



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Fernanda da Silva Novaes

**Caracterização dos atributos foliares de espécies lenhosas em remanescente
de Floresta Atlântica do Estado do Rio de Janeiro**

Rio de Janeiro

2021

Fernanda da Silva Novaes

**Caracterização dos atributos foliares de espécies lenhosas em remanescente de Floresta
Atlântica do Estado do Rio de Janeiro**



Orientadora: Prof.^a Dra. Helena Regina Pinto Lima

Rio de Janeiro

2021

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ/REDE SIRIUS/ BIBLIOTECA CTC/A

N935 Novaes, Fernanda da Silva.
Caracterização dos atributos foliares de espécies lenhosas em remanescente de Floresta Atlântica do Estado do Rio de Janeiro/ Fernanda da Silva Novaes. - 2021.
93 f. : il.

Orientadora: Helena Regina Pinto Lima
Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

1. Madeira - Mata Atlântica - Teses 2. Madeira - Anatomia - Teses. 3. Plantas lenhosas - Mata Atlântica - Teses. I. Lima, Helena Regina Pinto. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 581.4(815.3)

Patricia Bello Meijinhos CRB7/5217 - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução parcial desta dissertação, desde que citada a fonte

Assinatura

Data

Fernanda da Silva Novaes

Caracterização dos atributos foliares de espécies lenhosas em remanescente de Floresta Atlântica do Estado do Rio de Janeiro

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Conservação e Utilização da Biodiversidade.

Aprovada em 28 de janeiro de 2022.

Orientadora:

Prof.^a Dra. Helena Regina Pinto Lima
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

Banca examinadora:

Prof.^a Dra. Cláudia Franca Barros- Titular
Jardim Botânico do Rio de Janeiro - JBRJ

Prof.^a Dra. Maura Da Cunha- Titular
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF

Prof. Dr. Warlen Silva da Costa
Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes - UERJ

Rio de Janeiro

2021

DEDICATÓRIA

À minha mãe Nilta (*in memoriam*)

À minha irmã Jorgina (*in memoriam*)

A todos que torceram junto comigo por esta conquista.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Acredito que alguns fatores nos auxiliam a recomeçar, dentre muitos, posso mencionar uma boa dose de vontade, pessoas que nos impulsionam e nos inspiram, a estas a minha eterna gratidão.

Agradeço a espiritualidade amiga por cada momento vivenciado até a conclusão deste trabalho e a pessoa que me faz levantar dia após dia, que me devolveu o vigor em lutar pelos meus objetivos, meu muito obrigada minha filha Elis.

A minha família pelo apoio, em muito especial a minha irmã Sônia e sobrinhas Michele e Daniele que me apoiaram em todos os momentos.

Meu eterno agradecimento à amiga Prof. Dr^a Helena Regina Pinto Lima pela oportunidade da sua orientação após tantos anos, pela paciência, aprendizado e constante inspiração.

À bolsista de iniciação científica Cláudia Souza pelo auxílio a todo momento, por nossas conversas e boas risadas.

Ao Dr. Rodrigo Feitoza pela importante colaboração, análises estatísticas e pelas conversas que me auxiliaram a enxergar nossas análises com olhar diferenciado.

Ao Lucas Felipe que sempre esteve solícito em nos ajudar.

À Renata Pegoral pelas importantes sugestões e ombro amigo.

Ao Departamento de Botânica pelo acolhimento, e aos professores e colegas do Laboratório de Pesquisas em Anatomia Vegetal (LaPAV) da UFRRJ, pelo apoio à pesquisa.

A colaboração com laboratório da UENF, a técnica Beatriz pela explicação e auxílio na elaboração dos materiais para M.E.T.

Aos meus diretores que compreenderam este momento e me apoiaram com palavras de ânimo.

Ao Programa de Pós-graduação de Biologia Vegetal-UERJ pela oportunidade ímpar de aprendizado na instituição pública gratuita e de qualidade.

Ao órgão de fomento AGEVAP pelo investimento na nossa pesquisa.

À Prefeitura de Paracambi pelo apoio e desenvolvimento da pesquisa no Parque Natural Municipal do Curió de Paracambi.

Ao órgão de fomento AGEVAP pelo apoio à nossa pesquisa.

Ao Daniel Gonçalves L. Vieira CENABIO-UFRJ pelo auxílio com a realização das análises da MET.

Agradeço aos membros da banca examinadora, Dr^a Maura da Cunha, Dr^a. Claudia Franca Barros, Dr. Warlen Silva, Dr^a. Thais Jorge de Vasconcelos, Dr^a. Kathlyn Vasconcelos Gevú, pelas importantes contribuições.

A todos que direta ou indiretamente estiveram ao meu lado neste processo o qual seria impossível realizar sozinha.

Minha gratidão.

Só existem dois dias do ano que nada pode ser feito. Um se chama ontem e outro amanhã, portanto, hoje é o dia certo para amar, acreditar e principalmente viver

Dalai Lama

RESUMO

NOVAES, F. S. **Caracterização dos atributos foliares de espécies lenhosas em remanescente de Floresta Atlântica do Estado do Rio de Janeiro**. 2021. 93f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

As espécies lenhosas se encontram distribuídas em estratos na Floresta Atlântica e devido a própria arquitetura de suas copas fornecem condições distintas de luminosidade às folhas de um mesmo indivíduo. Os resultados da distribuição de luz em diferentes níveis podem refletir em uma variação nos caracteres morfo-anatômicos. A alta diversidade de espécies florestais gera lacunas de conhecimento sobre processos de estabelecimento e reprodução, fisiologia e sistemas de defesas dessas plantas. Dessa forma, o presente estudo tem como objetivo caracterizar os parâmetros morfo-anatômicos de folhas de sombra e sol de espécies lenhosas, a fim de identificar correlações entre os atributos foliares em resposta às variações na intensidade de luz. Para a realização da pesquisa foram selecionados indivíduos pertencentes às famílias Euphorbiaceae, Erythroxylaceae e Lauraceae ocorrentes no Parque Natural Municipal do Curió de Paracambi, RJ, parque urbano com remanescente de Floresta Ombrófila Densa Submontana. Foram coletadas folhas totalmente expandidas de ramos localizados no dossel e no interior da copa, de diferentes indivíduos, das seguintes espécies: *A. verticillatus* (Klotzsch) Baill., *E. pulchrum* A.St.-Hil. e *U. verrucosum* (Nees) Mez. Após a coleta, o material botânico foi fixado e processado de acordo com métodos usuais para estudos de morfo-anatomia e ultraestrutura. Foram mensurados os parâmetros anatômicos em duas folhas de cada indivíduo. As análises estatísticas deste trabalho incluem testes paramétricos e não-paramétricos, e matrizes de correlação dos atributos avaliados. Os testes histoquímicos revelaram a presença de metabólitos especiais das classes dos terpenos e das substâncias fenólicas, em toda lâmina foliar, nas espécies das três famílias. A partir das análises morfológicas foi observado que as folhas de sol de *A. verticillatus* e *U. verrucosum* apresentaram maiores valores de massa foliar por unidade de área, espessura e menor área foliar específica em relação às folhas de sombra. Dentre os atributos anatômicos a frequência estomática, os poros estomáticos e a condutância estomática foram maiores nas folhas de sombra de *A. verticillatus*, *E. pulchrum* e *U. verrucosum*. Diferente, as folhas de sol apresentaram valores superiores para a altura do parênquima paliçádico nas três espécies. O padrão de venação também foi comum sendo do tipo camptobroquidódromo, porém apresentaram terminações vasculares ramificações variadas entre as espécies. As extensões de bainha foliares variaram, apresentando maior altura no tipo foliar heterobárico de *U. verrucosum*, enquanto no tipo semi-heterobárico de *E. pulchrum*, maior largura. As folhas de sol e sombra apresentaram matrizes de correlação distintas para os atributos morfológicos e anatômicos, sugerindo estratégias diferentes de resposta à intensidade luminosa. Os resultados morfo-anatômicos mostraram a capacidade de *A. verticillatus*, *E. pulchrum* e *U. verrucosum* de responder às variações de luz de forma significativa, por meio de diferentes modificações estruturais, que dificultam a perda de água para o ambiente e mantêm a dinâmica fotossintética.

Palavras-chave: Anatomia Ecológica. Atributos funcionais. Intensidade luminosa. Folha heterobárica. Extensão de bainha do feixe. Padrão de venação.

