



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**



Narah Costa Vitarelli

**Morfoanatomia foliar da reófito facultativa
Psychotria carthagenensis Jacq. (Rubiaceae)**

**Florianópolis, SC
2008**

Narah Costa Vitarelli

**Morfoanatomia foliar da reófito facultativa
Psychotria carthagenensis Jacq. (Rubiaceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Marisa Santos

**Florianópolis, SC
2008**

Vitarelli, Narah Costa

Morfoanatomia foliar da reófito facultativa
***Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae)**

Orientador: Marisa Santos

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. 2008.

1. reófitas; 2. reófito facultativa; 3. *Psychotria carthagenensis*; 4. Rubiaceae; 5. anatomia;

Relato de uma reófito

(Parte do texto “**um outro olhar**” por Narah Costa Vitarelli).

Aqui cresci e aqui permanecerei.
Vejo o rio que corre ao meu lado,
Suas águas banham minhas sedentas raízes e lavam minhas folhas, que bailam felizes em sua correnteza.
Mas às vezes posso ficar sem ar, haja fôlego!
Aqui cresci e aqui permanecerei.
Quando quero namorar me enfeito de flores e fico toda perfumada.
Brinco com os pássaros que me fazem cócegas com seus bicos e ouço seu canto agradecido por meu mel.
Aqui cresci e aqui permanecerei.
Enquanto me alimento ao sol, alguns bichos se fartam de minha sombra.
Danço ao vento até soar!
Suor que logo , logo se transforma em chuva a me refrescar.
Aqui cresci e aqui permaneceria,
se o bicho-homem não me viesse arrancar,
se o bicho-homem não me viesse afogar,
se o bicho-homem não aprender a me respeitar...

Ao meio ambiente, que precisa ser visto com um outro olhar.
À minha família.

Agradecimentos

Agradeço a Deus por guiar meu caminho.

Aos meus pais, pela vida, por todos os conselhos, por conseguirem observar de longe pássaros que saem do ninho.

Ao Diego, pelo companheirismo, pelo carinho, pelo amor e por entender que isto fez parte do nosso caminho.

Às minhas irmãs queridas, pela alegria de cada reencontro. Em especial à Camila, pelos conselhos e pelas visitas.

Vovó Inês e Vovô Divino, por estenderem sempre as mãos. Seja para fazer um carinho, seja para ajudar a levantar.

À Vera, Nanda, Manú e ao Jorge por se tornarem novamente uma família pra mim quando estive tão longe de casa.

À Dinha e ao Rogerinho, irmãos de república no local mais encantado de Floripa! Dinha: reencontro. Rogerinho: grande companheiro nas inesquecíveis aventuras pela “ilha desconhecida”!

Ao Caipirinha com Adoçante Futebol Clube por todas as conquistas, derrotas, gols, vibrações, abraços, festinhas... e principalmente pelas amizades que levarei pro resto da vida (né Ca, Ka, Má, Mônica, Lília, Camila, Joca, Ari, Jana, Cláudia, Ju...).

Aos grandes amigos da Pós: Tati, Karina, Carol, Carla, Fêfas, Lulu, Jonatha, Odracir, Bianca, Débora, Dávia, ...

Ao pessoal do LabAnatomia pela deliciosa parceria: Tati (grande amiga!), Carol (valeu pela amizade e loongas conversas), Roberta, Morgana, Sérgio, Ghislaine e Ana Cláudia.

À Marisa Santos, pela orientação não restrita apenas aos assuntos profissionais e pelo crescimento mútuo com nossas discussões.

Ao professor Ademir Reis pela companhia nas coletas, por todos os ensinamentos e idéias mirabolantes!

À Vera Zapellini por ser para os alunos da pós uma super-secretária!

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pelo apoio a este trabalho.

Ao CNPq pelo apoio financeiro.

Resumo

Psychotria carthagenensis Jacq. (Rubiaceae) é encontrada em ambientes bastante diferenciados e apresenta ampla variação morfológica. No Sul do Brasil, ocorre na floresta ombrófila densa, restinga e ambiente reofítico. A ocorrência de *P. carthagenensis* nestes três ambientes distintos caracteriza a espécie como reófito facultativa. As reófitas são plantas exclusivamente encontradas em leito de rios de fluxo rápido e sujeitas à inundações freqüentes. Espécies do ambiente reofítico estão ameaçadas de extinção devido ao potencial de instalação de hidrelétricas neste ambiente peculiar. O presente estudo tem como objetivo descrever os aspectos estruturais das folhas de *P. carthagenensis*, comparando a morfoanatomia dos indivíduos ocorrentes em floresta ombrófila densa, restinga e ambiente reofítico. Amostras foram coletadas a partir de indivíduos dos três ambientes. Para estudo em microscopia ótica, foram feitas análises *in vivo*, com uso de testes histoquímicos, e amostras fixadas em glutaraldeído 2,5%, tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2, foram desidratadas, infiltradas em hidroxietilmetacrilato e coradas com azul de toluidina. Outras amostras fixadas e desidratadas foram embebidas em HMDS e analisadas em microscópio eletrônico de varredura. Para análise quantitativa, foi determinado o número mínimo amostral e realizado análise de variância e teste de Tukey. As folhas são ovadas, com ápice agudo e base acuneada, constituídas por pecíolo, lâmina foliar e estípulas. O pecíolo é cilíndrico na porção basal e alado na apical. Apresenta colênquima circunscrevendo um parênquima clorofiliano que pode dispor-se frouxamente na porção adaxial. O feixe vascular é colateral na base e assemelha-se ao tipo anficrival no ápice. São características da lâmina foliar: dorsiventralidade; estômatos paralelocíticos; tricomas unicelulares; epiderme uniestratificada, exceto na face adaxial em folhas de restinga; membrana cuticular ornamentada, nos indivíduos reofíticos e de restinga. As folhas do ambiente florestal apresentam maior expansão, enquanto aquelas do ambiente reofítico mostram menor área. O índice foliar indica um aumento da estenofilia nas reófitas. Maior densidade estomática e menor dimensão das células-guarda foram verificadas em indivíduos reofíticos e de restinga. A lâmina foliar é mais espessa no ambiente florestal e mais delgada no ambiente reofítico. O parênquima esponjoso foi o principal tecido responsável por determinar variação na espessura total da lâmina foliar nos diferentes ambientes; apresenta-se com amplos espaços intercelulares nas folhas do ambiente florestal e compacto nas folhas dos outros ambientes. Domácias estão presentes na face abaxial da folha, mostrando estrutura distinta entre indivíduos florestais e dos outros dois ambientes. Estípulas protegem o ápice caulinar e os primórdios foliares. Estas estruturas contêm coléteres e diferem nos três ambientes apenas com relação à densidade de tricomas. No ambiente florestal, onde as folhas encontram-se sombreadas, a espécie mostra uma estrutura foliar que permite eficiência no uso da luz. Nos ambientes reofítico e de restinga, a espécie mostra uma estrutura que responde à maior irradiação. No ambiente reofítico, a morfoanatomia da espécie mostrou ainda respostas à passagem da correnteza do rio. Verificou-se no presente trabalho a capacidade plástica das folhas de *P. carthagenensis* que demonstram uma habilidade de moldagem estrutural em resposta à heterogeneidade ambiental.

Palavras-chave: Reófito facultativa, *Psychotria carthagenensis*, Rubiaceae, anatomia ecológica, folha.

Abstract

Psychotria carthagenensis Jacq. (Rubiaceae) is found in different environments and show great morphological variations. In South of Brazil it occurs in tropical rain forest, restinga and reophytic environment. The occurrence of the *P. carthagenensis* in this three distinct environments characterize the specie as a facultative reophyte. Reophytes are plants exclusively found in bedsteads of swift-running streams and rivers and subject the action of frequent floods. Restricted species to these unique environment are threatened of extinction due to construction of hydroelectric dikes. This study aimed to describe the structural aspects of the *P. carthagenensis* leaves, comparing the morphoanatomy of the tropical rain forest, restinga and reophytic environment individuals. Samples were collected in the three environments individuals. *In vivo* analyses with histochemistry tests were made. Samples were fixed in glutaraldehyde 2,5%, in 0,1M sodium phosphate buffer, pH 7,2, dehydrated, infiltrated within hydroxyethylmethacrylat and stained with toluidine blue, to study in microscopy optics. Other dehydrated samples were impregnated with HMDS, droughts and analyzed in a scanning electron microscopy. For quantitative analysis the minimum number was determined and data compared for variance analyses and Tukey test. The leaves are ovate, with acute apex, acuneate basis and present petiole, leaf blade and stipules. The basal portion of petiole is cylindrical and the apical portion is winged. It has cholenchyma circumscribing a chlrenchyma that could be feeble in the adaxial portion. In the basis the vascular system is collateral and looks like an amphycrival type in the apex. Characteristics of the leaf blade: dorsiventral; parallelocitics stomata; unicellular trichomes; uniseriate epidermis, except on the adaxial surface of the restinga leaves; cuticular membrane ornamentate in reophytic and restinga individuals. Leaves from forest environment present more expansion while those from reophytic environment show a smaller area. The leaf index indicates an increase of stenophylly in the reophytes. Increase of the stomata density and decrease of the guard cell dimension was pointed in reophytic and restinga individuals. The leaf blade is thicker in forest environment and thinner in the reophytic environment. The spongy parenchyma was the major tissue for leaf blade total thickness variation in the different environments; it presents enlarged intercellular spaces in leaves from forest environment and compact shape in leaves from two other environments. Domatias are present on abaxial surface leaves, showing distinct structures among forest individuals and from two other environments. Stipules protect shoot apex and the primordial leaves. This structures contain colleters and are different in the three environments only density trichomes. In the forest environment, where the leaves are shaded, the specie shows a leaf structure that allows more efficient light use. In the reophytic and restinga environments, the specie shows a structure that responds to highs irradiation. In the reophytic environment, the morphoanatomy still shows responses to swift-running streams. This study verified the leaves plastic capacity of *P. carthagenensis* that showed ability to structural frame with response to heterogeneity environmental.

Key-words: Facultative reophyte, *Psychotria carthagenensis*, Rubiaceae, ecological anatomy, leaf.

SUMÁRIO

Introdução.....	1
Objetivo Geral	6
Objetivos Específicos	6
Material e Métodos	7
1. Material de Estudo	7
2. Descrição do Local de Coleta	7
3. Procedimentos de Coleta	9
4. Preparo das Amostras e Procedimentos para Análise	10
4.1 Estudos Estruturais	10
4.2. Estudos Ultraestruturais	11
4.3. Testes Histoquímicos	11
4.4 Estudos Morfométricos	12
4.4.1 Área e Índice Foliar	12
4.4.2 Estômatos	13
4.4.3. Lâmina Foliar	13
Resultados e Discussão	15
1. Pecíolo	15
2. Lâmina Foliar	17
2.1. Características Qualitativas	17
2.1.1. Nervura Mediana	17
2.1.2. Epiderme	18
2.1.3. Mesófilo	24
2.1.4. Bordo Foliar	25
2.1.5. Domácias	26
2.2. Características Quantitativas	28
2.2.1. Área Foliar	28
2.2.2. Índice Foliar	31
2.2.3. Densidade Estomática	31
2.2.4. Dimensões das Células-guarda	32
2.2.5. Espessura da Lâmina Foliar e Estruturas Constituintes	33
3. Estípula	38
Considerações Gerais	42
1. Características morfoanatômicas no contexto ambiental	42
2. <i>Psychotria carthagenensis</i> como uma espécie com ecótipos representativos	44
Referências Bibliográficas	46

Introdução

A família Rubiaceae pertence a um dos quatro maiores grupos dentro das Angiospermas, sendo constituída por cerca de 650 gêneros e aproximadamente 13.000 espécies. Na América, a família está representada por 229 gêneros e 5.200 espécies (Delprete, 1999), dentre elas *Psychotria carthagenensis* Jacq. que apresenta distribuição desde Costa Rica até a Argentina; no Brasil ocorre do Pará ao Rio Grande do Sul (Delprete *et al.*, 2005).

Delprete *et al.* (2005) caracterizam a espécie, dentre outras características, por apresentar estípulas grandes, obtusas, membranáceas e completamente decíduas, estando presentes apenas nos ápices dos ramos. Segundo Gifford e Foster (1988), as estípulas são estruturas integrantes das folhas. As estípulas em muitas famílias de dicotiledôneas podem secretar mucilagens, gomas ou resinas (Lersten, 1974). Fahn (1979) relata a existência de estípulas jovens que possuem tricomas secretores de mucilagem em muitos gêneros de Rubiaceae, denominando-os coléteres.

Psychotria carthagenensis é encontrada em ambientes bastante diferenciados e apresenta ampla variação morfológica, a qual é refletida na consistência, no tamanho das folhas e, sobretudo, no hábito da espécie, que varia de acordo com o ambiente em que esta se encontra (Klein *et al.*, 2005). De acordo com estes autores, *P. carthagenensis* é encontrada, no Sul do Brasil, desde o nível do mar até 600m de altitude, em três tipologias vegetacionais distintas: floresta ombrófila densa, restinga e ambiente reofítico, sendo possível observar grande variação morfológica entre as populações de cada uma dessas regiões.

Na floresta ombrófila densa, *P. carthagenensis* comporta-se geralmente como espécie pioneira de clareira e seletiva higrófila, sendo bastante freqüente nas florestas primárias das planícies aluviais, nas partes inferiores das encostas e demais solos úmidos; ocorre, em menor freqüência, em capoeirões e capoeiras ou nas orlas da floresta (Delprete *et al.*, 2005). No interior de florestas, os autores referem que a espécie apresenta de 5 a 15 m (ou mais) de altura. Acrescentam que em restingas, a espécie torna-se bastante freqüente, embora sua distribuição seja de forma descontínua e irregular. Neste ambiente, a espécie apresenta hábito arbustivo, em alguns casos com menos de um metro de altura, e suas folhas são sensivelmente menores, mais espessas, coriáceas e com formas distintas

daquelas do ambiente florestal. No ambiente reofítico, conforme os autores, as populações podem ser encontradas nos solos rochosos das ilhas e margens rochosas de corredeiras de rios. Neste ambiente, assim como nas restingas, o hábito é arbustivo (podendo apresentar menos de um metro de altura) e as folhas são menores e mais coriáceas se comparadas àquelas encontradas em populações florestais (Delprete *et al.*, 2005).

A ocorrência de *P. carthagenensis*, nestes três ambientes distintos, é um indicio de que a espécie apresenta ampla plasticidade fenotípica. Bradshaw (1965) define plasticidade fenotípica em plantas como a alteração na expressão do genótipo pelas influências ambientais, podendo manifestar-se tanto morfológica quanto fisiologicamente. Sultan (2003) afirma que todos os organismos expressam em algum grau respostas fenotípicas ao ambiente. As características anatômicas de uma planta mostram sua plasticidade adaptativa às condições do ambiente, sendo de grande interesse o conhecimento destas características (Sultan, 2004).

As adaptações que habilitam uma planta a sobreviver num determinado ambiente resultam das contínuas pressões seletivas das condições ambientais e podem estar manifestadas em seus aspectos morfológicos e anatômicos (Eames & MacDaniels, 1947; Metcalfe, 1983; Dickison, 2000; Hamba *et al.*, 2002). Muitas evidências têm sido descritas nas investigações estruturais e fisiológicas relacionando os grupos biológicos com seu hábitat (Napp-Zinn, 1984; Fahn & Cutler, 1992; Lambers *et al.*, 1998; Santo & Pugiali, 1999; Scarano *et al.*, 2002; Walter & Schurr, 2005). Na relação planta-ambiente, geralmente as variações morfoanatômicas mais expressivas são observadas nas folhas (Fahn & Cutler, 1992; Dickison, 2000). A folha é o órgão da planta mais exposto às condições ambientais, sendo que as modificações em sua morfologia têm sido interpretadas como adaptações a ambientes específicos (Fahn & Cutler, 1992).

O crescimento e a organização da lâmina foliar são altamente influenciados por fatores ambientais como intensidade luminosa, disponibilidade de água e temperatura (Esau, 1974; Metcalfe, 1983). Isto aponta para o fato de que as características dos tecidos que ocorrem nas folhas de *P. carthagenensis* merecem maior investigação, principalmente no sentido de comparar folhas de indivíduos de diferentes tipologias vegetacionais.

A luz é um fator morfogenético e seus efeitos podem influenciar no processo de desenvolvimento da folha alterando suas características, tais como espessura e área, caso este órgão apresente plasticidade (Goulet & Bellefleur, 1986). A luz afeta a divisão e o alongamento celular, o espessamento da parede, a produção de pigmentos e açúcares

(Rizzini, 1997; Lambers *et al.*, 1998; Larcher, 2000), o espessamento das folhas (Pandey & Kushwaha, 2005; Nomura *et al.*, 2006), o tamanho dos espaços intercelulares (Morais *et al.*, 2004; Nomura *et al.*, 2006), a diferenciação do parênquima paliçádico e o desenvolvimento da epiderme e da cutícula (Rizzini, 1997; Lambers *et al.*, 1998; Larcher, 2000). Neste contexto inserem-se os conceitos de folhas de sol e sombra. As folhas de sol tendem a ser menores e mais espessas que as folhas de sombra (Napp-Zinn, 1984; Mauseth, 1988; Lambers *et al.*, 1998; Cao, 2000; Dickison, 2000; Klich, 2000 e Rôças *et al.*, 2001). As folhas de sol tendem a apresentar espessamento das paredes das células epidérmicas (Cao, 2000), maior deposição de ceras e presença de hipoderme (Mauseth, 1988), aumento no número de camadas do parênquima paliçádico (Roças *et al.*, 2001; Pandey & Kushwaha, 2005; Nomura *et al.*, 2006) e maior densidade estomática (Abrans *et al.*, 1992; Klich, 2000; Duz *et al.*, 2004; Morais *et al.*, 2004).

Além da irradiação solar, outros fatores ambientais condicionam o estabelecimento das populações vegetais. Em ecossistemas costeiros (restingas), um dos ambientes onde também ocorre *P. carthagenensis*, os solos apresentam consistência arenosa e alto teor de sal, o que pode limitar o estabelecimento e o crescimento das populações. Hesp (1991) ressalta que a escassez de água aliada à alta intensidade luminosa, à alta temperatura, à salinidade e à exposição a ventos fortes levam as folhas de espécies de restingas a aumentar a deposição de cutícula, a esclerofilia, a eficiência no uso de água, a suculência e reduzir a área foliar. O autor aponta algumas das adaptações observadas em diferentes espécies que habitam estes ambientes, como, por exemplo, a resistência à salinidade através do acúmulo de NaCl, da imobilização de íons, da presença de glândulas de sal e/ou da suculência eletrolítica (adaptação osmótica através do acúmulo de água em tecidos específicos, como o parênquima aquífero). Baldini *et al.* (1997) relatam um controle eficiente da perda de água pela ação de tricomas transuculentos que realçam a reflectância dos comprimentos de ondas térmicas reduzindo a transpiração.

Psychotria carthagenensis ocorre ainda no ambiente reofítico, caracterizado por Van Steenis (1987; 1981) pela presença de rios de corredeira com cheias periódicas. Estes rios podem apresentar geomorfologia variada, formando nichos específicos ao longo dos mesmos. Tais nichos são formados por deposições de cascalho, bancos de areia ou regiões rochosas. As espécies encontradas nestes ambientes são denominadas reófitas e definidas, por este autor, como um grupo biológico constituído por plantas confinadas às margens pedregosas de rios de fluxo rápido e sujeitas à ação de inundações frequentes, apresentando

adaptações a estas características peculiares. As principais adaptações, já relatadas na literatura, para folhas de reófitas são o seu tamanho reduzido e pecíolos curtos, apresentando, assim, uma menor resistência à corrente de água (Van Steenis, 1987; 1981). A estenofilia, palavra que define folhas estreitas e longas, é a característica mais marcante das reófitas. Tal característica proporciona uma menor probabilidade de rompimento da lâmina foliar durante os períodos de cheia dos rios (Kato & Imaichi, 1992; Nomura *et al.*, 2006). Arioli (2006) relata adaptações como a presença de fibras gelatinosas nas folhas da reófito *Sebastiania schottiana* (Müll. Arg.) Müll. Arg. Estas fibras apresentam a camada mais interna da parede celular, conhecida como camada G, não lignificada e com alta concentração de celulose, fato que proporciona maior resistência a tensões. Lobo (2007), estudando *Dickia bervifolia* Baker, ressalta a importância das características anatômicas dessa Bromeliaceae para o sucesso adaptativo da espécie no ambiente reofítico, destacando a presença simultânea de hidrênquima e aerênquima, bem como a ocorrência de estômatos protegidos por escamas.

Algumas espécies que ocorrem em ambientes reofíticos apresentam ampla tolerância ecológica, sendo encontradas tanto em locais mais secos (como por exemplo, em superfícies rochosas mais elevadas) quanto em leitos de rios; e são definidas por Van Steenis (1987) como reófitas facultativas. *Psychotria carthagenensis* insere-se nesta definição por ser uma espécie que ocorre no ambiente reofítico e está adaptada ao mesmo. No entanto, sua distribuição não é restrita a este ambiente, ocorrendo também na floresta ombrófila densa e em restingas, de acordo com registros de Klein *et al.* (2005). Pesquisas referentes aos aspectos estruturais, envolvendo espécies reófitas e não-reófitas, são raras. Kato & Imaichi (1992), investigando uma pteridófito reofítico facultativa, constataram variações entre formas reófitas e não-reófitas. Nomura *et al.* (2006), constataram variações morfoanatômicas e fisiológicas entre populações de uma reófito facultativa, *Farfugium japonicum* (L.) Kitam (Asteraceae), encontrada em ambiente florestal, reofítico e de restinga.

Por se encontrar em ambientes reofíticos e não-reofíticos, *P. carthagenensis* é uma espécie que merece maiores investigações em níveis estruturais, com o intuito de elucidar que características lhe conferem adaptações aos ambientes em que ocorre. Como *P. carthagenensis* é encontrada simultaneamente em floresta, restinga e ambiente reofítico acredita-se que as populações ocorrentes em cada um desses ambientes sofreram pressões

seletivas diferenciadas fazendo com que os indivíduos apresentem características morfoanatômicas distintas.

Com relação aos caracteres anatômicos descritos para Rubiaceae, família a qual pertence *P. carthagenensis*, há informações na literatura, tais como em Solereder (1908), Metcalfe & Chalk (1957), Lersten & Horner (1967; 1968), Lersten (1974), Pereira *et al.* (2003) e Klein *et al.* (2004), por vezes mencionando o gênero *Psychotria*. Observa-se um maior número de trabalhos de caráter taxonômico em relação aos que enfocam anatomia e ecologia, sendo raros os que incluem espécies de *Psychotria* (Vieira *et al.*, 1992; Gomes *et al.*, 1995; Vieira & Gomes, 1995).

Sobre *Psychotria carthagenensis*, não foram encontradas referências a respeito da anatomia e/ou da anatomia ecológica.

O presente estudo tem como objetivo descrever os aspectos estruturais das folhas de *P. carthagenensis*, comparando as características morfoanatômicas observadas nos indivíduos ocorrentes em diferentes tipologias vegetacionais (floresta ombrófila densa, restinga e ambiente reofítico). Assim, *P. carthagenensis* poderá servir de modelo para elucidar quais estruturas das folhas são afetadas pelas condições de ambientes reofíticos e não-reofíticos. Tal esclarecimento é de fundamental importância para futuros trabalhos de manejo e bioprospecção da espécie, uma vez que os conhecimentos poderão subsidiar ações que visam preservar e recuperar áreas situadas às margens de rios, bem como embasar programas que visem à conservação deste hábitat peculiar (ambiente reofítico) e por conseqüência a preservação da própria espécie.

