formações vegetacionais como: florestas úmidas, florestas mesófilas, campos rupestres e cerrados (GOLDENBERG, 2000). As espécies deste gênero ocorrem em toda a América, desde o sul do México e Caribe até o norte da Argentina e Uruguai. No Brasil, ocorre nos Estados de Goiás, Distrito Federal, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Algumas espécies deste gênero são consideradas acumuladoras de alumínio e são encontradas nos mais diversos ambientes, assim como no Cerrado, onde a concentração deste elemento é bastante elevada (HARIDASAN, 1982; OLIVEIRA; MACHADO, 1982).

Miconia sellowiana é uma planta pioneira (ou secundária inicial) e heliófita facultativa. A maioria das folhas apresenta nervuras claramente suprabasais e unidas por domácias evidentes, enquanto que outras folhas têm nervuras curtamente suprabasais e domácias pouco aparentes. As lâminas podem ser desde elípticas até linear-lanceoladas (GOLDENBERG, 2000).

A espécie em estudo pode apresentar porte arbustivo, com um metro de altura, ou arbóreo com até onze metros. Seus representantes geralmente ocorrem em altitudes de 1000 m até cerca de 2000 m, raramente, ao nível do mar; em

vegetação secundária, cerrado ou formações florestais perenifólias ou semidecíduas, quase sempre montanas e alto montanas. Ocorrem tanto sobre solos arenosos quanto solos argilosos, profundos, rasos ou pedregosos, geralmente bem drenados. As flores desenvolvem-se de julho a novembro e os frutos de agosto a janeiro (GOLDENBERG, 2000). Esta espécie tem sido utilizada na regeneração do sub-bosque de áreas mineradas (NAPPO; FONTES; OLIVEIRA, 2000).

No estado do Paraná, *Miconia sellowiana* é amplamente distribuída em várias regiões fitogeográficas. Pode ser encontrada com hábito arbóreo, atingindo até oito metros de altura, em formações florestais montanas ou com hábito arbustivo, com menos de um metro de altura, em afloramentos rochosos (GOLDENBERG, 2000).

Este trabalho tem o objetivo de identificar a variação natural da morfologia e anatomia da folha de *Miconia sellowiana* Naudin (Melastomataceae), em três diferentes formações vegetacionais (Estepe Gramíneo-Lenhosa; Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista), no estado do Paraná, buscando avaliar a influência dos diferentes fatores ambientais sobre a estrutura foliar.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Descrição das áreas de estudo

Este estudo foi realizado em três áreas diferentes de acordo com o tipo de formação vegetacional: Estepe Gramíneo-Lenhosa (E.G.L.); Floresta Ombrófila Densa Montana (F.O.D.M.) e Floresta Ombrófila Mista (F.O.M.), descritas a seguir (Figura 1 a 4).

2.1.1 Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre)

O Buraco do Padre (Figura 2) localiza-se no Segundo Planalto ou Planalto dos Campos Gerais (25^o10'S e 49^o58'W), na Fazenda “Nasce o Dia”, Município de Ponta Grossa, PR. Compreende uma área de 69 ha e está aproximadamente a 975m de altitude (MAACK, 1981). O relevo é do tipo escarpas e furnas e sua geologia é de rochas sedimentares e arenito. Os solos são litólicos, constituídos principalmente de areia esbranquiçada proveniente da decomposição do arenito Itararé. Encontram-se também solos cinzentos escuros a pretos, ricos em matéria orgânica, com ocorrência de brejos (SWIECH-AYOUB; MASUNARI, 2001). O clima é do tipo *Cfb*, ou seja, mesotérmico; subtropical úmido sem estação seca com verões brandos, de acordo com a classificação de Köppen. A temperatura média anual é de 17,8 °C, sendo a média do mês mais frio de 14,1 °C e a média do mês mais quente 20,9 °C. A umidade média relativa do ar é de 77%, a precipitação média anual é de 1497mm (SWIECH-AYOUB; MASUNARI, 2001) (Tabela 1), sendo que os meses de inverno apresentam menor precipitação que os meses de verão.

Este tipo de vegetação é encontrado no Planalto Meridional, em regiões campestres ou campos limpos, entremeados por capões e “florestas de galeria” de

porte baixo, flanqueando algumas drenagens que, geralmente, ocorrem nas porções mais elevadas dos três planaltos paranaenses (RODERJAN; KUNIYOSHI; GALVÃO, 1993).

Uma das principais características desta formação é a presença de arbustos e de ervas semelhantes às encontradas na vegetação de regiões de cerrado. Várias espécies herbáceas das famílias das gramíneas, ciperáceas, leguminosas, verbenáceas, compostas, umbelíferas, asteráceas e apiáceas são comumente encontradas neste tipo de formação (KLEIN, 1984). *Miconia sellowiana*, neste tipo de vegetação ocorre na forma arbustiva (Figura 5).

2.1.2 Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra)

O Parque Estadual dos Mananciais da Serra (Figura 3) é propriedade do Governo Estadual, sob jurisdição do Departamento de Água e Esgotos, hoje SANEPAR. Localiza-se na Serra do Mar, no município de Piraquara, Região Metropolitana de Curitiba, PR (25° 29'S e 49° 59'W). Possui uma área de 2.249,322 ha (VICENTINI; TRAMUJAS; BONATTO, 1991) e está aproximadamente a 1100m de altitude. Seu relevo é constituído de um sistema montanhoso paralelo à linha da costa. A geologia da área é formada por dois tipos de rocha, magmatito e granito. O solo predominante na região é o do tipo litólico (IBGE, 1997). O clima é do tipo *Cfb*, de acordo com a classificação de Köppen. A temperatura média anual é de 16,6 °C, sendo a média do mês mais frio de 13,3 °C e a média do mês mais quente 20,6 °C. A média geral das precipitações oscila entre 1.250 e 2.500 mm, sendo que os meses de inverno apresentam menor precipitação do que os meses de verão. A umidade relativa do ar fica entre 80 e 85% (VICENTINI; TRAMUJAS; BONATTO, 1991).

Grande parte da área do Parque Estadual dos Mananciais da Serra é revestida por Floresta Ombrófila Densa Montana (VICENTINI; TRAMUJAS;

BONATTO, 1991) (Tabela 1). Este tipo de formação vegetacional corresponde no sul do País as que se situam entre 500 a 1500m de altitude (IBGE, 1992). A vegetação caracteriza-se pela elevada densidade e heterogeneidade florística e por apresentar três ou mais estratos arbóreos com muitas epífitas e lianas. Esta vegetação surge à medida que aumenta a altitude e a declividade acentua-se (STRUMINSKI, 2001). As áreas montanas com relevo mais suave apresentam solos mais profundos e uma formação florestal que pode atingir em média 20 a 25 metros de altura. O ambiente superúmido é provocado pela elevação, resfriamento e precipitação de massas úmidas do oceano (RODERJAN; KUNIYOSHI; GALVÃO, 1993). *Miconia sellowiana* neste local ocorre na forma arbórea, nos estratos inferiores da floresta (Figura 6).

2.1.3 Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri)

A Fazenda Experimental do Canguiri (Figura 4) de propriedade da Universidade Federal de Paraná localiza-se no Município de Pinhais, Região Metropolitana de Curitiba, PR (25°30'S e 49°50'W) no Primeiro Planalto. Compreende uma área de 430 ha, com uma altitude de aproximadamente 900 metros. O relevo é predominantemente suave ondulado. A geologia da área consiste de impregnações calcíferas, litologicamente costando de argilitos e arcósios (DONHA, 2003). Os solos predominantes são Cambissolo Álico e Latossolo Vermelho-Amarelo Álico. O clima é do tipo *Cfb* de acordo com a classificação de Köppen. A temperatura média anual é de 18 °C, sendo que a temperatura média do mês mais quente é acima de 24 °C e a do mês mais frio é de 13 °C. A precipitação média anual é de 1.451mm (DONHA, 2003). O mês de janeiro é o mais chuvoso e o mês de agosto é o de menor precipitação. A média anual da umidade relativa do ar é em torno de 91% (MAACK, 1981) (Tabela 1).

TABELA 1- QUADRO COMPARATIVO DAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS DAS TRÊS FORMAÇÕES VEGETACIONAIS ESTUDADAS (fc= foot candle).

FORMAÇÃO VEGETACIONAL	ESTEPE GRAMÍNEO-LENHOSA (BURACO DO PADRE)	FLORESTA OMBRÓFILA DENSE MONTANA (PARQUE ESTADUAL DOS MANANCIAS DA SERRA)	FLORESTA OMBRÓFILA MISTA (FAZENDA EXPERIMENTAL DO CANGUIRI)
Temperatura média anual (mínima – máxima)	17,8 (14,1 – 20,9)° C	16,6 (13 – 20,6) ° C	18 (13 – 24) ° C
Precipitação média anual	1.497 mm	2.500 mm	1.451 mm
Clima	CfB	CfB	CfB
Solo	Neossolo Litólico Distrófico típico Tb A proeminente	Neossolo Litólico Húmico típico Tb hipodistrófico e álico	Cambissolo Háptico Alumínico típico *
Altitude	975m	1.100m	900m
Umidade média relativa do ar	77%	80 – 85%	91%
Condição de luz	840 fc	58,9 fc	76 fc

* Segundo Donha (2003).

Na Fazenda, há remanescentes de Floresta Ombrófila Mista, também denominada de Floresta com Araucária ou Pinheiral. Esta vegetação é típica do Planalto Meridional e abrange os Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. É constituída por dois estratos arbóreos que abrigam muitas espécies, algumas endêmicas, como é o caso da *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae), também conhecida como pinheiro-do-paraná. Esta espécie ocupa o estrato arbóreo superior. Espécies de canela, sacopema, imbua, cedro, erva-mate e várias mirtáceas são predominantes no estrato arbustivo de sub-bosque (KLEIN, 1984). Esta vegetação ocorre, predominantemente, em altitudes acima de 500 metros (IBGE, 1992).

O termo mista origina-se da mistura de duas floras, a tropical afro-brasileira e a temperada autro-brasileira decorrente das condições propícias do Planalto Meridional Brasileiro, cujos fatores ambientais associados a latitudes determinam uma situação peculiar na região neotropical (VELOSO; RANGEL; LIMA, 1991). *Miconia sellowiana* ocorre na forma arbórea, nos estratos inferiores desta floresta (Figura 7).

2.2 Coleta e fixação do material

As coletas foram realizadas nos meses de abril e maio de 2003, no mesmo período fenológico e estacional. Para cada formação vegetacional, foram coletados ramos de seis indivíduos, sob a mesma intensidade de luz. De cada indivíduo foram selecionadas 20 folhas, totalizando 102 folhas por formação vegetacional. As folhas foram coletadas entre o quarto e o sexto nós, no sentido ápice-base. O material botânico foi identificado pelo Prof. Dr. Renato Goldenberg do Departamento de Botânica do Setor de Ciências Biológicas da UFPR.

2.3 Processamento do material

Para a análise da morfologia foliar, 16 folhas de cada indivíduo foram prensadas em jornal e secas em estufa à temperatura de 65°C até atingirem peso constante. Para a análise anatômica foram utilizadas amostras de 1 cm² da região mediana da folha, sendo duas folhas por indivíduo, para cada formação vegetacional. As amostras foram fixadas em FAA 70 (formaldeído, ácido acético, etanol 70%, na proporção de 1:1:18 v/v). Posteriormente, estas amostras foram conservadas em álcool 70% (JOHANSEN, 1940).

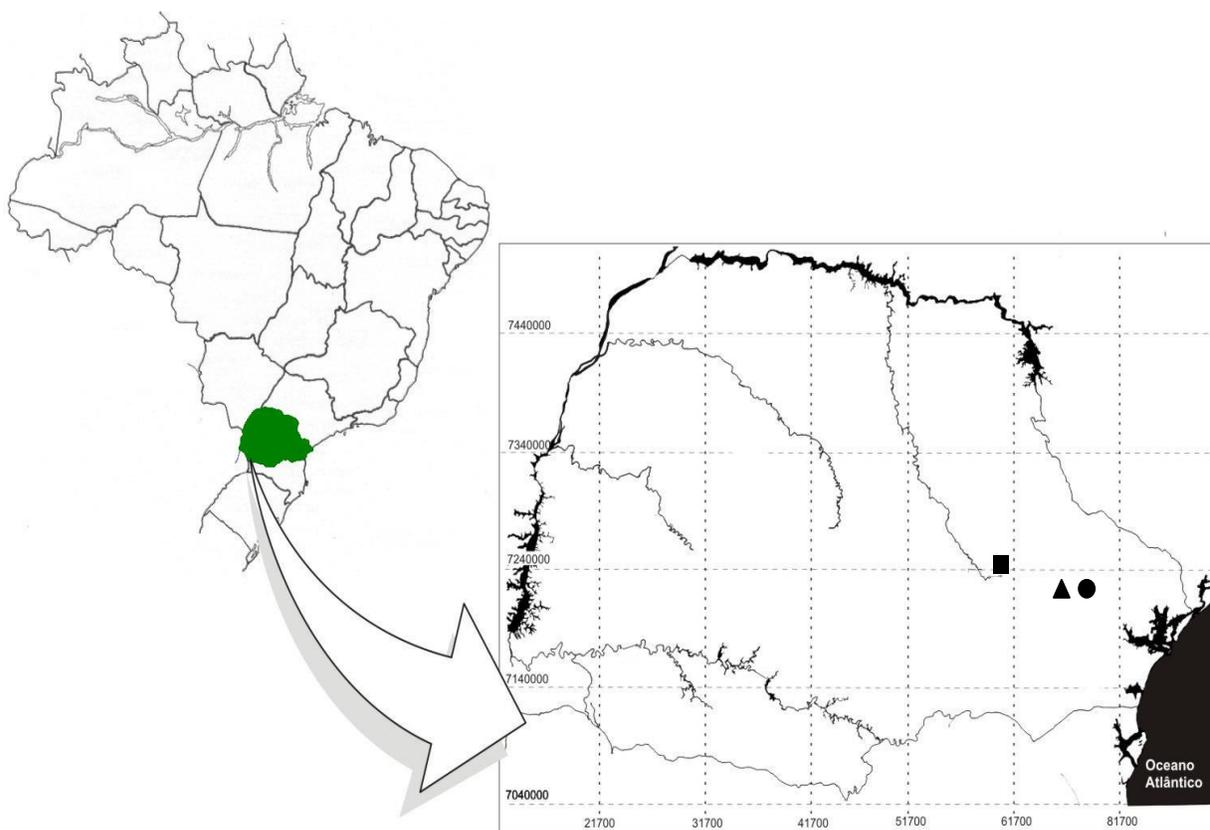


Figura 1. Localização geográfica das áreas de coletas das diferentes formações vegetacionais. ■ Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre) ● Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra) ▲ Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).