ABSTRACT

NOVAES, F.S. **Characterization of leaf traits of woody species in a remnant of Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro.** 2021. 93f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

The woody species are distributed in strata in the Atlantic Forest and, due to the architecture of their canopies, different luminosity conditions are provided for leaves from the same individual. The results of light distribution at different levels may reflect into a variation in morpho-anatomical characters. The high diversity of forest species creates knowledge gaps about establishment, reproduction, physiology and defense systems of these plants. Thus, the present study aims to characterize the morpho-anatomical parameters of shade and sun leaves of woody species, in order to identify correlations among leaf attributes in response to variations in light intensity. To carry out the research, individuals belonging to the Euphorbiaceae, Erythroxylaceae and Lauraceae families occurring in the Municipal Natural Park of Curió de Paracambi, RJ, an urban park with a remnant of the Submontane Dense Ombrophilous Forest, were selected. Fully expanded leaves were collected from branches located at the canopy and under the canopy, of different individuals from the following species: *Actinostemon verticillatus* (Klotzsch) Baill., *Senefeldera verticillata* (Vell) Croizat, *Erythroxylum pulchrum* A.St.-Hil. and *Urbanodendron verrucosum* (Nees) Mez. After collection, the plant material was fixed and processed according to usual methods for morpho-anatomy and ultrastructure studies. Anatomical parameters were measured on two leaves of each individual. The statistical analyzes of this work include parametric and non-parametric tests, and correlation matrices among the evaluated attributes. Histochemical tests revealed the presence of special metabolites of the classes of terpenes and phenolic substances, in the entire leaf blade, in species from the three families. After morphological analysis, it was observed that sun leaves of *A. verticillatus* and *U. verrucosum* presented higher leaf mass per unit area and thickness, and lower specific leaf area in relation to the shade leaves. Among anatomical attributes, stomatal frequency, stomatal pores and stomatal conductance were higher in shade leaves of *A. verticillatus*, *E. pulchrum* and *U. verrucosum*. Differently, their sun leaves presented greater palisade parenchyma height. The venation pattern was the common camptobrochidodromous type, although vascular terminations and ramifications varied among species. Leaf sheath extensions showed greater height in the heterobaric-type *Urbanodendron verrucosum* leaves, while the semi-heterobaric-type of *E. pulchrum*, greater width. Sun and shade leaves presented distinct correlation matrices for morphological and anatomical attributes, suggesting different response strategies to light intensity. The morpho-anatomical results showed the capacity of *A. verticillatus*, *E. pulchrum* and *U. verrucosum* to respond significantly to light variations, through different structural modifications, which hinder the loss of water to the environment and maintain photosynthetic dynamics. Histochemical tests revealed the presence of special metabolites of the classes of terpenes and phenolic substances, in the entire leaf blade, in species from the three families.

Keywords: Ecological Anatomy. Functional traits. Light intensity. Heterobaric leaf. Bundle sheath extension. Venation pattern.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 -	Detalhes dos caracteres reprodutivos e vegetativos das espécies estudadas	30
Figura 2 -	Localização do Parque Natural Municipal de Paracambi, no município de Paracambi, RJ, e a referência das trilhas selecionadas como áreas de estudo	33
Tabela 1 -	Lista das espécies coletadas no Parque Natural Municipal do Curió .	33
Figura 3 -	O mapa mostra a distribuição dos indivíduos estudados, a partir das coordenadas	35
Figura 4 -	Ilustração do procedimento utilizado para análises morfológicas	36
Figura 5 -	Representação das mensurações e das contagens dos elementos celulares	38
Figura 6 -	Vista frontal da epiderme, face adaxial e face abaxial <i>A.verticillatus</i> e <i>S. verticillata</i>	41
Figura 7 -	Anatomia foliar <i>Actinostemon verticillatus</i>	42
Figura 8 -	Anatomia foliar de <i>Senefeldera verticillatus</i>	43
Figura 9 -	Vista Fronta da epiderme. Face adaxial e face abaxial <i>Urbanodendron verrucosum</i> e <i>Erythroxylum pulchrum</i>	45
Figura 10 -	Anatomia foliar <i>Urbanodendron verrucosum</i>	46
Figura 11 -	Anatomia foliar <i>Erythroxylum pulchrum</i>	48
Figura 12 -	Anatomia do pecíolo mediano de <i>Actinostemom verticilattus</i> , <i>Erythroxylum pulchrum</i> e <i>Urbanodendron verrucosum</i>	49
Figura 13 -	Testes histoquímicos realizados nas espécies estudadas	50
Figura 14 -	Padrão de venação das espécies de Euphorbiaceae	52
Figura 15 -	Padrão de venação de <i>Urbanodendron verrucosum</i> e <i>Erythroxylum pulchrum</i>	53
Figura 16 -	Ultraestrutura dos cloroplastos da folha de sombra e de sol de <i>Actino verticillatus</i>	54
Figura 17 -	Ultraestrutura dos cloroplastos <i>U. verrucosum</i>	55
Figura 18 -	Gráficos de barra dos atributos morfológicos	57
Figura 19 -	Correlações dos atributos morfológicos foliares	58
Figura 20 -	Frequência estomática	59
Figura 21 -	Gráficos de barra dos atributos anatômicos	60
Figura 22 -	Correlações entre os atributos anatômicos	62
Figura 23 -	Dimensões da extensão de bainha	63

Figura 24 - Comprimento do poro estomático	64
Tabela 2 - Tipos estruturais foliares sob diferentes condições de luminosidade .	65

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

PNMC	Parque Natural Municipal do Curió de Paracambi
PP	Parênquima paliçádico
PL	Parênquima lacunoso
L.P.L.L	Largura da lacuna do parênquima lacunoso
L. P. L.	A Altura da lacuna do parênquima lacunoso
M.E.S	Mesofilo
E.A.D	Altura da epiderme adaxial
A Foliar	Área foliar
M Sat	Massa saturada
M_sec	Massa seca
Espess	Espessura
SUC	Suculência
AFE	Área foliar específica
DEN	Densidade
MFA	Massa foliar
Kplanta	Condutividade hidráulica da planta
Kfoliar	Condutância foliar
Kox	Condutância externo ao xilema
Kx	Condutância do xilema
Km	Condutância no mesofilo
EBF	Extensão de bainha do feixe
DAP	Diâmetro na altura do peito

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	13
1	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	15
1.1	Atributos morfo-anatômicos foliares e a luminosidade	15
1.1.1	<u>Funcionamento estomático</u>	16
1.1.2	<u>Funcionamento hidráulico Foliar</u>	17
1.1.2.1	Padrões de venação	17
1.1.2.2	Folhas homobáricas e heterobáricas	19
1.1.3	<u>Atributos funcionais ultraestruturais</u>	22
1.2	Parque Natural Municipal do Curió	22
1.3	Famílias e espécies estudadas	24
1.3.1	<u>Família Lauraceae Juss.</u>	24
1.3.2	<u>Família Euphorbiaceae A.L. de Jussieu</u>	25
1.3.3	<u>Família Erythroxylaceae Kunth.</u>	27
1.4	Anatomia foliar das famílias selecionadas para o estudo	28
2	OBJETIVOS	32
2.1	Geral	32
2.2	Específicos	32
3	MATERIAL E MÉTODOS	33
3.1	Área de estudo e material botânico	33
3.2	Análise das características morfológicas, anatômicas e ultraestruturais	35
3.3	Análises estatísticas	39
4	RESULTADOS	40
4.1	Descrição Anatômica	40
4.1.1	<u>Padrão de venação</u>	51
4.1.2	<u>Ultraestrutura dos cloroplastos</u>	53
4.1.3	<u>Análise Morfológica - variações dos atributos funcionais</u>	55
4.1.4	<u>Análise anatômica - variações dos atributos funcionais</u>	59
4.1.5	<u>Análise comparativa das folhas homobáricas e heterobáricas desenvolvidas em menor luminosidade</u>	63
5	DISCUSSÃO	66
5.1	Atributos morfo-anatômicos das folhas de sombra e sol	66
5.2	Atributos químicos - metabólitos primários e secundários	70
5.3	Folhas homobárica e heterobárica – padrões de venação	72
	CONCLUSÕES	76
	REFERÊNCIAS	78

INTRODUÇÃO

O clima, solo, a disponibilidade hídrica e os nutrientes são fatores que agem sinergicamente determinando os limites de ocorrência das espécies vegetais em uma comunidade (PANTALEÃO 2020). Os estudos da anatomia foliar têm a finalidade de identificar os atributos foliares que possibilitam sucesso de determinadas plantas que se desenvolvem sob esses diversos filtros ambientais (ABRAMS et al. 1992, DICKSON 2000).

As respostas morfo-anatômicas identificadas nesse órgão, sob distintas condições de luminosidade, levou a designá-las folhas de sol e nas folhas de sombra (DICKSON 2000).

Vários atributos funcionais começaram a ser considerados para compreender os ajustes que ocorrem nas folhas de sol e sombra de forma a manter a dinâmica do processo fotossintético, principalmente no que diz respeito à difusão do CO₂ e ao fluxo de água, em Angiospermas herbáceas e lenhosas (MURPHY, JORDAN, BRODRIBB 2016, XIONG & FLEXAS 2020).

Muitos estudos têm atribuído grande importância à rede de venação, por estar envolvida no fluxo de recursos que possibilitam, em algumas situações: a maximização do carbono, a minimização da proporção da massa/área foliar e a vida útil da folha. A maximização da assimilação de carbono está relacionada com a estrutura da rede de venação que favorece ao transporte hídrico para a realização do processo fotossintético e contribui com a construção da lâmina foliar. A taxa de carbono pode ser investida em duas vias que são observadas na lâmina foliar, são elas: a construção da venação e o investimento nos tecidos fotossintéticos (BLONDER et al. 2011).

O padrão de venação foliar apresenta algumas variações no grupo das angiospermae, as quais podemos mencionar: a variação do diâmetro e da condutividade nas nervuras primária, secundária e terciária (ROTH-NEBELSICK et al. 2001, SACK-SCOFFONI 2013).

As correlações entre a condutância hidráulica foliar, as trocas gasosas e as taxas fotossintéticas têm sido reveladas por meio das pesquisas em espécimes de comunidades vegetais, evidenciando as especializações ecológicas das espécies (SACK et al. 2015). Estudos mostram que o tamanho da folha pode ser dirigido pelo tamanho da célula epidérmica diferenciada, pela venação, importante para o suprimento hídrico foliar, e pela

frequência estomática, durante a aclimatação à irradiância local (MURPHY, JORDAN, BRODRIBB 2014, 2016). Rodriguez-Dominguez et al. (2019) destacaram a influência das mudanças climáticas na intensificação da seca e suas consequências na condutância estomática. O estresse hídrico altera a dinâmica do vapor-planta-atmosfera de modo a modificar o comportamento estomático que mantém o turgor foliar.