Objetivo Geral

Descrever os aspectos estruturais das folhas de *Psychotria carthagenensis* Jacq., comparando as características morfoanatômicas observadas nos indivíduos ocorrentes em diferentes tipologias vegetacionais (floresta ombrófila densa, restinga e ambiente reofítico).

Objetivos Específicos

- Caracterizar morfológica e histologicamente a lâmina foliar, o pecíolo e as estípulas.
- Determinar a área e o índice da lâmina foliar.
- Caracterizar os estômatos e determinar a densidade estomática e as dimensões das células-guarda.
- Determinar a espessura da lâmina foliar, da epiderme, da membrana cuticular, do mesofilo e dos tecidos constituintes deste.
- Inferir sobre aspectos ecofisiológicos, com base nos dados morfométricos e estruturais obtidos, que possibilitaram às populações estudadas a adaptarem-se às três tipologias vegetacionais.

Material e Métodos

1. Material de Estudo

O estudo foi realizado utilizando-se folhas (lâmina foliar, pecíolo e estípulas) de indivíduos de diferentes populações de *Psychotria carthagenensis* Jacq. encontradas em floresta, restinga e ambiente reofítico (figuras 1 a 6).

Delprete *et al.* (2005) descrevem que a espécie apresenta folhas opostas pecioladas, lâmina oblongo-elípticas até obovadas ou elípticas, base acuneada e ápice agudo ou acuminado. Possui estípulas interpeciolares que são prontamente decíduas, sendo observadas apenas nos ápices dos ramos. De acordo com estes autores, os nomes populares mais comuns encontrados para a espécie são: jaruvarana, jeruvarana, carne-de-vaca e erva-de-rato-branca. Sendo este último nome atribuído por ser venenosa para o gado.

2. Descrição do Local de Coleta

As coletas foram realizadas em distintos ambientes do Estado de Santa Catarina (figuras 7 e 8).

O ambiente de floresta encontra-se no Morro do Cambirela (Palhoça, SC) e está inserido nas delimitações do Parque Estadual da Serra do Tabuleiro (PEST) (figura 8), que se localiza entre as latitudes de coordenadas geográficas 27°41'09" S e 28°12'42" S, e entre as longitudes 48°49'20" O e 48°25'08" O. Pode-se considerar que o território do PEST é formado por duas grandes fisionomias: de um lado a serrana, composta pelas Serras do Tabuleiro e do Cambirela, além de parte da Serra do Capivari e, de outro, o ambiente de planície litorânea, que vai desde a foz do rio Massiambu, na margem direita até a Gamboa, excluindo as praias da Pinheira e Sonho e a Vila da Guarda do Embaú (Produto Básico do Zoneamento – Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, 2000). Neste ambiente, a espécie tem hábito arbóreo, com altura variando de 10 a 12 metros (Reis, comunicação pessoal). Os indivíduos encontram-se no interior da mata, mas ainda próximos a regiões de borda. Outras espécies arbustivas que compõem o dossel promovem o sombreamento das folhas de *P. carthagenensis*, sendo que as amostras coletadas dos indivíduos deste ambiente foram consideradas como folhas de sombra.

De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região Centro-leste do estado de Santa Catarina, onde localiza-se o PEST, é do tipo Cfa caracterizado como mesotérmico úmido sem estações secas e com verões quentes.

No ambiente reofítico, o material foi coletado no Rio Itajaí-Açu, pertencente à Bacia do Rio Itajaí-Açu (figura 9), como é referida no Atlas de Santa Catarina (1986), ou à Bacia do Rio Itajaí, como é tratada pelo Comitê Itajaí (2004). A Bacia do Itajaí, conforme o Comitê Itajaí (2004), é a maior bacia da vertente Atlântica do Estado de Santa Catarina e sua paisagem é dividida em três compartimentos naturais: o Alto, o Médio e o Baixo Vale do Itajaí. Localiza-se na unidade fisiográfica Litoral e Encostas de Santa Catarina, entre as coordenadas 26°27' e 27°53' de latitude Sul e 48°38' e 50°29' de longitude Oeste. Atualmente, de acordo com o mesmo Comitê, está distribuída por 47 municípios, possuindo cerca de 15.500 Km² (16,15% do território catarinense e 0,6% da área nacional). Neste ambiente, a coleta realizou-se no trecho conhecido como Salto Weissbach (Rio Itajaí-Açu, Blumenau, SC), onde as populações de *P. carthagenensis* ocorrem na calha do rio, o que significa que durante períodos de chuvas os indivíduos ficam submersos pelas águas correntes. As amostras foram retiradas de indivíduos, com hábito arbustivo, de até 1,5 m de altura, localizados de 2 a 10 metros da margem do rio, estando de 1,5 a 4 metros acima do nível do rio no momento da coleta. No local de ocorrência dos indivíduos predominam comunidades vegetais de diferentes espécies com hábito arbustivo, que pela disposição esparsa, raramente promovem o sombreamento dos indivíduos de *P. carthagenensis*. Estes têm parte aérea com poucas folhas, embora um pouco mais adensados do que aqueles da restinga, determinando raros casos de auto-sombreamento. Dessa forma, as amostras coletadas foram consideradas como folhas de sol.

O clima da Bacia do Itajaí é do tipo Cfa, de acordo com a classificação Köppen, ou seja, mesotérmico úmido (subtropical úmido), com distribuição quase uniforme das chuvas por todos os meses, sendo influenciado pela existência de altas Serras a Oeste e Sul que, no inverno, protegem dos ventos frios vindos do Sudoeste e, no verão, atuam no sentido de elevar a temperatura. A temperatura média anual é de 20,1 °C, com grande amplitude térmica. A umidade média relativa do ar é de 84%. A precipitação total anual média é de 1.596,2 mm e a média anual de dias, com precipitação, é de 152,4 dias (Comitê Itajaí, 2004).

O ambiente de restinga, onde foram coletadas as amostras para o estudo, encontra-se inserido nas delimitações do Parque Florestal do Rio Vermelho (PFRV) (figura 10), situado no Nordeste da Ilha de Santa Catarina (Florianópolis, SC), entre o Oceano Atlântico e a Lagoa da Conceição. O PFRV possui aproximadamente 400 ha de florestas de encosta, 500 ha de dunas e restingas (incluindo aproximadamente 150 ha ocupados por

espécies de *Pinus*). A vegetação desenvolve-se num solo do tipo areias quartzosas álicas (Atlas de Santa Catarina, 1986). Neste ambiente, a espécie apresenta hábito arbustivo, com menos de um metro de altura e é encontrada em manchas florestais, com distribuição descontínua e irregular, não tendo sido encontrada nas regiões de restinga baixa, onde estariam diretamente expostas à intensa radiação solar. No entanto, o sombreamento de suas folhas é reduzido devido às características próprias da vegetação circundante, bem como da constituição de sua parte aérea, com poucas folhas, quase sem possibilidades de auto-sombreamento. Neste caso, as amostras coletadas foram consideradas como folhas de sol.

O clima da Ilha de Santa Catarina é do tipo Cfa, de acordo com a classificação Köppen, subtropical úmido, com temperatura média anual de 20°C. No mês mais quente (janeiro), a temperatura média é de 24°C. No mês mais frio (julho), a temperatura média é de 15°C. A precipitação anual é de 1400 mm, sem déficit hídrico (há excedente anual de 400-600 mm). A umidade relativa anual é de 80-85% e a altitude média de 46m (Atlas de Santa Catarina, 1986).

3. Procedimentos de Coleta

Foram coletadas três folhas totalmente expandidas, de segundo a quarto nó, de diferentes locais da copa, de três indivíduos adultos de populações de *P. carthagenensis* de cada uma das três tipologias vegetacionais em estudo. Foi considerado o fator exposição à irradiação solar como critério para coleta das folhas nos três ambientes, sendo escolhidas folhas de indivíduos do interior da mata no ambiente florestal e folhas mais expostas ao sol para indivíduos de restinga e ambiente reofítico, sendo evitadas aquelas com possível evidência de auto-sombreamento.

O material coletado foi acondicionado em bolsas térmicas e/ou sacos plásticos, sendo mantido sob refrigeração até o processamento das amostras no Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina.

Testemunhos do material de estudo foram depositados no Herbário Flor do Departamento de Botânica – UFSC, apresentando os seguintes números de registro: 36.267 e 36.268. As lâminas produzidas estão depositadas no Laminário pertencente ao Laboratório de Anatomia Vegetal da UFSC.

4. Preparo das Amostras e Procedimentos para Análise

4.1 Estudos Estruturais

Para o estudo da folha foram considerados o terço médio da lâmina foliar (nervura mediana, bordo e região entre estas) e as regiões proximal, média e distal do pecíolo. Para melhor entendimento do tipo de feixe vascular da nervura mediana, foram feitas também algumas secções transversais nos terços apicais e basais das lâminas foliares. Na estípula foi analisado o terço basal, médio e apical. Foram feitas secções transversais, longitudinais e paradérmicas em material *in vivo* e fixado.

Amostras do material coletado foram fixadas em glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por 3 horas (Ruzin, 1999). Em seguida o material foi lavado, por três vezes, em tampão fosfato de sódio e desidratado em série etílica gradual. Após a desidratação as amostras foram infiltradas em hidroxietilmetacrilato para a confecção das lâminas permanentes.

Para infiltração em hidroxietilmetacrilato (*Jung's historesin* – marca Leica), o material foi desidratado até etanol 96^oGL, mantido por pelo menos 12 horas em solução de pré-infiltração e duas horas em solução de infiltração. Após esta etapa, o material foi transferido para a solução endurecedora, conforme instrução do fabricante, a partir da qual os blocos foram formados. Os blocos foram submetidos ao seccionamento em micrótomo de rotação Leica –RM 2125 RT, com espessura a partir de 5 µm. As secções foram distendidas sobre lâminas contendo água, em chapa aquecedora (40°C). Após a secagem das lâminas, o material foi corado com dupla coloração em azul de astra e fucsina básica (Kraus *et al.*, 1998) ou com azul de toluidina (Gahan & Onyia, 1984).

Para o estudo dos estômatos foi utilizado material *in vivo*. Secções paradérmicas em ambas as faces da lâmina foliar foram realizadas à mão-livre com o auxílio de lâmina de barbear para a confecção de lâminas semi-permanentes montadas à base de gelatina-glicerina (Kaiser, 1880 – *apud* Kraus & Arduin, 1997).

A classificação e ocorrência dos estômatos foi obtida a partir da observação de secções paradérmicas. O tipo de estrutura estomática foi determinada com base na classificação apresentada por Wilkinson (1979).

As análises foram feitas em microscópio óptico (MO), marca Carl Zeiss-Jena, modelo Loboal 4 e a captura das imagens em MO Leica MPS 30 DMLS com câmara digital Sony P92, no Laboratório de Anatomia Vegetal da UFSC.

4.2. Estudos Ultraestruturais

Amostras do material coletado foram fixadas em glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por 3 horas. Em seguida o material foi lavado, por três vezes, em tampão fosfato de sódio e desidratado em série etílica gradual. As amostras desidratadas foram emersas em hexametildesilanes (HMDS), por ½ hora, como meio substitutivo de CO₂, que pelo processo de sublimação reduz a tensão superficial evitando o colapso das estruturas (Bozzola & Russel, 1991). As amostras secas foram aderidas sobre suporte de alumínio, com o auxílio de fita de carbono dupla face, e cobertas com 20 nm de ouro em metalizador Baltec, modelo CED030. As amostras foram observadas e documentadas em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) Phillips, modelo XL30, no Laboratório de Materiais da UFSC. Para identificação dos elementos químicos constituintes dos cristais foi utilizado detector de raios-X de Si-Li com janela da microsonda Super Ultra Thin Window, com sistema Link-Oxford EDX, acoplado ao MEV.

4.3. Testes Histoquímicos

Para a análise química, materiais *in vivo* foram seccionados transversalmente, com o auxílio de lâmina de barbear. Os testes histoquímicos usados estão referidos na Tabela 1.

Simultaneamente aos testes histoquímicos, foram feitas observações em material *in vivo*, preparado com água e sem adição de nenhum reagente. As lâminas foram examinadas e imagens foram capturadas em microscópio óptico Leica MPS 30 DMLS com câmara digital Sony P92.

Tabela 1. Testes Histoquímicos.

	Grupos específicos	Reagentes
Lipídios	Óleos e cutina	Sudan IV (Costa, 1982)
	Cutina e suberina	reativo de Steimetz original (Costa, 1982)
Compostos Fenólicos	Compostos fenólicos gerais	reativo de Steimetz original (Costa, 1982); Cloreto férrico (Costa, 1982)
	Lignina	reativo de Steimetz original (Costa, 1982); Cloreto férrico (Costa, 1982); floroglucinol/ HCl (Costa, 1982)
cristais	oxalato de Ca, carbonato de Ca, silicato de Ca	ácidos clorídrico, sulfúrico e acético (Evans, 1989)
Polissacarídeos	Amido	Lugol e reativo de Steimetz original (Costa, 1982)
	celulose	reativo de Steimetz original (Costa, 1982)
	Mucilagens	reativo de Steimetz original (Costa, 1982); tionina (Purvis <i>et al.</i> , 1964 – apud Kraus & Arduin, 1997)

4.4 Estudos Morfométricos

Para todos os estudos morfométricos foi determinado o número mínimo amostral pela equação $n=(t^2.s^2).d^{-2}$, onde “t” é dado pela tabela de Student (considerando n-1, para significância de 0,05), “s” é o desvio padrão e “s” é igual a E/100. Média, onde E= 10 a 15 % de probabilidade, valores considerados satisfatórios (Sokal & Rohlf, 1969).

As médias obtidas foram comparadas por análise de variância (análise multifatorial) e teste Tukey (ao nível de significância de 5 %), através do programa computacional Statgraphics (1993).

4.4.1 Área e Índice Foliar

Para a determinação da área, o contorno da lâmina foliar foi delineado em papel com massa constante (tamanho ofício padrão 75g/m²). Os moldes foram recortados e medidos em balança digital. A massa destes moldes foi relacionada com a da área conhecida em cm² do mesmo papel, para a determinação da área foliar em cm².

O índice foliar (IF) foi calculado pela equação: $IF = C/L$, onde C é o comprimento e L é a largura da lâmina foliar (Van Steenis, 1987). Para tanto, foram medidas as dimensões da lâmina foliar: comprimento (C = eixo longitudinal, desde a base até o ápice) e largura (L = eixo transversal, de bordo a bordo, na região média).

4.4.2 Estômatos

Para determinação da densidade estomática foi feita a contagem do número de estômatos por área utilizando-se microscopia óptica a partir da observação, em vista frontal, da superfície epidérmica, nas zonas intercostais da face abaxial. As imagens foram projetadas, com o auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico, sobre área delimitada conhecida. Os dados obtidos foram apresentados em número de estômatos por mm^2 .

A determinação das dimensões das células-guarda foi feita considerando o comprimento (eixo longitudinal, entre os dois pólos da célula) e largura (eixo transversal, na porção média da célula), quando em vista frontal da superfície epidérmica. Para as medições, as imagens foram projetadas, com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico, sobre o papel e aferida com escala micrométrica, de modo a apresentar os resultados em micrômetros.

4.4.3. Lâmina Foliar

Foram determinadas as espessuras da membrana cuticular (face adaxial), da epiderme (ambas as faces, sendo que na face adaxial os valores não incluem a espessura da membrana cuticular), do mesófilo e tecidos constituintes do mesmo. As medidas de espessura restringiram-se às zonas entre bordo e nervura mediana da lâmina foliar, em zonas intercostais.

No presente trabalho o termo membrana cuticular é utilizado com base na conceituação de Lyshede (1980). De acordo com o autor, a membrana cuticular é constituída por: ceras epicuticulares; cutícula, com predominância de cutina e de espessura variável de acordo com as condições ecológicas; camada cutinizada, que usualmente consiste de fibrilas de celulose, mas também é incrustada com cutina; cera e pectina; camada de pectina e camada celulósica.

As imagens das secções transversais da lâmina foliar foram projetadas em folha de papel, com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico. Os limites de abrangência das estruturas foram delimitados e as medições foram aferidas com escala micrométrica, de modo a apresentar os resultados em micrômetros.

Resultados e Discussão

As folhas de *Psychotria carthagenensis* concentram-se nas extremidades dos ramos (figura 11), são constituídas por pecíolo, lâmina foliar (figuras 11 a 14) e estípula (figuras 15 e 16). São descritas, segundo a classificação de Hickey (1979), como ovadas, com ápice agudo e base acuneada. Esta descrição é consistente com o relatado por Delprete *et al.* (2005) já referido anteriormente. No entanto, a morfologia da folha varia de acordo com o ambiente em que a espécie se encontra (figuras 12 a 14). Seguindo a classificação proposta por Hickey (1979), verifica-se que para os ambientes florestal e de restinga existe uma tendência à forma oblonga (figuras 12 e 14), enquanto que para o ambiente reofítico existe uma tendência à forma oblonga estreita (figura 13). As folhas mostram-se ainda, frequentemente danificadas devido à herbivoria, fato constatado em indivíduos dos três ambientes, sendo mais comum em folhas de restinga (figura 14). No entanto não foi objetivo do presente trabalho avaliar o grau de herbivoria na espécie.

1. Pecíolo

Em secção transversal, o pecíolo, na porção basal (figura 17), apresenta um formato mais circular. A epiderme é uniestratificada. A ocorrência de tricomas unicelulares (figura 18) varia entre os indivíduos dos três ambientes, sendo rara nos indivíduos florestais e com maior densidade nos de restinga, ficando os indivíduos do ambiente reofítico numa posição intermediária entre os outros dois ambientes. O colênquima subepidérmico circunscreve o parênquima clorofiliano. Idioblastos contendo ráfides encontram-se no colênquima e no parênquima. O feixe vascular é colateral e apresenta-se em forma de ferradura, com as extremidades recurvadas centripetamente (figura 17). Fibras acompanham o floema externamente.

À medida que se avança na região mediana do pecíolo (figura 19) observa-se, em secção transversal, que as extremidades recurvadas do feixe vascular principal ramificam-se formando dois feixes vasculares menores e internos ao feixe principal (figuras 19 e 20). Concomitantemente, as extremidades do feixe vascular principal unem-se adaxialmente. Na região mediana do pecíolo, o colênquima (figura 21) apresenta-se com células mais volumosas na face adaxial, sendo que nos indivíduos do ambiente reofítico ocorre um maior número de camadas nesta região. Logo abaixo do colênquima, é possível observar uma faixa distinta de parênquima clorofiliano (figuras 19 a 21) que se dispõe frouxamente,

com conspícuos espaços intercelulares, constituindo um aerênquima (figura 20). Tecido que apresenta-se mais desenvolvido nos indivíduos do ambiente florestal.

Em sua porção distal (figura 22), o pecíolo torna-se alado, sendo estas alas constituídas por camadas de colênquima, parênquima e eventualmente por feixes vasculares (figura 23). Estas alas refletem o desenvolvimento gradual da expansão da lâmina. A faixa de parênquima clorofiliano que a constitui é uma extensão daquele observado na região média. O sistema vascular central torna-se mais circular (figura 22), com xilema contornado por floema, mostrando um reduzido crescimento secundário (figura 24). Os feixes vasculares internos a este, desenvolvem-se de maneira a assumir forma de ferradura (figuras 19, 20 e 22), mostrando crescimento secundário. Além disto, observa-se a formação de dois feixes vasculares menores externos ao sistema vascular principal, um de cada lado (figura 22). Esses feixes vasculares são formados a partir da ramificação do feixe principal (figura 20). Sendo assim, há um número maior de feixes de menor calibre na região distal do pecíolo, situação que irá refletir na vascularização de toda a lâmina foliar. Ráfides também são observadas nos tecidos da região distal do pecíolo.

A ocorrência de aerênquima também foi observada em pecíolos de outras espécies de Rubiaceae, como *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg., *P. stenocalix* Muell. Arg. (Gomes *et al.*, 1995) e *Palicourea longepedunculata* Gardiner (Pereira *et al.*, 2003). Em *Psychotria carthagenensis*, este aerênquima mostrou-se mais desenvolvido, com espaços intercelulares mais amplos, nos indivíduos do ambiente florestal; onde a ação de agentes abióticos, como ventos fortes, é minimizada devido à proteção da própria cobertura vegetal. Dessa forma, acredita-se que o investimento na produção de tecidos de maior rigidez dá lugar à formação de tecidos mais frouxamente organizados, sem causar danos à estrutura do pecíolo, que se mantém intacta. Deve ser lembrado que se o pecíolo se romper, a planta perderá uma importante fonte de produção de energia: a lâmina foliar.

Com relação ao colênquima, de acordo com Esau (1974), o espessamento das paredes primárias das células que compõem este tecido é plástico e apto a distender-se. A autora discute que, na função de sustentação desempenhada pelo colênquima, é interessante observar que no desenvolvimento de partes das plantas sujeitas a traumas mecânicos, (exposição ao vento, colocação de pesos para inclinar os ramos), o engrossamento das paredes de colênquima tem início precoce e torna-se mais maciço que nas plantas não sujeitas a tais condições.

Van Steenis (1987, 1981) relata que os ramos das espécies reofíticas são reclinados pela força da massa de água que desce da correnteza do rio durante as enchentes. Sendo assim, o autor ressalta a importância de órgãos com maior maleabilidade neste ambiente. O colênquima mais desenvolvido no pecíolo dos indivíduos reofíticos de *P. carthagenensis* confere maior plasticidade e resistência mecânica ao mesmo, podendo ser interpretado como uma adaptação anatômica à passagem da correnteza de água.

2. Lâmina Foliar

2.1. Características Qualitativas

A lâmina foliar de *P. carthagenensis* pode ser classificada estruturalmente como do tipo dorsiventral (figuras 25 a 30) e a nervação, segundo a classificação de Hickey (1979), é do tipo campidódroma.

2.1.1. Nervura Mediana

Morfologicamente, a nervura mediana dos indivíduos de *P. carthagenensis* apresenta-se glabra ou levemente pilosa e coloração esverdeada.

Estruturalmente, em secção transversal, nos indivíduos florestais, a região adaxial da nervura mediana perfaz uma saliência (figura 25), enquanto que nos indivíduos reofíticos esta região mantém-se plana (figura 27) e nos de restinga há uma leve reentrância (figura 29). A epiderme é uniestratificada (figuras 31 e 32). O colênquima posiciona-se subepidêrmicamente em ambas as faces (figuras 31 e 32), sendo que a porção voltada para a face adaxial apresenta-se com maior número de camadas e amplia o lume celular centripetamente. Nesta face, o colênquima expande-se para a lâmina foliar, constituindo uma camada subepidérmica entre a epiderme e o parênquima paliçádico em regiões próximas à nervura mediana (figuras 25, 27, 29 e 33). Esta camada subepidérmica foi identificada, em secções longitudinais, como sendo constituída por células mais longas do que as células epidérmicas.