Figuras 2 – 4. Vista geral das áreas de coleta. 2. Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre). 3. Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra). 4. Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguiri).



5



6



7

Figuras 5 – 7. Aspecto do hábito de *M. selkowitziana*. 5. Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre).
 6. Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra).
 7. Floresta Ombrófila Mista (Fazenda Experimental do Canguini).

2.4 Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Para a análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV), o material fixado em FAA 70, foi desidratado em série etílica crescente até etanol absoluto e seco, via ponto crítico, com CO₂, em equipamento Bal-Tec CPD 030. As amostras foram montadas em suporte metálico, fixadas com uma mistura de esmalte incolor e grafite e metalizadas com ouro, a vácuo, em equipamento Balzers union FL 9496 SCD 030. As observações e fotografias foram realizadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Jeol (JSM 6360 LV), no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR.

2.5 Montagem de lâminas semipermanentes e permanentes

Para a montagem de lâminas semipermanentes, o material vegetal foi seccionado transversalmente com lâmina de barbear, clarificado em hipoclorito de sódio 10%, corado com azul de toluidina 1% solução aquosa, montado em gelatina glicerinada (O'BRIEN; MCCULLY, 1981) e vedado com esmalte de unha incolor (DOP; GAUTIÉ, 1928). Para as lâminas permanentes, o material foi incluído em hidroxetilmetacrilato Leica segundo as recomendações do fabricante e da técnica de FEDER e O'BRIAN (1968). Posteriormente, realizou-se a secção do material em micrótomo rotatório Olympus CUT 4055, na espessura de 7 µm. As secções foram coradas com fucsina básica e azul de astra em solução aquosa (ALVES DE BRITO; ALQUINI, 1996) secas em estufa à 40°C e montadas entre lâmina e lamínula com Entellan®. Após a montagem das lâminas, o material foi analisado em microscópio óptico Olympus CBB. A montagem das lâminas permanentes e semipermanentes, assim como a interpretação destas, foram realizadas no Laboratório de Botânica Estrutural do Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas da UFPR. As fotomicrografias foram realizadas em máquina digital Canon Power Shot F50, acoplada ao microscópio óptico Olympus BX 51.

2.6 Testes microquímicos

Os testes microquímicos foram realizados em secções obtidas a mão-livre, com auxílio de lâmina de barbear, em material não fixado. A ocorrência de compostos lipídicos foi evidenciada pelo Sudam III (JOHANSEN, 1940); o amido, pelo Lugol (BERLYN; MIKSCHE, 1976); lignina diferenciada pela Fucsina Básica e Azul de Astra (ALVES DE BRITO; ALQUINI, 1996) e compostos fenólicos pelo Cloreto Férrico (JOHANSEN, 1940).

2.7 Análise da morfologia foliar

Baseou-se nas seguintes variáveis:

Área foliar (cm^2): foi calculada a partir de imagem digitalizada em scanner de mesa, acoplado ao computador, pelo software SIGMASCAN-PRO (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA, 1995).

Peso seco (g): foi calculado, após a secagem das folhas, e mensurado em balança analítica de precisão Modelo AS 210 Scientech com $\text{ie} = 0,001\text{g}$.

Área específica foliar ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) foi calculada utilizando a seguinte relação: $\text{AEF} = \text{AF}/\text{PF}$, onde: AF = área foliar (cm^2) e PF = peso seco foliar (g). (WITKOWSKI; LAMONT, 1991).

Tamanho foliar: foi utilizada a classificação de RAUNKIAER modificada por WEBB (1959) que considera as seguintes categorias de área foliar: 1 - leptofilia: $< 0,25 \text{ cm}^2$; 2 - nanofilia: $0,25 - 2,25 \text{ cm}^2$; 3 - microfilia: $2,25 - 20,25 \text{ cm}^2$; 4 - notofilia: $20,25 - 45 \text{ cm}^2$; 5 - mesofilia: $45 - 182,25 \text{ cm}^2$; 6 - macrofilia: $182,25 - 1640,25 \text{ cm}^2$; 7- megafilialia $> 1640,25 \text{ cm}^2$ (LWG, 1999).

Densidade estomática e de tricomas ($\text{n}^\circ \cdot \text{mm}^{-2}$): foi efetuada utilizando-se a modelagem da epiderme na região mediana da folha com esmalte de unha sintético incolor. As modelagens foram montadas entre lâmina e lamínula somente com água,

sem o uso de corantes. As densidades estomáticas e de tricomas foram estimadas por meio de contagem numa área de 1mm^2 . Utilizou-se 2 campos por folha, para 96 folhas totalizando 192 campos para cada formação vegetacional. Os estômatos foram contados apenas na epiderme da face abaxial, por se tratar de uma folha hipoestomática. As contagens foram realizadas em microscópio óptico Olympus CBB, com câmara clara acoplada. Na classificação do tipo de estômato adotou-se a terminologia de WILKINSON (1979). Na classificação dos tipos de tricomas adotou-se a terminologia de THEOBALD; KRAHULIK; ROLLINS, (1979); WURDACK (1986).

Diapfanização de epiderme: amostras da região mediana das folhas de cada formação vegetacional foram dissociadas e diapfanizadas em hipoclorito de sódio 12%, coradas com safranina a 0,25% em solução aquosa, montadas em gelatina glicerinada (O'BRIEN; MCCULLY, 1981) e vedadas com esmalte de unha incolor (DOP; GAUTIÉ, 1928).

Espessuras de tecidos (μm): utilizou-se secções transversais da região mediana da folha, onde foram medidas as espessuras da cutícula da epiderme das faces adaxial e abaxial da folha, as espessuras da epiderme das faces adaxial e abaxial, as espessuras dos parênquimas paliçádico e lacunoso além da espessura total da lâmina foliar. As medições foram realizadas em microscópio óptico Olympus CBB, com auxílio de ocular micrometrada.

2.8 Descrição morfológica e anatômica

As descrições da morfologia foliar foram efetuadas com base na classificação proposta por LWG (1999) e as descrições anatômicas foram feitas com base nas observações em microscópio óptico de secções transversais das folhas, na região mediana, utilizando-se tanto lâminas permanentes como semipermanentes.

2.9 Análises estatísticas

As médias, desvios-padrão e coeficientes de variação de todas as variáveis quantitativas foram calculadas. A Análise de Variância (ANOVA) foi utilizada para comparar as folhas das plantas das três diferentes formações vegetacionais, através do Programa Statistica versão 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA 1998). A hipótese testada foi a de que não há diferenças significativas nas folhas das plantas das três formações vegetais (F) sobre o conjunto de variáveis observadas, ou seja: $H_0: F_1=F_2=F_3$. Para cada variável, verificou-se a diferença significativa entre as formações vegetacionais, utilizando o teste de comparação múltipla LSD (menor diferença significativa) de Fisher. Como a variável densidade de tricomas da epiderme da face adaxial desviou significativamente de uma distribuição normal, foi realizado o procedimento de transformação de médias, mesmo sabendo que a distribuição dos dados viola uma das pressuposições do teste de distribuição normal. Os resultados desta variável foram analisados pela variância dos dados ranqueados com o teste K.S.d. (KOLMOGOROV SMIRNOV e LILLIEFORS TEST FOR NORMALITY) como uma alternativa não paramétrica.

2.10 Coleta e análise do solo

Os solos da Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre) e da Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra) foram descritos morfológicamente a partir de tradagem com trado do tipo holandês ao redor das plantas cujas folhas foram coletadas. A descrição morfológica seguiu a metodologia descrita por LEMOS e SANTOS (1984). As amostras coletadas foram analisadas no laboratório de Química e Fertilidade do Solo do DSEA-UFPR, utilizando metodologia da EMBRAPA (1999).

3 RESULTADOS

3.1 Descrição morfológica e anatômica

Miconia sellowiana apresenta folhas cartáceas opostas, simples, com pecíolo marginal, forma elíptica, lâmina simétrica, base decurrente, ápice acuminado e margem serreada (Figura 8 a, b, c). Os feixes vasculares dispõem-se paralelamente em relação ao eixo longitudinal da lâmina foliar, caracterizando o padrão de venação acródroma suprabasal. As nervuras principais são unidas por domácias marsupiformes presentes na face abaxial.

Visualmente, pode ser observado um gradiente de cores nas folhas das plantas das três formações vegetacionais (Figura 8). As folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa (Figura 8a) apresentam uma tonalidade verde mais clara do que as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana (Figura 8b) e da Floresta Ombrófila Mista (Figura 8c).

As células epidérmicas, em vista frontal, tanto da face adaxial como da face abaxial apresentam forma irregular com as paredes anticlinais retas ou levemente sinuosas e pouco espessadas (Figuras 9 a 14). Entretanto, as paredes anticlinais das células epidérmicas, da face adaxial e da face abaxial das folhas das plantas que ocorrem na Floresta Ombrófila Mista, apresentam-se mais sinuosas (Figuras 13 a 14) diferindo das folhas das plantas das demais formações vegetacionais. Sobre as nervuras, as células epidérmicas retangulares, hexagonais ou mesmo quadrada encontram-se orientadas no sentido do maior eixo da folha, formando fileiras (Figura 15).

Os estômatos têm distribuição difusa e somente na epiderme da face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática. Apresentam-se no mesmo nível das demais células epidérmicas (Figuras 17 e 19) e estão ausentes sobre as nervuras. Os estômatos são do tipo, predominantemente, anomocítico e raramente

diacítico. Foram observados dois tipos de tricomas, o tipo tector estrelado (pluricelular, multisseriado) (Figura 15) e o tipo glandular (Figuras 12 e 15). Os tricomas ocorrem em ambas às faces da epiderme, inclusive sobre as nervuras. A superfície cuticular na face adaxial (Figuras 9, 11 e 13) e na face abaxial apresentam estrias epicuticulares (Figura 16). Na região da nervura central, as células epidérmicas em ambas as faces são menores do que as da região do limbo (Figuras 20, 21 e 22).

Em secção transversal verifica-se que a epiderme é uniestratificada em ambas as faces e as células apresentam-se retangulares e mais largas no sentido periclinal (Figuras 17, 18 e 19). As células da epiderme da face abaxial das folhas das plantas da Floresta Ombrófila Mista são mais tabulares (Figura 19), diferenciando-se das células epidérmicas da face abaxial das folhas das plantas das outras formações vegetacionais.

As folhas das plantas provenientes da Floresta Ombrófila Densa Montana, apresentaram células epidérmicas com paredes periclinais externas espessadas em ambas as faces da lâmina foliar (Figura,18).

O mesofilo é organizado dorsiventralmente, sendo formado por parênquima paliçádico que varia de um a três estratos de células (Figuras 17 a 19), em todas as formações vegetacionais estudadas. As folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentam dois a três estratos de células do parênquima paliçádico (Figura 17) e o parênquima lacunoso de quatro a cinco estratos de células, sendo estas irregulares e com espaços intercelulares pequenos e pouco evidentes. O parênquima lacunoso é mais compacto que os das outras formações vegetacionais estudadas (Figura 17 a 19).