Para avaliar os atributos anatômicos foliares foram escolhidas espécies ocorrentes em remanescentes de Floresta Ombrófila Densa, no Parque Natural Municipal do Curió de Paracambi (PNMC). O Parque está localizado ao sul do Estado do Rio de Janeiro, entre as cadeias de montanhas que conectam as florestas do Estado do Rio de Janeiro e São Paulo (TABARELLI et al. 2005, TOGASHI et al. 2012). O PNMC é classificado como um Parque urbano e desempenha importantes funções ambientais, como equilibrar as temperaturas, regular a pluviosidade e diminuir a poluição do ar, além de possuir alto índice de recursos hídricos (FRAGA et al. 2020). Pesquisas realizadas nessa unidade de conservação (PNMC) indicam que a vegetação apresenta uma alta riqueza florística com inúmeras espécies arbóreas consideradas vulneráveis e com risco de extinção da flora brasileira (AMORIM 2012, CYSNEIROS et al. 2015). Amorim (2020) registrou as famílias de maior riqueza ocorrentes no PNMC que incluem Fabaceae e Myrtaceae (13), Lauraceae e Sapotaceae (12), Euphorbiaceae, Rubiaceae e Sapindaceae (8) e Moraceae (7). As demais reuniram 64 espécies no total que abrangem indivíduos da família Euphorbiaceae, com destaque da majoritária abundância de duas espécies: *Senefeldera verticillata* (Vell.) Croizat e *Actinostemon verticillatus* (Klotzsch) Baill.

As espécies *Actinostemon verticillatus* (Klotzsch) Baill. (Euphorbiaceae), *Senefeldera verticillata* (Vell.) Croizat. (Euphorbiaceae), *Urbanodendron verrucosum* (Ness.) Mess (Lauraceae) e *Erythroxylum pulcrum* A.St. Hil. (Erythroxylaceae) foram estudadas sob os aspectos taxonômicos, filogenéticos e ecológicos da anatomia do lenho por Fernandes (2016), Oliveira (2017) e Pereira (2018, 2020). A escassez de conhecimento sobre a estrutura e funcionamento das folhas dessas espécies foi um dos critérios para a seleção das mesmas. O presente estudo abrangeu a descrição anatômica das espécies, seguida de uma avaliação dos atributos funcionais morfo-anatômicos associada à dinâmica fotossintética, evapotranspiratória e a condutividade hidráulica.

1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.1 Atributos morfo-anatômicos foliares e a luminosidade

A folha é o órgão vegetativo que possui maior diversidade morfológica sob influência de filtros ambientais. Por esse motivo, muitos trabalhos avaliam o desenvolvimento e variações desse órgão para tentar responder inúmeras perguntas taxonômicas, sistemáticas, filogenéticas e ecológicas (RÔÇAS, SCARANO. & BARROS 2001, MURILLO-A 2002, GREENWOOD 2003, RIO et al. 2005, DEHGAN 2008, BREMER & ERIKSSON 2009, CEOLIN, ROSITO & CANTO-DOROW 2009, MORAES et al 2011, PEREIRA 2020).

O desenvolvimento das plantas em uma comunidade ecológica está relacionado aos atributos funcionais entre indivíduos e entre espécies (VALLADARES et al. 2002). De acordo com Violle et al. (2007), os atributos funcionais são considerados quaisquer caracteres morfológicos, fisiológicos ou fenológicos mensuráveis. Esses atributos são considerados pontos chaves para o entendimento e predição da adaptação do ecossistema face a perda da biodiversidade e mudanças climáticas globais (BEECKMAN 2016).

As alterações climáticas tendem a afetar a abundância, a distribuição e a composição das espécies em determinada comunidade. Por isso, a importância de se conhecer a plasticidade fenotípica dos atributos que permite ao indivíduo enfrentar as vicissitudes do ambiente (GOTTLIEB, KAPLAN & BORIN 1996, VALLADARES et al. 2007). A aclimatação das plantas em diferentes condições de sobrevivência está associada a mudanças específicas na morfo-anatomia, fisiologia, bioquímica e na organização interna dos cloroplastos favorecendo a interceptação, absorção e processamento luminoso (MATHUR et al. 2018).

Boeger & Wisniewski (2003) observaram variações morfológicas e anatômicas na estrutura foliar ao analisar diferentes estágios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, que se encontravam sob diferentes condições de luminosidade. Lambers, Chapin e Pons (2008) também identificaram a luz como fator que influencia diretamente o desenvolvimento foliar, promovendo as variações estruturais e constituindo aspectos decisivos para adaptação das espécies ao ambiente. Valladades & Niinemets (2004, 2008) citaram que o gradiente luminoso varia por toda a copa das árvores, levando às alterações fenotípicas seja por meio do calor excessivo, estresse hídrico, fotoinibição e

principalmente na aclimatação fotossintética. Portanto, esse gradiente é considerado como um dos principais fatores que contribuem para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência das plantas na complexa fitofisionomia das florestas tropicais (McGILL et al. 2006).

Os atributos morfo-anatômicos foliares que têm sido foco de estudo por meio das análises da área foliar específica (AFE), e suculência (SUC), densidade estomática (DE), massa foliar específica (MFE) e espessura da lâmina foliar (EF) (MORAES et al. 2020, MÜLLER et al. 2020).

A suculência, atributo foliar morfológico expresso pela capacidade de acumular água em suas células, é influenciado diretamente pela disponibilidade hídrica e salinidade do solo. Junto com a AFE, a suculência é analisada como estratégia frente aos distintos fatores abióticos, como por exemplo a luminosidade. Sendo assim, quando as plantas são expostas a maior irradiância apresentam AFE menor e maior índice de suculência em relação àquelas desenvolvidas em baixa exposição luminosa. Os atributos anatômicos DE e MFE são inversamente proporcionais a área foliar em distintas condições de luminosidade. Dessa maneira, a MFE relaciona-se aos investimentos estruturais realizados através do acúmulo de carbono, tais como: deposição cuticular, espessura de parede, camadas do parênquima paliçádico e lignificação dos tecidos, resultando proporcionalmente a EF (NIIEMETTS 2001, ROSSATTO et al. 2010, MELO JÚNIOR et al. 2017, MELO JÚNIOR et al. 2019).

1.1.1 Funcionamento estomático

O desenvolvimento do estômato e a diferenciação do mesofilo são modelados por fatores genéticos e ambientais que juntos, determinam o potencial máximo de trocas gasosas através dos processos coordenados que envolvem a condutância estomática e a condutância do mesofilo (LUNDGREN et al. 2019, BAILLIE & FLEMING 2020). As folhas desenvolvidas no dossel ou nas clareiras estão sob a maior luminosidade e menor umidade do ar. Ocorrem mudanças fisiológicas que envolvem desde a dinâmica de abertura e fechamento das células-guardas, a assimilação do gás carbônico e o nível de evapotranspiração quando comparadas àquelas do interior das copas (PIMENTA 2004, ICHIE 2016).

A abertura estomática é importante para a captação do CO₂ para a fotossíntese e o resfriamento foliar. Por outro lado, a abertura e fechamento das células guardas possuem relação direta com a disponibilidade hídrica e a condutância do solo até as folhas. A elevada densidade estomática, associada à variação do tamanho, posição e controle da abertura estomática reflete uma estratégia adaptativa à sobrevivência em ambientes com maior exposição luminosa, favorecendo o aumento e eficiência das trocas gasosas. Lawson & Matthews (2020), mencionam que as folhas com baixa frequência estomática, normalmente possuem estômatos com tamanhos maiores, maior condutividade estomática e menor taxa fotossintética em comparação com as folhas que possuem frequência estomática elevada e estômatos menores (LAWSON & MATTHEWS, 2020). O efeito compensatório para os estômatos que possuem os poros maiores é a redução da difusão através da menor profundidade dos mesmos (FANOUKARIS et al. 2015)

A relação existente entre a frequência estomática e o tamanho do poro estomático determina a condutância estomática máxima, que em geral é caracterizada pela alta taxa da frequência dos estômatos e pela redução dos ostíolos (XIONG & FLEXAS, 2020). A eficiência da condutância no mesofilo é determinada pelas lacunas existentes entre os tecidos, pela espessura da parede celular, composição da membrana plasmática e dos cloroplastos, que pode ser ajustada por meio do reposicionamento dos cloroplastos, das mudanças das atividades enzimáticas e na modulação dos níveis de aquaporinas (BAILLIE & FLEMING, 2020).

1.1.2 Funcionamento hidráulico foliar

1.1.2.1 Padrões de venação

A nervura foliar é formada por tecidos complexos, xilema e floema, e células do parênquima e ou esclerênquima, constituindo ou não uma bainha. A relação existente entre o desenvolvimento do padrão de venação e o formato foliar, por exemplo, observado no grupo das eudicotiledôneas, que possuem lâmina foliar achatada e o padrão de venação reticulado possibilita uma dinâmica funcional distinta realizada pelos feixes condutores. Os feixes maiores importam água e exportam fotossimilados e os menores possuem a função

de distribuí-los (ROTH-NEBELSICK et al. 2001, DENGLER & KANG 2001). Esses são pontos-chave para entender o estabelecimento, a distribuição e a produção da planta em um ecossistema.

Os padrões de venação foliares são fixados geneticamente. Nas eudicotiledôneas, são classificados em três tipos principais: broquidódromo, craspedódromo e eucamptódromo. O primeiro é caracterizado pela união das nervuras secundárias próxima à margem, formando arcos; no segundo, a nervura secundária termina na margem; e no terceiro a nervura secundária termina no interior da lâmina foliar (ROTH-NEBELSICK et al. 2001).