Uma característica bastante interessante observada nos indivíduos dos três ambientes e que chama a atenção na espécie *P. carthagenensis* é a presença de um parênquima clorofiliano na região da nervura mediana, interno ao colênquima, na face adaxial (figuras 31 e 33). Esta característica também foi observada em *P. stenocalix* por Gomes *et al.* (1995). Esta distribuição do parênquima clorofiliano em *P. carthagenensis*

parece não estar associada à condição ambiental sob a qual a planta está submetida, mas sim a uma característica determinada geneticamente para a espécie. No entanto, a existência dessa característica pode ser interpretada como uma vantagem adaptativa para a espécie no sentido de maximizar a superfície de recepção dos fótons, especialmente no ambiente florestal onde há maior sombreamento das folhas. Klich (2000), afirma que o maior número de células do parênquima clorofiliano pode implicar num aumento da eficiência fotossintética. O aerênquima referido para o pecíolo, não foi observado na região da nervura mediana. Idioblastos contendo ráfides foram observados no colênquima e no parênquima.

O feixe vascular na base da folha é semelhante ao observado na região apical do pecíolo. As células condutoras das extremidades tocam-se formando um círculo mostrando crescimento secundário (figura 33). Próximo ao ápice da folha o feixe vascular volta a se abrir, formando um semicírculo (figura 34) e assume uma configuração semelhante à descrita para a região basal do pecíolo. Podem estar presentes feixes vasculares secundários nas porções internas e externas ao feixe principal ao longo de toda a folha (figura 34). Fibras ocorrem associadas ao floema (figura 35).

2.1.2. Epiderme

A epiderme da lâmina foliar de *P. carthagenensis* (figuras 36 a 41) é uniestratificada, exceto na face adaxial da lâmina foliar dos indivíduos de ambiente de restinga (figura 40). Entretanto, nestes indivíduos há uma descontinuidade no número de estratos deste tecido ao longo da lâmina foliar. A face adaxial da epiderme das folhas em ambiente reofítico mostrou este tipo de biestratificação, embora esta característica tenha sido bastante rara para os indivíduos deste ambiente. Apesar de não se ter realizado a ontogênese do órgão, foi constatado que se trata de uma epiderme biestratificada devido à presença de indícios de divisões celulares periclinais da própria epiderme foliar (figura 40). Metcalfe & Chalk (1957) relataram a ocorrência de hipoderme em espécies epífitas de *Psychotria*. Entretanto, em *P. carthagenensis* não ocorre hipoderme.

Na espécie em estudo, o que se observa é um aumento do volume celular e uma biestratificação da epiderme, em alguns pontos da face adaxial da lâmina foliar, nos indivíduos dos ambientes de restinga e reofítico, como possível resposta às condições ambientais. A luz e disponibilidade de água, podem modular a expansão celular (Taiz &

Zeiger, 2004). A luz influencia nos processos de divisões celulares e desenvolvimento da epiderme (Rizzini, 1997; Lambers *et al.*, 1998; Larcher, 2000), e no aumento do volume celular, quando as células encontram-se mais hidratadas (Taiz & Zeiger, 2004). Na floresta, ambiente com menor intensidade luminosa e maior umidade, a epiderme, na face adaxial da folha, mostra-se uniestratificada e com células menos volumosas.

Os ambientes reofítico e de restinga são edáficos por apresentarem solos com baixa retenção de água e nutrientes. A restrição hídrica nesses ambientes é uma consequência direta das características do solo, que apresenta-se incipiente no ambiente reofítico, ocorrendo muitas vezes o afloramento de rochas nuas (Van Steenis, 1987; 1981) e em restingas apresenta-se arenoso e salino, fatores que acentuam ainda mais o déficit hídrico (Hesp, 1991). Frequentemente o estado de dessecação do solo é acompanhado por forte evaporação causada pela demanda evaporativa do ar e por altos níveis de radiação (Larcher, 2000). O maior volume das células epidérmicas da face adaxial dos indivíduos do ambiente reofítico e, especialmente, do ambiente de restinga reflete um provável alto grau de vacuolização das mesmas, de modo a assegurar maior reserva de água, nos indivíduos do ambiente reofítico e, especialmente, do ambiente de restinga, onde há maior restrição hídrica decorrente da alta exposição a irradiação solar.

Com relação à possível presença de hipoderme em espécies de *Psychotria*, ressalta-se que a camada subepidérmica, formada pela expansão do colênquima presente na região da nervura mediana (figuras 25, 27 e 29), por vezes, poderia ser confundida com uma epiderme biestratificada ou hipoderme. No entanto, as células colenquimáticas, como referido anteriormente, têm paredes tangenciais espessadas e mostram-se mais alongada longitudinalmente, fatos não evidenciados em células epidérmicas, as quais têm paredes delgadas e são aproximadamente isodiamétricas.

Peculiaridades na superfície das folhas (ceras epicuticulares, membrana cuticular, tricomas, forma e tamanho das células epidérmicas) podem desencadear importantes mecanismos na variabilidade da recepção óptica para o interior da folha (Baldini *et al.*, 1997). Larcher (2000) refere que a superfície foliar funciona como um filtro de luz para os tecidos internos. Cutter (1978) discutindo a respeito das características da epiderme, relata que esta, como órgão de contato com o ambiente, está sujeita a modificações estruturais em decorrência dos fatores ambientais. Assim sendo, é possível interpretar que cada espécie pode investir em uma ou em outra estrutura, de acordo com sua capacidade genética e

demanda ambiental. Desta forma, é de suma importância ressaltar as características dos tricomas, dos estômatos e da membrana cuticular.

Tricomas

Em *P. carthagenensis* a presença de tricomas simples e unicelulares (figuras 42 e 43) ocorrendo na epiderme da face abaxial da lâmina foliar foi verificada nos indivíduos dos três ambientes. Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1957) descrevem, para Rubiaceae, ocorrência de tricomas simples, unicelulares e unisseriados. No ambiente florestal, os tricomas de *P. carthagenensis*, restringem-se à nervura mediana. Nos ambientes reofítico e de restinga estão distribuídos em toda a lâmina foliar (zonas costais e intercostais). A frequência também varia conforme o ambiente, sendo raros nas folhas do ambiente florestal, abundantes no ambiente de restinga e no ambiente reofítico mostram uma frequência intermediária.

Mauseth (1988) aponta a abundância de tricomas como uma característica xeromorfa importante para bloquear o excesso de luz. O aumento na densidade de tricomas é considerado como uma resposta às condições mais xéricas do ambiente (Fanh & Cutler, 1992). Baldini *et al.* (1997) discutem que, em oliveiras xeromórficas, os tricomas aumentaram a reflectância e atenuaram a transmitância da luz. Relatam ainda, que oliveiras em ambientes áridos apresentam tricomas transuculentos que recobrem a superfície adaxial das folhas fazendo um controle muito eficiente da perda de água, reduzindo a transpiração e regulando o balanço energético de forma a realçar a reflectância nos comprimentos de ondas térmicas. Os tricomas em *P. carthagenensis* podem estar funcionando como agentes dissipadores da radiação, conseqüentemente diminuindo a taxa de transpiração. Tal fato pode ser importante para as populações dos ambientes reofítico e de restinga, nas quais os indivíduos estão submetidos à irradiações mais elevadas que no ambiente florestal. Na restinga os indivíduos mostram a maior densidade de tricomas, possivelmente como resposta à alta intensidade luminosa somada a alta salinidade, que levam ao maior estresse hídrico. O aumento na densidade de tricomas em indivíduos de *P. carthagenensis* que se encontram mais expostos à luminosidade pode ser interpretado como uma característica plástica que a espécie apresenta em resposta às características mais xéricas de determinado local.

Estômatos

Os estômatos, observados em seções transversais da lâmina foliar, situam-se ao mesmo nível das demais células epidérmicas nos três ambientes estudados (figuras 37, 39, 41). Os estômatos de *P. carthagenensis* mostram três a quatro células subsidiárias paralelas às células-guarda, sendo do tipo paralelocítico (figura 44), de acordo com a classificação proposta por Wilkinson (1979). O autor esclarece que este tipo de arranjo das células subsidiárias em relação às células-guarda foi descrito anteriormente como paracítico (inicialmente denominados rubiáceos), porém no caso de ocorrerem mais de duas células subsidiárias paralelas às células-guarda, o estômato deve ser considerado do tipo paralelocítico.

Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1957) caracterizam as folhas de Rubiaceae como hipoestomáticas. A análise das folhas de *P. carthagenensis* revelou a presença de estômatos na face abaxial das folhas nos três ambientes estudados (figuras 45 a 50). Entretanto, nos indivíduos florestais e de restinga, por vezes foi constatada a ocorrência esparsa de alguns estômatos na face adaxial. As folhas provindas do ambiente reofítico claramente correspondem ao tipo hipoestomático, referido na literatura para a família. Entretanto, folhas de indivíduos dos outros dois ambientes poderiam ser interpretadas como anfiestomáticas, com a ressalva da restrita presença de estômatos adaxialmente. Sendo assim, é possível sugerir que existe uma tendência à hipoestomatia para as folhas de *P. carthagenensis*.

Dickison (2000) ressalta que estômatos ocorrem tipicamente na face abaxial da folha quando sua face adaxial está exposta diretamente ao sol, desta forma, a temperatura nesta região tende a ser significativamente maior do que na face abaxial, levando a uma maior taxa de transpiração. Este não deve ser o fator determinante da presença ou não de estômatos na face adaxial de *P. carthagenensis*, tendo em vista que em condições ambientais contrastantes, como na floresta e restinga, houve desenvolvimento de estômatos em ambas as faces da folha de seus indivíduos; enquanto que em indivíduos do ambiente reofítico que, assim como os indivíduos do ambiente de restinga, encontram-se expostos à alta radiação solar, o desenvolvimento dos estômatos foi restrito à face abaxial da folha. Dessa forma, a posição dos estômatos, em uma ou em ambas as faces, parece ser independente das condições ambientais. Esta característica pode ser decorrente da ampla distribuição de *P. carthagenensis*, espécie que, conforme Dalprete *et al.* (2005), tem dispersão desde a Costa Rica até a Argentina. Fato que pode ter determinado a ocorrência

de populações em ambientes bastante distintos, a exemplo do que é verificado no Estado de Santa Catarina, e conseqüentemente conduzindo a respostas morfoanatômicas variáveis.

Membrana Cuticular

A superfície epidérmica dos indivíduos de *P. carthagenensis* está revestida por uma membrana cuticular, que mostra distintos aspectos quanto à ornamentação, dependendo do ambiente de ocorrência da espécie. A face adaxial das folhas dos indivíduos do ambiente florestal é recoberta por uma membrana cuticular de superfície lisa (figuras 36, 51 e 52), embora com presença de alguns depósitos de ceras epicuticulares (figura 52). Enquanto que, nos ambientes de restinga e reofítico os indivíduos apresentam uma superfície cuticular ornamentada, fato evidenciado em microscopia óptica, tanto em secções transversais, quanto em vistas frontais, e confirmados em microscopia eletrônica de varredura (figuras 38 e 53 a 56). Na face abaxial a ocorrência de ornamentação cuticular foi observada apenas nos indivíduos do ambiente de restinga, fato confirmado em MEV (figura 49). Barthlott (1990) ressalta que a ornamentação cuticular dificilmente é visualizada em microscopia óptica.

Características distintas da membrana cuticular como resposta a variações ambientais já foram relatadas em literatura. É referido para *Pistacia* L. (Bergen, 1904 in Gomes *et al.*, 1995), pertencente à Anacardiaceae e para *Psychotria stenocalix* (Gomes *et al.*, 1995) que as folhas de sol apresentam cutícula estriada, enquanto que as folhas de sombra apresentam a cutícula lisa. Dunn *et al.* (1965, *apud* Gomes *et al.*, 1995) esclarecem que a maioria das espécies de ambientes xéricos têm cutícula rugosa, enquanto espécies de ambientes méxicos ou hídricos têm cutícula lisa. No entanto, para *P. tenuinervis*, Gomes *et al.* (1995) constataram estriação na cutícula de folhas de sombra. Desta forma, deve-se atribuir cautela ao designar tal característica como uma resposta à influência de um fator ambiental específico, ou ainda, defini-la como um caráter taxonômico.

Haberlandt (1928) e Larcher (2000) afirmam que as características da membrana cuticular são de suma importância no mecanismo de proteção ao excesso de luminosidade. A superfície cuticular, conforme Barthlott (1990), é a camada limite entre a planta e o ambiente, podendo ou não ser ornamentada, não sendo bem conhecido o desenvolvimento do tipo de estruturação, porém o grau de ornamentação exibido está relacionado com o tipo de ambiente em que a planta se encontra. O autor exemplifica que as plantas suculentas usualmente apresentam ornamentações cuticulares, contrastando com plantas aquáticas

submersas que normalmente possuem pouca ou nenhuma ornamentação. Acrescenta que a ornamentação tem importância no processo de transpiração para o resfriamento da superfície foliar em ambientes com alta temperatura e alta radiação, pois quando a superfície apresenta rugosidade ocorre aumento da turbulência do ar nessa região, proporcionando o aumento de trocas termodinâmicas. O autor relata ainda, outra função desempenhada pela ornamentação da superfície da folha ao afirmar que esta rugosidade faz com que a gota de água, ao pingar sobre a folha, se espalhe melhor por sua superfície, garantindo um maior umedecimento desta região.

Os resultados apresentados para *P. carthagenensis* corroboram com o relatado por Barthlott (1990), mostrando superfície lisa da membrana cuticular dos indivíduos de ambiente úmido, como no caso do ambiente florestal, e ornamentada nos indivíduos de ambientes mais xéricos, como no caso do ambiente de restinga e do ambiente reofítico nos períodos de vazante do rio. Nesses períodos, o nível de água do rio encontra-se baixo e expõe as rochas que ocorrem ao longo do curso d'água; dessa forma os indivíduos de *P. carthagenensis* que ocorrem no ambiente reofítico, além de sofrerem com a restrição hídrica, ficam sujeitos à radiação proveniente diretamente do sol e da reflexão da superfície rochosa.

Sendo assim, os resultados obtidos para *P. carthagenensis*, encontrada em distintos ambientes, sugerem que a maior exposição solar das folhas determine a rugosidade na membrana cuticular. Fato que permite concluir que a plasticidade da membrana cuticular de *P. carthagenensis* nos diferentes ambientes pode ser de fundamental importância no sucesso adaptativo da espécie.

2.1.3. Mesofilo

O mesofilo das folhas de *P. carthagenensis* está constituído por parênquimas paliçádico e esponjoso (figuras 26, 28 e 30). Dependendo das condições ambientais o parênquima paliçádico pode apresentar-se uniestratificado, nos ambientes florestal e reofítico (figuras 26 e 28), ou com um a três estratos no ambiente de restinga (figura 30).

Muitos autores discutem que a radiação solar excessiva no ambiente estimula o desenvolvimento do parênquima paliçádico (Yano & Terashima, 2004; Larcher, 2000; Rizzini 1997); o qual pode apresentar-se com maior estratificação ou maior alongamento celular, e tornar-se um atenuante da quantidade e da qualidade da luz que atingirá todo o parênquima clorofiliano (Larcher, 2000). Este autor discute que a intensidade da radiação diminui a medida em que a luz atravessa o mesofilo. Esclarece que as células epidérmicas e a membrana cuticular funcionam como um filtro para o parênquima paliçádico, que por sua vez também irá atenuar a passagem da luz para os tecidos subjacentes. DeLucia *et al.*, (1996) explicam que existem duas razões para que a intensidade da luz diminua a medida que atravessa a folha: a primeira é devido à reflexão pelas facetas das paredes celulares e a segunda é devido à reflexão pelos espaços intercelulares. Dessa forma, folhas de sombra tendem a apresentar apenas uma camada de parênquima paliçádico, permitindo que maior quantidade de luz alcance o parênquima esponjoso onde ocorrerá maior reflexão dos raios luminosos. Para *P. carthagenensis*, o parênquima paliçádico constitui-se numa barreira física ao excesso de luminosidade, à qual estão submetidos os indivíduos dos ambientes de restinga e reofítico. Para os indivíduos de restinga observa-se um investimento na estratificação do parênquima paliçádico, enquanto que nos indivíduos reofíticos o investimento foi no alongamento das células desse tecido, que se restringe a apenas um estrato, mas apresenta células com um formato colunar bem mais definido (comparar figuras 26, 28 e 30).

O parênquima esponjoso apresenta-se frouxamente organizado nas folhas de indivíduos do ambiente florestal, deixando amplos espaços intercelulares (figura 26), enquanto nos outros dois ambientes mostra-se mais compacto (figuras 28 e 30). Rôças *et al.* (2001) também observaram uma tendência à maior compactação do mesofilo, nos diferentes biotipos estudados, à medida que aumentava a exposição à luminosidade.

Vogelmann *et al.* (1996) afirmam que a anatomia dos tecidos internos determina a extensão pela qual a luz é focada dentro da folha. De acordo com Larcher (2000), os

espaços intercelulares permitem que a radiação seja totalmente refletida pelas células do tecido esponjoso. Estudos de DeLucia *et al.* (1996) sugerem que a alta proporção de tecido esponjoso no mesofilo de folhas de sombra aumenta a reflectância interna e que, como resultado dessa reflexão, a absorção dos comprimentos de onda fotossinteticamente ativos aumenta consideravelmente. Por outro lado, conforme Parkhurst & Loucks (1972) e Parkhurst (1986), o arranjo dos tecidos constituintes do mesofilo, pode facilitar a difusão de CO₂ no interior dessas folhas e aumentar, conseqüentemente, a assimilação fotossintética do carbono. Sendo assim, a ocorrência destes espaços no parênquima esponjoso dos indivíduos florestais de *P. carthagenensis*, como em muitas folhas de sombra de outras espécies, pode ser interpretado tanto como uma estratégia para maior eficiência na reflexão interna e, conseqüentemente, maior absorção da luz pelos tecidos clorofilados, quanto melhor difusão de CO₂, determinando um possível aumento da fotossíntese.

Compondo o mesofilo, foram ainda observados idioblastos, contendo ráfides (figuras 57 e 58), entremeados ao parênquima clorofiliano ao longo de toda a lâmina foliar.

2.1.4. Bordo Foliar

Na região do bordo (figuras 59 a 61), a lâmina foliar de *P. carthagenensis* apresenta-se ligeiramente fletida para sua face abaxial, mais acentuadamente nas folhas dos indivíduos do ambiente reofítico (figura 60). Bordos recurvados abaxialmente também foram observado por Gomes *et al.* (1995) para *P. stenocalix* e *P. tenuinervis*. A flexão mais acentuada nas folhas de indivíduos de *P. carthagenensis* de ambiente reofítico pode ter relação com a resistência estrutural à correnteza do rio em períodos de cheias.

Observa-se uma redução gradual do tamanho das células epidérmicas da face adaxial em continuidade com a face abaxial, onde as células exibem menor tamanho (figuras 59 a 61).

A sustentação na região do bordo foliar está representada por colênquima, tecido que avança um pouco ao longo da lâmina foliar (figuras 59 a 61). O colênquima é um tecido mecânico que geralmente ocorre nas regiões periféricas da folha, onde promove a sustentação (Mauseth, 1988; Esau, 1974).

O parênquima clorofiliano é homogêneo e está constituído por poucas células que podem estar entremeadas ao colênquima e tecidos do mesofilo (figuras 59 a 61). É comum observar a presença de vascularização na região do bordo foliar (figuras 59 a 61).

2.1.5. Domácias

As domácias vêm sendo foco de estudo entre botânicos há bastante tempo, especialmente em Rubiaceae, que engloba as espécies de cafeeiros, de reconhecido valor histórico-econômico. Goeldi (1886 *in* Adâmole de Barros, 1959) foi o primeiro a estudar estas estruturas, descrevendo-as como pequenas saliências do tamanho da cabeça de um alfinete ocorrentes em todos os pontos das ramificações das nervuras secundárias em folhas de cafeeiros. Wilkinson (1979) relata que Lundstroem, em 1887, batizou estas estruturas de “domácias” (do grego domatium = casa pequena) pelo fato de servirem de abrigo para organismos. Vários autores consideram que há uma relação restrita entre as domácias e organismos animais, principalmente ácaros e formigas (Wilkinson, 1979). Adâmole de Barros (1960a) comprovou a origem genética das domácias. O termo domácia é definido como sendo estruturas relacionadas ou não com organismos vivos (Napp-Zinn, 1974; Wilkinson, 1979; Font-Quer, 1982).

Com o passar dos anos, os estudos relativos à domácias foram crescentes, no entanto, ainda hoje, a arquitetura e função destas estruturas não foram completamente elucidadas. Estudos com domácias continuam atuais e a existência destas estruturas vem sendo relatada em um número cada vez maior de espécies de diferentes famílias, como nos trabalhos de Souza & Marquete (2000), os quais descrevem domácias do tipo bolsa para *Miconia doriana* Cogn. (Melastomataceae), Davis & Rakotonasolo (2003) que encontraram domácias em cripta para novas espécies do gênero *Coffea* L. (Rubiaceae) e Rio *et al.* (2005) que relatam a ocorrência de domácias em espécies de *Forsteronia* G. May. (Apocynaceae).

Adâmole de Barros (1959) estudou 622 espécies de Rubiaceae, distribuídas em 113 gêneros, dentre elas *Psychotria carthagenensis*. Destas, 88 espécies, pertencentes a 35 gêneros, apresentaram domácias. A autora classifica cada domácia observada dentro dos tipos: “em tufos de pêlo”, “em fenda” ou “em bolsa”. Neste trabalho a autora não registra a ocorrência de domácias em *P. carthagenensis*, no entanto, esta estrutura é relatada para a espécie por Delprete *et al.* (2005) e confirmada no presente trabalho, tendo sido observada nos indivíduos dos três ambientes estudados (floresta, restinga e ambiente reofítico – figuras 62 a 73).

Para todos os indivíduos de *P. carthagenensis* estudados, as domácias foram encontradas na face abaxial da lâmina foliar posicionadas nas axilas das nervuras mediana

e secundária (figuras 62, 64 e 66). De acordo com Adâmole de Barros (1959), em Rubiaceae, as domácias localizam-se, de modo geral, na face inferior do limbo, na axila da nervura principal com as secundárias. Existindo, via de regra, uma ligeira elevação do limbo, inclusive na face superior.

Nos indivíduos do ambiente florestal, nos quais há maior expansão da lâmina foliar, a observação das domácias foi facilitada pelo maior desenvolvimento destas estruturas. Estas apresentam-se como uma região dilatada entre as nervuras (figura 62), constituída por uma cavidade (figuras 63 e 68) que abre-se para o exterior através de uma fenda voltada para a porção basal das folhas. Nas domácias deste ambiente é rara a presença de tricomas na borda da cavidade.

Nos indivíduos dos ambientes reofítico (figuras 64) e de restinga (figura 66) a morfologia das domácias é semelhante, apresentando-se como uma região dilatada entre as nervuras. Diferentemente do que ocorre para os indivíduos do ambiente florestal, a fenda está voltada para a porção distal da lâmina foliar (figuras 64 e 66). Nestes dois ambientes, as domácias apresentam-se recobertas por uma grande densidade de tricomas (figuras 64 a 67).

Secções transversais na região da domácia (figuras 68 a 73) revelam que os tecidos da face abaxial das nervuras projetam-se, aproximando-se até total fusão, sendo a cavidade delimitada pela epiderme. Subepidermicamente, constata-se a presença de um tecido compacto constituído de células parenquimáticas aclorofiladas (figuras 69, 72 e 73). O mesofilo, na região da domácia permanece inalterado, ou seja, mantém a mesma constituição histológica (figuras 68 a 71), exceto pela redução do parênquima esponjoso que fica comprimido pelo parênquima aclorofilado (figura 69). Como as domácias ocorrem numa região entre nervuras, a camada subepidérmica formada por células colenquimáticas pode estar presente voltada para a face adaxial (figuras 68 a 71). Não foram observados estômatos nas regiões epidérmicas que envolvem as domácias, situação que ocorreu também para todas as variedades de *Coffea arabica* estudadas por Adâmole de Barros (1960b).