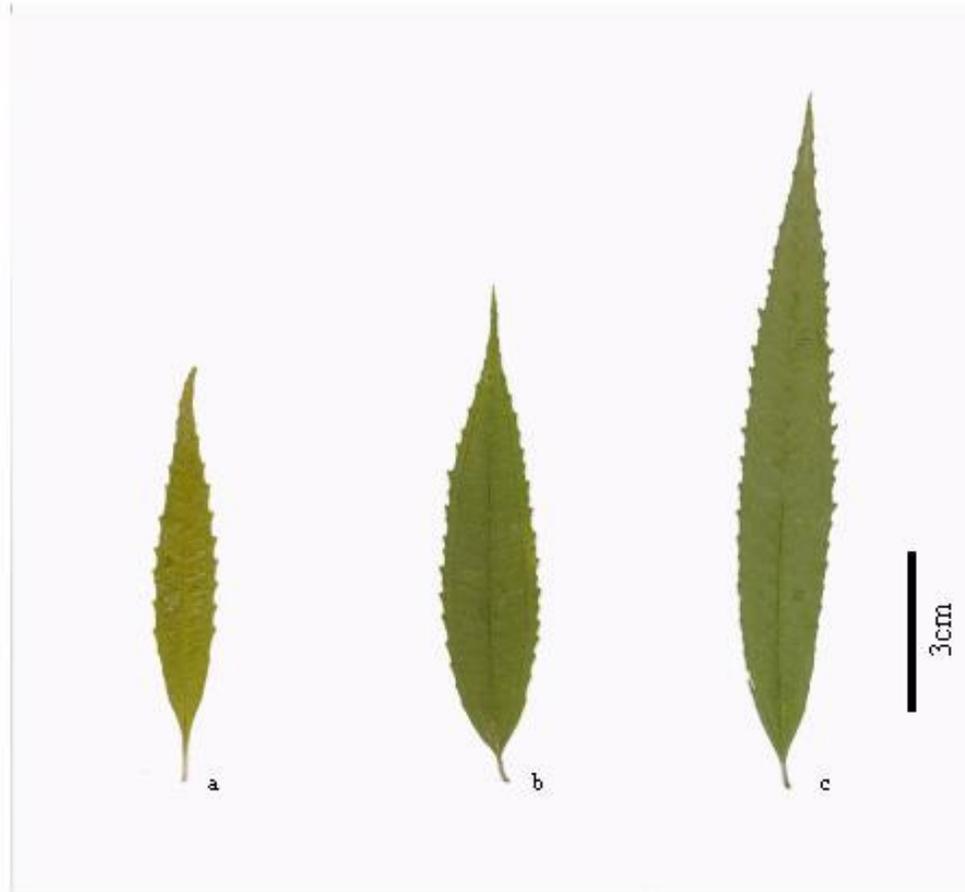
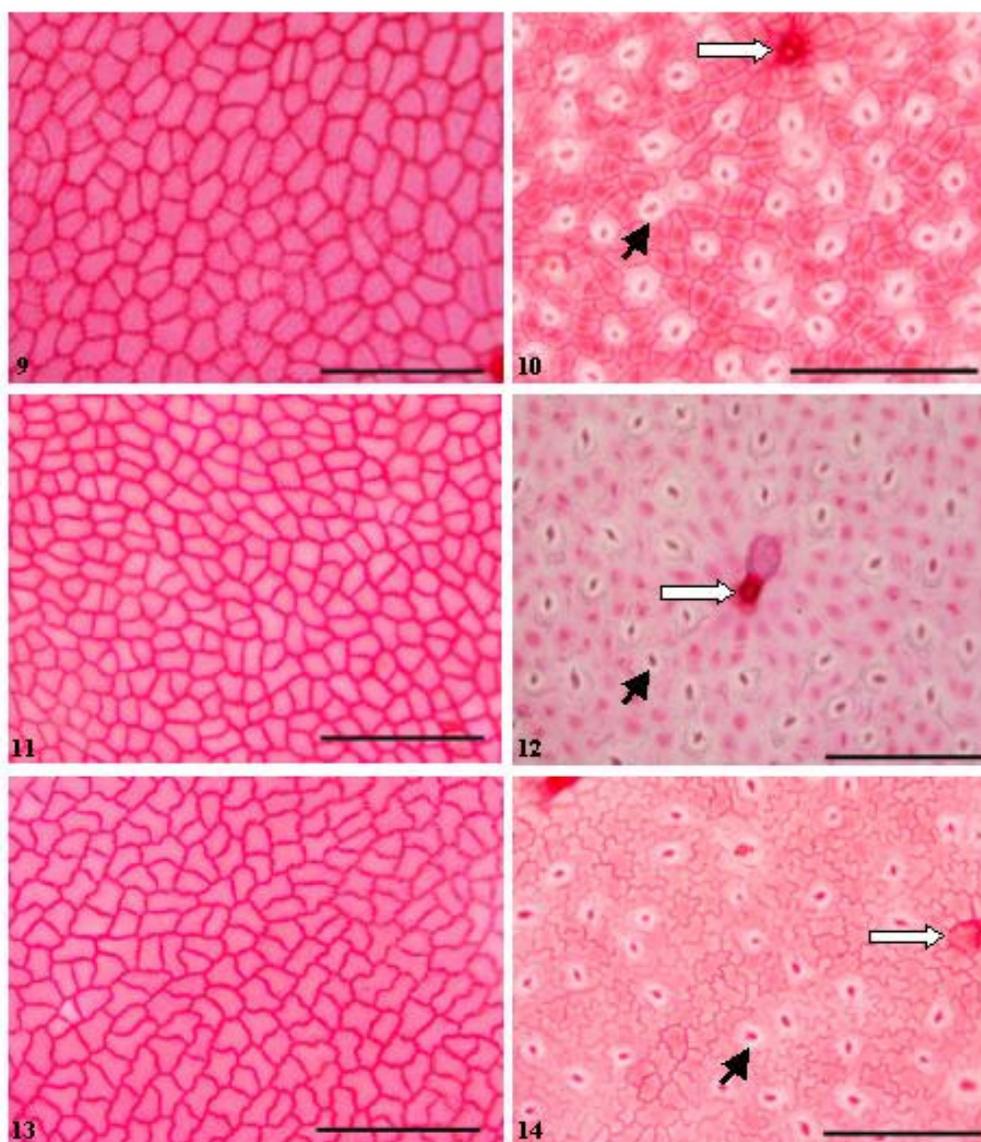
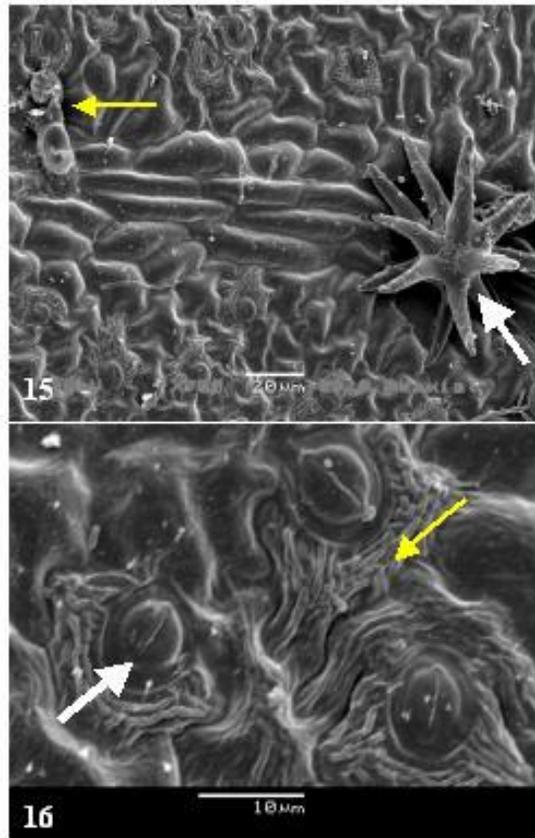


Figura 8. Aspectos das lâminas foliares de *Miconia sellowiana* (a) Estepe Gramíneo-Lenhosa. (b) Floresta Ombrófila Densa Montana. (c) Floresta Ombrófila Mista. Barra = 3cm.



Figuras 9 – 14. Vista frontal da epiderme das faces das folhas de *Miconia sellowiana*. 9. Face adaxial, Estepe Gramíneo-Lenhosa. 10. Face abaxial, Estepe Gramíneo-Lenhosa. 11. Face adaxial, Floresta Ombrófila Densa Montana. 12. Face abaxial, Floresta Ombrófila Densa Montana. 13. Face adaxial, Floresta Ombrófila Mista. 14. Face abaxial, Floresta Ombrófila Mista. Seta preta indica estômato, a seta branca indica tricoma glandular. Barra = 300 μm .



Figuras 15 – 16. Eletromicrografias em Microscópio Eletrônico de Varredura, da superfície da folha de *Miconia sellowiana* da Floresta Ombrófila Mista. 15. Superfície abaxial da folha evidenciando tricoma tector e tricoma glandular. 16. Superfície abaxial da folha, evidenciando estômatos e estrias epicuticulares.

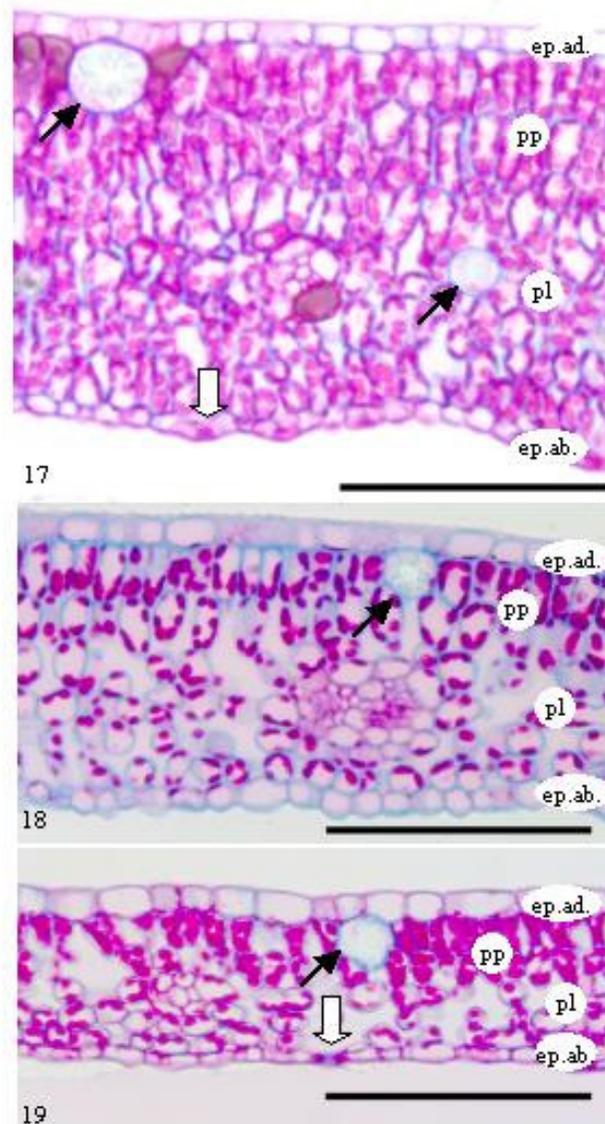
Idioblastos contendo drusas encontram-se distribuídos, com maior frequência, no parênquima paliçádico do que no parênquima lacunoso (Figuras 17, 18 e 19). Os grãos de amido e compostos lipídicos ocorrem, tanto no mesofilo como na nervura central das folhas das três formações vegetacionais estudadas.

A nervura central, em secção transversal, apresenta epiderme unisseriada na face adaxial com células de formato isodiamétrico e paredes uniformemente espessadas. As células epidérmicas são quadradas, com parede periclinal externa espessa e cutinizada, sendo as da face abaxial menos volumosas (menores) do que as da face adaxial. Internamente a epiderme verifica-se a presença de várias camadas de células de colênquima do tipo anelar, sendo 4 a 5 na face adaxial e 3 a 5 na face abaxial (Figuras 20, 21 e 22). Observou-se, 2 a 3 feixes vasculares anficrivais, um de maior porte, em forma de arco voltado para a face abaxial e feixes menores próximos a face adaxial. Estes encontram-se envoltos por células parênquimáticas, fibras isoladas e células com conteúdo denso e escuro (provavelmente compostos fenólicos) (Figuras 20, 21 e 22). Não foram observadas diferenças entre as folhas das plantas das diferentes formações vegetacionais estudadas. Quanto à disposição dos feixes e organização dos tecidos, exceto a visível compactação do parênquima lacunoso nas folhas das plantas da Estepe gramíneo-Lenhosa.

3.2 Variáveis quantitativas

As variáveis morfoanatômicas quantitativas das folhas de *M. sellowiana* nas três formações vegetacionais estudadas estão sumarizadas nas Tabelas 2 e 3.

Os valores médios de área foliar, peso seco, densidade estomática, densidade de tricomas da epiderme da face adaxial, espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima lacunoso e espessura total da lâmina variaram significativamente ($p < 0.05$) entre as três formações vegetacionais (Tabela 2).



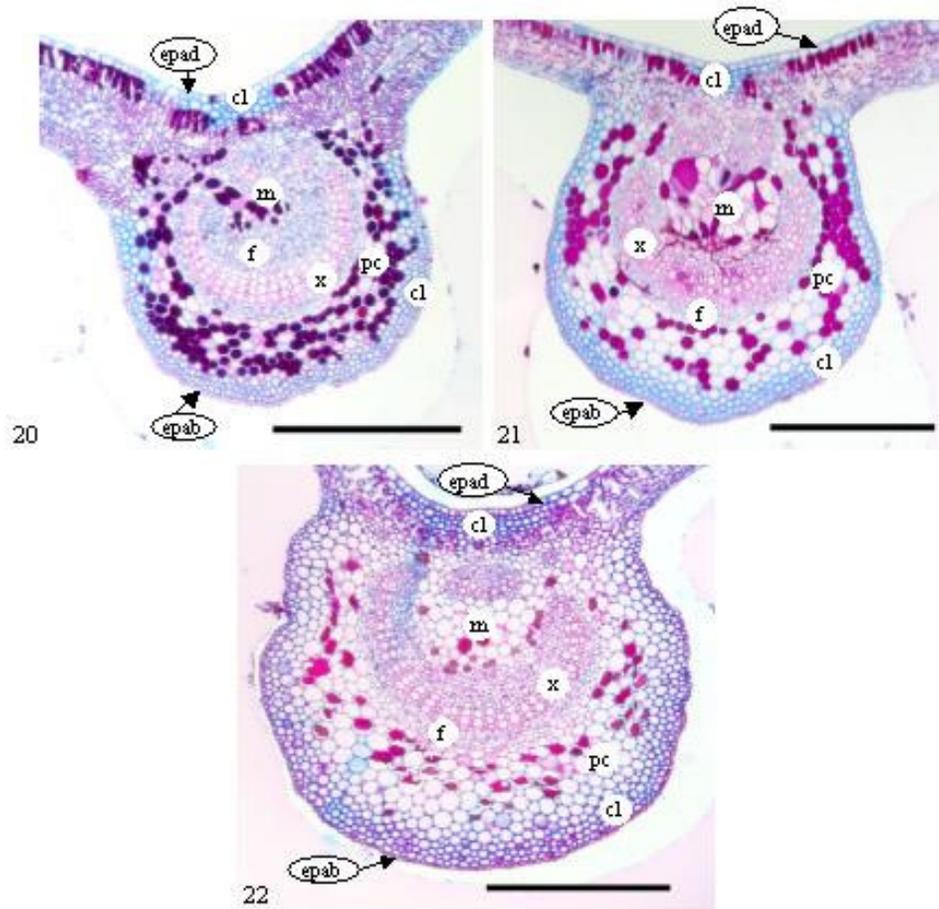
Figuras 17 - 19. Secções transversais da lâmina foliar de *M. sellowiana*. 17. Estepe Gramíneo-Lenhosa. 18. Floresta Ombrófila Densa Montana. 19. Floresta Ombrófila Mista. (ep.ad.) Epiderme da face adaxial, (ep.ab.) Epiderme da face abaxial, (pp) parênquima paliçádico, (pl) parênquima lacunoso. Seta preta indica presença de idioblastos com drusas, seta branca indica presença de estômato. Barra = 100 μ m.