A formação das aréolas no interior da folha e dos arcos na margem foliar a partir da nervura secundária contribuem para o aumento da densidade por área. A densidade e a geometria destes padrões, além desempenhar a estabilidade mecânica, auxiliaram no transporte hídrico e de fotoassimilados, que diante das pressões ambientais foram se modificando (ROTH-NEBELSICK et al. 2001, BLONDER et al. 2011, SACK & SCAFFONI 2013). As folhas com elevada densidade de nervuras apresentam maior número de tecidos fotossintetizantes entre os feixes ou mesofilo formado por pequenas células compondo a menor área foliar. Em oposição, a baixa densidade das nervuras está relacionada com o custo dos nutrientes utilizados no desenvolvimento do mesofilo (SACK & SCAFFONI 2013). É importante compreender a relação entre o desenvolvimento da nervura e a frequência estomática, de maneira que ocorra a otimização de recursos para o processo fotossintético, diante dos diferentes níveis de exposição à luz. A uniformidade entre a densidade estomática por aréola favorece a distribuição hídrica de modo igualitário no mesofilo foliar (FIORIN et al. 2016).

Para entender as variações da condutividade hídrica foram elaborados métodos estatísticos a fim de tentar avaliar a condutividade ao longo do indivíduo, através das seguintes análises: condutividade hidráulica da planta (K_{planta}), que relaciona a taxa de transpiração, com a movimentação da água do solo até a folha; a condutância foliar (K_{foliar}) que envolve o transporte da água do pecíolo por todo o interior da folha, a condutância do xilema (K_x) e a condutância do mesofilo (K_m) (SACK et al. 2015).

A condutância hidráulica foliar é influenciada por fatores internos e externos, como: a temperatura, estado físico da água e luminosidade. Os caracteres anatômicos que influenciam diretamente nessa condutância foliar (K_{foliar}) são os padrões e densidade de venação, bem como a estrutura dos tecidos parenquimáticos clorofilados. Esses caracteres

podem ser considerados como atributos pois exercem correlação direta com o comprimento da nervura por unidade área foliar e com a condutância externa aos elementos condutores do xilema e dentro dessas células (K_{ox} ; K_x) de duas formas distintas, tais como: a K_{ox} , diminui o caminho horizontal do transporte hídrico para os locais de evapotranspiração e o K_x o fluxo hídrico através do elemento de vaso (BUCKLEY et al. 2015).

A condutância foliar pode ser afetado pela K_x e pela K_m , que envolvem caminhos através do parênquima vascular, a extensão de bainha e o parênquima fotossintético. Em ambientes com elevada irradiância há a redução no turgor celular, que resulta no fechamento estomático e evita a falha hidráulica caulinar por embolia (NARDINI, GORTAN & SALLEO 2005; SCOFFONI et al. 2017).

Scoffoni (2017), ao analisar diferentes espécies em distintos graus de desidratação, observou que existe o declínio da condutância foliar e perda na condutância hidráulica, em situações com leve deficit hídrico, e que em situações extremas, a condutância fora do xilema é regulada após o fechamento estomático.

A vulnerabilidade hidráulica, diante da possibilidade da formação de embolias, de colapso e cavitação do elemento de vaso, depende das características das nervuras e do grau de desidratação foliar. Nas eudicotiledôneas, os elementos de vaso que possuem lúmen estreito e espessamento da parede são mais resistentes a embolia. Outro aspecto é a densidade da venação foliar que proporciona maior tolerância em algumas situações com baixa disponibilidade hídrica (SACK et al. 2015).

1.1.2.2 Folhas homobáricas e heterobáricas

Diante das diversas características que envolvem os padrões de venação, em algumas espécies, podem ser observadas as bainhas que circundam os feixes vasculares, constituindo as nervuras secundárias, terciárias ou demais. A partir dessas células podem ocorrer extensões de bainha do feixe (EBF), que são formadas por células parenquimáticas desprovidas de conteúdos fotossintéticos ou esclerenquimáticas sem espaços intercelulares. As EBF se estendem na direção da epiderme separando a lâmina foliar em câmaras (WYLIE, 1952; SACK & SCOFFONI 2013).

A presença de extensões de bainhas do feixe permite classificar as folhas em heterobáricas ou, quando ausentes, homobáricas (KENZO et al. 2007; MENDES et al. 2016). As diferenças não ocorrem apenas quanto aos aspectos estruturais, mas também em relação às características mecânicas e funcionais (KENZO et al. 2007). Dentre muitas funções, podemos citar: fluxo maior de gás na homobárica, fotossíntese otimizada (ESAU 1961), maior suporte mecânico, auxílio na condução hídrica, formações de lacunas no mesófilo e resposta estomática diante de situações de pouca disponibilidade hídrica, interferindo na fotossíntese (KENZO et al. 2007, RODRIGUES 2017, SACK & SCOFFONI 2013).

A presença de folhas homobáricas ou heterobáricas pode estar relacionada com o grupo taxonômico (família e/ou gênero), com as características climáticas de cada fitofisionomia (p. ex. Floresta Decídua) ou com os estratos da floresta, em relação à incidência luminosa. Nas famílias Annonaceae, Rubiaceae e Melastomataceae é comum encontrarmos somente folhas homobáricas. Em Euphorbiaceae e Lauraceae podem ser encontradas folhas homobáricas e heterobáricas (KENZO et al. 2007). Rodrigues et al. (2017) caracterizaram tipos intermediários de folhas entre homobáricas e heterobáricas, numa perspectiva anatômica e fisiológica e foram designadas de semiheterobáricas. Os autores denominaram de heterobárica maior as que possuem extensão de bainha presentes somente nas nervuras secundárias.

A variação luminosa nos estratos florestais favorece o desenvolvimento de espécies com folhas heterobáricas (BOEGER et al. 2016). Por outro lado, nos estratos onde a incidência luminosa é menor e disponibilidade hídrica é maior, ocorre maior número de espécies com folhas homobáricas, como resposta ao ajuste morfofisiológico sob condições ambientais distintas (KENZO et al. 2007, LYNCH et al. 2012, RODRIGUES et al. 2017).

A influência da luminosidade e da precipitação exerce diretamente no tamanho do compartimento das folhas heterobáricas, sugerindo que a extensão de bainha atue na adaptação foliar a um microambiente no mesófilo e na eficiência hídrica (LYNCH 2012). O estudo realizado em folhas de tomateiros evidenciou alterações estruturais e fisiológicas nos indivíduos desenvolvidos em distintos graus de luminosidade e destacou que também ocorrem variações nas extensões de bainha (BARBOSA 2019).

Barbosa (2019) observou distintas características anatômicas nas folhas homobáricas e heterobáricas desenvolvidas em diferentes graus de luminosidade, como também a influência na capacidade fotossintética e na transpiração. O autor percebeu que

as folhas heterobáricas apresentam maiores diâmetros dos elementos de vasos e poro estomático do que as folhas homobáricas. Além destas características, foi observado que as folhas heterobáricas desenvolvidas sob baixa luminosidade apresentam menor K_{foliar} , menor densidade de venação e poros estomáticos reduzidos se comparado com as folhas homobáricas desenvolvidas sob intensa ou baixa luminosidade.

As lacunas formam microambientes que dependem da área, da densidade e/ou proporção do volume foliar ocupado pelas extensões de bainha (NIKOLOPOULOS et al. 2002). As células formadoras da EBF auxiliam na transferência luminosa para as camadas mais internas do mesofilo e possibilita o aumento da taxa fotossintética em cada aréola e compensando a perda da área fotossintética (NIKOLOPOULOS et al. 2002, KARABOURNIOTIS et al. 2021).

Sack (2015) correlacionou a EBF com a K_{foliar} quanto ao abastecimento luminoso e hídrico. As proteínas aquaporinas favorecem a importação e exportação da água, da mesma forma que são usadas no carregamento das células do floema, sendo uma característica funcional foliar que influencia a distribuição hídrica realizada pelas nervuras de menor calibre.

As EBF são mais comuns em plantas de ambientes secos ou em folhas desenvolvidas no dossel, facilitando maiores taxas de fotossintéticas e de evapotranspiração. O K_{foliar} positivo possibilita que a movimentação hídrica seja realizada com mais eficiência; das nervuras para as epidermes e das epidermes para o mesofilo e, no estado de vapor, pelos espaços intracelulares. Esta dinâmica hídrica sugere que o fechamento e abertura dos estômatos esteja relacionado com a pressão de turgor exercida pelo potencial hídrico foliar ser mais elevado do que nas folhas homobáricas (SACK et al. 2015).

A anatomia do mesofilo e as condições ambientais são fatores determinantes no fluxo hídrico que pode ocorrer de duas formas: pode ser conduzida através do mesofilo para câmara subestomática ou evaporar próximo a EBF. Folhas com maior densidade das nervuras, são mais espessas e apresentam K_{foliar} maior, a eficiência do fluxo externo ao xilema ocorrerá através do parênquima paliçádico. Diferente, as folhas que possuem o parênquima lacunoso espesso e lacunas no mesofilo, apresentam menor densidade, K_{mesofilo} maior e K_{foliar} maior. Essas características possibilitam dinamizar o fluxo hídrico diante da baixa densidade das nervuras (BRODRIBB et al. 2010, SCOFFONI, et al. 2014).

A compartimentalização do mesofilo forma áreas claras na superfície foliar, que variam de acordo com a distância entre as extensões de bainha. O tamanho da área compartimentalizada pode diferir de forma intra e interespecífica de acordo com o desenvolvimento em diferentes condições de luminosidade (WYLIE 1951)

Nikolopoulos et al. (2002) mencionam que as folhas heterobáricas possuem na maioria das vezes, maior espessura quando comparada às folhas homobáricas. Apesar da área fotossintética ativa da folha heterobárica ser reduzida, as extensões da bainha do feixe possibilitam a transferência luminosa e melhora desempenho fotossintético ativo nas aréolas.