A presença de organismos que poderiam apresentar qualquer tipo de relação ecológica com a espécie devido à presença das domácias não foi verificada; no entanto, este trabalho não teve como objetivo observações minuciosas deste tipo de interação em campo ou em laboratório.

Domácias são estruturas muitas vezes utilizadas como caráter taxonômico (Wildeman, 1919 *in* Adâmole de Barros, 1960b). Adâmole de Barros (1959) relata que as domácias constituem um caráter morfológico, concordando com Chevalier & Chesnais (1941) que afirmam terem as domácias um real valor sistemático, constituindo uma característica hereditária e própria de certas espécies de determinados gêneros. Jacobs (1966 *in* Wilkinson, 1979) afirma que as domácias podem apresentar um limitado valor taxonômico. Van Steenis (1968 *in* Wilkinson, 1979), em resposta à colocação feita por Jacobs, afirmou que as domácias deveriam ser utilizadas como um caráter suporte dentro da taxonomia. O que se observa para *P. carthagenensis* é que ocorre uma variação na morfologia externa destas estruturas de acordo com o ambiente em que a espécie está inserida. Desta forma, as observações contidas no presente trabalho vêm corroborar com o fato de que se deve atribuir grande cautela ao utilizar o tipo de domácias em classificações taxonômicas.

2.2. Características Quantitativas

2.2.1. Área Foliar

A área foliar nos indivíduos de *P. carthagenensis* varia nos três ambientes estudados (Tabela 2). As folhas pertencentes aos indivíduos do ambiente florestal apresentam maior expansão da lâmina foliar, enquanto aquelas dos indivíduos do ambiente reofítico mostram menor área foliar, ficando em posição intermediária as folhas dos indivíduos do ambiente de restinga (figuras 12 a 14). Tal situação pode ser explicada considerando as condições vigentes em campo, onde as populações de *P. carthagenensis* do ambiente florestal mostram-se mais sombreadas do que nos outros dois ambientes. Entre estes dois últimos, as diferenças podem ser decorrentes da localização: os indivíduos do ambiente de restinga encontram-se na borda da mata, e aqueles do ambiente reofítico encontram-se mais expostos à luminosidade, sem parcial sombreamento da vegetação reofítica circundante. Ressalte-se, entretanto, que as folhas dos indivíduos do ambiente reofítico e de restinga são consideradas no presente trabalho como folhas de sol.

Na literatura (Parkhust & Loucks, 1972; Lambers *et al.*, 1998; Cao, 2000 e Rôças *et al.*, 2001) tem sido amplamente referido que em folhas de sol há menor expansão na área, fato que favorece uma redução da superfície de transpiração. A ampliação da área em folhas de sombra aumenta a superfície de captação dos fótons (Lee *et al.*, 1996), os quais

chegam em quantidade e qualidade alteradas nos ambientes sombreados (Kitajima, 1996). A situação de sombreamento normalmente está associada a ambientes de atmosfera mais úmida, o que, em conjunto com fatores amenos de temperatura devido à baixa irradiação solar, permitem que as folhas apresentem baixas taxas de transpiração, portanto a expansão da lâmina foliar não afetará o equilíbrio hídrico. Parkhurst & Loucks (1972) discutem que na natureza, a seleção natural para o tamanho das folhas ocorre no sentido de garantir ao máximo o uso eficiente de água (grama de carbono assimilado por grama de água perdida), sendo esta eficiência maior em folhas pequenas quando há maior irradiação e maior velocidade do vento no ambiente. Nomura *et al.* (2006), que estudaram populações de *Farfugium japonicum* (Asteraceae) ocorrentes em ambiente florestal, reofítico e costeiro, constataram que as folhas provenientes do ambiente reofítico apresentaram menor área foliar do que as dos demais ambientes. Os resultados obtidos no presente estudo são consistentes com as literaturas supracitadas, mostrando que folhas de sol em *P. carthagenensis* expandem-se menos e folhas de sombra expandem-se mais.

A variação na morfologia das folhas como resposta distinta a cada ambiente revela a diversidade estrutural que *P. carthagenensis* apresenta e que a permite sobreviver frente a uma ampla heterogeneidade ambiental. Essa diversidade estrutural é um indício de que as três populações estudadas referem-se a ecótipos distintos. Segundo Turesson (1922 *apud*: Quinn, 1978), ecótipos são definidos como populações locais de uma espécie, que apresentam características morfológicas, anatômicas e fisiológicas distintas. Os ecótipos indicam um grau de diferença genética ao nível de espécie (Quinn, 1978); essas unidades ecológicas apresentam respostas genotípicas a um hábitat particular (Turesson, 1922 *apud*: Quinn, 1978). Dessa forma o termo ecótipo parece apropriado para referir-se às populações de *P. carthagenensis* ocorrentes nos ambientes florestal, reofítico e de restinga.

Tabela 2. Resultados morfométricos de *Psychotria carthagenensis* nos três ambientes estudados.

	Floresta	Reófito	Restinga
Área foliar (cm²)	81,43 ± 39,21a	10,55 ± 3,45c	22,72 ± 9,92b
Índice foliar	2,03 ± 0,22c	3,17 ± 0,46a	2,25 ± 0,24b
Comprimento da lâmina foliar (cm)	15,46 ± 3,46a	7,34 ± 0,91c	8,84 ± 1,93b
Largura da lâmina foliar (cm)	7,78 ± 2,16a	2,37 ± 0,46c	3,97 ± 0,93b
Densidade estomática (mm²)	134,17 ± 22,25b	200 ± 48,25a	195 ± 39,06a
Célula-guarda (µm)			
comprimento	27,21 ± 2,78a	20,99 ± 1,70b	20,06 ± 2,46b
largura	9,20 ± 1,18a	6,67 ± 0,94b	6,12 ± 1,37b
Espessura da membrana cuticular face adaxial (µm)	3,08 ± 0,96a	3,35 ± 0,94a	2,78 ± 0,88a
Epiderme adaxial (µm)	38,27 ± 4,12c	49,55 ± 6,47b	75,54 ± 11,02a
Epiderme abaxial (µm)	32,85 ± 4,6a	26,15 ± 5,65b	26,09 ± 5,19b
Parênquima paliçádico			
Espessura (µm)	56,67 ± 11,51a	51,03 ± 12,93a	56,92 ± 13,22a
% do mesofilo	24,02c	41,63a	35,87b
Parênquima esponjoso			
Espessura (µm)	181,79 ± 36,68a	72,82 ± 22,76c	103,46 ± 26,56b
% do mesofilo	75,98a	58,37c	64,13b
Mesofilo (µm)	238,46 ± 42,1a	123,85 ± 32,20c	160,38 ± 34,83b
Lâmina foliar (µm)	312,67 ± 44,64a	202,90 ± 30,87c	264,80 ± 31,77b

Nota: n=75 para área e índice foliar e n=30 para os demais parâmetros. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

2.2.2. Índice Foliar

O índice foliar entre os indivíduos dos três ambientes varia em decorrência da alteração no comprimento e largura da lâmina foliar (tabela 2). A estenofilia, de acordo com Van Steenis (1981), é determinada pelo índice foliar, ou seja, quanto maior o índice, mais acentuada é a estenofilia. Os resultados apontam um aumento da estenofilia nas reófitas, nas quais ocorrem os menores valores das dimensões da lâmina, porém com um maior estreitamento destas folhas em relação àquelas dos outros dois ambientes (tabela 2 e figura 13). As folhas submetidas ao maior sombreamento, provenientes do ambiente florestal, apresentaram menor índice foliar, devido à maior largura da lâmina, proporcionalmente ao comprimento, mostrados pelas folhas dos ambientes de restinga e reofítico (tabela 2).

McLean (1919) avaliou o índice foliar em 1000 folhas de 100 espécies, sendo 50 heliófilas e 50 esciófilas, e concluiu que o índice foliar das folhas de sol é maior do que o das folhas de sombra. O presente trabalho vem corroborar com os resultados obtidos por McLean (1919).

Os maiores valores de índice foliar obtidos para os indivíduos do ambiente reofítico são particularmente interessantes neste ambiente, pois remete à estenofilia, característica já discutida por Van Steenis (1981, 1987), Kato & Imaichi (1992), Arioli (2006) e Nomura *et al.* (2006). Estes autores caracterizam a estenofilia (alto índice foliar) como uma importante adaptação das reófitas à passagem da correnteza do rio nos períodos de cheias. As folhas estenófilas tendem a um maior hidrodinamismo e diminuem a probabilidade de rompimento durante a passagem da correnteza, garantindo a permanência das folhas nos ramos daqueles indivíduos que ficam submersos pela água turbulenta. Apesar de existirem poucos estudos sobre reófitas, a estenofilia é uma característica que vem se firmando como caráter adaptativo das espécies que sobrevivem neste ambiente.

2.2.3. Densidade Estomática

A densidade estomática é a mesma entre os indivíduos dos ambientes reofítico e de restinga, que mostram valores maiores em relação aos indivíduos do ambiente florestal (Tabela 2). Isto pode ser interpretado como uma resposta às condições ambientais, tendo em vista que, nesses ambientes de restinga e reofítico as folhas estão sujeitas a maior

incidência de radiação solar do que no ambiente florestal e conseqüentemente a maiores temperaturas. Autores como Abrans *et al.* (1992), Fermino Jr. (2004), Morais *et al.* (2004) e Nomura *et al.* (2006) constataram que quanto maior a irradiação do ambiente, maiores serão os valores de densidade estomática apresentados pelas folhas dos indivíduos que habitam tais ambientes.

Larcher (2000) explica esta relação ao relatar que os fatores externos influenciam a transpiração na medida em que alteram a diferença de pressão de vapor (diferença de concentração de vapor d'água) entre a superfície vegetal e o ar que a envolve. A transpiração intensifica-se com a diminuição da umidade relativa e com o aumento da temperatura do ar. O autor conclui explicando que o aquecimento da folha, devido à forte radiação, também aumenta a transpiração, pois intensifica essa diferença de pressão de vapor entre o ar e a folha. Lambers *et al.* (1998) e Larcher (2000) discutem a vantagem adaptativa de maiores valores de densidade estomática em folhas mais expostas à irradiação solar ao fazerem um paralelo entre a distribuição estomática e a taxa de transpiração: estômatos que se distribuem de forma mais agrupada, estando próximos entre si, permitem que haja uma sobreposição das suas "nuvens de difusão" ou "zonas de umidade", de forma que as moléculas de água encontrem maior resistência para se difundirem livremente para a atmosfera. Conseqüentemente, há uma menor taxa de transpiração, pois essas "nuvens de difusão" formam um ambiente mais úmido ao redor dos estômatos, diminuindo a diferença de pressão de vapor entre o meio externo e interno da planta.

A maior densidade estomática verificada para os indivíduos de *P. carthagenensis* dos ambientes reofítico e de restinga pode ser interpretada como uma resposta da espécie, que permite diminuir sua taxa de transpiração e garantir o estabelecimento de suas populações em ambientes com irradiação solar mais elevada.

2.2.4. Dimensões das Células-guarda

As dimensões das células-guarda são similares entre os indivíduos dos ambientes reofítico e de restinga e diferem daquelas apresentadas pelos indivíduos do ambiente florestal, os quais mostram os maiores valores (Tabela 2 e figuras 46, 48 e 50). Abrans *et al.* (1992) afirmam que quando há maior irradiação no ambiente, a perda de água pode ser minimizada pela redução do tamanho das células-guarda. Duz *et al.* (2004), estudando

plantas crescendo em diferentes condições de radiação, registrou para *Bathysa australis* (A.St.-Hil.) Benth. & Hook. (Rubiaceae) redução do tamanho dos estômatos com o aumento da radiação. Fermino Jr. *et al.* (2004), ao estudarem espécies pioneiras e climácicas constataram que existe uma tendência de maior comprimento das células-guarda em folhas de sombra. Autores como Larcher (2000) e Muchow & Sinclair (1989) explicam que a condutância estomática é determinada por características anatômicas, particularmente pelo tamanho e estrutura dos estômatos, pelo arranjo do aparato estomático e pela densidade estomática. O tamanho, a forma e a distribuição dos estômatos controlam parcialmente a transferência de vapor d'água, dióxido de carbono e oxigênio dentro e fora da folha (Parkhurst & Loucks, 1972). Dessa forma, *P. cathagenensis* apresenta respostas fisiológicas diferentes de acordo com o ambiente em que se encontra. Em relação ao tamanho e densidade dos estômatos de *P. carthagenensis* é possível sugerir que os indivíduos dos ambientes reofítico e restinga apresentam respostas fisiológicas semelhantes entre si e distintas dos indivíduos do ambiente florestal.

2.2.5. Espessura da Lâmina Foliar e Estruturas Constituintes

A variação na espessura da lâmina foliar de *P. carthagenensis* relaciona-se diretamente com a espessura de suas estruturas constituintes, tais como membrana cuticular, células epidérmicas e parênquimas paliçádico e esponjoso, as quais podem mostrar valores médios distintos dependendo do ambiente em que a planta ocorre.

A espessura da membrana cuticular, só foi determinada na face adaxial da lâmina foliar, tendo em vista a reduzida espessura apresentada na face abaxial. Os dados revelaram que a espessura avaliada é a mesma entre os indivíduos dos três ambientes (tabela 2). O investimento maior ocorreu no sentido de promover um desenvolvimento das células epidérmicas adaxiais, que apresentam espessura variada de acordo com o ambiente (tabela 2). O que se observa é que há um aumento na altura destas células nas folhas dos indivíduos que receberam maior luminosidade, pertencentes aos ambientes de restinga e reofítico. Os maiores valores de altura das células epidérmicas adaxiais foram registrados para os indivíduos de restinga e os menores valores para os indivíduos procedentes da floresta (tabela 2). Esta variação na espessura da epiderme é determinada pela ampliação do lume celular (figuras 26, 28 e 30, 36, 38 e 40) e não por espessamento da parede celular. Mantuano *et al.* (2006) relatam o aumento do lume das células epidérmicas adaxiais sem

mudanças na espessura da parede dessas células em indivíduos de *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) em restinga seca, ou seja, expostos à alta irradiação. Já García & Lapp (2001) constataam diferenças entre três biotipos de *Pithecellobium unguis-cati* (L.) Benth. (Fabaceae), nos quais ocorreu um maior espessamento das paredes anticlinais das células epidérmicas, sem mostrar variação na espessura cuticular. Larcher (2000) ressalta que o comprimento das células epidérmicas geralmente posiciona o ponto focal da luz dentro do mesofilo, para onde os raios convergem e ocorre absorção pelos cloroplastos. Rizzini (1997) afirma que a maior luminosidade estimula o alongamento e a divisão celular. Desta forma, pode-se concluir que o nível de irradiação a qual os indivíduos do ambiente de restinga de *P. carthagenensis* estão submetidos estimulou o alongamento e a divisão das células epidérmicas adaxiais, modificando assim o ponto focal da luz no mesofilo, de forma a promover a manutenção do aparato fotossintético evitando uma situação de fotoinibição, por exemplo. Acredita-se que o aumento das células epidérmicas é uma resposta plástica à alta radiação a qual os indivíduos da restinga se expõem. No entanto, cabe ressaltar que os indivíduos do ambiente reofítico também recebem alta radiação e o aumento das células epidérmicas não foi tão evidente quanto o registrado para as folhas de restinga. Dessa forma, outros fatores ambientais podem estar relacionados com o maior desenvolvimento das células epidérmicas no ambiente de restinga.

A epiderme na face abaxial mostrou-se mais espessa nas folhas do ambiente florestal, em relação aos outros dois ambientes, os quais são semelhantes entre si (tabela 2). DeLucia *et al.* (1996) discutem que a superfície epidérmica, na face abaxial, torna-se altamente reflectiva em folhas que apresentam o parênquima esponjoso com amplos espaços intercelulares. Os autores explicam que esta face epidérmica e o parênquima esponjoso promovem um aumento da absorbância por aumentar a reflexão interna. Afirmam ainda, que a manutenção de altos níveis de reflexão interna em folhas de sombra proporciona uma maior absorção da luz fotossinteticamente ativa, sem investimentos adicionais na produção de pigmentos fotossintetizantes. Dessa forma, em *P. carthagenensis*, o maior desenvolvimento abaxialmente das células epidérmicas e a ocorrência de um tecido esponjoso com amplos espaços intercelulares, nas folhas do ambiente florestal, podem estar relacionados com o aumento da reflexão interna e conseqüente aumento da absorção da luz fotossinteticamente ativa e da eficiência na fotossíntese.

A análise dos tecidos que compõem o mesofilo revelou que pode não haver diferenças na espessura ou estratificação, mas a porcentagem de ocupação dos tecidos que o compõem é sempre distinta entre os três ambientes (tabela 2).

O parênquima paliçádico apresenta-se uniestratificado, nos ambientes florestal e reofítico (figuras 26 e 28), e com um a três estratos, no ambiente de restinga (figura 30). No entanto, os valores obtidos a partir da mensuração da espessura deste tecido nas folhas de *P. carthagenensis* dos três ambientes são semelhantes (tabela 2). Porém, comparando a porcentagem ocupada por este tecido no mesofilo, verifica-se que há variação entre os ambientes (tabela 2). No ambiente florestal, o parênquima paliçádico ocupa uma menor porcentagem do mesofilo, em relação ao verificado nos outros dois ambientes. Dessa forma, em *P. carthagenensis* há um maior desenvolvimento do parênquima paliçádico nas folhas mais expostas ao sol, ambientes reofítico e de restinga.

O maior desenvolvimento do parênquima paliçádico em folhas sujeitas à maior irradiação solar, seja pela maior estratificação ou maior alongamento de suas células, é amplamente referido em literatura (Napp-Zinn, 1984; Mauseth, 1988; Lambers *et al.*, 1998; Cao, 2000; Dickison, 2000, Rôças *et al.*, 2001; Mantuano *et al.*, 2006). Yano & Terashima (2004) afirmam que o aumento no número de camadas do parênquima paliçádico, nas folhas de sol, ocorre sem que haja uma mudança no número total de células deste tecido; o que ocorre é uma mudança no plano de divisão celular em resposta a um sinal luminoso. Tal característica é importante para amenizar o efeito da luz excessiva, que chega em todo o parênquima clorofiliano, e se constitui numa estratégia de manutenção do aparato fotossintético em resposta à redução da área foliar. Larcher (2000) relata que as sucessivas camadas de células no interior das folhas fazem com que a intensidade da radiação que a atravessa decline exponencialmente. Já nas folhas de sombra, o parênquima paliçádico, de maneira geral, apresenta-se uniestratificado (Napp-Zinn, 1984; Mauseth, 1988; Lambers *et al.*, 1998; Cao, 2000; Dickison, 2000 e Rôças *et al.*, 2001). Sendo assim, conclui-se que, em *P. carthagenensis*, nas folhas do ambiente florestal as células em paliçada investem em divisões anticlinais de forma a aumentar a superfície de contato com a luz, uma vez que esta é reduzida no ambiente e não representa perigo que possa causar danos aos tecidos subjacentes ao paliçádico.

Analisando as folhas de sol de *P. carthagenensis* observa-se que aquelas provenientes do ambiente de restinga e do ambiente reofítico apresentaram uma estruturação distinta do parênquima paliçádico como resposta à maior exposição ao sol.

Nas folhas de restinga, este deve ter sido o fator ambiental que ocasionou um maior número de divisões periclinais nas células do paliçádico, enquanto que nas folhas das reófitas o estímulo promoveu um maior alongamento dessas células, determinando, assim, que este tecido mostre uma maior estratificação nas folhas de restinga e formato colunar mais definido naquelas do ambiente reofítico.

Além disto, o alongamento das células do paliçádico, observado para as folhas das reófitas, constitui-se numa forma de organização que compensa a não estratificação deste tecido e torna mais representativa a sua ocupação no mesofilo, em relação aos outros dois ambientes (tabela 2). O arranjo colunar mais evidente das células do paliçádico nas folhas de sol, pode alterar a forma como a luz irá penetrar pelo mesofilo. De Lucia *et al.* (1996) afirmam que a maneira como a luz distribui-se pela folha, em ambientes com altos níveis de radiação, pode maximizar a taxa de fotossíntese e reduzir a susceptibilidade à fotoinibição. A maior representação do parênquima paliçádico, no volume do mesofilo, pode implicar num aumento da eficiência fotossintética (Klich, 2000). Portanto, o fato da maior porcentagem do parênquima paliçádico em folhas de *P. carthagenensis* mais expostas ao sol torna-se particularmente interessante para a espécie, tendo em vista que pode estar proporcionando uma utilização mais eficiente dos fótons que chegam até a superfície de suas folhas sem que ocorra fotoinibição.

Diferentemente do parênquima paliçádico, o parênquima esponjoso mostrou variação em sua espessura, quando se compara os indivíduos dos três ambientes estudados (tabela 2). Nos indivíduos do ambiente florestal este tecido é mais espesso do que nos outros dois ambientes; sendo que a menor espessura foi verificada nas folhas das reófitas (tabela 2). A porcentagem ocupada por este tecido no mesofilo também apresentou variação entre as folhas dos três ambientes estudados (tabela 2). A maior espessura e representatividade do parênquima esponjoso, nas folhas do ambiente florestal, é conseqüente da presença de espaços intercelulares mais amplos (comparar figuras 26 com 28 e 30), enquanto que nas folhas dos outros dois ambientes, o tecido esponjoso mostra-se mais compacto (figuras 28 e 30), sendo difícil distinguir visualmente entre estes últimos qual apresenta o maior grau de compactação. Morais *et al.* (2004) também relatam amplos espaços intercelulares para folhas de sombra ao comparar com folhas de sol de indivíduos de *Coffea arabica* L. (Rubiaceae). Os espaços intercelulares podem ser importantes para os indivíduos florestais de *P. carthagenensis* para maximizar o aproveitamento da luz para a fotossíntese através da maior reflexão interna dos raios luminosos, como já discutido

anteriormente neste trabalho. Os amplos espaços intercelulares observados no parênquima esponjoso de *P. carthagenensis* podem, ainda, serem interpretados como atenuantes do peso específico das folhas desta espécie, que no ambiente florestal apresentaram os maiores valores de área foliar.

A espessura total da lâmina foliar de *P. carthagenensis* segue a variação verificada para o mesofilo, sendo portanto, mais espessa no ambiente florestal e mais delgada no ambiente reofítico. Dos tecidos constituintes da lâmina foliar, o parênquima esponjoso foi o principal responsável por determinar a espessura total da mesma. A espessura da membrana cuticular da face adaxial das folhas mostrou-se constante e, portanto, não afeta a espessura total da lâmina foliar, quando se compara os três ambientes (tabela 2). As diferentes espessuras verificadas para as células epidérmicas, tanto adaxiais quanto abaxiais (tabela 2), também relacionam-se com a variação da espessura foliar total entre os ambientes estudados. Observa-se que a epiderme na face abaxial também contribui com o maior espessamento da lâmina foliar verificada para os indivíduos do ambiente florestal. Por outro lado, a espessura das células epidérmicas na face adaxial mostra uma relação inversa à espessura total da lâmina, o deve amenizar o efeito determinado por outros tecidos constituintes da lâmina foliar em sua espessura total (tabela 2).