As folhas de *M. sellowiana* da Floresta Ombrófila Mista apresentaram os maiores valores médios e estatisticamente significantes ($p < 0.05$) para área foliar e peso seco, quando comparadas com as demais formações vegetacionais (Tabela 2). A área foliar média das folhas da Floresta Ombrófila Mista é 30% maior que as folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e 60% maior do que as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa. Para o peso seco, as folhas da Floresta Ombrófila Mista foram 12% e 25% mais pesadas do que as folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa, respectivamente. Quanto ao tamanho foliar, as folhas das plantas das três formações vegetacionais foram classificadas como microfílas.

As folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentaram os maiores valores médios e estatisticamente significantes ($p < 0.05$) para densidade estomática, densidade de tricomas da face adaxial e abaxial (Tabela 2), espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima lacunoso e espessura total da lâmina foliar (Tabela 3) em relação às folhas das outras formações vegetacionais estudadas. As folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentam 32% mais estômatos por unidade de área do que as folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e 50% mais estômatos do que as folhas da Floresta Ombrófila Mista.

As folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentam os maiores valores médios para a densidade de tricomas da epiderme da face adaxial, apresentando cerca de 59% mais tricomas por unidade de área do que as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana e cerca de 70% mais tricomas do que as folhas da Floresta Ombrófila Mista.

A espessura média do parênquima paliçádico das folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa foi 24% e 63% mais espessas do que das folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e do que as folhas da Floresta Ombrófila Mista, respectivamente. O mesmo ocorreu em relação ao parênquima lacunoso, onde os valores médios da espessura deste parênquima foram 39% e 54% mais espessas do



Figuras 20 - 22. Secção transversal da nervura central da folha de *M. selkowitziana*. 20. Estepe Gramíneo-Lenhosa. 21. Floresta Ombrófila Densa Montana e 22. Floresta Ombrófila Mista. (epad) epiderme adaxial, (epab) Epiderme abaxial, (cl) colênquima, (m) medula, (pc) parênquima cortical, (x) xilema, (f) floema. Barra = 300 μ m.

que as folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e do que as folhas da Floresta Ombrófila Mista, respectivamente. O parênquima paliçádico das folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa é formado por três estratos celulares, cujo comprimento das células é variável (Tabela 3). O estrato mais externo, voltado para a face adaxial possui células mais longas do que os estratos celulares mais internos (25% e 34%, respectivamente). Isto também foi observado para as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana, onde as células de parênquima paliçádico mais externo são 18% mais longas do que a camada mais interna. Nas folhas das plantas da Floresta Ombrófila Mista, ocorre apenas um estrato de parênquima lacunoso.

Em relação à espessura total da lâmina, as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentaram 28% mais espessas do que as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana e 53% do que as folhas da Floresta Ombrófila Mista.

Para algumas variáveis, as diferenças foram significativas apenas entre as folhas das plantas de duas formações vegetacionais. Considerando a área específica foliar (AEF) (Tabela 2), as folhas da Floresta Ombrófila Mista apresentaram diferenças significativas quando comparadas com as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa ($p < 0.05$). O valor médio da AEF das folhas das plantas da Floresta Ombrófila Mista foi 46% maior do que o valor médio das folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa. Entretanto, quando comparadas com as folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana as diferenças não foram significantes ($p > 0.05$).

As folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentaram valores médios maiores e estatisticamente significantes ($p < 0.05$) para densidade de tricomas da epiderme da face abaxial (Tabela 2) quando comparadas com as folhas das plantas das demais formações vegetacionais. Os valores médios da densidade de tricomas da epiderme da face abaxial das folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa foram 49% e 55% maiores do que as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana e do que Floresta Ombrófila Mista respectivamente. Não houve diferenças significativas ($p > 0.05$) para a densidade de tricomas da face adaxial entre as folhas

das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana e as folhas da Floresta Ombrófila Mista.

A espessura da cutícula da epiderme da face adaxial das folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentou valores médios maiores e estatisticamente diferentes ($p < 0.05$) do que nas folhas das plantas das demais formações vegetacionais (Tabela 3). A cutícula das folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentou-se 50% mais espessa do que das folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana e da Floresta Ombrófila Mista. Ainda para esta variável, não houve diferença significativa ($p > 0.05$) entre as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista.

As folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana apresentaram os valores médios maiores e estatisticamente significantes ($p < 0.05$) para espessura da epiderme da face adaxial (Tabela 3). As folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana foram 14% mais espessas do que as folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa. Não houve diferenças estatísticas significativas ($p > 0.05$) da espessura da epiderme da face adaxial das folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana quando comparada com as folhas da Floresta Ombrófila Mista.

A espessura média da epiderme da face abaxial das folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana apresentaram os valores maiores e estatisticamente diferentes ($p < 0.05$) do que as demais folhas das plantas das formações vegetacionais estudadas (Tabela 3). As folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana possuem epiderme da face abaxial 15% mais espessas do que as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Mista e das folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa. Não houve diferença significativa ($p > 0.05$) entre as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Mista e as folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa, para esta variável.

Os valores médios da espessura da cutícula da epiderme da face abaxial das folhas das plantas das três formações vegetacionais não apresentaram diferenças significativas entre si ($p > 0.05$).

3.3 Análises do solo

O solo da Estepe Gramíneo-Lenhosa (Buraco do Padre) foi classificado como Neossolo Litólico Distrófico típico Tb, A proeminente textura arenosa, relevo escarpado, substrato arenitos do sub-grupo Itararé.

O solo da Floresta Ombrófila Densa Montana (Parque Estadual dos Mananciais da Serra) foi classificado como Neossolo Litólico Húmico típico Tb hipodistrófico e álico, textura argilosa, relevo ondulado, substrato granitos e gnaisses.

O solo da Floresta Ombrófila Mista é mais profundo, embora apresente o caráter alumínico, ou seja, um teor de Al extraível acima de 4c molc /kg de solo.

Os solos da Estepe Gramíneo-Lenhosa e Floresta Ombrófila Densa Montana, são solos rasos, ácidos com baixa saturação em bases (hipodistróficos) e álicos (saturação por Al⁺³ ≥ 50%), embora apresentem diferenças na textura em função do material de origem.

O solo da Estepe Gramíneo-Lenhosa é extremamente raso, não ultrapassando os 20 cm de profundidade em relevo escarpado, ocorrendo em associação com extensas áreas de afloramento do Arenito Itararé. A espécie *Miconia sellowiana* é encontrada sobre manchas de Neossolo Litólico onde o relevo permitiu o acúmulo de material mineral.

TABELA 2. VALORES MÉDIOS, DESVIOS PADRÃO (ENTRE PARÊNTESES) E COEFICIENTE DE VARIAÇÃO DA ÁREA FOLIAR, PESO SECO, ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR (AEF) (n = 96), DENSIDADE ESTOMÁTICA E DENSIDADE DE TRICOMAS (n = 192) DAS FOLHAS DE *Miconia sellowiana* NAS DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETACIONAIS. LETRAS DIFERENTES PARA A MESMA VARIÁVEL (MESMA LINHA) SIGNIFICAM QUE OS VALORES SÃO ESTATÍSTICAMENTE DIFERENTES (p< 0,05)

Características morfológicas	Estepe Gramíneo-Lenhosa	C.V. (%)	Floresta Ombrófila Densa Montana	C.V. (%)	Floresta Ombrófila Mista	C.V. (%)
Área Foliar (cm²)	4,33 (1,38) c	31,90	7,55 (2,35) b	31,14	10,77 (4,52) a	42,01
Peso Seco (g)	0,06 (0,02) c	33,3	0,07 (0,02) b	32,3	0,08 (0,02) a	23,2
AEF (cm².g⁻¹)	71,64 (12,2) b	17,03	109,1 (14,71) a	13,48	134,05 (55,78) a	41,61
Densidade estomática (n°.mm⁻²)	1133,2 (161,24) a	14,23	769,54 (162,3) b	21,09	556,34 (136,72) c	24,57
Densidade de tricomas da epiderme da face adaxial (n°.mm⁻²)	40,06 (12,68) a	31,66	16,46 (3,35) b	20,37	12,06 (2,84) c	23,54
Densidade de tricomas da epiderme da face abaxial (n°.mm⁻²)	44,9 (13,13) a	29,25	22,88 (4,99) b	21,83	20,36 (4,66) b	22,88

TABELA 3. VALORES MÉDIOS, DESVIOS PADRÃO (ENTRE PARÊNTESES) E COEFICIENTE DE VARIAÇÃO DAS ESPESSURAS (μm) DA CUTÍCULA DA EPIDERME DAS FACES ADAXIAL E ABAXIAL, EPIDERME DAS FACES ADAXIAL E ABAXIAL, PARÊNQUIMA PALIÇADICO, PARÊNQUIMA LACUNOSO E TOTAL DA LÂMINA FOLIAR DE *Miconia sellowiana* NAS DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETACIONAIS (n= 12). LETRAS DIFERENTES PARA A MESMA VARIÁVEL (MESMA LINHA) SIGNIFICAM QUE OS VALORES SÃO ESTATÍSTICAMENTE DIFERENTES (p< 0,05)

Caracteres anatômicos	Estepe Gramíneo-lenhosa	C.V. (%)	Floresta Omb. Densa Montana	C.V. (%)	Floresta Ombrófila Mista	C.V. (%)
Espessura cutícula da epid. da face adaxial	4,18 (0) a	0	2,09 (0) b	0	2,09 (0) b	0
Espessura da epiderme da face adaxial	9,75 (1,36) b	13,96	11,32 (1,66) a	14,64	10,1 (0,81) ab	8,05
Espessura parênquima paliçádico	64,09 (13,9) a	21,69	48,42 (12,53) b	25,89	23,69 (5,14) c	21,72
Comprimento 1ª estrato par. paliçádico	3,55 (0,18)a	4,95	2,24 (0,17)b	7,44	1,47 (0,15)c	10,20
Comprimento 2ª estrato par. paliçádico	2,66 (0,25)a	9,22	1,83 (0,11)b	6,27	—	—
Comprimento 3ª estrato par. paliçádico	2,33 (0,10)	4,30	—	—	—	—
Espessura parênquima lacunoso	77,5 (10,22) a	13,18	47,18 (8,69) b	18,41	35,7 (5,15) c	14,44
Espessura da epiderme da face abaxial	6,79 (0,94) b	13,92	8,01 (0,81) a	10,2	6,79 (0,95) b	13,9
Esp. cutícula da epid. da face abaxial	< 2,09 μm a	0	< 2,09 μm a	0	< 2,09 μm a	0
Espessura total da lâmina	161,63 (14,71) a	9,1	116,87 (21,64) b	18,51	76,63 (7,15) c	9,32

4. DISCUSSÃO

4.1 Morfologia foliar

As características morfológicas foliares de *Miconia sellowiana* são aquelas encontradas para a maioria das espécies florestais (PYYKKÖ, 1979; ROTH, 1984) com exceção da margem serrada. O padrão normalmente observado para as margens das folhas de plantas de florestas tropicais úmidas é o liso (TURNER, 2001). A margem serrada ou denteada das folhas está relacionada com o tipo de venação (ROTH, 1984), sendo que a falta desta nas extremidades das margens foliares implica na não formação de tecidos fundamentais, resultando no padrão serrado (TURNER, 2001).

O tipo de venação acródroma encontrada nesta espécie é freqüentemente observado em outras espécies da família Melastomataceae, apesar deste tipo de venação ser considerada incomum em angiospermas (MENTINK; BAAS, 1992; RENNER, 1993). A venação acródroma de *Miconia sellowiana* corresponde ao tipo de venação broquidódroma que apresenta um sistema mais denso de veias e é o tipo mais comum encontrado em folhas de espécies arbóreas das florestas tropicais. Estas folhas são geralmente perenes, o que implica em um maior investimento no sistema de abastecimento de água para as células do mesófilo TURNER (2001).

A ocorrência do ápice acuminado relaciona-se com as folhas de plantas que habitam o subosque, onde há um elevado grau de umidade (ROTH, 1984; TURNER, 2001) como na Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista. Este ápice tem a função de drenar a água da superfície foliar acelerando a secagem da folha e conseqüentemente evitando o estabelecimento de organismos epífilos que poderiam se estabelecer na superfície e interferir nos diferentes processos como a fotossíntese e respiração (DEAN; SMITH, 1978; PYYKKÖ, 1979; ROTH, 1984; JORDAN, 1985; TURNER, 2001). Entretanto, as folhas dos indivíduos que ocorrem

na Estepe Gramíneo-Lenhosa também apresentaram ápice acuminado pronunciado apesar desta formação ser um ambiente aberto e ensolarado. Em *Miconia* seção *Hypoxanthus* onde se situa *Miconia sellowiana* todas as espécies apresentam este tipo de ápice. Isto demonstra que, provavelmente, há um forte componente filogenético determinando esta característica (GOLDENBERG, 2000).