1.1.3 Atributos funcionais ultraestruturais

O gradiente de luminosidade interfere diretamente na ultraestrutura dos cloroplastos. Estas alterações podem ser observadas na folha de sombra, onde se observa maior pilha de tilacóides por grana e maior eficiência na captação luminosa (BOARDMAN 1977); e naquelas folhas expostas a alta luminosidade ocorre uma elevada concentração de cloroplasto devido ao decréscimo da grana, tilacóides isolados e o aumento do número de cloroplastos (BALLANTINE & FORD 1970, PIREDA et al. 2019). Essa característica tem como estratégia a permanência do aparato fotossintético, possibilitando a fotoaclimatação (TEIXEIRA et al. 2018).

Os reparos fisiológicos, proporcionados pela heterogeneidade luminosa na fisiologia, são observados por meio das diferenças ultraestruturais nos cloroplastos em relação à concentração da clorofila a/b, na pilha de tilacóides e na quantidade desta organela (GRATANI 2014, GOMES et al. 2008, FERNANDES et al. 2014, PIREDA et al. 2019).

1.2 **Parque Natural Municipal do Curió**

No estado do Rio de Janeiro ainda são encontrados remanescentes de Floresta Ombrófila Densa, como o Parque Natural Municipal do Curió de Paracambi (PNMC)

localizado ao sul, entre as cadeias de montanhas que conectam as florestas do Estado do Rio de Janeiro e São Paulo. A conexão entre os fragmentos florestais nesta região possibilita ao PNMC elevada diversidade vegetal. A riqueza florística neste remanescente, possibilitou que fossem catalogadas mais de 150 espécies e de 40 famílias em um trecho de 0,3 ha (CYSNEIROS et al. 2015).

O PNMC apesar de ser marcada pela fragmentação dos habitats do bioma Mata Atlântica, abriga a maior diversidade de árvores por hectare no Estado. Esse refúgio de espécies endêmicas do Bioma, tem um valor inestimável, pois é responsável pela conservação de recursos hídricos que abastecem a cidade de Paracambi e forma o Córrego dos Macacos, importante manancial da Bacia do Rio Guandú (FRAGA 2020).

O Parque Natural Municipal do Curió, localizado no município de Paracambi, RJ foi criado em 2002, pelo Decreto Lei Municipal nº 1001, de 29 de janeiro de 2002, definido como Unidade de Proteção Integral, com área total de 1099,9685 ha situado junto à divisa com os municípios de Engenheiro Paulo de Frontin e Mendes. Esse remanescente tem o começo de sua história no século XX marcada pelo crescimento populacional e industrial em todo Brasil. Na antiga Fazenda dos Macacos, ocorreu a instalação da fábrica de tecido de algodão pela companhia Brasil próximos aos mananciais. A água era canalizada em direção à Fábrica para movimentar a central hidrelétrica. Segundo Amorim (2012), para acessar os mananciais foram abertas trilhas para instalação das tubulações e assim permitir a drenagem promovida pela instalação das tubulações.

Dessas trilhas pelo menos duas ainda continuam a ser utilizadas: a Trilha dos Escravos e a Trilha dos Bugios. Segundo Souza, Rangel e Conde (2020) a Trilha do Caminho dos Escravos é aquela que possui maior extensão, abrangendo partes mais úmidas, com sub-bosque denso composto por ervas e subarbustos, até áreas mais altas, onde o dossel é mais aberto, com maiores proporções de arbustos compondo o sub-bosque.

Pesquisas vêm sendo realizadas por diversos Departamentos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e que muito contribuem para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica. O resultado desses trabalhos podem ser exemplificados em algumas áreas de atuação no PNMC, abrangendo: a florística e fitossociologia, como em Amorim (2012); Freitas (2013), Teixeira et al. (2014) e Braz (2015); a fitogeografia com Cysneiros (2015); a morfologia de sementes da família Acanthaceae, descrita em Azevedo & Braz (2018); a descrição da microbiota de solos com Fraga et al. (2012); a pesquisas entomológicas sobre quirópteros (GOMES et al. 2014); e estudos sobre os

caracteres anatômicos do lenho incluíram aspectos evolutivos e ecológicos (FERNANDES 2016, OLIVEIRA 2017, PEREIRA 2018) e taxonômico da folha em Moraes et al. (2020). Pereira et al. (2020) estudaram os caracteres anatômicos do lenho, com uma abordagem funcional para as espécies: *Actinostemon verticillatus* (Klotzsch) Baill., *Senefeldera verticillata* (Vell.) Croizat., *Urbanodendron verrucosum* (Ness.) Mess. e *Erythroxylum pulcrum* A.St. Hil. Cabe destacar, que até o momento, não se tem conhecimento sobre a estrutura e funcionamento foliar desses táxons. Por isso, selecionamos quatro deles para associar as informações da condutividade hidráulica do xilema com a arquitetura foliar.

1.3 Famílias e espécies estudadas

1.3.1 Família Lauraceae Juss.

Lauraceae é uma família composta por 50 gêneros e cerca de 3000 espécies que apresenta ampla distribuição pelos continentes africano, americano, asiático, europeu e Oceania. As espécies desta família são encontradas nas florestas tropicais e subtropicais, em locais úmidos. Os representantes desta família são reconhecidos por apresentar tronco liso com lenticelas, e aromas intensos devido aos óleos essenciais (SOUZA & LORENZI, 2012).

A maioria dos indivíduos possui hábito arbustivo-arbóreo, exceto *Cassytha* (trepadeira hemiparasita). As folhas são simples, alternas espiraladas ou dísticas, raramente opostas (*Licaria* spp.) ou subopostas, observadas com frequência no ápice dos ramos (*Mezilaurus* spp., *Aniba* spp., *Endlicheria* spp., *Licaria* spp.), venação penínervia ou 3-5 nérveas, glabras com indumento de tricomas simples, e pecíolo geralmente canaliculado (MARTINS-DA-SILVA et al. 2014). As flores, unissexuadas ou bissexuadas, são actinomorfas. Estames com deiscência valvar com disposição em 4 verticilos. Geralmente o ovário é súpero (ínfero em *Hypodaphinis* Stapf.), unicarpelar, unilocular e uniovulado. Fruto é do tipo drupa ou baga, com hipanto modificado em cúpula de margem simples ou dupla, exceto em *Beilschmiedia* Nees. cuja a cúpula está ausente (VAN DER WERFF 1991, QUINET & ANDREATA 2002, SOUZA & LORENZI 2012).

A família tem um histórico diversificado de usos que inclui a culinária, fabricação de papel, marcenaria e construção civil, medicina popular e perfumaria com representantes, p. ex., nos gêneros *Ocotea*, *Nectandra* e *Aniba*. Marques & Azevedo (2011) analisou 12 gêneros e 52 espécies, destacando o uso de: *Cinnamomum camphora* (L.) J. Presl (cânfora) e a *Aniba roseadora* Ducke (pau-rosa), como essência empregada na indústria cosmética; *Persea americana* Mill. (abacate), *Laurus nobilis* L. (Louro) e *Cinnamomum verum* J. Presl (canela-da-china) na culinária; espécies de *Ocotea* na indústria madeireira (p.ex. *Ocotea porosa* (Nees & Mart.) e *O. catharinensis* Mez), e na medicina popular, outras usadas como tônico estomáquico (*O. aciphyla* (Nees) Mez.), emenagogo e tônico do útero (*O. pulchella* Mart.), e em abscessos (*O. guianenses* Aubl.).

Na classificação de Wan Der Werff e Richter (1996), *Urbanodendron* Mez pertence à subfamília Laurideae e à tribo Cinnamomeae Baill., com os gêneros que possuem grande representatividade na família, como: *Aniba* Aubl., *Cinnamomum* Schaeff., *Licaria* Aubl., *Nectandra* Rol. Ex Rottb., *Ocotea* Aubl. e *Sassafras* J. Presl. (KOSTERMANS 1957). O gênero, endêmico do país, ocorre no domínio da Mata Atlântica na região Sudeste do Brasil e no Estado da Bahia.

Urbanodendron verrucosum (Nees) Mez, conhecida popularmente como canela-preta, ocorre nas fitofisionomias de Floresta Estacional Decidual ou Floresta Ombrófila, na forma de árvore ou arbusto com 2,5–7 m alt., e sua distribuição é restrita ao Sudeste com ocorrências confirmadas apenas no Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro (FERNANDES, 2016; QUINET, 2020). A espécie possui indivíduos monóicos, ramos angulares (Figura 1E) com folhas alternas, cartáceas a coriáceas, estreitamente lanceoladas a elípticas. Ausência de papilas na face adaxial da folha, androceu com 9 estames férteis e com um par de glândulas na base dos filetes, fruto bacáceo (Figura 1F), parcialmente envolvidos por cúpula, com margens duplas e tépalas decíduas (QUINET, 2005).

Essa espécie é considerada "Vulnerável" (VU) em avaliação do World Conservation Monitoring Centre 1998 (CNCFlora 2021), sendo, portanto, importante o estudo amplo dos seus indivíduos nesse remanescente.

1.3.2 Família Euphorbiaceae A.L. de Jussieu

Webster (1994) descreveu para Euphorbiaceae cerca de 299 gêneros e aproximadamente 8.000 espécies, apresenta distribuição pantropical. Segundo o autor, a família é formada por 47 tribos, distribuídas em sete subfamílias: Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Peroideae, Cheilosoideae, Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae. A última subfamília engloba as tribos Hippomaneae, Pachystromateae e Hureae. Os gêneros *Actinostemon* Mart. ex Klotzsch e *Senefeldera* Mart., juntamente com *Gymnanthes* Sw., *Maprounea* Aubl. e *Sebastiania* Spreng. pertencem à tribo Hippomaneae A. Juss. ex Spach. Estudos filogenéticos posteriores circunscreveram Euphorbiaceae s.s. com 245 gêneros e aproximadamente 6.300 espécies, posicionada no clado Fabídeas, ordem Malpighiales Juss. Ex Berchet & Presl (APG III, 2009). Euphorbiaceae é considerada como uma das principais famílias da flora brasileira e uma das mais complexas sob o ponto de vista taxonômico.