Os dados obtidos para o espessamento da lâmina foliar de *P. carthagenensis* contrariam os da literatura (Napp-Zinn, 1984; Mauseth, 1988; Lambers *et al.*, 1998; Cao, 2000; Dickison, 2000, Rôças *et al.*, 2001 e Mantuano *et al.*, 2006), na qual tem sido amplamente referido que, em folhas de sol, a menor expansão da área é seguida de um maior espessamento da lâmina foliar. Os autores supracitados referem que o aumento da espessura da lâmina foliar ocorre geralmente devido a um aumento no número de camadas e/ou alongamento de células do parênquima paliçádico. No entanto, em *P. carthagenensis* o maior espessamento da lâmina foliar nos indivíduos do ambiente florestal (tabela 2) é devido, principalmente, ao maior espessamento do parênquima esponjoso (tabela 2 e figura 26), e não pela estratificação e/ou alongamento do parênquima paliçádico.

A espessura dos tecidos constituintes da lâmina foliar de *P. carthagenensis* parece estar relacionada com as respostas fisiológicas da planta. Como referido anteriormente, Parkhurst & Loucks (1972) e Parkhurst (1986) salientam que a estrutura interna da folha, como o arranjo dos tecidos paliçádico e esponjoso, afeta a difusão de gases. Além disso, DeLucia *et al.* (1996) ressaltam que a maior compactação do mesofilo dificulta a transmitância da luz, enquanto o aumento na proporção de espaços intercelulares facilita a

reflexão interna e a absorvência da luz, favorecendo a fotossíntese. Sendo assim, nas folhas de *P. carthagenensis* dos ambientes reofítico e de restinga, as espessuras dos tecidos constituintes da lâmina foliar parecem estar relacionadas às condições de luminosidade desses ambientes, pois as variações observadas em sua estrutura tendem a manter os tecidos protegidos da radiação excessiva e determinam a proporção de tecidos fotossintetizantes. Já no ambiente florestal, verifica-se um maior espessamento das folhas, que ocorre devido à presença de amplos espaços intercelulares no tecido esponjoso e está relacionado à condição de sombreamento do ambiente.

Em *P. carthagenensis* a variação verificada na espessura da lâmina foliar entre os três ambiente parece estar relacionada com o sucesso adaptativo da espécie em cada um dos ambientes estudados.

3. Estípula

Duas estípulas revestem e protegem os primórdios foliares e o meristema apical caulinar em *P. carthagenensis* (figuras 15 e 16). A partir desse meristema apical desenvolvem-se novas estípulas que irão revestir os primórdios foliares subseqüentes. Estípulas jovens podem ser visualizadas internamente às estípulas maduras, quando em secções transversais do ápice caulinar, podendo assim ser observada a seqüência do desenvolvimento dessas estruturas, desde sua região basal até a apical (figuras 74 a 78). Na porção basal, as estípulas encontram-se completamente fundidas formando uma estrutura única, porém com uma área mais densa que apresenta uma concavidade no local onde inicia o processo de cisão (figura 74). Em sentido acrópeto, a face adaxial de ambas as estípulas, na área de cisão, mostram evidências de intensa atividade mitótica, com células pequenas e ordenadas, originando um bordo foliar recurvado e direcionado centrifugamente (figura 75). A formação histológica observada lembra o processo de abscisão foliar, descrito por Fahn (1974), porém sem suberização das paredes celulares. À medida que a face adaxial sofre divisões celulares, os bordos das duas estípulas voltados para fora se tornam mais distintos; e fileiras de células adjacentes gradualmente vão desprendendo-se (figura 76) até a completa separação das estípulas na porção médio-apical (figura 77). Portanto, secções transversais de estípulas maduras, ou seja, totalmente expandidas, revelam que a porção basal é fundida (figura 78), a porção média pode ainda estar parcialmente desprendida (figura 79) e a porção apical é livre (figura 80).

O posicionamento das estípulas em relação aos primórdios foliares remete à filotaxia oposta cruzada da família Rubiaceae (figura 78).

As estípulas de *P. carthagenensis* apresentam epiderme uniestratificada com tricomas unicelulares os quais são curtos na face abaxial e longos na face adaxial (figura 81). Em indivíduos do ambiente florestal a face abaxial das estípulas é glabra. Na face adaxial, entremeados aos tricomas ocorrem os coléteres (figuras 81 e 82). Lersten (1974) descreve que tais estruturas secretoras apresentam-se quase sempre acompanhadas por tricomas multicelulares não ramificados. Em *P. carthagenensis* os coléteres são constituídos por uma epiderme secretora em paliçada que envolve uma coluna central de células parenquimáticas alongadas (figuras 82 e 83).

Tais características conferem aos coléteres desta espécie a classificação como do tipo padrão (S - 'standard'), definido por Lersten (1974). Este tipo de coléter foi também encontrado em outros grupos taxonômicos como em *Mandevilla* Lindl. (Apocynaceae) por Appezzato-da-Glória & Estelita (2000) e em *Caryocar brasiliensis* Camb. (Caryocaraceae) por Paiva & Machado (2006). A presença de uma coluna central formada por células parenquimáticas, bem como a presença de uma epiderme em paliçada sugerem que os coléteres de *Psychotria carthagenensis* possuam uma origem mista, a partir da protoderme e do meristema fundamental, o que permite concluir que, para esta espécie, os coléteres não devem ser considerados tricomas, como definido por Solereder (1908), Lersten & Horner (1968) e Fahn (1979), mas sim como emergências, terminologia discutida por Rio *et al.* (2002) e Paiva & Machado (2006).

Em *P. carthagenensis*, não foram observados tecidos vasculares nos coléteres; sugere-se portanto, que a condução dos elementos precursores da secreção até a epiderme secretora seja feita de célula-a-célula. Lersten & Horner (1968) e Paiva & Machado (2006) discutem que as células parenquimáticas do núcleo central dos coléteres estabelecem, através de numerosos plasmodesmos, conexões simplásticas umas com as outras; especialmente nas paredes terminais e conectam-se ao epitélio secretor por suas paredes laterais. De acordo com os autores, as células parenquimáticas podem transportar os elementos precursores da secreção até a epiderme. Em *Simira glaziovii* (Klein *et al.*, 2004), também Rubiaceae, foram observados traços vasculares no parênquima dessas estruturas. No entanto, a ausência de vascularização ocorre nos coléteres de alguns gêneros na família Apocynaceae, como *Mandevilla* (Appezzato-da-Glória & Estelita, 2000) e *Oxypetalum* R. Br. (Schwarz & Furlan, 2002), bem como em coléteres de *Caryocar brasiliensis*, uma

Caryocaraceae (Paiva & Machado, 2006). Appezzato-da-Glória & Estelita (2000) discutem que a presença de vascularização nos coléteres está relacionada com a proximidade destas estruturas com os traços vasculares do órgão em que se encontram.

Foram observados inúmeros poros ao longo da superfície cuticular dos coléteres de *P. carthagenensis* (figura 84), através dos quais acredita-se que a secreção seja eliminada. Lersten & Horner (1968) relatam que os tricomas secretores de *P. bacteriophila* Val. não apresentam cutícula. Para estes autores, durante a secreção ativa parece haver apenas uma perda fibrilar das paredes celulares das células secretoras. Já em *Caryocar brasiliensis*, Paiva & Machado (2006) não observaram poros na superfície dos coléteres, o que permitiu a esses autores concluir que a secreção se dá pela ruptura da cutícula devido à pressão da secreção que se acumula num espaço subcuticular. Cabe ressaltar que em *P. carthagenensis* não ocorre esse espaço subcuticular.

De acordo com Lersten & Horner (1968) os coléteres de *Psychotria bacteriophila* rapidamente degeneram após a expansão dos primórdios foliares que emergem no ápice das estípulas. Este fato está relacionado com a dessecação dessas estruturas devido à ausência da proteção pela cutícula.

Foi identificada a presença de células mucilaginosas nos coléteres de *P. carthagenensis*. A secreção de mucilagem por estas estruturas já foi descrita em literatura (Lersten & Horner, 1968; Lersten, 1974; Fahn, 1979). Solereder (1908) discute que esta mucilagem ocorre de forma tão abundante que as folhas jovens, que emergem do revestimento da estípula, ficam cobertas pela secreção, sendo esta uma proteção contra a dessecação. Tal característica é de fundamental importância para os indivíduos de *P. carthagenensis* que crescem nos ambientes reofíticos e nas restingas, onde a restrição hídrica se faz evidente, seja por períodos de baixa pluviosidade ou por alta salinidade. Lersten & Horner (1967) relataram a importância da secreção dos coléteres de *P. bacteriophila* para o estabelecimento de uma associação simbiótica com bactérias através da formação de nódulos foliares. De acordo com aqueles autores, a secreção proveniente dos coléteres, juntamente com as bactérias presentes no espaço formado entre as estípulas e os primórdios foliares, penetra pelo poro estomático desses primórdios iniciando a formação dos nódulos bacterianos. Em *P. carthagenensis* este tipo de associação não foi observada.

A presença de ráfides no parênquima axial dos coléteres foi verificada em *P. carthagenensis* (figuras 85 e 86). Lersten (1974) relatou que a ocorrência de cristais em coléteres é incomum. Schwarz & Furlan (2002) observaram idioblastos contendo drusas de

oxalato de cálcio no parênquima interno dos coléteres de *Oxypetalum obtusifolium* Malme. Microanálises em MEV revelaram a presença de cálcio nos cristais de *P. carthagenensis* (figura 87).

Na base dos coléteres de *P. carthagenensis* é possível observar uma leve constrição (figura 82). Situação bastante semelhante também ocorre em outras espécies da família Rubiaceae, como nos coléteres de espécies do gênero *Simira*, estudadas por Klein *et al.* (2004). A presença de pedúnculo foi relatada na família Apocynaceae para os coléteres de *Prestonia coalita* Vell. (Woodson) (Rio *et al.*, 2002) e Caryocaraceae para *Caryocar brasiliensis* (Paiva & Machado, 2006). Nesta última, os autores observaram pedúnculos de diferentes tamanhos.

Estudos estruturais dos coléteres podem oferecer subsídios para futuros trabalhos de taxonomia e relações filogenéticas na família Rubiaceae. O sistema APG (Angiosperm Phylogeny Group) inclui cinco famílias na ordem Gentianales, três delas portadoras de coléteres – Apocynaceae, Loganiaceae e Rubiaceae; o sistema APGII (2003) mantém esta organização filogenética.

A importância ecológica destas estruturas ainda está pouco esclarecida, maiores estudos se fazem necessários para que se possa elucidar a respeito da função destas estruturas em relações ecológicas, como simbiose com bactérias. No entanto, a função de proteção contra a dessecação do ápice caulinar e dos primórdios foliares parece estar bem definida.

Considerações Gerais

1. Características morfoanatômicas no contexto ambiental

Psychotria carthagenensis é uma reófito facultativa, portanto capaz de habitar ambientes distintos mostrando características morfoanatômicas que respondem a cada um desses ambientes.

Na floresta ombrófila densa, onde suas folhas encontram-se em ambiente mais úmido e sombreado, a espécie mostra uma estrutura foliar que permite eficiência no uso da luz e respostas à maior umidade, como maior expansão foliar, menor densidade estomática e aumento no tamanho das células-guarda. Entre as características que contribuem para maximizar a recepção da luz pelos tecidos fotossintetizantes podem ser destacadas: células epidérmicas da face adaxial pouco espessas; parênquima paliçádico uniestratificado, com pouca espessura; amplos espaços intercelulares, na região do parênquima esponjoso e maior espessura da epiderme da face abaxial.

Nos ambientes reofítico e de restinga, a espécie mostra uma estrutura que responde à maior irradiação que chega até suas folhas, bem como à restrição hídrica. Apresentando características como: maior espessura da epiderme da face adaxial e do parênquima paliçádico; compactação do parênquima esponjoso; maior densidade estomática; e redução nas dimensões das células-guarda.

As folhas dos ambientes de restinga e reofítico apresentam respostas distintas aos fatores irradiação e umidade. A maior espessura da epiderme da face adaxial em folhas de restinga é devido tanto ao alongamento perpendicular à superfície do órgão, quanto à divisão de suas células; e o maior espessamento do parênquima paliçádico é conseqüente da maior estratificação. Já nas reófitas, o maior espessamento da epiderme e do parênquima paliçádico ocorre devido apenas ao maior alongamento celular. Na restinga, a área e o índice foliar mostram respostas à restrição hídrica e à alta irradiação do ambiente. Enquanto nas reófitas, a área e o índice foliar mostram uma tendência à estenofilia, sendo esta uma resposta morfoanatômica aos períodos de cheia do rio e não apenas à alta irradiação e à restrição hídrica que se tornam mais evidentes nos períodos de vazante do rio. Nomura *et al.* (2006), ao estudar *Farfugium japonicum* (Asteraceae), uma reófito facultativa, e comparar folhas de reófitas com folhas de ambientes costeiros, concluiu que as características anatômicas das folhas estenófilas das reófitas não estão relacionadas

apenas com a adaptação à alta irradiação, mas também com o hidrodinamismo e conseqüente resistência mecânica que sua morfologia confere.

Verificou-se no presente trabalho a capacidade plástica das folhas de *P. carthagenensis* que demonstram uma habilidade de moldagem estrutural em resposta às condições ambientais distintas vigentes nos ambientes florestal, reofítico e de restinga. Muitos autores (Hamba *et al.*, 2002; Morais *et al.*, 2004 e Mantuano *et al.*, 2006) relatam alterações fenotípicas em resposta à variação das condições do ambiente ao qual a espécie está inserida. De acordo com Parkhurst & Loucks (1972), muitas espécies possuem a habilidade genética de produzir folhas de tamanhos diferentes em micro-ambientes distintos. Sultan (2003) discute que respostas fenotípicas a diferentes ambientes podem estar relacionadas com um desenvolvimento altamente específico da espécie para com este ambiente; denominando esta especificidade funcional a cada ambiente de ‘plasticidade adaptativa’. A plasticidade adaptativa é interessante por permitir o sucesso de uma espécie em diferentes ambientes. A autora ressalta que populações de uma mesma espécie podem apresentar padrões distintos de plasticidade individual, em resposta a condições ambientais variáveis. As modificações anatômicas relatadas para *P. carthagenensis* são conseqüentes de respostas plásticas à heterogeneidade ambiental.

Essa ampla distribuição de *P. carthagenensis*, proporcionada por sua capacidade plástica de moldagem estrutural, garante a permanência da espécie em diferentes ambientes. Tal fato é de fundamental importância para esta reófita facultativa, uma vez que o ambiente reofítico, no Sul do Brasil, encontra-se ameaçado devido à instalação de hidrelétricas com conseqüente represamento do rio. Este represamento causa modificações irreversíveis no ambiente reofítico, fato que fez com que populações de *Dickya distachya* Hassler (Bromeliaceae) fossem localmente extintas após a instalação das hidrelétricas de Itá, Machadinho e Barra Grande (Reis, comunicação pessoal).

Hmeljevski (2007) relata que a proposta de construção da Pequena Central Hidrelétrica Ibirama é a maior ameaça, a curto prazo, à espécie *Dyckia ibiramensis* Reitz, uma reófita endêmica do Rio Itajaí Norte (SC). A autora discute sobre a importância da preservação *in situ* das reófitas e ressalta que a conservação *ex situ* das mesmas se constitui numa forma alternativa de manutenção destas espécies, sendo uma opção de risco para a conservação e pode não garantir a sobrevivência das espécies a longo prazo.

Trabalhos anteriores estudaram as características morfoanatômicas de algumas espécies endêmicas, ou seja, reófitas de ocorrência restrita ao ambiente reofítico (Kato &

Imaichi, 1992; Arioli, 2006; Lobo, 2007; Voltolini, 2007), entretanto, diante da atual ameaça de modificação deste ambiente, devido à instalação de hidrelétricas, faz-se necessário o investimento em estudos com reófitas facultativas, a fim de compreender como estas se comportam dentro e fora do ambiente reofítico. Tal conhecimento proporcionará o embasamento de discussões a respeito da preservação destas espécies. Acredita-se que outras reófitas facultativas, além de *P. carthagenensis* e *Farfugium japonicum* (Nomura *et al.*, 2006), também apresentem uma variabilidade estrutural capaz de garantir sua permanência em outros ambientes que não o reofítico. Tal característica é importante para estas espécies por poderem escapar do risco eminente de extinção, devido a possível instalação de hidrelétricas nos ambientes reofíticos. Cabe ressaltar que é de fundamental importância a preservação do ambiente reofítico e que a instalação de hidrelétricas nesse ecossistema peculiar constitui-se numa ação sócio-econômica-ambiental que merece ampla discussão seguida da implementação de medidas efetivas para sua conservação.

2. *Psychotria carthagenensis* como uma espécie com ecótipos representativos

As evidentes diferenças morfológicas entre os indivíduos de *P. carthagenensis*, dos três ambientes em que a espécie ocorre no Sul do Brasil, têm conduzido os taxonomistas a questionarem se realmente trata-se de uma mesma espécie. No entanto, as características anatômicas revelam que as variações estruturais verificadas entre os indivíduos do ambiente florestal, reofítico e de restinga devem-se à exposição a fatores ambientais específicos de cada ambiente, e que estas variações são bastante referidas em literatura como um reflexo das condições ambientais. Acrescenta-se, ainda, que nenhum aspecto estrutural foi constatado como indicativo de possível distinção taxonômica entre as populações estudadas. A variação da morfologia externa observada nas domácias não é considerada, neste trabalho, por si só como uma característica que defina espécies diferentes para os indivíduos dos três ambientes estudados. O mesmo ocorre para a variação de tricomas verificada para o pecíolo, estípula e lâmina foliar entre as populações estudadas.

Dessa forma, o presente trabalho vem corroborar, através de estudos estruturais e ultraestruturais, com a inclusão dos indivíduos dos três ambientes estudados em populações de uma mesma espécie: *Psychotria carthagenensis*. Sendo que a variabilidade

estrutural e morfológica das folhas de *P. carthagenensis* pode ser interpretada como uma vantagem adaptativa da espécie frente à heterogeneidade ambiental, fato que se reflete na ampla distribuição geográfica da mesma. Sendo importante para a permanência da espécie, uma vez que os ambientes naturais encontram-se ameaçados por pressões antrópicas.

Os dados do presente trabalho sugerem que as três populações possam ser ecótipos de *P. carthagenensis*. Estes prováveis ecótipos distinguem-se por suas características morfológicas, anatômicas e fisiológicas, que se apresentam como respostas à heterogeneidade ambiental sob a qual a espécie está submetida, devido sua ampla distribuição geográfica. Cada ecótipo apresenta características genéticas próprias, como discutido anteriormente neste trabalho, fato que revela a importância de se preservar as distintas populações de *P. carthagenensis*. Este estudo alerta sobre o impacto causado pelo estabelecimento de hidrelétricas no ambiente reofítico com conseqüente extinção/remoção de inúmeras reófitas. Mesmo que *P. carthagenensis* continue com exemplares em ambientes não-reofíticos, os reofíticos serão extintos, levando consigo possíveis características genéticas próprias que não serão perpetuadas. Sendo assim, justifica-se a relevância da manutenção de cada população existente, bem como a necessidade da implementação de medidas efetivas para a conservação dos respectivos ambientes em que ocorrem.

Referências Bibliográficas

- Abrans, M. C.; Kloeppe, B. D. & Kubske, M. E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotiana*. **Tree Physiology** **10**: 343-355.
- Adâmole de Barros, M. A. 1959. Ocorrência de domácias na família Rubiaceae. **Anais Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”** **16**: 311-337.
- Adâmole de Barros, M. A. 1960a. Origem e formação das domácias em *Coffea* L. **Anais Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”** **17**: 131-138.
- Adâmole de Barros, M. A. 1960b. Morfologia e anatomia das domácias em *Coffea arábica* L. **Anais Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”** **17**: 165-206.
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of the flowering plants: APGII. **Botanical Journal of the Linnean Society** **141**: 399-436.
- Apezato-da-Glória, B. & Estelita, M. E. M. 2000. Development, structure and distribuição of colleters in *Mandevilla illustris* e *M. velutina* (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **23**: 113-120.
- Arioli, T. 2006. **Morfo-Anatomia foliar de três espécies reófitas arbustivas do Vale do Itajaí, Santa Catarina**. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. UFSC, Florianópolis.
- Atlas de Santa Catarina. 1986. Governo do Estado de Santa Catarina. Gabinete de Planejamento e Coordenação Geral. Rio de Janeiro: Aerofoto Cruzeiro. 173p.
- Baldini, E.; Facini, O.; Nerozzi, F.; Rossi, F. & Rotondi, A. 1997. Leaf characteristics and optical properties of different wood species. **Trees** **12**: 73-81.
- Barthlott, W. 1990. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. *In*: D. Claugher (ed.). **Scanning Electron Microscopy in Taxonomy and Functional Morphology**. Clarendon Press, Oxford. pp. 69-94

- Bozzola, J. J. & Russel, L. D. 1991. **Electron Microscopy**. Principles and Techniques for Biologists. Jones and Barlett Publishers, Boston. 542p.
- Bradshaw, A. d. 1965. Evolucionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in genetics 13**: 115-155.
- Cao, K. F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany 78**: 1245-1253.
- CECCA- Centro de Estudos, Cultura e Cidadania 1997. **Unidades de Conservação e Áreas Protegidas da Ilha de Santa Catarina**. Insular, Florianópolis –SC. 160p.
- Chevalier, A. & Chesnais, F. 1941. Comptes rendus herbdomadaires dès seances de l'academie dès sciences. **Académie des Sciences 213**: 389-392.
- Comitê Itajaí. 2004. Disponível em: <<http://www.comiteitajai.org.br/hp/bacia/localiza.php>> [acesso em 13/07/ 2004].
- Costa, A. F. 1982. **Farmacognosia**. V. III. Farmacognosia Experimental. 2 ed. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa. 1032p.
- Cutter, E. G. 1978. **Plant anatomy**. 2 ed. Edward Arnold Publishers, London. 343p.
- Davis, A. P. & Rakotonasolo, F. 2003. New species of *Coffea* L. (Rubiaceae) from Madagascar. **Botanical Journal of the Linnean Society 142**: 11-118.
- Delprete, P. G., 1999. Rondeletieae (Rubiaceae). **Flora Neotrópica**. Monograph 77. The New York Botanical Garden Press Bronx, New York . 226p.
- Delprete, P.G.; Smith, L.B. & Klein, R.M. 2005. *In*: Reis, A. (ed.). 2005. **Rubiaceae**. I Parte – As Plantas/Monografia – Rubi, Vol.II –Gêneros de H-T. 20. Gardênia até 46. Tocoyena. Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí. pp. 542-549.
- DeLucia, E. H.; Nelson, K.; Vogelmann, T. C. & Smith, W. K. 1996. **Plant, Cell and Enviroment 19**: 159-170.
- Dickison, W.C. 2000. **Integrative Plant Anatomy**. Academic Press, USA. 533p.