A forma elíptica da folha é a mais comum entre as folhas das plantas de florestas tropicais (LONGMAN; JENIK, 1974; PYYKKÖ, 1979; ROTH, 1984). A predominância desta forma foliar tem sido relacionada por alguns autores (RAUSHER, 1978; GIVNISH, 1984) como uma maneira de confundir visualmente os herbívoros especialistas capazes de identificar os compostos produzidos por cada uma de suas plantas “presas”. Tal forma poderia dificultar o herbívoro especialista em localizar os poucos taxa que possuem os venenos metabólicos específicos. Entretanto, a forma da folha não é apenas determinada pela capacidade de mimetismo, como um mecanismo de defesa contra a herbivoria. A forma da folha é também influenciada pelos fatores abióticos, como a intensidade luminosa. Em ambientes com menor disponibilidade de luz, como os subosques de florestas tropicais e sub-tropicais, a forma da folha é um elemento importante para evitar o sombreamento de folhas do mesmo ramo. Assim, a relativa importância dos fatores abióticos e bióticos na diferenciação dos padrões de convergência da forma da folha parecem ser mais complementares do que mutuamente exclusivos (GIVNISH, 1984).

A diferença na coloração das folhas das plantas entre as três formações vegetacionais parece indicar que as folhas das plantas da Estepe-Gramíneo-Lenhosa (Figura 8a) provavelmente apresentam menor concentração de clorofila que as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana (Figura 8b) e da Floresta Ombrófila Mista (Figura 8c). Em ambientes de baixa disponibilidade luminosa, as folhas são mais escuras devido à maior adição de clorofila no fotossistema II, o que implica em maiores teores de clorofila para maior captação da energia luminosa que é mais escassa. Em contrapartida, a exposição excessiva de luz danifica o sistema

fotossintético levando a fotoinibição, o que influencia nas menores concentrações de clorofila nestas folhas (TAIZ; ZEIGER, 2004).

4.2 Anatomia foliar

A diferença de sinuosidade das paredes anticlinais da face adaxial em relação à face abaxial da epiderme observada nas células das folhas de *Miconia sellowiana* é uma característica normalmente observada nas espécies da família Melastomataceae (MENTINK; BAAS, 1992) como também em várias outras espécies pertencentes a diferentes famílias (METCALF; CHALK, 1979; ROTH, 1984).

A maior sinuosidade das paredes anticlinais observadas nas células da epiderme da face adaxial e abaxial das folhas da Floresta Ombrófila Mista está relacionada, provavelmente, com as condições ambientais deste local, pois entre os três ambientes estudados é o que apresenta maior umidade (Tabela 1). Ambientes onde a radiação solar é pequena e, conseqüentemente, a umidade relativa do ar é maior, como nos estratos mais inferiores das florestas tropicais e sub-tropicais úmidas, as folhas apresentam epiderme com paredes anticlinais mais sinuosas e isto é parcialmente relacionado com a umidade relativa do ar do ambiente. (PYYKKÖ, 1979; ROTH, 1984; SANTIAGO et al., 2001).

Resultados semelhantes foram encontrados por ARAÚJO e MENDONÇA (1998) estudando *Aldina heterophylla* (Leguminosae: Papilionoideae) em diferentes Campinas da Amazônia Central. Em *Hevea brasiliensis* Müell. foi observado, que as sinuosidades das paredes celulares diminuía progressivamente com a altura na planta (MEDRI; LLERAS, 1980).

Por outro lado, as paredes anticlinais menos sinuosas, quase retas, das células epidérmicas das folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa são consideradas como uma característica das folhas de ambientes xéricos (ROTH, 1984).

Na espécie estudada foram observados dois tipos de estômatos, caracterizados como diacítico e anomocítico. Esses estômatos são freqüentemente observados e citados para a família Melastomataceae (MENTINK; BAAS, 1992; RENNER, 1993), sendo que o tipo anomocítico é o mais citado para esta família (METCALFE; CHALK, 1979). Os estômatos ocorreram apenas na face abaxial, caracterizando o hipoestomatismo, cujo padrão é o mais comum em plantas terrestres (SMITH; MCCLEAN, 1989; WILKINSON, 1979) e o mais freqüente em folhas que se desenvolvem em ambientes com baixa luminosidade (GIVNISH, 1987; MOTT; MICHAELSON, 1991). O hipoestomatismo aparentemente permite diminuir os efeitos da perda de água pela transpiração (SMITH, et al., 1997) e/ou evitar o bloqueio do poro estomático devido ao excesso de água da chuva (PYYKKÖ, 1979).

Os tipos de tricomas encontrados, tanto o tector estrelado quanto o glandular, são freqüentemente relatados para as espécies da família Melastomataceae (THEOBALD; KRAHULIK, ROLLINS, 1979; MENTINK; BAAS, 1992).

Todas as folhas estudadas apresentaram organização dorsiventral do mesofilo contendo de uma a três camadas de células de parênquima paliçádico e um número variado de camadas de células do parênquima lacunoso. Este tipo de mesofilo é o mais freqüente para os representantes desta família (MENTINK; BAAS, 1992; METCALFE; CHALK, 1965) assim como o mais encontrado em folhas de dicotiledôneas (FAHN, 1990). O feixe vascular do tipo anficrival é uma característica comum no gênero *Miconia* (METCALFE; CHALK, 1965).

Para todas as folhas estudadas, observou-se a ocorrência de cristais de oxalato de cálcio, na forma de drusas. Esta é uma característica foliar comum para diversas espécies da família Melastomataceae (MENTINK; BAAS, 1992; RENNER, 1993). Os cristais de oxalato de cálcio também são freqüentemente encontrados em outras espécies de florestas tropicais úmidas (PYYKKÖ, 1979; FAHN, 1990; TURNER, 2001; BOEGER; WISNIEWSKI, 2002) e estão associados à maior

disponibilidade de cálcio no solo (VOLK et al., 2002), pois a planta armazena este nutriente, nas suas células, na forma de carbonato ou oxalato de cálcio (TURNER, 2001). A presença destes cristais nas folhas também é interpretada como uma estratégia de defesa que as folhas das plantas dispõem contra a herbivoria (PEACE; MACDONALD, 1981; TURNER, 2001; VOLK et al., 2002; TANNER; KAPOS; 1982).

4.3 Variáveis quantitativas

Os maiores valores médios e estatisticamente significantes de densidade estomática, densidade de tricomas da epiderme tanto da face adaxial como da face abaxial, espessura da epiderme da cutícula da epiderme da face adaxial, espessura parênquima paliçádico, espessura do parênquima lacunoso e espessura total da lâmina foliar das folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa indicam a influência das condições ambientais diferenciadas nesta formação vegetacional quando comparadas com as folhas das Florestas Ombrófila Densa Montana e Ombrófila Mista.

A Estepe Gramíneo-Lenhosa é uma formação vegetal de baixa estatura, cuja vegetação arbóreo-arbustiva fica totalmente exposta ao sol. Os indivíduos não formam densos agrupamentos, recebendo a radiação solar na sua totalidade, durante o dia. O solo é do tipo neossolo litólico, que se caracteriza por ser um solo extremamente raso, com pequena capacidade de retenção de água, principalmente quando se situa em topo de paisagem sobre contato lítico (Tabela 1 Curcio, dados não publicados). Apesar da pluviosidade ser alta (Tabela 1), a baixa retenção de água do solo impõe estresse hídrico às plantas na maior parte do ano. Assim, as folhas dos indivíduos de *M. sellowiana* que ali se desenvolvem apresentam caracteres mais xeromórficos do que as folhas dos indivíduos das outras formações vegetacionais estudadas.

A maior quantidade de estômatos, por unidade de área é entendida como uma estratégia de conservação de água das folhas que se desenvolvem em solos com menor capacidade de reter água e sob alta luminosidade (LLERAS, 1977; KÖRNER; BANNISTER; MARK, 1986; ROTH, 1984; LARCHER, 2000).

O maior número de estômatos permite uma troca de gases mais eficaz nos curtos períodos do dia em que a umidade relativa do ar é maior e as taxas de transpiração mais baixas (LARCHER, 2000).

Estudos comparando folhas de onze espécies arbóreas do interior e da borda de floresta na África do Sul encontraram resultados semelhantes, onde as folhas de borda, cuja radiação solar é maior, apresentaram maior densidade estomática do que as folhas do interior da floresta, cuja luminosidade é menor (HLWATIKA; BHAT, 2002). Outras investigações também corroboram os resultados observados nas folhas de *M. sellowiana* (ASHTON; BERLYN, 1992; ASHTON; BERLYN, 1994; LEE et al., 1997; MARQUES; GARCIA; FERNADES, 1999; SANTIAGO et al., 2001; MENDES; GAZARINI; RODRIGUES, 2001; HLWATIKA; BHAT, 2002).

A maior densidade de tricomas tanto da face adaxial quanto da face abaxial é maior nas folhas de *M. sellowiana* da Estepe Gramíneo-Lenhosa, quando comparada com as folhas das demais formações vegetacionais estudadas. Os tricomas desempenham diferentes funções como: diminuição da temperatura foliar, para evitar a perda de água por transpiração, durante o dia, e manutenção da temperatura dos tecidos acima da temperatura do ar, durante a noite (PYYKKÖ, 1979; WOODMAN; FERNANDES, 1991; PRESS, 1999; DICKISON; 2000); defesa que a planta dispõe contra insetos herbívoros (WOODMAN; FERNANDES, 1991; TURNER, 2001), tornando as folhas impalatáveis (COLEY, 1983; PRESS, 1999, TURNER, 2001) e evitando que organismos venham se fixar na superfície foliar (TURNER, 2001) e reflexão dos raios ultravioletas que possam danificar o aparato fotossintético (SMITH et al., 1997; PRESS, 1999). Resultados semelhantes foram observados para as folhas de *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) (MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999) e também para as folhas de *Miconia*

ibaguensis (Melastomataceae) (MARQUES, et al., 2000), ambas ocorrentes em ambientes ensolarados.

Assim como a alta densidade estomática e de tricomas, a espessura da cutícula, da epiderme da face adaxial das folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa diferiu significativamente da espessura das demais formações vegetacionais estudadas. Os resultados observados em *M. sellowiana* corroboram os obtidos para outras espécies já estudadas, expostas diretamente a altas intensidades luminosas (ROTH, 1984; ASTHON; BERLYN, 1992; ASTHON; BERLYN, 1994; MARQUES et al., 2000). A face adaxial da epiderme está diretamente exposta aos raios luminosos, o que aparentemente justifica a diferença da espessura da cutícula nesta face. Esta diferença na espessura da cutícula deve-se à prevenção da folha contra a perda de vapor de água, formando com isso uma barreira hidrofóbica (METCALFE; CHALK, 1979; CUTTER, 1987; MAUSETH, 1988; FAHN; CUTTER, 1992; FAHMY, 1997; LARCHER, 2000; HLWATIKA; BHAT, 2002).

Outras funções são atribuídas à cutícula nas folhas como a repelência da água, auxiliando na secagem mais rápida da folha (SMITH; MCCLEAN, 1989; FAHN, 1990) defesa contra a herbivoria (COLEY, 1983; FAINI; LABBÉ; COLL, 1999) e patógenos como fungos e bactérias, dificultando a ação dos mesmos (MAUSETH, 1988). Também possui a função de aumentar a reflexão da luz incidente (ROTH, 1984; MAUSETH, 1988; CHADZON; KAUFMANN, 1993) ajudando a minimizar os danos que o excesso de irradiação solar pode provocar aos tecidos subjacentes (MCCLENDON, 1984; FAHN, 1990; DICKSON, 2000).

As folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa apresentaram maiores valores médios de espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso quando comparadas com as folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e com as folhas da Floresta Ombrófila Mista.

Folhas de plantas expostas diretamente à irradiação solar possuem maior espessura dos parênquimas clorofilianos do que as folhas de plantas que se desenvolvem em locais com baixa luminosidade (NOBEL, 1976; ROTH, 1984;

ASHTON; BERLYN, 1992; THOMPSON; KRIEDEMANN; CRAIG, 1992; CHAZDON; KAUFMANN, 1993; ASHTON; BERLYN, 1994; STRAUSS-DEBENEDETTI; BERLYN, 1994; MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999; MEZIANE; SHIPLEY, 1999; KUN-FANG, 2000; MARQUES, et al., 2000). O aumento no número de camadas do parênquima paliçádico e lacunoso, além de ser interpretado como uma resposta das folhas a altas intensidades luminosas, é relacionado diretamente com aumento das atividades fotossintéticas (NOBEL, 1976; BAZZAZ; CARLSON, 1982; ROTH, 1984; FAHN, 1990; SIMS; PEARCY; 1992; THOMPSON; KRIEDEMANN; CRAIG, 1992; STRAUSS-DEBENEDETTI; BERLYN, 1994; DICKISON, 2000).

Adicionalmente, o maior número de camadas do parênquima paliçádico e da menor área foliar podem ser considerados mecanismos das plantas sob intensa luz solar para evitar a fotoinibição. A forte radiação introduz uma quantidade de energia fotoquímica na folha maior que a capacidade de utilização, sobrecarregando os processos fotossintéticos (LARCHER, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2004) resultando em baixo rendimento assimilatório, a fotoinibição. A orientação vertical do parênquima paliçádico, e conseqüentemente a mobilização vertical dos cloroplastos, reduz potencialmente o efeito danoso da alta radiação solar (DALE, 1992).

Além da maior espessura do parênquima paliçádico, as folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa, os estratos celulares apresentam diferenças significantes quanto ao comprimento das células, sendo que o estrato mais externo é o mais longo. Estas diferenças parecem estar relacionadas com características endógenas (fitohormônios) e exógenas (fatores ambientais). Estudos combinados de diferentes intensidades luminosas e dosagens de hormônios mostraram que a expansão celular pode ser estimulada pela presença da luz e de vários hormônios como auxina, citocinina, giberilina e brassinoesteróides. Entretanto, os mecanismos ainda não estão totalmente entendidos (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1997; LEE et al., 2000).