Eymael (2012) estudou *Actinostemon* sobre o ponto de taxonômico devido à falta de conhecimentos sobre o gênero. A autora descreveu *Actinostemon* como: árvores ou arbustos, monóicos. Folhas simples, alternas ou agrupadas no ápice dos ramos pecioladas, em geral com glândulas maculares na face abaxial. Inflorescência racemosa-cimosa (Figura 1A), envolvida por catafilos quando jovem, címulas bissexuadas ou unissexuadas, brácteas biglandulares. Suas sépalas são estaminadas, com pistilos reduzidos ou ausentes. Cápsula com columela (Figura 1B), e sementes carunculadas. Eymael (2012) considera *Gymnanthes* relacionado, sob o ponto de vista morfológico, a *Actinostemon*, porém distingue-se pelas folhas com margens serradas, catafilos imbricados inconspícuos, e ginóforo em geral bem desenvolvido.

Actinostemon verticillatus (Klotzsch) Baill., conhecida como marfim, marfim-branco ou caranguinha-do-mato, é uma das espécies endêmicas do país. Apresenta hábito arbustivo ou arbóreo entre 1-7 m de alt., e é encontrada na fitofisionomia de Floresta Ombrófila da Floresta Atlântica. Há ocorrências confirmadas nos estados de Pernambuco, Alagoas, Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo (MELO; ESSER, 2020).

Senefeldera Mart., no Brasil, é um gênero representado por duas espécies nativas, sendo uma delas *Senefeldera verticillata* (Vell.) Croizat. (SANTOS; SALES, 2009). A espécie é endêmica, conhecida popularmente como sucanga ou guarapoca, e sua madeira com alto poder de combustão é amplamente utilizada na produção de lenha e carvão (LORENZI, 2009). Os indivíduos, com altura entre 6 – 18 m, ocorrem exclusivamente na

Floresta Atlântica, especificamente na Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual, dos estados de Alagoas, Bahia, Pernambuco e em toda região Sudeste (CORDEIRO; ESSER; PSCHEIDT, 2020).

Santos e Sales (2009) descrevem *S. verticillata* como tendo hábito arbóreo e ramos cilíndricos. Folhas alternas, em geral aglomeradas no ápice dos ramos simples, pecioladas; lâmina foliar coriácea, elíptica a largamente elíptica, base obtusa, ápice agudo a levemente acuminado, margem inteira, face abaxial com glândulas aneliformes, esparsas; nervuras proeminentes nas duas faces; estípulas decíduas. Inflorescência terminal, bissexual, paniculiforme (Figura 1D). Flores estaminadas e flores pistiladas, solitária. Flores estaminadas pediceladas; globosas, eretas; bráctea triangular, coriácea e biglandular; cálice 3-4 lobado, imbricado; estames subsésseis, anteras ovóides. Flores pistiladas, sésseis; bráctea triangular, glândulas 2, ca. de 0,5 x 0,3 mm, oblongas; bracteólas 2, ovais; sépalas 0,9-1,1 x 1,4-1,7 mm, largamente ovais, coriáceas, ápice discretamente lacerado-apiculado; ovário tricarpelar e trilocular; estiletos unidos em coluna. Fruto globóide, esverdeado, com estigmas persistentes; sementes piriformes.

Nos estudos florísticos e fitossociológicos realizados por Amorim (2012), *Actinostemon verticillatus* e *S. verticillata* totalizaram aproximadamente 90 % do número de indivíduos da família Euphorbiaceae, no PNMC, por isso, o grande interesse em compreender os atributos funcionais que possibilitam o estabelecimento dessas espécies florestais.

1.3.3 Família Erythroxylaceae Kunth.

Erythroxylaceae é formada por 4 gêneros e 240 espécies de distribuição Pantropical. De acordo com Stebbins (1974) e Thorne (2000), a família pertence à ordem Geraniales. Cronquist (1981), por meio das análises morfológicas e anatômicas, a colocou na ordem Linales.

Os representantes desta família possuem hábitos diversos, como: árvores, arvoretas, arbustos e subarbustos, glabros, inermes. Folhas alternas, raro opostas (*Aneulophus*), inteiras, estipuladas, pecioladas; estípulas persistentes ou caducas. Suas flores são solitárias ou fasciculadas axilares (Figura 1C), sésseis a pedunculadas, surgindo de bracteólas

escariosas pequenas. Androceu polistêmone, filetes unidos na base formando um tubo curto, anteras ditecas, deiscência longitudinal. Ovário súpero, trilocular, geralmente só um lóculo ovulífero. Fruto do tipo drupa, raramente cápsula (LOIOLA et al. 2007).

Erythroxylum P. Browne é o gênero mais representativo da família, possui cerca de 230 espécies, distribuídas na região neotropical (LOIOLA et al. 2007). O Brasil e a Venezuela são seus principais centros de diversidade e endemismo (DALY 2004). As espécies estão inseridas em ambientes úmidos da Floresta Amazônica, Floresta Atlântica, regiões semiáridas em diferentes níveis de elevações, do nível do mar até locais montanhosos. São plantas lenhosas, com hábito arbóreo, folhas alternas, simples. Flores diclamídeas, pentâmeras, polistêmones com filetes unidos até a base formando pistilo. Ovário súpero, tricarpelar, trilocular com o desenvolvimento de um óvulo. Fruto do tipo drupa, com cor vermelha a púrpura (LOIOLA et al. 2007)

Erythroxylum pulchrum A.St.-Hil. é conhecida popularmente como pau-chorão, arco-de-pipa, catuaba. É endêmica do Brasil, e sua ocorrência foi confirmada nos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Sergipe e em toda região Sudeste do país. (LOIOLA, COSTA-LIMA 2015) (Figura 1). Pouco se conhece sobre a espécie e por isso, a importância de caracterizar a morfo-anatomia e a histoquímica foliar em diferentes condições de luminosidade.

1.4 Anatomia foliar das famílias selecionadas para o estudo

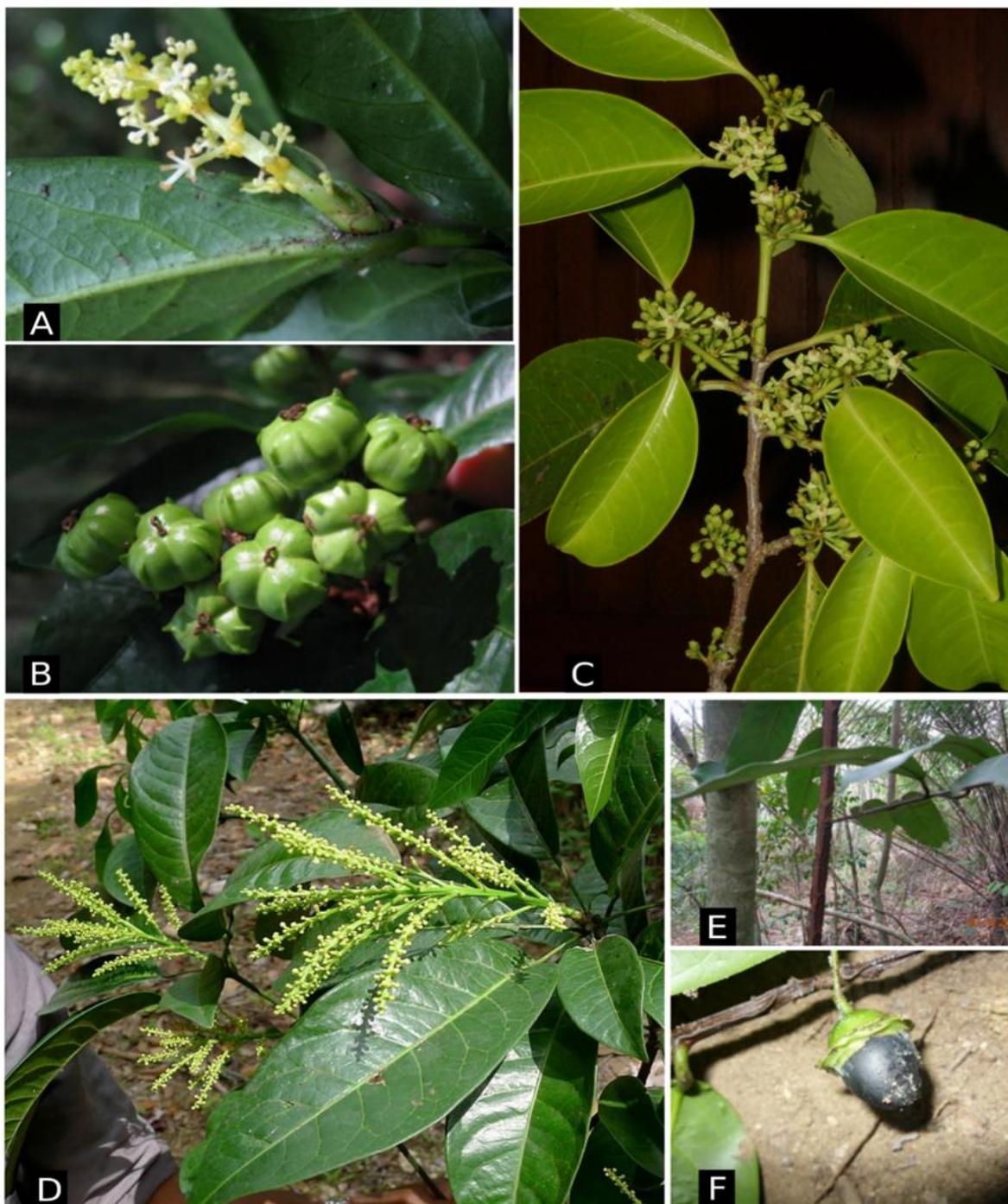
Diante da dificuldade da morfodiagnose e da delimitação do gênero da família Lauraceae, foram realizadas algumas pesquisas que englobaram a anatomia foliar associada com os estudos de outros órgãos. Essas pesquisas auxiliaram na identificação das espécies dos gêneros *Aniba*, *Ocotea*, *Cinnamomum*, *Beilschmiedia*, *Syndiclis* e *Urbanodendron* que delimitaram as espécies pertencentes a esses gêneros cuja semelhança dificulta a identificação (NISHIDA & CHRISTOPHIL 1999, COUTINHO et al. 2006, CEOLIN, ROSITO, CANTO-DOROW 2009, FERNANDES 2016, MARQUES & AZEVEDO 2011, ABEYSINGHE & SCHARASCHKIN 2019). Foram realizados estudos com *Neolitsea* e *Lindera*, sob o enfoque ecológico, a fim de observar a influência da

concentração de CO₂ e do crescimento em diferentes condições de luminosidade (GRENWOOD SCARR &, CHRISTOPHEL 2003, ALERIC & KIRKMAN 2005).