- Duz, S. R.; Siminski, A.; Santos, M. & Paulilo, M. T. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação de luz. **Revista brasileira de botânica** **3**: 587-596.
- Eames, A.J. & MacDaniels, L.H. 1947. **An Introduction to Plant Anatomy**. 2 ed. McGraw-Hill Book Company, Inc. USA. 426p.
- Esau, K. 1974. **Anatomia das plantas com sementes**. Edgard Blücher, São Paulo. 293p.
- Evans, W. C. 1989. **Pharmacognosy**. Cell Differentiation and Ergastic Cell Contents. 3 ed. Baillière Tindall, London. pp. 39-57.
- Fahn, A. 1974. **Plant Anatomy**. Ed. H. Blume, Madrid. 643p.
- Fahn, A. 1979. **Secretory Tissues in Plants**. Academic Press, London. New York. San Francisco. 302p.
- Fahn, A. & Cutler, D. F. 1992. **Xerophytes**. Gebrüder Borntraeger, Berlim. 180p.
- Fermino-Jr., P.C.P. 2004. **Anatomia ecológica comparada de folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) na vegetação de restinga e na Floresta Ombrófila Densa**. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. UFSC, Florianópolis.
- Fermino-Jr., P.C.P; Paulilo, M. T.; Reis, A. & Santos, M. 2004. Espécies pioneiras e climáticas da Floresta Ombrófila Densa: anatomia foliar comparada. **Insula** **33**: 21-37.
- Font-Quer, P. 1982. **Diccionario de Botánica**. Ed. Labor S. A., Barcelona. 1244p.
- Gahan, P.B. & Onyia, G.O.C. 1984. Esterase activity in tubers of various species of *Dioscorea* and the effects of chilling. **Saussurea** **15**: 61-69.
- García, M. & Lapp, M. 2001. Morfoanatomía foliar em três biótipos de *Pithecellobium unguis-cati* (L.) Bentham creciendo em distintas comunidades vegetales. **Revista Internacional de Botânica Experimental 50º aniversário**: 147-158.
- Gifford, E. M. & Foster, A. S. 1988. **Morphology and Evolution of Vascular Plants**. 3 ed. 626p.

- Gomes, D. M. S.; Mantovani, A. & Vieira, R. C. 1995. Anatomia foliar de *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg. e *Psychotria stenocalix* Muell. Arg. (Rubiaceae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia** **38**: 15-33.
- Goulet, F. & Bellefleur, P. 1986. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication in forest succession. **Canadian Journal Forest Research** **16**: 1192-1195.
- Haberlandt, G. 1928. **Physiological Plant Anatomy**. MacMillan Company Ltd., London. 777p.
- Hamba, Y. T.; Kogami, H. & Terashima, I H. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant, Cell and Environment** **25**: 1021-1030.
- Hesp, P. A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. **Journal of Arid Environments** **21**: 165-191.
- Hickey, L. J. 1979. a revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *In*: Metcalfe, C. R. & Chalk, L. 1979. **Anatomy of Dicotyledons**. V I, 2 ed. Clarendon Press, Oxford. pp. 25-39.
- Hmeljevski, K. V. 2007. **Caracterização reprodutiva de *Dyckia ibiramensis* Reitz, uma bromélia endêmica do Vale do Itajaí, SC**. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. UFSC, Florianópolis.
- Kato, M. & Imaichi, R. 1992. A broad-leaved variant of the fern rheophyte, *Tectaria lobbii*. **International Journal of Plant Science** **153**: 212-216.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. *In*: Mukley, S. S.; Chazdon, R. L. & Smith, A. P. (Eds). **Tropical forest plant ecophysiology**. Chapman & Hall, New York. pp. 559-595.
- Klein, R.M. 1969. Centro de Pesquisas e Estudos Botânicos. **Insula** **1**: 1-19.

- Klein, R.M.; Reis, A. & Iza, O.B. 2005. Observações Ecológicas. *In*: Reis, A. (Ed.). 2005. **Rubiaceae**. I Parte – As Plantas/Monografia – Rubi, Vol.II, Gêneros de H-T. 20. Gardênia até 46. Tocoyena. Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí. pp. 542-549.
- Klein, D. E.; Gomes, V. M.; Silva-Neto, S. J. & Cunha, M. 2004. The structure of colleters in several species of *Simira* (Rubiaceae). **Annals of Botany** **94**: 733-740.
- Klich, M. G. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany** **44**: 171-183.
- Kraus, J.E & Arduin, M. 1997. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Editora Universidade Rural, Seropédica, RJ. 194p.
- Kraus, J.E., Sousa, H.C., Resende, M.H. Castro, N.M., Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant material. **Biotechnic & Histochemistry** **73**: 235-243.
- Lambers, H.; Stuart, F. & Pons, T.L.1998. **Plant Physiological Ecology**. Springers-Verlag, New York. 540p.
- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. Editora Rima, São Carlos. 531p.
- Lee, D. W.; Baskaran, K.; Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap, S. K. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. **Ecology** **77**: 568-580.
- Lersten, N. R. 1974. Morphology and distribution of Colleters and crystals in relation to the taxonomy and bacterial leaf nodule symbiosis of *Psychotria* (Rubiaceae). **American Journal of Botany** **61**: 973-981.
- Lersten, N. R. & Horner, H. T. Jr. 1967. Development and structure of bacterial leaf nodules in *Psychotria bacteriifila* Val. (Rubiaceae). **Journal of Bacteriology** **94**: 2027-2036.
- Lersten, N. R. & Horner, H. T. Jr. 1968. Development, structure and function of secretory trichomes in *Psychotria bacteriifila* (Rubiaceae). **American Journal of Botany** **55**: 1089-1099.

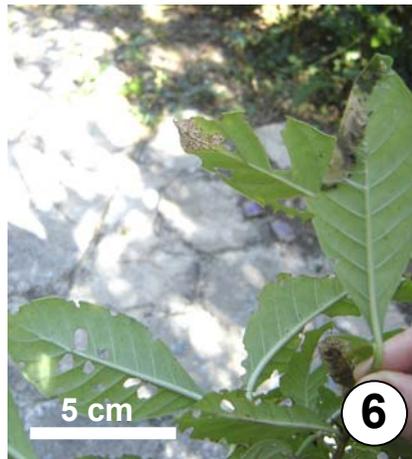
- Lyshede, O. B. 1980. Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. *In*: Cutler, D. F.; Alvin, K. L. & Price, C. E. 1980. **The plant cuticle**. Academic Press, London. pp. 87-98.
- Lobo, G. M. 2007. **Morfoanatomia da Reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae)**. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. UFSC, Florianópolis.
- Mantuano, D. G.; Barros, C. F. & Scarano, F. R. 2006. Leaf anatomy variation within and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **29 (2)**: 209-215.
- Mauseth, J. D. 1988. **Plant Anatomy**. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., California. 560p.
- McLean, R. C. 1919. Studies in ecology of Tropical Rain-Forest: with special reference to the forests of south Brazil. **The Journal of Ecology** **7**: 121-172.
- Metcalf, C. R. 1983. Ecological Anatomy and Morphology General Survey. *In*: Metcalf, C. R. & Chalk, L. 1983. **Anatomy of Dicotyledons**. v. II, 2 ed. Clarendon Press, Oxford. pp. 126-152.
- Metcalf, C. R. & Chalk, L. 1957. **Anatomy of Dicotyledons**. v. II. Clarendon Press, Oxford. 1500 p.
- Metcalf, C. R. & Chalk, L. 1979. **Anatomy of Dicotyledons**. v. I, 2 ed. Clarendon Press, Oxford. 294p.
- Metcalf, C. R. & Chalk, L. 1983. **Anatomy of Dicotyledons**. v. II, 2 ed. Clarendon Press, Oxford. 297 p.
- Morais, H.; Medri, M. E.; Marur, C. J.; Caramori, P. H.; Ribeiro, A. M. A. & Gomes, J. C. 2004. Modifications of leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). **Brasilian Archives of Biology and Technology** **47**: 863-871.

- Muchow, R. C. & Sinclair, T. R. 1989. Epidermal conductance, stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. **Plant, Cell and Environment** **12**: 425-431.
- Napp-Zinn, K. 1974. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie. *In* : Zimmermann, W. ; Carlquist, S. ; Ozenda, P. & Wuff, H. D. Ed. **Handbuch der Pflanzenanatomie**. 2 ed. pp. 406-412.
- Napp-Zinn, K. 1984. **Handbuch der Pflanzenanatomie. VIII Anatomie des Blattes**, 2. Blattanatomie der Angiospermen, B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. Gbdr. Borntraeger, Germany. 520p.
- Nomura, N.; Setoguchi, H. & Takaso, T. 2006. Functional consequences of stenophylly for leaf productivity: comparison of the anatomy and physiology of a reophyte, *Farfugium japonicum* var. *lunchuence*, and a related non-reophyte, *Farfugium japonicum* (Asteraceae). **Journal Plant Research** **119**: 645-656.
- Novoplansky, A. 1996. Developmental responses of individual *Onobrychis* plants to spatial heterogeneity. **Vegetation** **127**: 31-39.
- Paiva, E. A. S. & Machado, S. R. 2006. Colleters in *Caryocar brasiliensis* (Caryocaraceae), ontogenesis, ultrastructure and secretion. **Brazilian Journal of Biology** **66**: 301-308.
- Pandey, S. & Kushwaha, R. 2005. Leaf anatomy and photosynthetic acclimation in *Valeriana jatamansi* L. grow under high and low irradiance. **Photosynthetica** **43**: 85-90.
- Parkhurst, D. F. & Loucks, O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. **Journal of Ecology** **60**: 505-537.
- Parkhurst, D. F. 1986. Internal leaf structure: a three-dimensional perspective. *In*: T. J. Givnish. (ed.). **On the economy of plant form and function**. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 215-249.
- Pereira, Z. V.; Meira, R. M. S. A. & Azevedo, A. A. 2003. Morfoanatomia foliar de *Palicourea longepedunculata* Gardiner (Rubiaceae). **Revista Árvore** **27**: 759-767.

- Produto Básico do Zoneamento – Parque Estadual da Serra do Tabuleiro/ SC. 2000. Mapeamento sócio-econômico v. I. Elaborado por Socioambiental Consultores Associados Ltda. para FATMA – Fundação Estadual do Meio Ambiente.
- Quinn, A. J. 1978. Plant ecotypes: Ecological or evolutionary units? **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **105**: 58-64.
- Rio, M. C. S.; Castro, M. M. & Kinoshita, L. S. 2002. Distribuição e caracterização anatômica dos coléteres foliares de *Prestonia coalita* (Vell.) Woodson (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 339-349.
- Rio, M. C. S.; Castro, M. M. & Kinoshita, L. S. 2005. Anatomia foliar como subsídio para taxonomia de espécies de *Forsteronia* G. May. (Apocynaceae) dos cerrados paulistas. **Revista Brasileira de Botânica** **28**: 713-726.
- Rizzini, C. T. 1997. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. Âmbito Cultural Edições, Rio de Janeiro. 747p.
- Rôças, G.; Scarano, F. R. & Barros, C. F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society** **136**: 231-238.
- Ruzin, S.E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. Oxford University Press, New York. 322p.
- Santo, A. E. & Pugialli, H. R. L. 1999. Estudo da plasticidade anatômica foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J. M. A. Braga (Marantaceae) em dois ambientes da Mata Atlântica. **Rodriguésia** **50**: 109-124.
- Scarano, F. R.; Duarte, H. M.; Rôças, G.; Barreto, S. M. B.; Amado E. F.; Reinert, F.; Wendt, T.; Mantovani, A.; Lima, H. R. P. & Barros, C. F. 2002. Acclimation or stress symptom? An integrated study of intraspecific variation in the clonal plant *Aechmea bromeliifolia*, a widespread CAM tank-bromeliad. **Botanical Journal of the Linnean Society** **140**: 391-401.

- Schwarz, E. A. & Furlan, A. 2002. Coléteres foliares de *Oxypetalum* R. Br. (Asclepiadoideae, Apocynaceae) – Aspectos ultraestruturais e anatômicos úteis à taxonomia das espécies do Paraná (Brasil). **Acta Biológica Paranaense** **31**: 79-97.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1969. **Biometry**. Freeman and Company, San Francisco. 776p.
- Solereeder, H. 1908. **Systematic anatomy of the dicotyledons**. Vol. II. Clarendon Press, Oxford. 1182p.
- Souza, R. C. O. S. & Marquete, O. 2000. *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. **Rodriguésia** **51**: 133-142.
- Souza-Mosimann, R. M. & Roos-Oliveira, A. M. 1998. Diatomáceas (Bacillariophyceae) planctônicas do Ribeirão da Fazenda Manquezal do Rio Tavares, Florianópolis-SC-Brasil. **Insula** **27**: 59-98.
- Spurr, S. H. & Barnes, B. V. 1973. Forest tree variability and diversity. In: **Forest Ecology**. 2 ed. Ronald Press Company, New York. pp. 15-54.
- Sultan, S. E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution and Development** **5**: 25-33.
- Sultan, S. E. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **6**: 227-233.
- Statgraphics Statistical Graphics System. 1993. Statistical Graphics Corporation USA, Copyright Version 7.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1981. **Rheophytes of the World**. Alphenan den Rijn, Sijthoff & Noordhoff, The Netherlands. 407p.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1987. Rheophytes of the world: supplement. **Allertonia** **4**: 267-330.
- Vieira, R.C. & Gomes, D.M.S. 1995. Superfície da lâmina foliar de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra, *P. leiocarpa* Cham. & Schltdl., *P. stenocalyx* Müll. Arg. e *P. tenuinervis* Müll. Arg. (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasilica** **9**: 263-70.

- Vieira, R. C.; Gomes, D. M. S. & Ferraz, C. L. A. 1992. Anatomia foliar de *Psychotria nuda* Wawra e *Psychotria leiocarpa* Mart. (Rubiaceae). **Hoehnea** **19**: 185-195.
- Vogelmann, T. C., Bornman, J. F. & Yates, D. J. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. **Physiologia Plantarum** **98**: 43-56.
- Voltolini, C. H. 2007. **Morfoanatomia de órgãos vegetativos da reófito *Dyckia distachya* Hassler (Bromeliaceae)**. Monografia de conclusão de curso de Graduação em Ciências Biológicas. UFSC, Florianópolis.
- Walter, A. & Schurr, U. 2005. Dynamics of leaf and root growth: endogenous control versus environmental impact. **Annals of Botany** **95**: 891-900.
- Wilkinson, H. P. 1979. The Plant surface. Part I. Stomata. *In*: Metcalfe, C. R. & Chalk, L. (Ed.). 1979. **Anatomy of Dicotyledons**. v. I. 2 ed. Clarendon Press, Oxford. pp. 97-117.
- Yano, S. & Terashima, I. 2004. Developmental process of sun and shade leaves *Chenopodium album* L. **Plant, Cell and Environment** **27**: 781-793.



Figuras 1 a 6. *Psychotria carthagenensis* Jacq. nos três ambientes em que ocorre no Estado de Santa Catarina. **Figura 1.** Aspecto geral de indivíduo do ambiente florestal. Seta branca indica o tronco e seta vermelha indica a copa da árvore. **Figura 2.** Detalhe das folhas no ambiente florestal. **Figura 3.** Aspecto geral de indivíduo do ambiente reofítico. Observar o rio ao fundo indicado pelo asterisco. Seta azul indica o arbusto. **Figura 4.** Detalhe das folhas no ambiente reofítico. **Figura 5.** Aspecto geral de indivíduo do ambiente de restinga. Seta roxa indica o arbusto. **Figura 6.** Detalhe das folhas no ambiente de restinga.

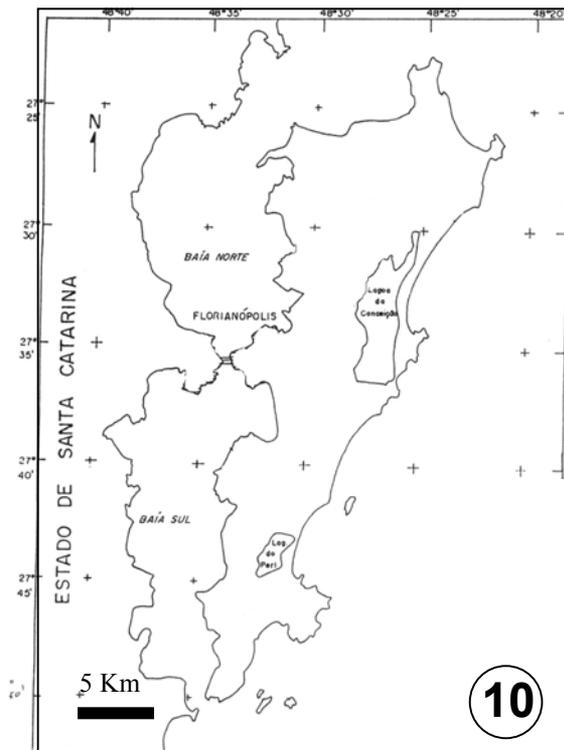
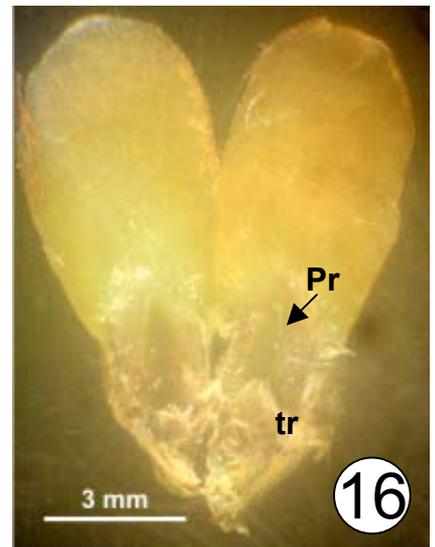
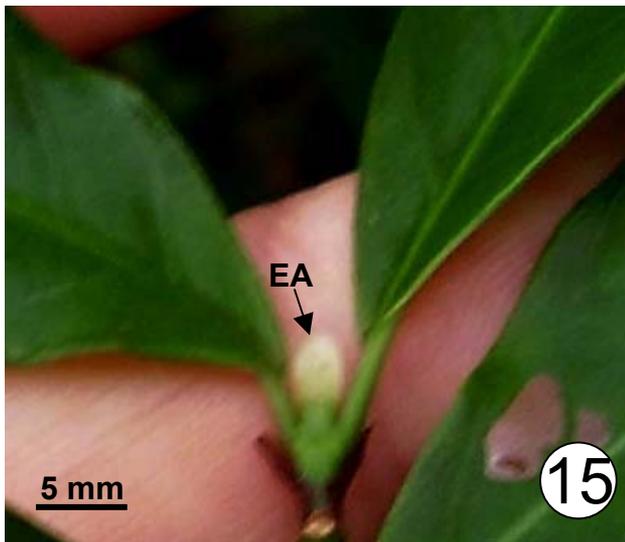
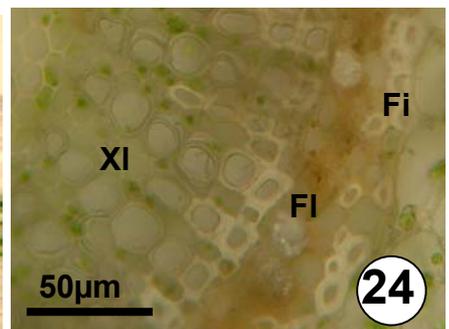
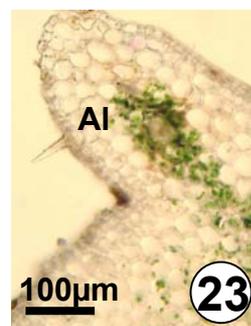
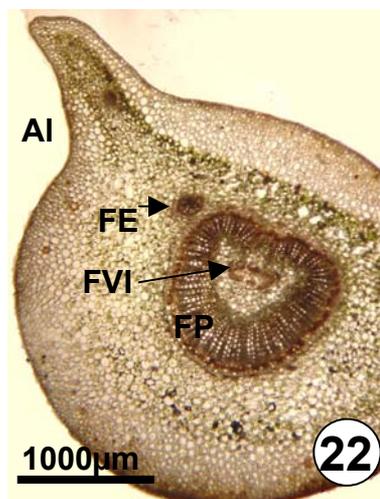
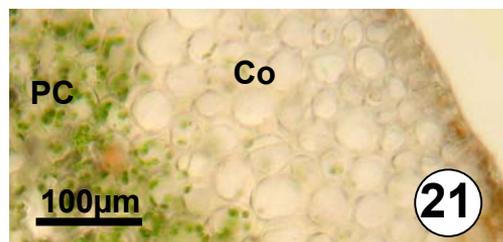
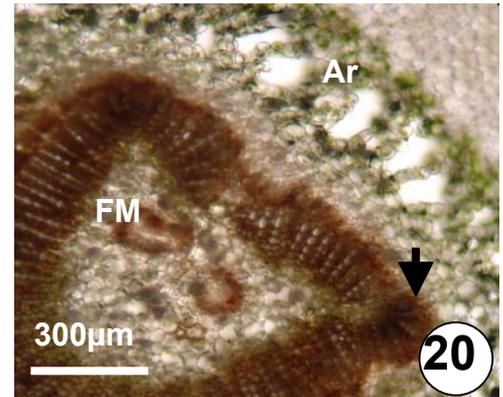
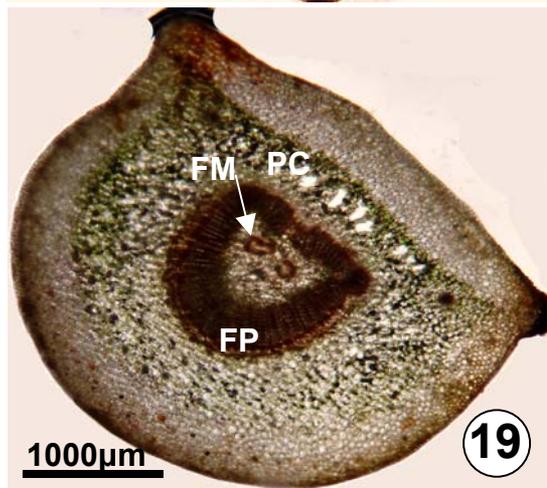
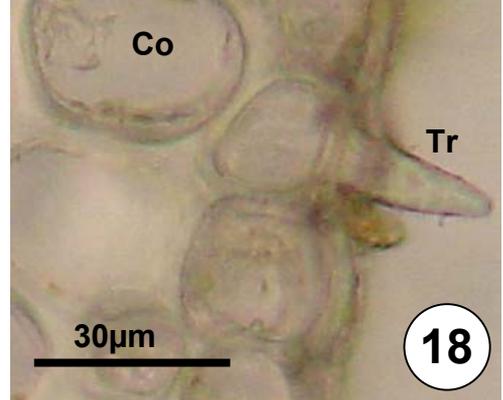
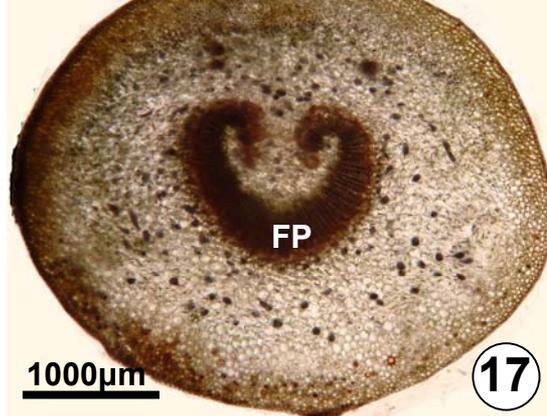


Figura 7. Localização geográfica do Estado de Santa Catarina – Brasil (SDM/FATMA, 2002). **Figura 8.** Asteriscos indicam a localização geográfica dos três pontos de coleta no Estado de Santa Catarina. Ênfase na delimitação geográfica do PEST (adaptado de SDM/FATMA, 2002). **Figura 9.** Localização geográfica da Bacia do Rio Itajaí-Açu. Em destaque a região do Rio Itajaí-Açu onde foi realizada a coleta (Atlas de Santa Catarina, 1986). **Figura 10.** Ilha de Santa Catarina (Florianópolis). Em destaque a região do Parque Florestal do Rio Vermelho onde foi realizada a coleta (Adaptado de Souza-Mosimann & Roos-Oliveira, 1998).