A maior espessura do parênquima paliçádico, em plantas de ambientes com maior luminosidade é uma forma de canalizar a alta irradiação solar incidente na folha. A forma colunar das células paliçádicas canaliza a luz e a propaga por meio do vacúolo central celular e pelos espaços de ar entre as células. Esta disposição facilita a transmissão de luz para o interior da folha. Logo abaixo do parênquima paliçádico encontra-se o parênquima lacunoso, o qual possui células de formato irregular delimitando espaços intercelulares, os quais promovem a reflexão e refração do raio luminoso no mesofilo, tornando-o difuso. A difusão da luz aumenta o comprimento da trajetória sobre a qual o fóton se move, aumentando assim a probabilidade de absorção do mesmo (VOGELMANN; NISHIO; SMITH, 1996; TAIZ; ZEIGER, 2004).

O aumento da espessura do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso refletem na espessura total da lâmina foliar. Conseqüentemente, os maiores valores médios da espessura total da lâmina foram observados nas folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa em relação às folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista.

Resultados semelhantes aos encontrados em *M. sellowiana* foram observados em folhas de *Piper arieianum* (Piperaceae) sob alta irradiação solar (CHAZDON; KAUFMANN, 1993) sugerindo que a intensidade de luz relaciona-se diretamente com o incremento da espessura da lâmina foliar (NOBEL, 1977; ASHTON; BERLYN, 1994; STRAUSS-DEBENEDETTI; BERLYN, 1994; LEE et al., 2000; HANBA; KOGAMI; TERASHIMA, 2002; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Os menores valores médios e estatisticamente significantes de área foliar dos indivíduos da Estepe Gramíneo-Lenhosa também são um reflexo das condições ambientais acima citadas.

Folhas menores são favoráveis para plantas que se encontram em ambientes expostos a intensas luminosidades porque diminui a resistência da camada limítrofe que por sua vez influencia na transferência de calor entre a folha e a atmosfera (JURIK; CHABOT; CHABOT, 1982; FAHN, CUTLER, 1992; TURNER, 2001;

TAIZ; ZEIGER, 2004). As menores áreas foliares também são entendidas como uma estratégia das folhas para evitar a transpiração excessiva em ambientes com intensa luz solar e conseqüentemente maiores temperaturas (LEWIS, 1972; ROTH, 1984; FAHN; CUTLER, 1992; TURNER, 2001). Áreas foliares menores também podem ser consideradas como uma resposta para as plantas que se desenvolvem sobre solos com baixo suprimento de água (SMITH; NOBEL, 1978; SAYED, 1996; GROOM; LAMONT, 1997; NODA; MURAOKA; WASHITANI, 2004) e baixas concentrações de nutrientes (JURIK; CHABOT; CHABOT, 1982; GIVNISH, 1990; TURNER, 1994a; BUSSOTI et al., 2000; EDWARDS; READ; SANSON, 2000). Solos arenosos e bem drenados, como é o caso encontrado para Estepe Gramíneo-Lenhosa, apresentam baixa capacidade para reter e manter nutrientes (WAMBEKE, 1992).

Resultados semelhantes a esses encontrados em *M. sellowiana* foram observados para *Miconia ibaguensis* e *Miconia stenostachya* (MARQUES et al., 2000) em função da intensidade de luz. Esta mesma resposta foi observada para várias outras espécies (LEWIS, 1972; NOBEL, 1976; ROTH, 1984; LEE; GRAHAM, 1986; GROOM; LAMONT, 1997; LEE et al., 1997; ROMERO-ARANDA, 1997; BOEGER; ALVES; NEGRELLE, 1998; MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999; MENDES; GAZARINI; RODRIGUES, 2001; BOEGER, et al., 2003).

Os menores valores médios de peso seco foliar encontrados para as folhas dos indivíduos da Estepe Gramíneo-Lenhosa não são os esperados. Folhas menores tendem a ter maior espessura da folha e maior quantidade de tecidos mecânicos, como por exemplo, as extensões de bainha e a presença de fibras associadas aos feixes condutores de menor porte, além da maior lignificação dos tecidos condutores (TURNER, 1994a). Estes são os principais elementos que influenciam no peso seco foliar. Entretanto, as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa, apesar de apresentar maior espessura, não possuem tecido estrutural abundante, o que explica, em parte, o menor peso seco foliar obtido.

Resultados semelhantes aos encontrados em *M. sellowiana* ocorreram nas folhas de *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) no cerrado na Serra do Cipó, sob alta luminosidade (MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999). Porém, resultados diferentes foram observados em indivíduos de *Miconia stenostachya* onde os maiores pesos secos foliares foram encontrados nas folhas expostas diretamente à luminosidade do cerrado. Estas diferenças ocorrem em função do maior investimento de material estrutural que proporciona maior suporte mecânico para plantas em ambientes de maior luminosidade (MARQUES et al., 2000). Entretanto, isto parece variar de espécie para espécie.

Os menores valores médios para a área específica foliar (AEF) foram observados para as folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa. A área específica foliar tem sido utilizada como índice de esclerofilia, para indicar o grau de escleromorfismo das folhas. Folhas mais espessas e com maior quantidade de tecido mecânico apresentam os menores valores de AEF. Utilizando os critérios de MARIN E MEDINA (1981), onde os baixos valores de AEF ($20,63 - 44,56 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) indicam esclerofilia, os valores médios foliares das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa estão mais próximas dos valores encontrados para a esclerofilia. Estes resultados corroboram alguns estudos que relacionaram a AEF com a intensidade de luz, indicando que folhas expostas a altas intensidades luminosas possuem maior grau de escleromorfismo (EDWARDS; READ; SANSON, 2000; KUN-FANG, 2000; MENDES; GAZARINI; RODRIGUES, 2001). A esclerofilia também é associada a solos com baixa retenção de água e concentração de nutrientes como o solo da Estepe Gramíneo-Lenhosa. Outros estudos observaram que variações na AEF quanto à disponibilidade de nutrientes no solo, evidenciando com isso que o escleromorfismo pode estar também associado a solos inférteis (LOVELESS, 1961; MEZIANE; SHIPLEY, 1999; NAVAS; GARNIER, 2002; MELO-JÚNIOR, 2003).

Segundo TURNER (1994b), várias características morfoanatômicas devem ser utilizadas para caracterizar os tipos vegetacionais quanto ao grau de escleromorfismo como espessura foliar, espessura da cutícula e das células da

epiderme da face adaxial e área específica foliar. Assim, considerando as características morfoanatômicas aqui estudadas juntamente com a área específica foliar pode-se inferir que as folhas das plantas da Estepe Gramíneo-Lenhosa possuem caráter mais esclerofilo do que as folhas das plantas das demais formações vegetacionais.

As características foliares quantitativas de *Miconia sellowiana* da Floresta Ombrófila Mista e Floresta Ombrófila Densa Montana apresentam diferenças estatisticamente significantes em relação à área foliar, peso seco, densidade estomática e de tricomas da epiderme da face adaxial, espessuras do parênquima paliçádico, do parênquima lacunoso, espessura da epiderme da face abaxial e total da folha. Estas diferenças indicam a existência de condições ambientais diferenciadas entre a Floresta Ombrófila Densa Montana e da Floresta Ombrófila Mista que influenciam a estrutura foliar da espécie estudada.

A floresta Ombrófila Densa Montana é uma formação vegetal composta, em sua maioria, por vegetação arbórea e arbustiva, formada de três ou mais estratos arbóreos. O ambiente é úmido e com pouca luminosidade. Associado às condições de baixa luminosidade (Tabela 1), o solo do tipo neossolo litólico húmico que se caracteriza por ser um solo raso, com textura média, em regime de forte acidez e com pequena capacidade de armazenamento de água (Curcio, dados não publicados). Apesar do solo possuir baixa retenção de água, a pluviosidade é alta (Tabela 1), sendo a maior entre as três formações vegetacionais estudadas.

Já a Floresta Ombrófila Mista é uma formação vegetal de alta estatura, com vários estratos. No sub-bosque, as condições são de menor luminosidade do que na Floresta Ombrófila Densa Montana. O solo é do tipo cambissolo háplico alumínico (Tabela 1) e se caracteriza por ser um solo com textura média e forte caráter alumínico (Curcio, dados não publicados) e pouco espesso. Porém, é mais espesso que o solo da Floresta Ombrófila Densa Montana. A elevada pluviosidade, associada à alta umidade relativa do ar (Tabela 1), propiciam mais disponibilidade de água para as plantas neste ambiente (WISNIEWSKI, comunicação pessoal).

Quanto à fertilidade, o solo da floresta Ombrófila Mista é mais fértil do que da Floresta Ombrófila Montana, apesar de ambas apresentarem baixa saturação de bases (WISNIEWSKI, comunicação pessoal). Estes solos são menos susceptíveis a erosão e ao lixiviamento, pois são cobertos pela vegetação e pela serapilheira acumulada que, através da ciclagem de nutrientes, adiciona matéria orgânica ao solo.

Os indivíduos de *Miconia sellowiana* estudados tanto na Floresta Ombrófila Mista como na Floresta Ombrófila Densa Montana ocorrem no estrato inferior da floresta (subosque), cujas condições são de menor luminosidade, maior umidade relativa do ar e maior fertilidade do solo, quando comparada com as condições da Estepe Gramíneo-Lenhosa.

Algumas características foliares quantitativas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana (área foliar e peso seco) apresentam valores médios menores e estatisticamente significantes do que as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Mista e valores maiores e estatisticamente significantemente (área foliar, peso seco, AEF, espessura da epiderme da face adaxial e espessura da epiderme da face abaxial) do que as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa, indicando um gradiente para estas variáveis. Este gradiente é evidente quando se analisa o conjunto das variáveis e indica a tendência do escleromorfismo nas folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa e a tendência a mesofilia nas folhas das demais formações vegetacionais. Apesar das folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista apresentarem características mais mesomórficas, ocorrem diferenças quantitativas que diferenciam as folhas destas duas formações vegetacionais.

As condições ambientais da Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista, apesar de distintas, propiciam maiores áreas foliares nos ambientes de subosques, característica essa associada à captação de luminosidade, pois quanto maior a área foliar mais eficaz é a captura de luz em condições de maior umidade relativa do ar (LEE; GRAHAM, 1986; GROOM; LAMONT, 1997; MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999; MARQUES et al., 2000; NAVAS, 2002; SULTAN, 2003).

O peso seco médio das folhas dos indivíduos destas duas formações vegetacionais, aparentemente ocorre em função da maior área foliar, pois há pouca ocorrência de tecidos lignificados os quais poderiam proporcionar maiores pesos secos (TURNER, 1994a). O maior peso seco das folhas da Floresta Ombrófila Mista é em decorrência da maior área foliar.

Em função também da pouca luminosidade, as folhas destas formações apresentam menor espessura dos tecidos e da cutícula. Folhas sob baixa intensidade luminosa tendem a ter menores espessuras como um reflexo da expansão foliar (GIVNISH, 1988; TURNER, 2001).

As menores densidades de estômatos da epiderme da face abaxial e de tricomas da epiderme tanto da face adaxial como da face abaxial por unidade de área das folhas da Floresta Ombrófila Mista e Floresta Ombrófila Densa Montana parecem estar associados à maior disponibilidade de água e umidade destes locais permitindo, desta forma, que os estômatos permaneçam abertos por mais tempo para fazerem suas trocas gasosas sem que haja riscos de transpiração em excesso (FAHN; CUTTER, 1992; DICKISON; 2000). As menores densidades de tricomas da epiderme da face adaxial e abaxial (Tabela 2) também estão relacionadas a baixas irradiações solares destes ambientes (FAHN; CUTTER, 1992), pois seu papel primordial é refletir os raios solares em ambientes expostos (PRESS, 1999).

A menor espessura foliar ocorre em função do menor número de camadas do parênquima paliçádico (uma a duas camadas) e do parênquima lacunoso (três a seis camadas) e é explicada, pelo menos em parte, pelo trajeto do fóton de luz dentro dos tecidos. Em ambientes de sub-bosque ocorre a luz difusa. Esta luz é efetivamente refletida dentro da folha pelo parênquima lacunoso. As células deste parênquima possuem formato irregular e são rodeadas por grandes espaços intercelulares. Esses geram interfaces entre ar e água refletindo e refratando a luz, tornando a direção da luz aleatória. Este fenômeno é chamado de difusão luminosa, e tem grande importância para as folhas, pois os múltiplos reflexos aumentam o comprimento da trajetória do fóton dentro do tecido, aumentando assim, a

probabilidade de absorção (DONAHUE, 1991; VOGELMANN; NISHIO; SMITH, 1996; SMITH et al., 1997; TAIZ; ZEIGER, 2004).

Vários estudos com folhas que se desenvolveram sob baixa luminosidade corroboram os dados aqui obtidos (MARQUES; GARCIA; FERNANDES, 1999; MARQUES et al., 2000; MENDES; GAZARINI; RODRIGUES, 2001).

Utilizando os critérios de MARIN E MEDINA (1981), os valores mais altos de AEF (73,93 – 190,94 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) indicam mesofilia. Desta forma, os valores médios foliares para as folhas das plantas da Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista estão próximos dos valores estipulados para mesofilia.

Para a variável espessura da cutícula da epiderme da face abaxial, não foi observada diferenças significativas entre as folhas das plantas das três formações vegetacionais, provavelmente por ser um tecido que se encontra mais protegido da ação da luz solar e da maior umidade.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As análises morfoanatômicas da folha de *Miconia sellowiana* indicam que as diferenças significativas na área foliar, peso seco, densidade estomática, densidade de tricomas da epiderme da face adaxial, espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima lacunoso e na espessura total da lâmina são respostas às condições ambientais diferenciadas principalmente entre as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa em relação às folhas das Florestas Ombrófila Densa Montana e Ombrófila Mista.