Inicialmente, os estudos anatômicos para a família Euphorbiaceae envolveram aspectos taxonômicos por meio de comparação de padrão de venação em diversas espécies de *Euphorbia*, por exemplo (SEHGAL & PALIWAL 1974). A organização do mesofilo e do pecíolo foram utilizadas como ferramentas para a delimitação dos gêneros *Croton*, *Jatropha*, *Mallotus* Lour. (DEHGAN 1982, HUSSIN et al. 1996). Posteriormente, foram iniciados estudos sobre plasticidade fenotípica em espécies florestais, para auxiliar na compreensão do estabelecimento em diferentes condições de luminosidades e disponibilidade hídrica no gênero *Alchornea* (RÔÇAS, SCARANO & BARROS 1997, 2001).

Poucos estudos relativos à anatomia foliar de Erythroxylaceae foram realizados. Bieras & Sajo (2004) estudaram espécies de *Erythroxylum* ocorrentes do cerrado, e destacaram a importância de análises anatômicas foliares para o diagnóstico dos táxons. Mantuano, Barros e Scarano (2006), analisaram as variações dos caracteres anatômicos foliares de *E. ovalifolium* Peyr nas populações dos diferentes sítios e microhabitats, com o objetivo de compreender se a distribuição nas restingas e ao longo da costa no Estado do Rio de Janeiro estava relacionado com uma possível plasticidade fenotípica da planta.

Figura 1 - Detalhes dos caracteres reprodutivos e vegetativos das espécies estudadas



Legenda: A e B – Detalhe da inflorescência e da infrutescência de *Actinostemon verticillatus*, C – Aspecto geral do ramo com inflorescências de *Erytroxylum pulchrum*, D - Aspecto geral do ramo com inflorescências de *Senefeldera verticillata*, E - Detalhe do ramo alado em *Urbanodendron verrucosum*; F - Detalhe do fruto de *U. verrucosum*.

Fonte: (A, B) Pscheidt e Inês Cordeiro 2012; (C) Kew Science Photographs (RBG); (D) Wikimedia Commons; (E) Fernandes 2016; (F) imagem cedida por QUINET, A.

A hipótese apresentada neste trabalho, afirma que as variações estruturais foliares são respostas, às condições diferenciadas de luminosidade, contribuem para o estabelecimento e desenvolvimento de espécies florestais na Floresta Ombrófila Densa Submontana do Parque Natural Municipal do Curió.

A escassez de conhecimento sobre a estrutura e funcionamento das folhas das espécies lenhosas supracitadas, aliada ao conhecimento da influência do fator luz sobre as variações da estrutura foliar, levaram a questionamentos que podem facilitar a compreensão sobre o ajuste funcional, entre o potencial hídrico e a capacidade fotossintética, dessas espécies ocorrentes no PNMC. Este trabalho visou responder às seguintes questões: *i*) Como os diferentes níveis de luminosidade influenciam nos atributos foliares das espécies da Floresta Ombrófila Densa Submontana? *ii*) Ocorrem diferenças no padrão de venação para a manutenção da condutividade hídrica sob distintas condições de luminosidade nas espécies lenhosas do dossel e do sub-bosque?

2 OBJETIVOS

2.1 Geral

O presente estudo visa caracterizar os parâmetros morfo-anatômicos, histoquímicos e ultraestruturais, de folhas sob diferentes níveis de intensidade luminosa, a fim de identificar os atributos funcionais que permitem o estabelecimento das espécies lenhosas, pertencentes às famílias Euphorbiaceae, Erythroxylaceae e Lauraceae, ocorrentes na Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana.

2.2 Específicos

- Descrever a estrutura anatômica foliar de *Actinostemon verticillatus*, *Senefeldera verticillata*, *Urbanodendron verrucosum* e *Erythroxylum pulchrum*.
- Identificar e caracterizar funcionalmente os metabólitos presentes nas folhas.
- Descrever o padrão de venação foliar das espécies estudadas.
- Caracterizar e correlacionar os atributos morfo-anatômicos foliares das folhas de sombra e sol de *Actinostemon verticillatus*, *Erythroxylum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum*.
- Identificar a variação, em nível ultraestrutural, dos cloroplastos das folhas de sombra e sol de *Urbanodendron verrucosum* e de *Actinostemon verticillatus*.
- Correlacionar os tipos, organização e distribuição dos feixes condutores com a função fotossintética e a condutividade hídrica das espécies *A. verticillatus*, *E. pulchrum* e *U. verrucosum*.

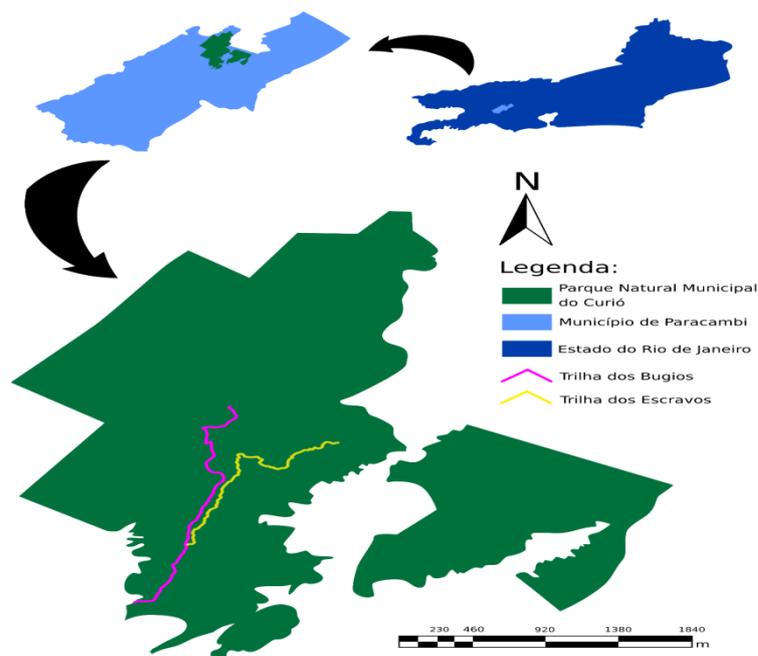
3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo e material botânico

A realização desta pesquisa foi realizada no Parque Natural Municipal do Curió de Paracambi (PNMC), uma área de aproximadamente 913 ha localizada no município de Paracambi-RJ, nas coordenadas geográficas 22°36'39" S, 43°42'33" W (Figura 2) (FRAGA et al. 2012). Este remanescente florestal é constituído pelas formações Floresta Ombrófila Densa Submontana e Montana (CYSNEIROS et al. 2015) com altitudes variando de 50 a 690 m a.n.m., formado principalmente por florestas de encosta (SEMADES & ITPA 2010).

O clima local está enquadrado como Aw, segundo a classificação de Köppen-Geiger, variando entre brando subtropical e tropical quente e úmido, com temperatura média anual de 23,4 °C e precipitação anual média de 1.050 mm. A escolha das espécies foi baseada primeiramente em estudos fitossociológicos realizados no PNMC e a sua localização através de parcelas demarcadas e placas em pontos cuja declividade varia em torno de 30% (AMORIM 2012, CYSNEIRO et al. 2015). Os indivíduos estudados foram coletados ao longo das trilhas dos Escravos e dos Bugios na borda, em parcelas (AMORIM 2012) e em encosta na mata (FERNANDES 2016). (Figura 1 e 2). A lista das espécies estudadas encontra-se na Tabela 1 com os respectivos dados dendrométricos, números de registros e grupos ecológicos. Os indivíduos de *Actinostemon verticillatus* (Klotzsch) Baill. e *Senefeldera verticillata* (Vell.) Croizat. se encontravam na borda da trilha e ocupavam o dossel; os indivíduos de *Urbanodendron verrucosum* (Ness.) Mess crescem em encosta, no sub-bosque; e os de *Erythroxylum pulcrum* A.St. Hil. Foram coletados no interior da mata, porém compõem o dossel (Figura 3).