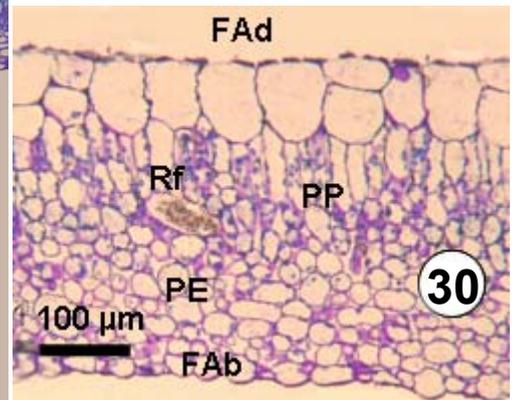
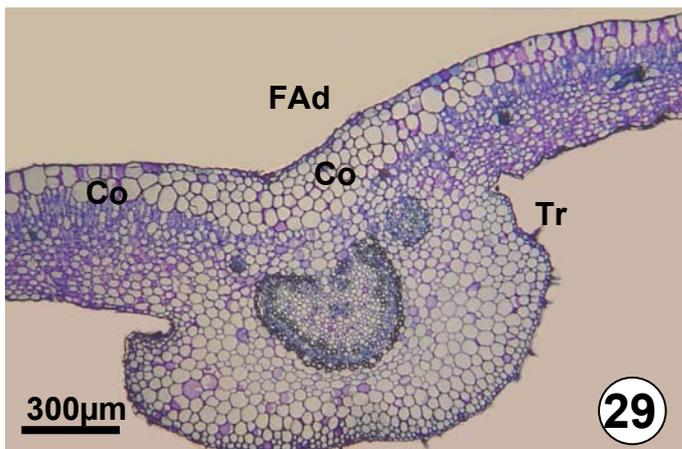
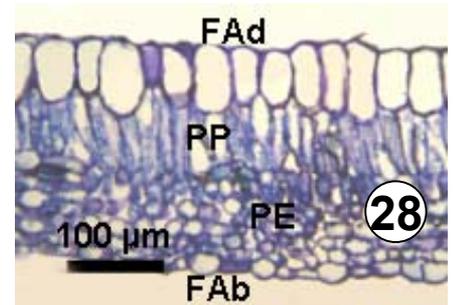
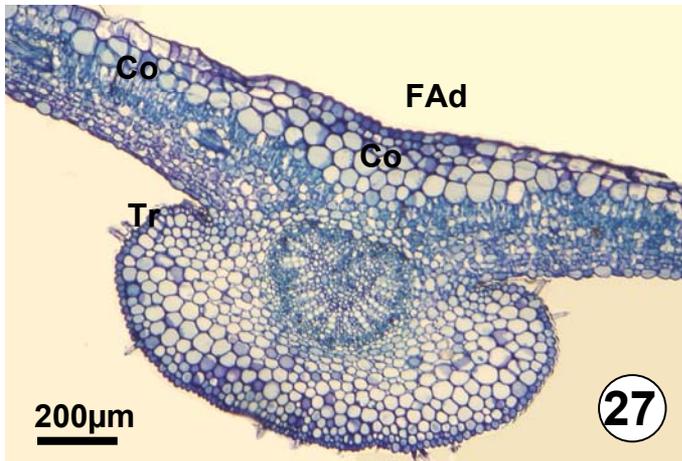
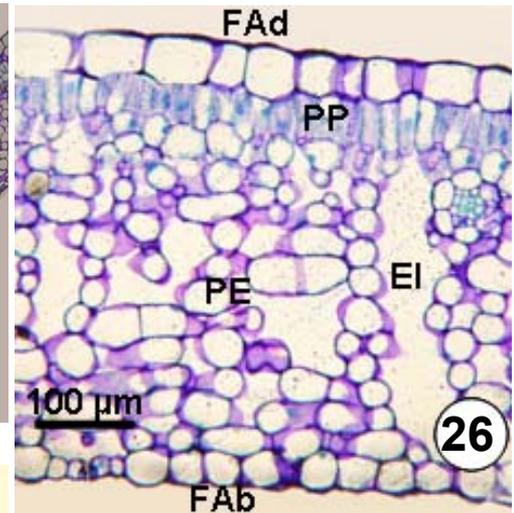
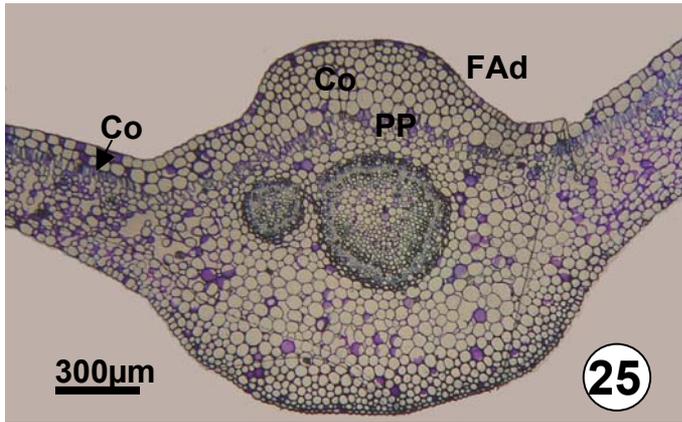
Figuras 11 a 16. Características morfológicas de *Psychotria carthagenensis* Jacq. **Figura 11.** Ramo coletado de indivíduo do ambiente reofítico. Folhas concentram-se na extremidade do ramo. **Figura 12.** Folha em ambiente florestal. **Figura 13.** Folha em ambiente reofítico. **Figura 14.** Folha em ambiente de restinga. **Figura 15.** Estípula apical no ápice caulinar. **Figura 16.** Vista geral do ápice caulinar, em microscópio estereoscópico, evidenciando a face adaxial das estípulas e primórdios foliares, após secção longitudinal em uma das linhas de fusão entre estípulas. Note presença de tricomas na porção basal.

Legenda: EA. Estípula apical. PF. Primórdio Foliar. Tr. Tricoma.



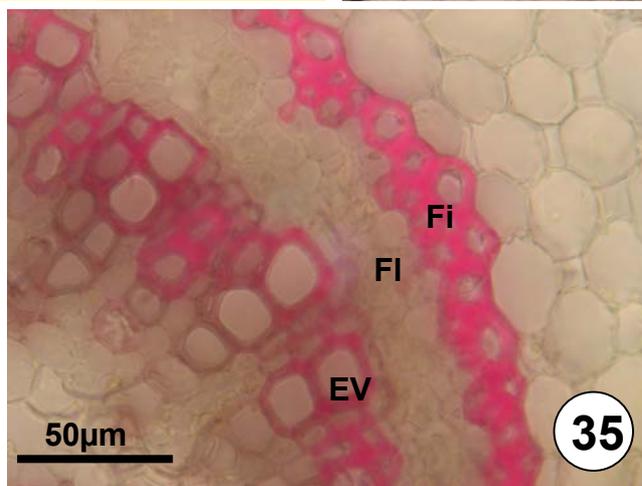
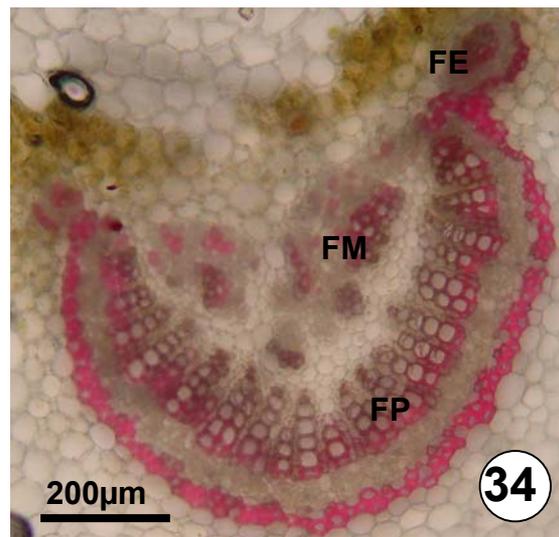
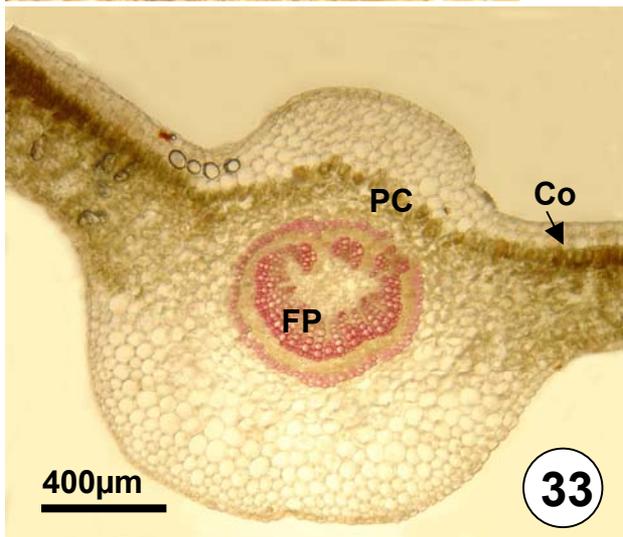
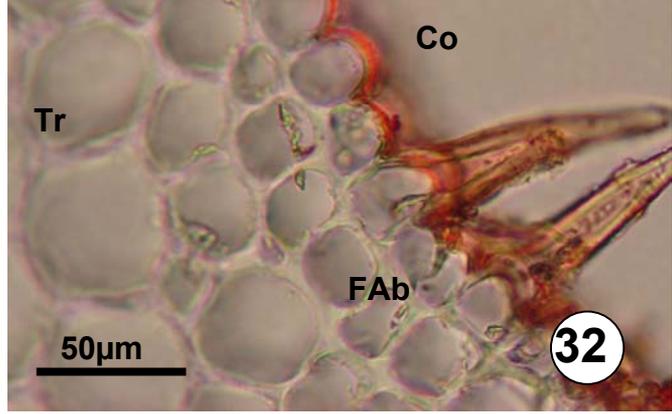
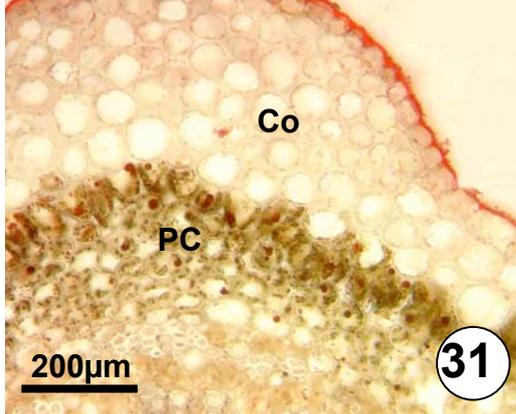
Figuras 17-24. Seções transversais *in vivo* do pecíolo de *Psychotria carthagenensis* Jacq., em microscópio óptico. **Figura 17.** Porção basal, ambiente florestal. **Figura 18.** Região periférica do pecíolo, detalhando o tricoma, ambiente de restinga. **Figura 19.** Porção mediana, ambiente florestal. **Figura 20.** Detalhe dos tecidos internos, ambiente florestal. Evidenciando aerênquima, feixes medulares e seta indicando o feixe secundário externo formado a partir do feixe vascular principal. **Figura 21.** Detalhe do colênquima, ambiente reofítico. **Figura 22.** Porção distal, ambiente florestal. **Figura 23.** Detalhe da expansão alada e seus tecidos constituintes, ambiente reofítico. **Figura 24.** Detalhe dos tecidos condutores do feixe principal, ambiente reofítico.

Legenda: AI Ala, Ar, Aerênquima, Co, Colênquima, FE, Feixe vascular Externo, Fi, Fibras, FI



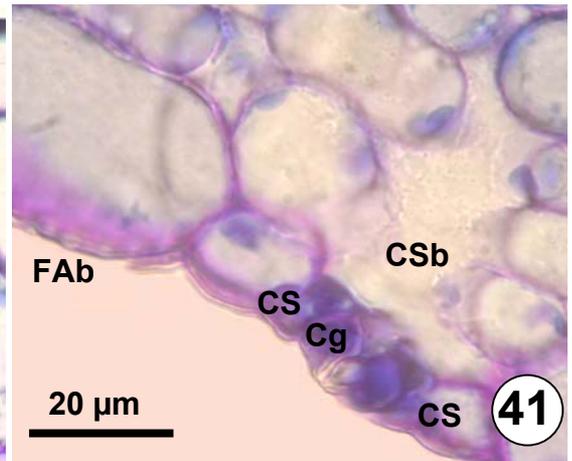
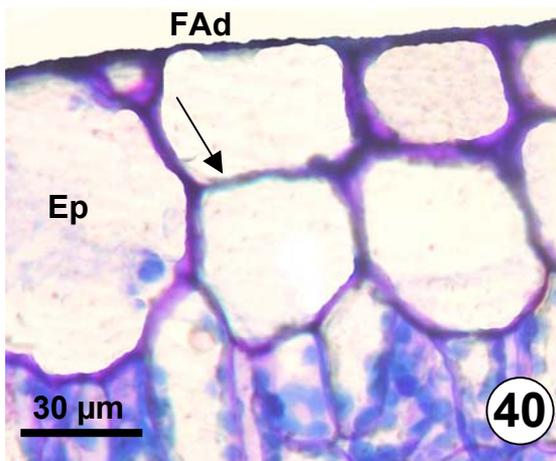
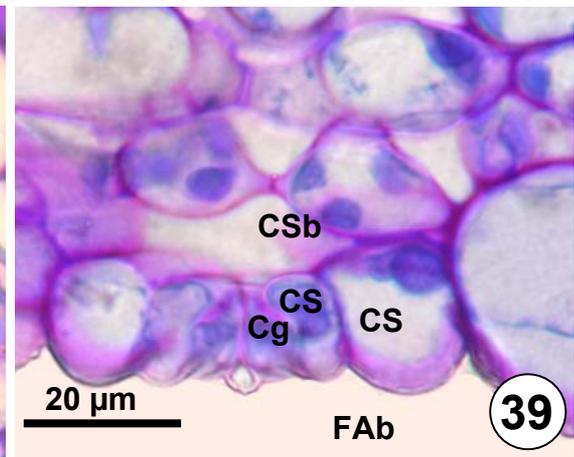
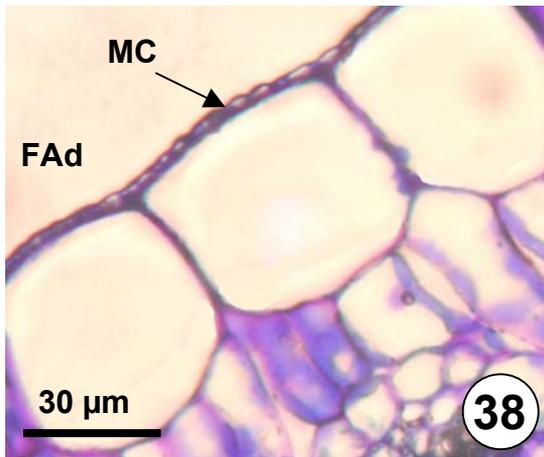
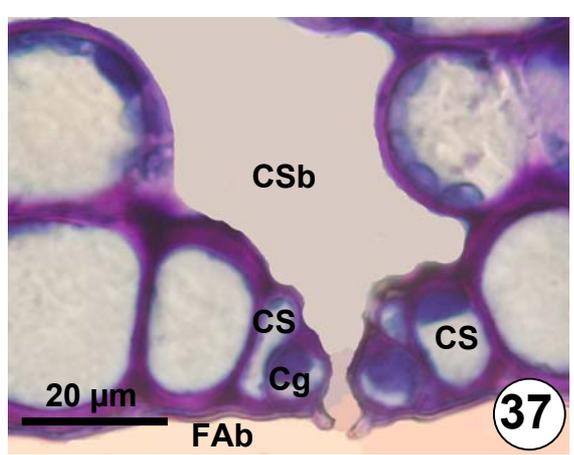
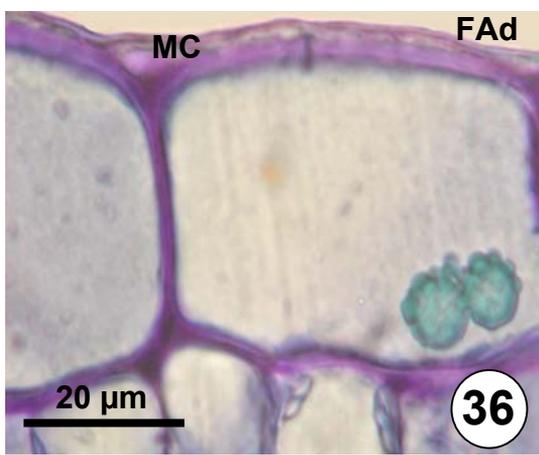
Figuras 25 a 30. Secções transversais da lâmina foliar de indivíduos de *Psychotria carthagenensis* Jacq., em microscópio óptico. **Figuras 25, 27 e 29.** Aspecto geral da região da nervura mediana. **Figuras 26, 28 e 30.** Aspecto geral da expansão da lâmina foliar, evidenciando a epiderme e tecidos constituintes do mesofilo. **Figuras 25 e 26.** Folha de indivíduo do ambiente florestal. **Figuras 27 e 28.** Folha de indivíduo do ambiente reofítico. **Figuras 29 e 30.** Folha de indivíduo do ambiente de restinga.

Legenda: Co. Colênquima. EI. Espaço Intercelular. FAb. Face Abaxial. FAd. Face Adaxial. PE. Parênquima Esponjoso. PP. Parênquima Paliçádico. Rf. Ráfides. Tr. Tricoma.



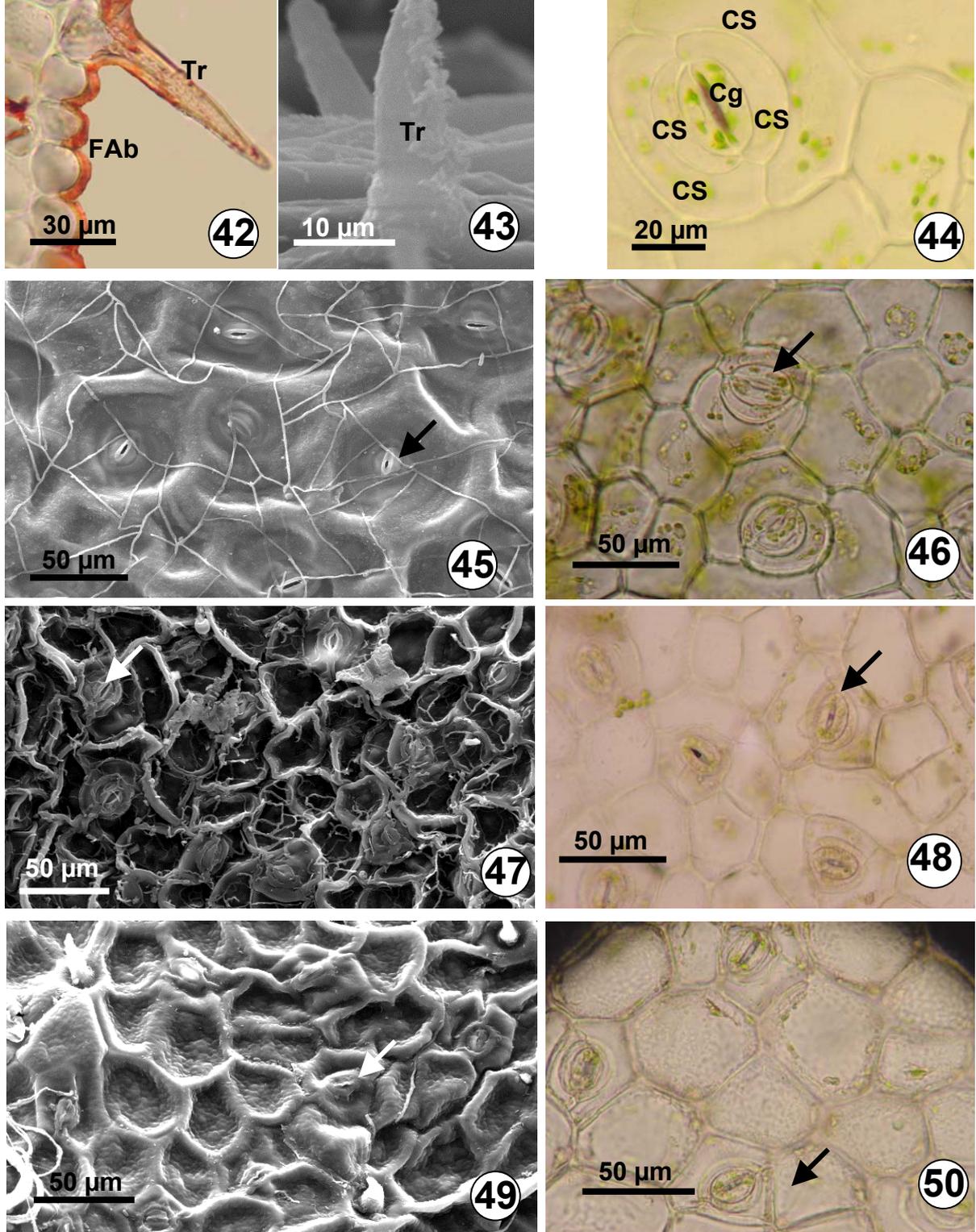
Figuras 31 a 35. Secções transversais da folha de *Psychotria carthagenensis* Jacq. *in vivo* na região da nervura mediana, em microscópio óptico. **Figuras 31 e 32.** Reação à aplicação de Sudan IV. **Figura 31.** Vista geral dos tecidos da nervura mediana voltados para a face adaxial da folha em ambiente florestal, evidenciando substâncias lipídicas no parênquima clorofiliano e na membrana cuticular. **Figura 32.** Detalhe dos tecidos da face abaxial da folha em ambiente reofítico, destacando o colênquima e tricomas. **Figuras 33 a 35.** Reação à aplicação de floroglucina ácida. **Figura 33.** Aspecto geral da nervura mediana na região basal da lâmina foliar, evidenciando o feixe vascular anficribral. **Figura 34.** Detalhe do feixe vascular na região apical da lâmina foliar, evidenciando o feixe colateral. **Figura 35.** Detalhe do feixe vascular. Note reação positiva dos elementos de vaso e fibras.