Condições ambientais como alta intensidade luminosa, baixa umidade relativa do ar, associadas às condições de solo como baixa retenção de água e baixa fertilidade são fatores que caracterizam a Estepe Gramíneo-Lenhosa como ambiente mais xeromórfico. As folhas de *M. sellowiana* que respondem ao xeromorfismo apresentaram menores áreas foliares e pesos secos, maiores densidades estomáticas e de tricomas da epiderme de ambas as faces, espessura da cutícula da epiderme da face adaxial, espessuras do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso e total. A influência que os fatores externos exercem sobre a planta é menor quanto menor for sua área exposta. Portanto, em ambientes xeromórficos, a redução da área de transpiração e a presença de características que aumentem a refletância são ecologicamente vantajosas.

As Florestas Ombrófila Densa Montana e Ombrófila Mista apresentam condições mais mesomórficas que a Estepe Gramíneo-Lenhosa. No entanto, quando compara-se as duas formações florestais, observa-se que a Floresta Ombrófila Mista é a que apresenta menor luminosidade, maior umidade relativa do ar e maior fertilidade do solo. Estas características ambientais diferenciadas provavelmente são determinantes na variação da estrutura foliar encontrada para as folhas das florestas estudadas. As folhas de *M. sellowiana* da Floresta Ombrófila Mista apresentaram as maiores áreas foliares e pesos secos, menores densidades estomáticas, densidades de

tricomas da epiderme das faces adaxial e abaxial, espessura da cutícula da epiderme da face adaxial, espessura do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso e total da lâmina. Provavelmente, estas características permitem que as folhas maximizem a captura da pouca luz disponível neste ambiente.

Utilizando as variáveis estudadas observou-se um gradiente de xeromorfia para mesofilia das folhas das três formações vegetacionais estudadas: Estepe Gramíneo-Lenhosa, Floresta Ombrófila Densa Montana, Floresta Ombrófila Mista. A AEF utilizada como índice de esclerofilia (ou xeromorfia) corrobora com as informações acima onde as folhas da Estepe Gramíneo-Lenhosa possuem caráter mais escleromórfico, enquanto que as folhas da Floresta Ombrófila Densa Montana e Floresta Ombrófila Mista apresentam caráter mais mesomórfico (Figura 23).

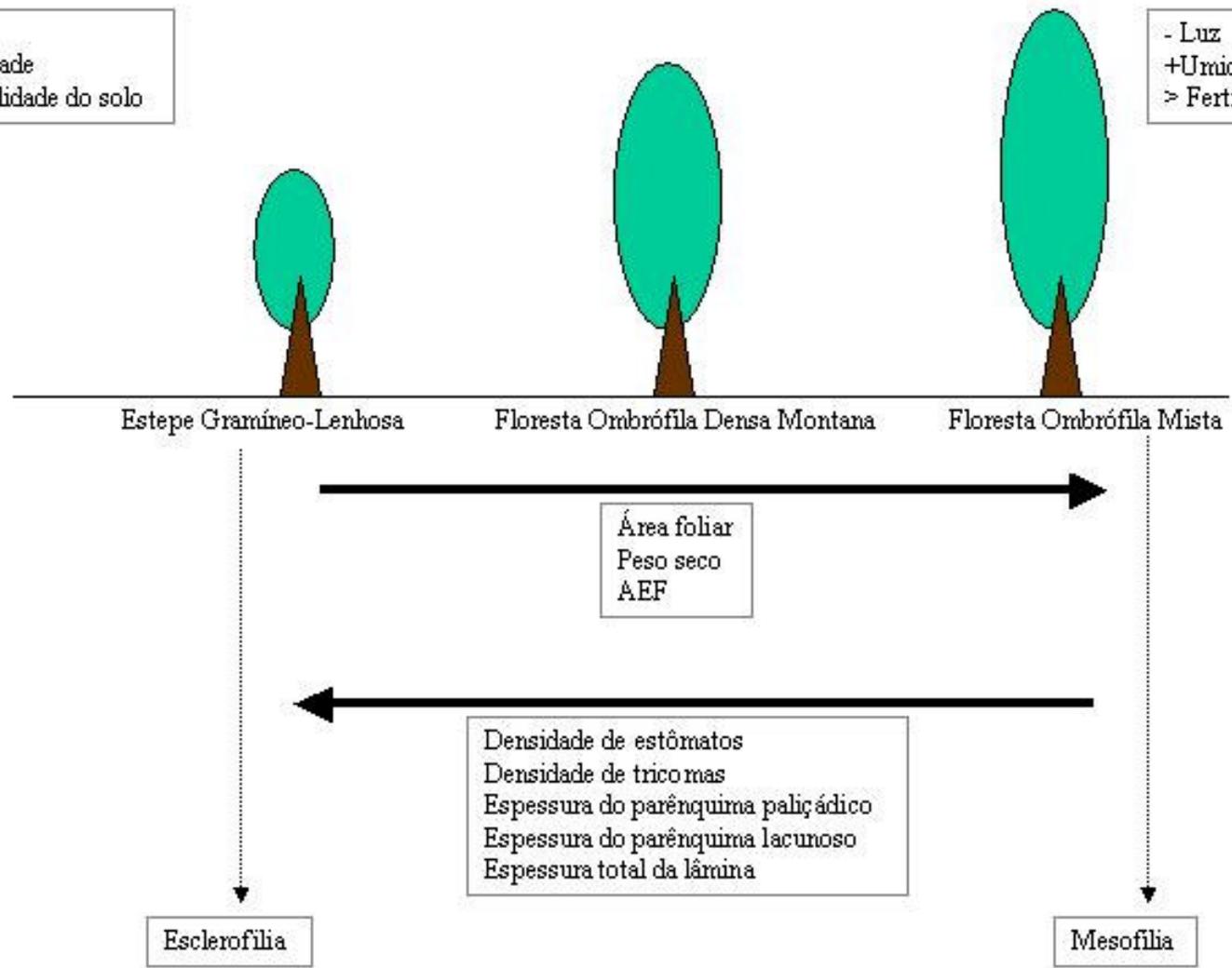
As variações na morfologia e anatomia desta espécie parecem ser adaptações ecológicas importantes relacionadas às condições de luminosidade, disponibilidade de água e condições de solo dos diferentes ambientes. Com estes resultados, é possível inferir que estas características anteriormente citadas são estruturalmente plásticas, permitindo que a espécie em questão cresça em diferentes ambientes desenvolvendo várias estratégias para superar as condições ambientais, quando desfavoráveis.

Finalizando, é importante ressaltar a necessidade da continuidade de mais estudos sobre a morfologia foliar enfocando o pecíolo, ângulo de inclinação das folhas, assim como a densidade de venação foliar. Além destes estudos, as análises de nutrientes do solo e das folhas, especialmente em relação ao alumínio, podem fornecer informações adicionais sobre a estrutura foliar tendo em vista que as espécies desta família são consideradas acumuladoras deste elemento e o mesmo pode ocasionar o escleromorfismo foliar.

Figura 23 – Diagrama mostrando a relação das variáveis quantitativas com as formações vegetacionais estudadas, indicando o gradiente esclerofilia - mesofilia.

+ Luz
- Umidade
< Fertilidade do solo

- Luz
+ Umidade
> Fertilidade do solo



6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFIAS

ALVES DE BRITO, C. J. F.; ALQUINI, Y. A new method for staining botanical material embedded in glycol-methacrylate (GMA). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, v. 39, nº 4, p. 949 - 951. 1996.

ARAÚJO, M.G.P.; MENDONÇA, M.S. Escleromorfismo foliar de *Aldina heterophylla* Spruce Ex Benth (Leguminosae: Papilionoideae) em três Campinas da Amazônia Central. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 28 (4), p. 353 – 371. 1998.

ASHTON, P.M.S.; BERLYN, G.P. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New Phytologist**, Cambridge, v. 121, p. 587-596. 1992.

ASHTON, P.M.S.; BERLYN, G.P. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (Section *Erythrobalanus*-Fagaceae) species in different light environments. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 81 (5), p. 589-597. 1994.

BALLANTINE, J. E. M.; FORDE, B. J. The effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in soybean. **American Journal of Botany**, New Zealand, v. 57 (10), p. 1150 – 1159. 1970.

BARUCH, Z.; PATTISON, R. R.; GOLDSTEIN, G. Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian islands. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 161 (1), p. 107 – 118. 2000.

BAZZAZ, F.A.; CARLSON, R.W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. **Oecologia**, Berlin, v. 54, p. 313-316. 1982.

BERLYN, G. P.; MIKSCHE, J. P. **Botanical Microtechnique and Cytochemistry**. Ames, The Iowa state Press, 326p. 1976.

BOEGER, M.R.; ALVES, L. C.; NEGRELLE, R. R. B. Variações morfo-anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a diferentes estratos da floresta. **Biotemas**, Curitiba, v. 11 (2), p. 27 – 38. 1998.

BOEGER, M.R.; WISNIEWSKI, C. Estrutura e teores de nutrientes foliares de seis espécies arbóreas ao longo de um gradiente sucessional da planície litorânea do estado do Paraná, Brasil. **Iheringia**, Porto Alegre, v. 57(2), p. 243-262. 2002.

BOEGER, M.R.; WISNIEWSKI, C. 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**, São Paulo, v.26, p. 61-72. 2003.

BOEGER, M. R. T., ESPINDOLA, JR. A.; CAVICHIOLO, L. E.; MAZUCHOWSKI, J. Z.; MACCARI, JR. A. Efeito das diferentes condições de luz e concentrações de nitrogênio sobre a estrutura foliar de *Ilex paraguariensis* St. Hil. In: CONGRESSO SUL-AMERICANO DA ERVA-MATE, 3., FEIRA DO AGRONEGÓCIO DA ERVA-MATE, 1., 2003, Chapecó. **Resumos**: Newsprint, 2003. p.54.

BOTREL, R. T.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RODRIGUES, L. A.; CURI, N. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25 (2), p. 195 – 213. 2002.

BUSSOTTI, F.; BORGHINI, F.; CELESTI, C.; LEONZIO, C.; BRUSCHI, P. Leaf morphology and macronutrients in broadleaved trees in central Italy. **Trees**, Berlin, v. 14, p. 361-368. 2000.

CHAZDON, R. L.; KAUFMANN, S. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. **Functional Ecology**, Oxford, v. 7, p. 385 – 394. 1993.

CINTRON, G. Variation in size and frequency of stomata with altitude in the Luquillo Mountains. **Office of Information Service**, Puerto Rico, v.9, p. 133 – 135. 1970.

COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristic of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs**, Washington, v. 53 (2), p. 209-233. 1983.

CURCIO, G.R. **Principais tipos de solos e sua distribuição nas paisagens circundantes entre “Passo dos Pupos” e Buraco do Padre”- Segundo Planalto Paranaense**. Curitiba, 2000. Notas de aula.

CUTTER, E.G. **Anatomia vegetal: órgãos**. São Paulo: Roca. 1987.

DALE, J.E. How do leaves grow? **Bioscience**, Washington, v. 42(6), p. 423-432. 1992.

DAVY, A.J.; NOBLE, S.M.; OLIVER, R.P. Genetic variation and adaptation to flooding in plants. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v.38, p. 91-108. 1990.

DEAN, J. M.; SMITH, A.P. Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. **Biotropica**, Lawrence, v. 10(2), p. 152-154. 1978.

DICKISON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. EDIÇÃO: San Diego. Harcourt Academic Press, 2000.

DOLPH, G.E.; DILCHER, D. L. Variation in leaf size with respect to climate in the tropics of the Western Hemisphere. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, Lawrence, v. 107, p. 154 – 162. 1980.

DONAHUE, R.A. **Interactions of ambient light directionality with leaf anatomy and effects on photosynthesis of sun and shade leaves of *Thermopsis Montana***. Laramie. 1991. A dissertation submitted to the department of Botany and the Graduate School of the University of Wyoming in partial fulfillment of requirements for the degree of Doctor of Philosophy in Botany.

DONHA, A. G. **Avaliação do uso de técnicas de suporte a decisão na determinação da fragilidade em ambiente de geoprocessamento: o caso do Centro de Estações Experimentais do Canguiri – Universidade Federal do Paraná**. Curitiba. 2003. Dissertação apresentada como requisito para obtenção do grau de Mestre em Ciências do Solo. Universidade Federal do Paraná. PR.

DONG, X.; ZHANG, X. Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Mu Us Sandland: leaf water relations and anatomic features. **Journal of Arid Environments**, London, v. 48, p. 41 – 48. 2000.

DOP, P.; GAUTIÉ, A. **Manual of Technique Botanique**. Paris: J. Lamarre. 1928.

DUDLEY, E.C. Adaptive radiation in the Melastomataceae along an altitudinal gradient in Peru. **Biotropica**, Lawrence, v.10 (2), p. 134-143. 1978.

EDWARDS, C.; READ, J.; SANSON, G. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. **Oecologia**, Berlin, v. 123, p. 158-167. 2000.

EMBRAPA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Rio de Janeiro. 1999.

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

FAHN, A. **Plant Anatomy**. 4. ed. Oxford: Pergamon Press, 1990.

FAHN, A; CUTTER, D. F. **Xerophytes**. EDIÇÃO. Berlin: Gebrüder Borntraeger-Stuttgart, 1992.

FAINI, F.; LABEÉ, C.; COLL, J. Seasonal changes in chemical composition of epicuticular waxes from the leaves of *Baccharis linearis*. **Biochemical Systematics and Ecology**, Kidlington, v. 27, p. 673-679. 1999.