Legenda: Co- Colênquima; EV- Elemento de Vaso; FAb- Face Abaxial; FAd- Face Adaxial; FE- Feixe vascular Externo; Fi- Fibras; FI- Elementos; FM- Feixe vascular Medial; FP- Feixe vascular



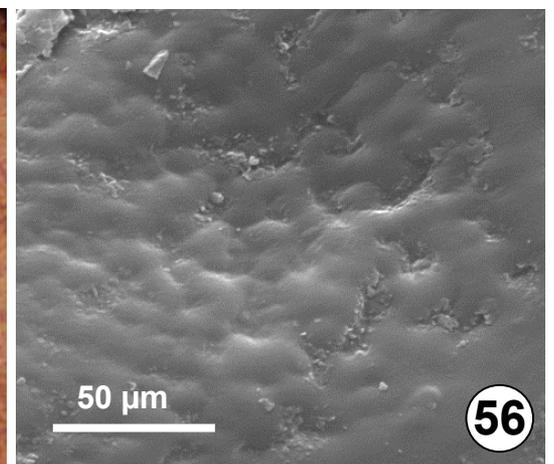
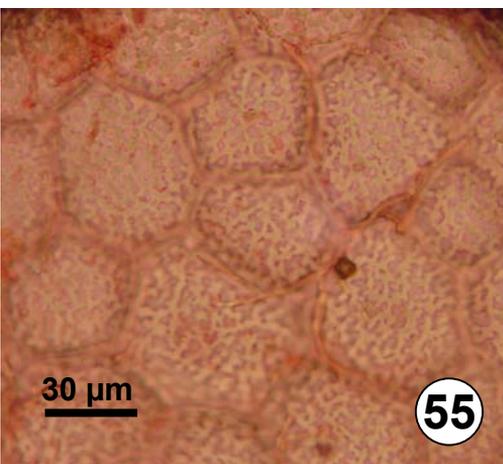
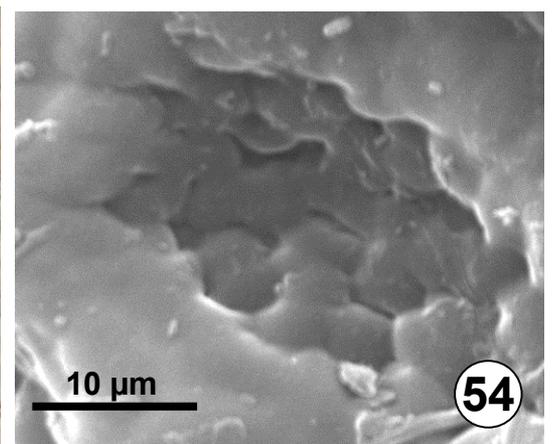
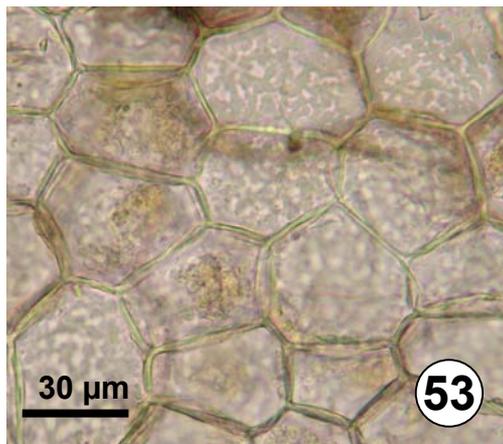
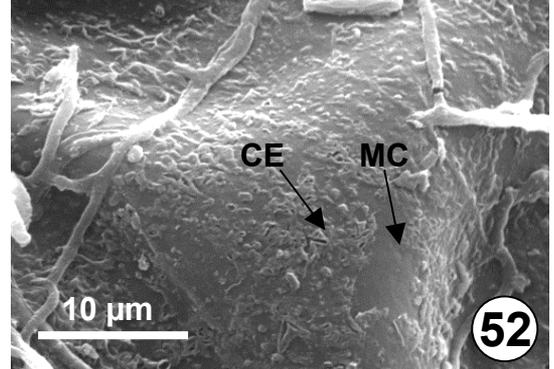
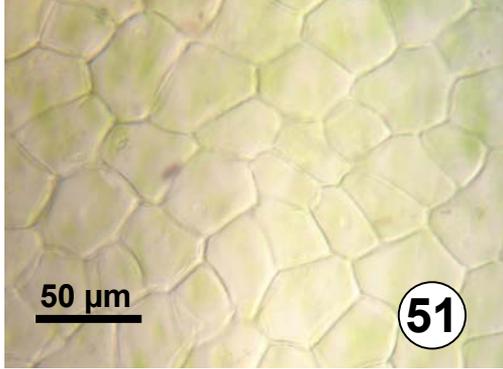
Figuras 36 a 41. Secções transversais da lâmina foliar de *Psychotria carthagenensis* Jacq. em microscópio óptico. **Figuras 36, 38 e 40.** Detalhe das células epidérmicas adaxiais. **Figuras 36.** Detalhe da membrana cuticular lisa em folha de indivíduo florestal. **Figura 38.** Detalhe da membrana cuticular ornamentada em folha de indivíduo do ambiente reofítico. **Figura 40.** Detalhe das células epidérmicas em folha de restinga. Seta indica a evidência de divisões periclinais destas células. **Figuras 37, 39 e 41.** Face abaxial. Detalhe dos estômatos. **Figura 37.** Estômato em folha de ambiente florestal. **Figura 39.** Estômato em folha de ambiente reofítico. **Figura 41.** Estômato em folha de ambiente de restinga.

Legenda: Ep. Epiderme. Cg. Célula-guarda. CS. Célula Subsidiária. CSb. Câmara Subestomática.



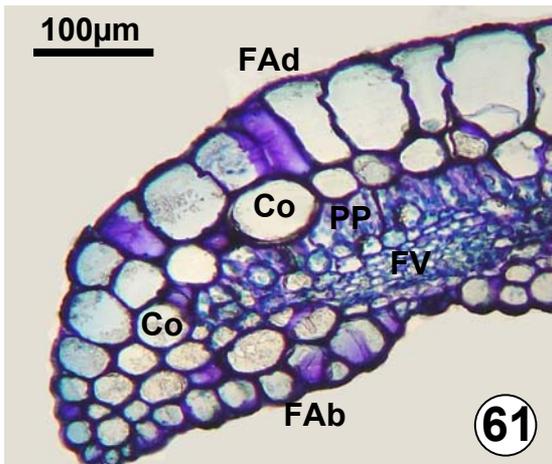
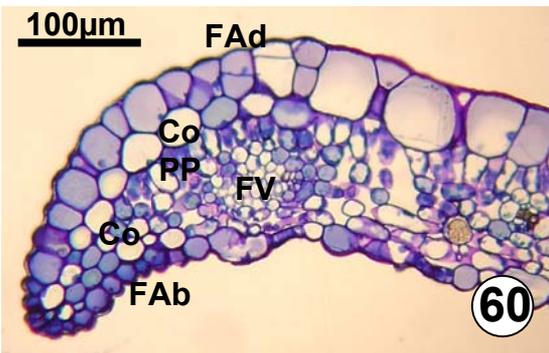
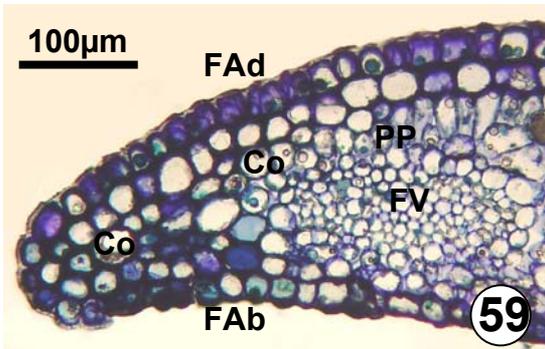
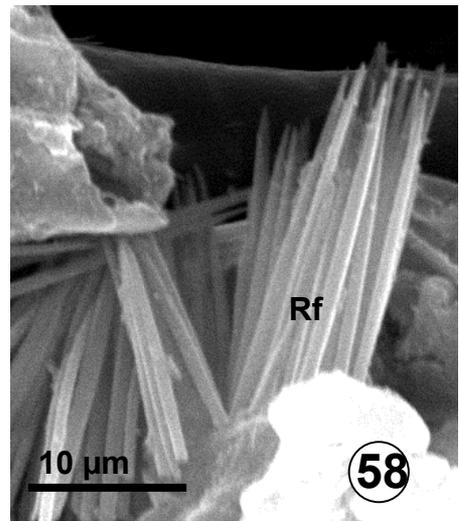
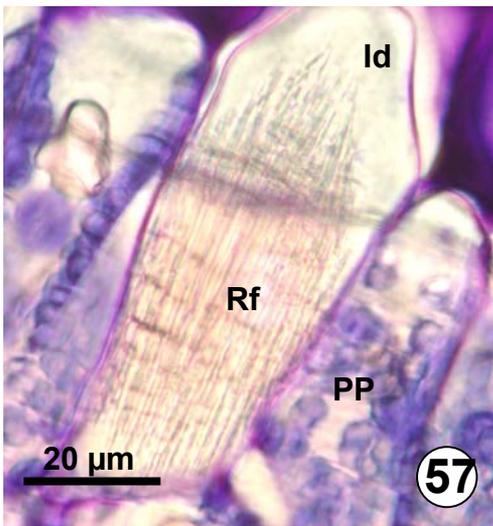
Figuras 42 a 50. Face Abaxial das folhas de *Psychotria carthagenensis* Jacq., em microscópio óptico (42, 44, 46, 48 e 50) e em Microscopia Eletrônica de Varredura - MEV (43, 45, 47 e 49). **Figuras 42 e 43.** Detalhe dos tricomas, ambiente reofítico. **Figura 42.** Secção transversal da folha *in vivo*; note membrana cuticular em reação à aplicação de sudan IV. **Figuras 44, 46, 48 e 50.** Vista frontal dos estômatos em secções paradérmicas de folhas *in vivo*. **Figura 44.** Detalhe do estômato paralelocítico em ambiente florestal. **Figuras 45, 47 e 49.** Vista frontal, mostrando os estômatos. **Figuras 45 e 46.** Ambiente florestal. **Figuras 47 e 48.** Ambiente reofítico. **Figuras 49 e 50.** Ambiente de restinga.

Legenda: Cg. Célula-guarda. CS. Célula subsidiária. FAb. Face Abaxial. Tr. Tricoma.



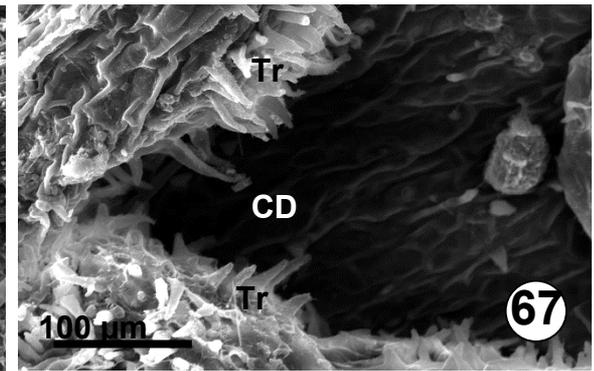
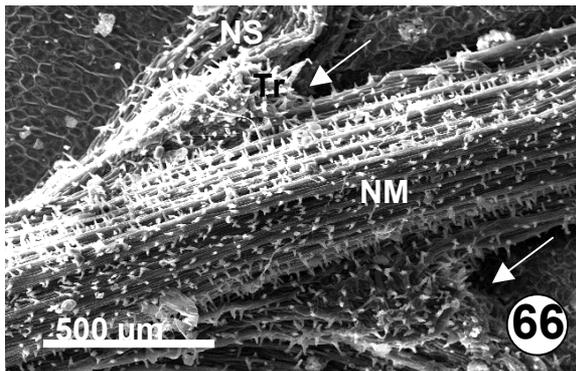
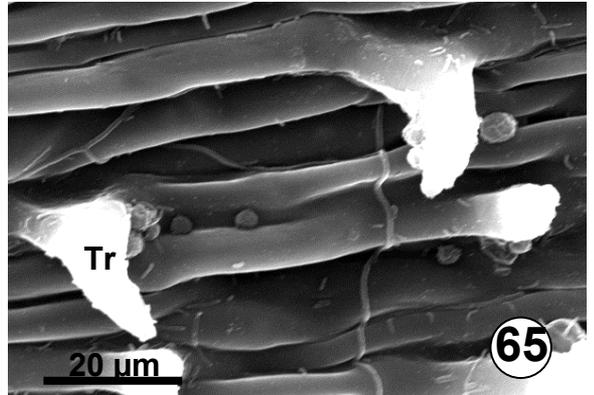
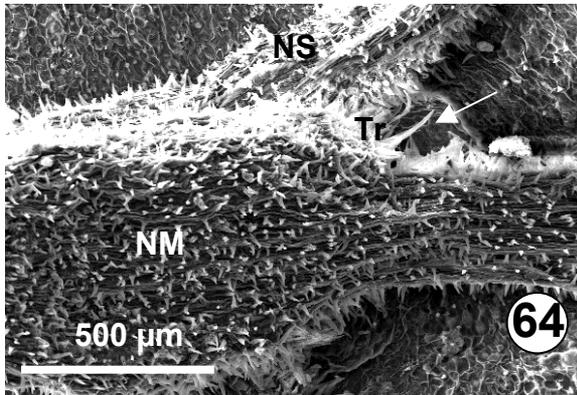
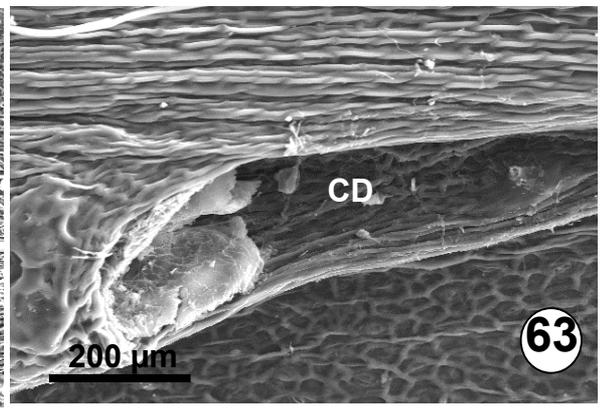
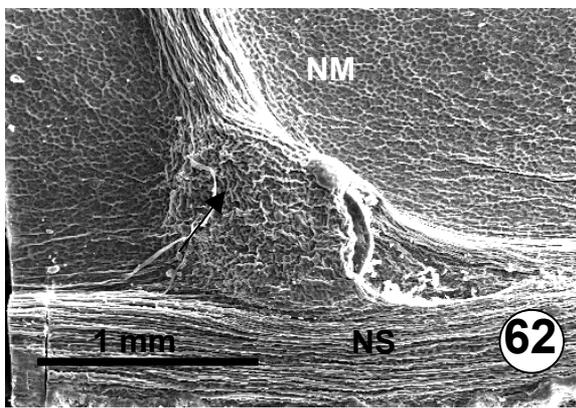
Figuras 51 a 56. Vistas frontais das células epidérmicas da face adaxial de lâminas foliares de *Psychotria carthagenensis* Jacq. nos três ambientes. **Figuras 51, 53 e 55.** Secções paradérmicas do material *in vivo*, em microscópio óptico. **Figura 51.** Evidenciando membrana cuticular lisa em ambiente florestal. **Figura 53.** Evidenciando membrana cuticular ornamentada em ambiente reofítico. **Figura 55.** Evidenciando membrana cuticular ornamentada em ambiente de restinga. Reação à aplicação de Sudan IV. **Figuras 52, 54 e 56.** Superfície epidérmica em MEV. **Figura 52.** Membrana cuticular lisa em ambiente florestal. **Figura 54.** Membrana cuticular ornamentada em ambiente reofítico. **Figura 56.** Membrana cuticular ornamentada em ambiente de restinga.

Legenda: CE. Ceras Epicuticulares. MC. Membrana Cuticular.



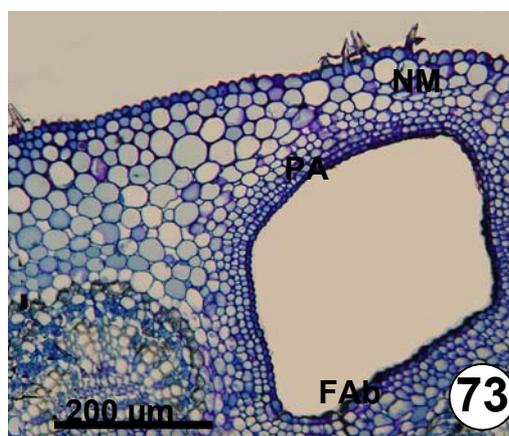
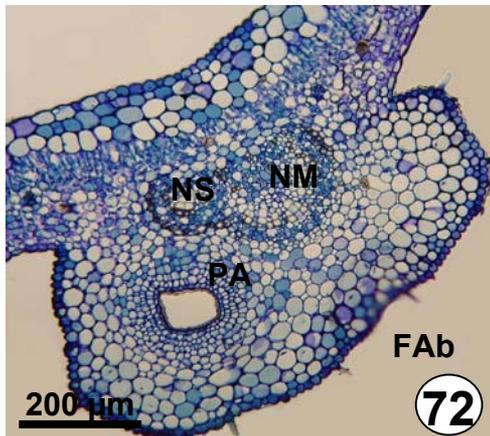
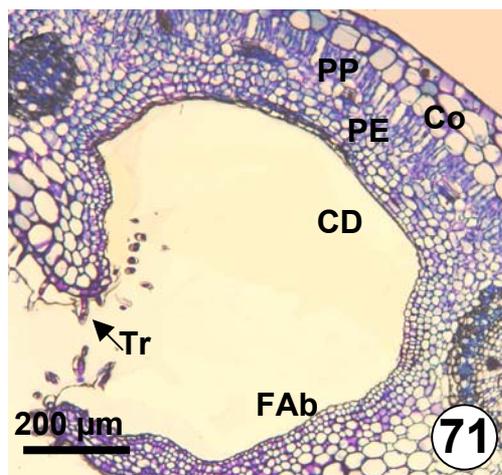
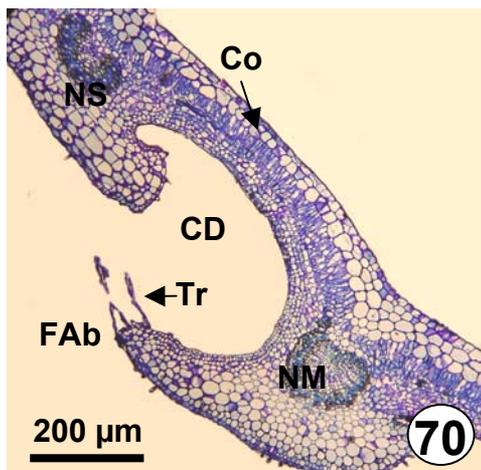
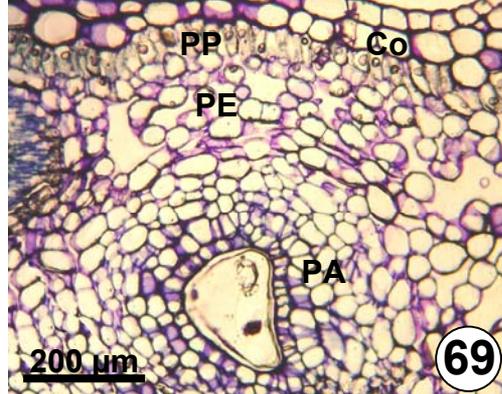
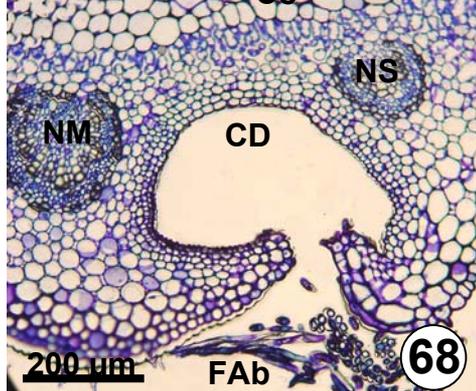
Figuras 57 a 61. Secções transversais de lâminas foliares de *Psychotria carthagenensis* Jacq., em microscópio óptico (57 e 59 a 61) e em MEV (58). **Figura 57.** Detalhe de Idioblasto, contendo ráfides, entremeado ao parênquima paliçádico em indivíduos do ambiente florestal. **Figura 58.** Detalhe das ráfides no mesófilo da folha de indivíduo do ambiente florestal. **Figura 56 a 61.** Bordo foliar, note a presença de colênquima adjacente à epiderme. **Figura 59.** Folha de indivíduo do ambiente florestal. **Figura 60.** Folha de indivíduo do ambiente reofítico. **Figura 61.** Folha de indivíduo do ambiente de restinga.

Legenda: FAb. Face Abaxial. FAd. Face Adaxial. Co. Colênquima. FV. Feixe Vascular. Id. Idioblasto. PP. Parênquima Paliçádico. Rf. Ráfides.



Figuras 62 a 67. Vistas frontais da face abaxial de lâminas foliares de *Psychotria carthagenensis* Jacq., em MEV, evidenciando as domácias em cada ambiente. **Figura 62.** Aspecto geral da domácia, ambiente florestal. **Figura 63.** Detalhe da abertura da domácia, ambiente florestal. **Figura 64.** Aspecto geral da domácia, ambiente reofítico. **Figura 65.** Detalhe dos tricomas próximos à região de abertura da domácia em ambiente reofítico. **Figura 66.** Aspecto geral da domácia, ambiente de restingia. Observar a presença de domácias em cada uma das axilas da nervura mediana com as secundárias. **Figura 67.** Detalhe da abertura da domácia, ambiente de restingia.

Legenda: CD. Cavidade da Domácia. NM- Nervura Mediana; NS- Nervura Secundária. Tr. Tricomas. Setas indicam abertura da domácia. Observar que a abertura da domácia na figura 62 está voltada para a base da folha.



Figuras 68 a 73. Secções transversais das regiões das domácias em indivíduos dos três ambientes, em microscópio óptico. **Figura 68.** Aspecto geral da domácia, ambiente florestal. **Figura 69.** Detalhe da cavidade da domácia, ambiente florestal. **Figura 70.** Aspecto geral da domácia, ambiente reofítico. **Figura 71.** Detalhe dos tecidos na região da domácia, ambiente reofítico. **Figura 72 e 73.** Região distante da fenda, evidenciando os tecidos que envolvem totalmente o espaço interno da domácia, ambiente de restinga.

Legenda: CD. Cavidade da Domácia. Co. Colênquima. FAb. Face Abaxial. FAd. Face Adaxial. NM. Nervura Mediana. NS. Nervura Secundária. PA. Parênquima Aclorofilado. PE. Parênquima Esponjoso. PP. Parênquima Paliçádico. Tr. Tricomas.

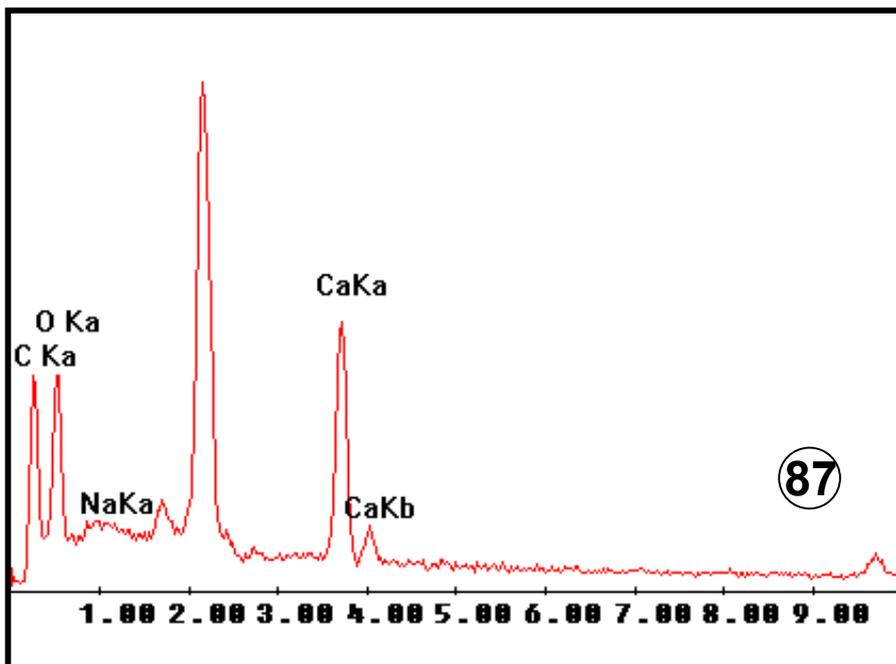


Figura 87. Espectro da microanálise química, em EDX/MEV, referente aos cristais observados na figura 86, com correspondente a quantificação proporcional dos elementos químicos detectados: C (14,7%), O (40,35%), Na (0,29%), Ca (44,66%).