FEDER, N.; O'BRIAN, T. P. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**, Columbus, v, 55 (1), p. 123-124. 1968.

FUZETO, A. P.; LOMÔNACO, C. Potencial plástico de *Cabraela canjerana* subsp. *Polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em área de cerrado e vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, p. 169-176. 2000.

GIVNISH, T. J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In *Physiological ecology of plants in the wet tropics*, p. 51-84. Cambridge. 1984.

GIVNISH, T.J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist**, Cambridge, v. 106, p. 131-160. 1987.

GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 15, p. 63-92. 1988.

.GOLDENBERG, R. **O Gênero Miconia Ruiz & Pav.(Melastomataceae): I. Listagens analíticas, II. Revisão Taxonômica da seção Hypoxanthus (Rich. Ex DC.) Hook.F.** Campinas. 2000. Tese apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas. SP.

GROOM, P.K.; LAMONT, B. Xerophytic implications of increased sclerophylly: interactions with water and light in *Hakea psilorrhyncha* seedlings. **New Phytologist**, Cambridge, v. 136, p. 231-237. 1997.

HARIDASAN, M. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 65, p. 265-273. 1982.

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1021 – 1030. 2002.

HLWATIKA, C. N. M.; BHAT, R. B. An Ecological Interaction. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 109-114. 2002.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Manual de classificação da vegetação brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências, n °1.** Rio de Janeiro: IBGE, 1992. 92p.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Recursos Naturais e Meio Ambiente: uma visão do Brasil.** 2ª ed. Rio de Janeiro: Editora DEDIT/CDDI. 1997.

JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique.** Mc Graw Hill Book, 1940.

JORDAN, C.F. **Nutrient Cycling in tropical Forest Ecosystems.** Georgia: John Wiley e Sons, 1985.

JURIK, T.W.; CHABOT, J.F.; CHABOT, B.F. Effects of light and nutrients on leaf size, CO₂ exchange, and anatomy in wild strawberry (*Fragaria virginiana*). **Plant Physiology**, Lancaster, v. 70, p. 1044-1048. 1982.

KLEIN, R. M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, Itajaí, v. 36, p. 5-54. 1984.

KÖRNER, C.; BANNISTER, P.; MARK, A. F. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. **Oecologia**, Berlin, v. 69, p. 557-588. 1986.

KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G. **Physiology of woody plants.** 2ª edição. Academic Press, 1997.

KUN-FANG, C. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath Forest. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 78, p. 1245-1253. 2000.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal.** São Carlos: Rima, 2000.

LEWIS, M. G. The physiological significance of variation in leaf structure. **Science Progress**, Northwood, v.60, p. 25-51. 1972.

LEE, S.; WOFFENDEN, B.J.; BEERS, E.P.; ROBERTS, A.W. Expansion of cultured *Zinnia* mesophyll cells in response to hormones and light. **Physiologia Plantarum** (s.n.), v. 108, p. 216-222. 2000.

LEE, D.W.; GRAHAM, R. Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 73 (8), p. 1100-1108. 1986.

LEE, D.W.; OBERBAUER, S.F.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.K. Effects of irradiance spectral quality on seedling

development of two southeast Asian *Hopea* species. **Oecologia**, Berlin, v. 110, p. 1-9. 1997.

LEE, D.W.; OBERBAUER, S.F.; JOHNSON, P.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.K. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asian *hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 87 (4), p. 447-455. 2000.

LLERAS, E. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: A working hypothesis. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 7 (4), p. 473-476. 1977.

LONGMAN, K. A.; JENIK, J. **Tropical Forest and its Environment**. Ecology series. Therford: Lowe e Brydone, 1974.

LOVELESS, A.R. A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. **Annals of Botany**, London, v.25 (98), p. 169-184. 1961.

LWG. **Manual of Leaf Architecture – morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture**. Smithsonian Institution, 65p. 1999.

MAACK, R. **Geografia Física do Estado do Paraná**. 2° ed. Rio de Janeiro: José Olympio, 1981.

MARIN, D.; MEDINA, E. Duracion foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seco tropical. **Acta Cient. Venezolana**, Caracas, v. 32, p. 508-514. 1981.

MARQUES, A. R.; GARCIA, Q. S.; FERNANDES, G. W. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim Botânico**, São Paulo, v.18, p. 21-27. 1999.

MARQUES, A. R.; GARCIA, Q. S.; REZENDE, J. L. P.; FERNANDES, G. W. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 41 (1), p. 47 – 60. 2000.

MAUSETH, J. D. **Plant Anatomy**. California: Menlo Park, 1988.

MCCLENDON, J.H. The micro-optics of leaves. I. Patterns of reflection from the epidermis. **American Journal of Botany**, (s.n.), v. (71), p. 1391-1397. 1984.

MCKEY, D., WATERMAN, P.G.; MBI, C. N. Phenolic content of vegetation in two African rain forest: ecological implications. **Science**, Washington, v. 2002, p. 61-64. 1978.

MELO-JÚNIOR, J.C.F. **Anatomia ecológica da folha e do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae) do Parque Estadual do Cerrado, Jaguariaíva – PR.** Curitiba. 2003. Dissertação apresentada como requisito para obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas. Universidade Federal do Paraná. PR.

MEDRI, M.E.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Müell. Arg. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 10 (3), p. 463-493. 1980.

MENDES, M.M.; GAZARINI, L.C.; RODRIGUES, M.L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments-effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v. 45, p. 165-178. 2001.

MENTINK, H.; BAAS, P. Leaf anatomy of the Melastomataceae, Memecylaceae, and Crypteroniaceae. **Blumea**, Leiden, v. 37, p. 189-225. 1992.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons.** Oxford at the Clarendon Press. 1965.

METCALF, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons.** Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. Volume I. Second edition. Clarendon Press. Oxford. 1979.

MEZIANE, D.; SHIPLEY, B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 22, p. 447-459. 1999.

MOTT, K.A.; MICHAELSON, O. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia Cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 78 (1), p. 76-79. 1991.

NAPPO, M. E.; FONTES, M. A. L.; OLIVEIRA, A. T. Regeneração natural em sub-bosque de povoamentos homogêneos de *Mimosa scabrella* Benth., implantados em áreas mineradas, em Poços de Caldas – MG. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 24 (3) 2000.

NAVAS, M. L.; GARNIER, E. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregriana* in response to light, nutrient and water availability. **Acta Oecologica**, Paris, v. 23, p. 375–383. 2002.

NIINEMETS, Ü. Research review: Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. **New Phytologist**, v. 144, p. 35-47. 1999.

NOBEL, P. Photosynthetic rates of sun *versus* shade leaves of *Hyptis emoryi* Torr. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 58, p. 218-223. 1976.

NOBEL, P. Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. **Physiologia Plantarum**, Lund, v. 40, p. 137-144. 1977.

NODA, H.; MURAOKA, H.; WASHITANI, I. Morphological and physiological acclimation responses to contrasting light and water regimes in *Primula sieboldii*. **Ecological Research**, Carlton South, v. 19, p. 331-340. 2004

O'BRIEN, T.P.; McCULLY, Y.E. **The study of plants structure: principles and selected methods**. Melbourne: Termercarphy, 1981.

OLIVEIRA, S.A.; MACHADO, J.W.B. Avaliação do estado nutricional de espécies nativas do cerrado na área do Distrito Federal. **Boletim Técnico-Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal**, Brasília DF, nº 7, p. 19-24. 1982.

PEACE, W.J.H.; MACDONALD, F.D. An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak forest. **Biotropica**, Lawrence, v. 13 (2), p. 100-109. 1981.

PRESS, M.C. The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. **New Phytologist**, Cambridge, v. 143, p. 213-219. 1999.

PYYKKÖ, M. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. **Acta Botanica Fennica**, Helsinki, v.112, p. 1–41. 1979.

RAUSHER, M.D. Search image for leaf shape in a butterfly. **Science**, Washington, v. 200, p. 1071-1073. 1978.

RENNER, S. S. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. **Nordic Journal Botany**, Copenhagen, v. 13, p. 519–540. 1993.

RÔCAS, G.; SCARANO, F. R.; BARROS, C. F. Leaf anatomy variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v.136, p. 231-238. 2001.

RODERJAN, C. V.; KUNIYOSHI, Y. S.; GALVÃO, F. As regiões fitogeográficas do Estado do Paraná. **Acta Forestal Brasileira**, Curitiba, v. 1, p. 3-6. 1993.

ROMERO-ARANDA, R.; BONDADA, B. R.; SYVERTSEN, J.P.; GROSSER, J.W. Leaf characteristics and net gas exchange of diploid and autotetraploid citrus. **Annals of Botany**, London, v. 79, p. 153-160. 1997.

ROTH, I. **Stratification of tropical forest as seen in leaf structure**. Tasks for vegetation science 6. Junk, the Hague – Boston – Lawcaster. Ed. H. Lieth, 1984.

SANTIAGO, E.J.A.; PINTO, J.E.B.P.; CASTRO, E.M.; LAMEIRA, O.A.; CONCEIÇÃO, H.E.O.; GAVILANES, M.L. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervium* C.DC.) sob diferentes condições de luminosidade. **Ciência e Agropecuária**, Lavras, v. 25 (5), p. 1035-1042. 2001.

SAYED, O.H. Adaptational responses of *Zygophyllum qatarense* Hadidi to stress conditions in a desert environment. **Journal of Arid Environments**, London, v. 32, p. 445-452. 1996.

SCHLICHTING, C. D. The evolution phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 667-693. 1986.

SCHLICHTING, C. D. Phenotypic plasticity in plants. **Plant Species Biology**, Kyoto, v. 17 p. 85-88. 2002.

SIMS, D.A.; PEARCY, R.W. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocacia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 79 (4), p. 449-455. 1992.

SMITH, W. K.; NOBEL, P. S. Influence of irradiation, soil water potential, and leaf temperature on leaf morphology of a desert broadleaf, *Encelia farinosa* Gray (Compositae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 65 (4), p. 429-432. 1978.

SMITH, W.K.; MCCLEAN, T.M. Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 76 (3), p. 465-469. 1989.

SMITH, W.K.; VOGELMANN, T.C.; DELUCIA, E.H.; BELL; SHEPHERD, K.A. Leaf form and photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, Washington, v. 47 (11), p. 785-793. 1997.

SMITH, W.K.; BELL, D.T.; SHEPHERD, K.A. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five western Australian communities. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 85 (1), p. 56-63. 1998.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G.P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 81 (12), p. 1582-1591. 1994.

STRUMINSKI, E. **Parque Estadual Pico do Marumbi. Curitiba.** Curitiba: UFPR, 2001.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta Botanica Neerlandica**, Oxford, v. 44 (4), p. 363–383. 1995.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development**, Oxford, v. 5 (1), p. 25-33. 2003.

SWIECH-AYOUB, B. P.; MASUNARI, S. Flutuações de *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre Ponta Grossa, Paraná. Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 18 (3), p. 1003-17. 2001.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal.** 3º. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004.

TANNER, E.V.J.; KAPOS, V. Leaf structure of Jamaican upper montane rain-forest trees. **Biotropica**, Lawrence, v. 14 (1), p. 16-24. 1982.

THEOBALD, W. L.; KRAHULIK, J. L.ROLLINS, R. C. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. In: METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons.** Clarendon Press Oxford. 1979.

THOMPSON, W. A.; KRIEDEMANN, P. E.; CRAIG, I. E. Photosynthetic Response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. growth, leaf anatomy and nutrient content. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 19, p. 1–18. 1992.

TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.** Princeton University Press. New Jersey. 1988.

TURNER, I.M. Sclerophylly: primarily protective? **Ecology**, New York, v. 8, p. 669-675. 1994a.

TURNER, I. M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 21, p. 413-419. 1994b.

TURNER, I. M.; ONG, B. L.; TAN, H. T. W. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. **Biotropica**, Lawrence, v. 27 (1), p. 2–12. 1995.

TURNER, I.M. **The ecology of trees in the tropical rain forest**. New York: Cambridge University Press, 2001.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. P.; LIMA, J. C. A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. **IBGE**. Rio de Janeiro. R.J. 123p. 1991.

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

VICENTINI, A.; TRAMUJAS, A.P.; BONATTO, F. **Proposta de Plano de Manejo Parque Estadual dos Mananciais da Serra**. Relatório apresentado à disciplina de Manejo de Áreas Silvestres. Universidade Federal do Paraná. Curso de Engenharia Florestal. Departamento de Silvicultura e Manejo. Curitiba, 1991.

VOLK, G.; LYNCH-HOLM, V.; KOSTMAN, T.; FRANCESCHI, V.R. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. **Plant Biology**, (s.n.), v. 4, p.34-45. 2002.

VOLGELMANN, T. C.; NISHIO, J. N.; SMITH, W. K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in plant Science**, Oxford, v. 1 (2), p. 65-70. 1996.

WAMBEKE, A.V. **Soils of the tropics: properties and appraisal**. New York: McGraw-Hill. 1992.

WEBB, L. J. A physiognomic classification of Australian rain forests. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 47, p. 551-570. 1959.

WILKINSON, H. P. The plant surface (mainly leaf) Part I. In METCALFE, C.R.; CHALK, L, **Anatomy of the Dicotyledons**. Clarendon Press, Oxford, p. 97-165. 1979.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologica**, Berlin, v. 88, p. 486-493. 1991.

WOODMAN, R.L.; FERNANDES, G.W. Differential mechanical defence: herbivory, evapotranspiration, and leaf hairs. **Oikos**, Copenhagen, v. 60, p. 11-19. 1991.

WURDACK, J. J. **Atlas of Hairs for Neotropical Melastomataceae.**
SMITHSONIAN INSTITUTION PRESS, n 63. Washington. 1986.