Figura 2 - Localização do Parque Natural Municipal de Paracambi, no município de Paracambi, RJ, e a referência das trilhas selecionadas como áreas de estudo



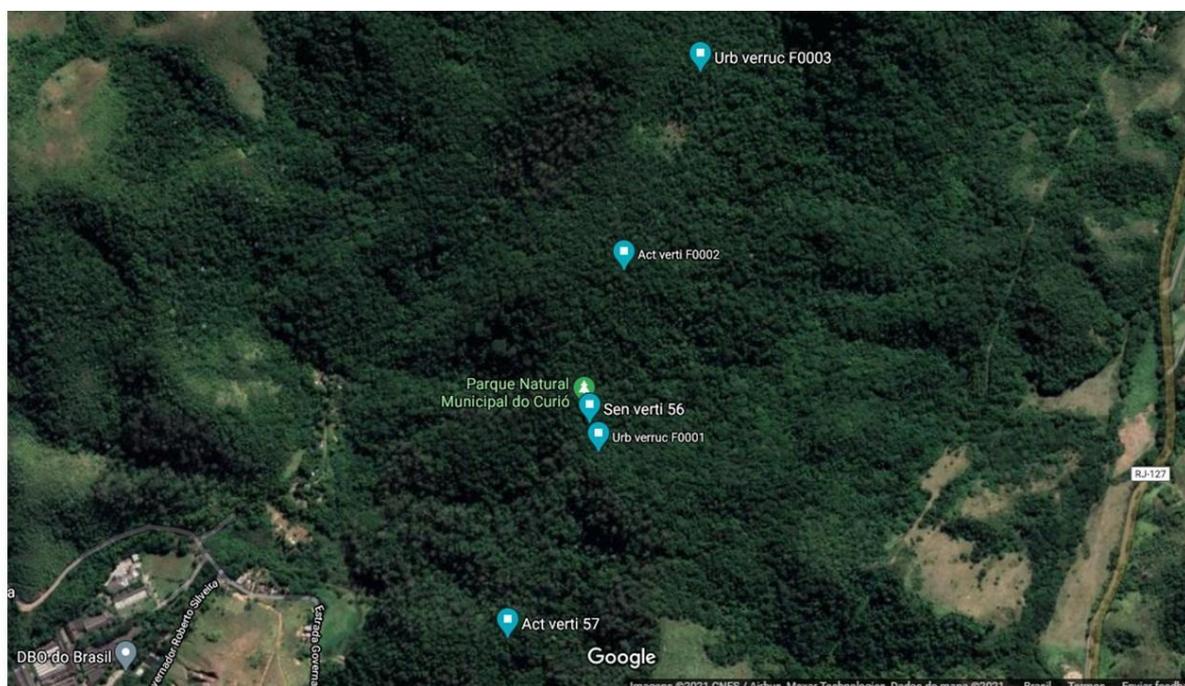
O material botânico coletado encontra-se depositado no Herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (HRJ) e no Herbário (RBR) do Departamento de Botânica da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (Tabela 1).

Tabela 1- Lista das espécies coletadas no Parque Natural Municipal do Curió com os indivíduos, parâmetros dendrométricos, número de registros e grupos ecológicos:

Espécie	Nº do indivíduo	DAP (cm)	Altura (m)	Exsicata HRJ/RBR (nº)	Grupo Ecológico
<i>Actinostemon verticillatus</i> (Klotzsch) Baill.	02	9,87	8	13424	Secundária
	57	19,42	6	13427	Tardia
	58	12,73	5	-	
<i>Erythroxylum pulchrum</i> A. St.-Hil.	70	14,64	14	55426	Secundária
	72	11,46	10	55427	Inicial/tardia
<i>Urbanodendron verrucosum</i> (Nees) Mez	01	6,68	6	13423	Clímax
	03	9,23	9	13426	
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	56	13,69	6	13425	Secundária Tardia

A Figura 3 apresenta a distribuição dos indivíduos estudados nesse trabalho e identificados com base nas coordenadas estabelecidas nos pontos de coleta.

Figura 3- O mapa mostra a distribuição dos indivíduos estudados a partir das coordenadas



Legenda: (Act verti 57) - *Actinostemon verticillatus*; (Urb verruc F0001) - *Urbanodendron verrucosum*; (Sen verti 56) - *Senefeldera verticillata*.

3.2 Análise das características morfológicas, anatômicas e ultraestruturais

Foram coletadas cinco folhas, totalmente expandidas, de ramos inferiores e sombreados e cinco folhas de ramos superiores, com maior exposição luminosa, de cada espécie. As análises morfológicas consistiram nos seguintes parâmetros foliares: área foliar (AF), área foliar específica (AFE), densidade (DEN), suculência (SUC), espessura (ESP) e massa foliar específica (MFE). A superfície das folhas coletadas foi digitalizada com o auxílio de uma impressora multifuncional, e as imagens obtidas foram submetidas ao software ImageJ v1.52^a para mensuração da área foliar total. Cinco discos foliares de 0,5 cm foram retirados de cada uma das folhas coletadas, e posteriormente hidratados em água

destilada por 24 horas (Figura 4). A massa saturada (g) foi avaliada com uma balança digital, e a espessura (mm) com um paquímetro digital. Os discos hidratados foram colocados em estufa a 55 °C por 72 horas para obtenção da massa seca (g). A partir destes valores foram calculados: AFE (g.m⁻²), que é a razão da a área dos discos por sua massa seca; a MFE (g.m⁻²), que é a razão da a massa seca dos discos por sua área; a DEN que é a razão entre a MFE e espessura foliar; e a SUC (g.m⁻²), que é o resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos (WITKOWSKI & LAMONT 1991).

Figura 4- Ilustração do procedimento utilizado para análises morfológicas



Legenda: Retirada de discos foliares para as análises morfológicas.
(Fonte: A autora).

Para a realização dos estudos anatômicos foram coletadas folhas de sol e sombra, completamente expandidas, dos indivíduos das espécies *A. verticillatus*, *E. pulchrum* e *U. verrucosum* e *S. verticillata*. Para a descrição e mensuração da estrutura foliar foram feitas observações na lâmina foliar, ao nível do terço-médio, incluindo a nervura principal, região intercostal e bordo, e no pecíolo. Os fragmentos foram fixados em FAA com graduação alcoólica de 70°GL por 48 horas e posteriormente armazenadas em álcool 70°GL (JOHANSEN 1940), assim como, foram fixados em solução aquosa 4% de paraformaldeído, 2,5% de glutaraldeído e 0,05M de tampão Cacodilato de sódio em pH 7,2, por 2 h em temperatura ambiente (DA CUNHA *et al.* 2000). Em seguida, os fragmentos fixados foram desidratados em série alcoólica, incluídos em historresina e

seccionados em micrótomo rotativo, corados com azul de toluidina a 1% e observados no microscópio óptico com espessura entre 1,0 – 5,0 μm .

Após a lavagem no mesmo tampão, o material foi pós-fixado em tetróxido de ósmio 1%, diluído no mesmo tampão, durante 1 h em pH 7,2, à temperatura ambiente. Por fim, os fragmentos foram lavados novamente com o mesmo tampão e desidratados em série cetônica: 50%, 70%, 90% e três vezes 100% por 1 h em cada etapa.

Para análises em Microscopia Eletrônica de Transmissão (MET), foi adotado o mesmo procedimento anterior até a etapa da desidratação em álcool etílico para *A. verticillatus* e *U. verrucosum*. Os fragmentos foram infiltrados com resina epóxi (Epon®), utilizando-se série crescente de resina em etanol, e polimerização a 60 °C durante 48 h. Cortes semifinos (0,6 μm) e ultrafinos (80 nm) foram obtidos com o auxílio do ultramicrótomo (Reichert Ultracuts-S®) e faca de diamante (Diatome®). Os cortes semifinos foram montados em lâmina para observação em microscópio óptico, e os cortes ultrafinos foram coletados com grades de cobre de 300 mesh. As secções serão contrastadas com acetato de uranila 5 %, por 40 minutos, e citrato de chumbo, por 5 minutos a temperatura ambiente (REYNOLDS 1963). As observações serão realizadas no MET (JEOL JEM 1200 EX), a uma aceleração de voltagem de 80 KV.

A dissociação da epiderme seguiu o método de Franklin (FRANKLIN 1945) e a diafanização dos fragmentos foliares utilizou a técnica de Stritmatter (1973), sendo as secções posteriormente coradas com Safranina 1% (JENSEN 1962) e montadas em lâminas semipermanentes. A densidade estomática foi realizada a partir de cinco campos de 1 mm², totalizando 25 campos. A condutância teórica máxima estomática foi calculada através da relação entre a frequência estomática e o comprimento do poro estomático (DE BOER et al. 2016). De acordo com a fórmula abaixo:

$G_{\text{Máx}} = F \times C$, onde: $G_{\text{Máx}}$ é a condutância estomática máxima (mm.s⁻¹), F a frequência estomática (mm²) e C o comprimento do poro estomático (μm).

Os tecidos foliares foram mensurados, em secções transversais, ao nível do terço médio, nas regiões da nervura principal e intercostal nas folhas de sol e sombra, totalizando 25 mensurações, a saber: da altura da epiderme, do mesofilo, do tecido parênquima paliçádico, do tecido parênquima lacunoso, da altura e da largura da lacuna; a largura do feixe condutor da nervura principal, o número dos elementos celulares do metaxilema e o número de fileiras radiais do xilema, o diâmetro tangencial dos elementos de metaxilema e a espessura da parede (n=25) (Figura 5). Para as espécies cujas folhas possuem extensão de

bainha (folhas heterobáricas), foram mensurados o comprimento da nervura com a extensão da bainha; e somente o comprimento e largura da extensão da bainha (SACK & SCOFFONI 2013).

Para o cálculo da condutividade hidráulica dos elementos de vaso é importante a conversão do diâmetro médio em raio antes de utilizá-lo na fórmula de Hagen-Poiseulle (ZIMMERMANN 1983): $r^4\pi/8\eta$

r= média diâmetro tangencial do elemento vascular convertido em raio

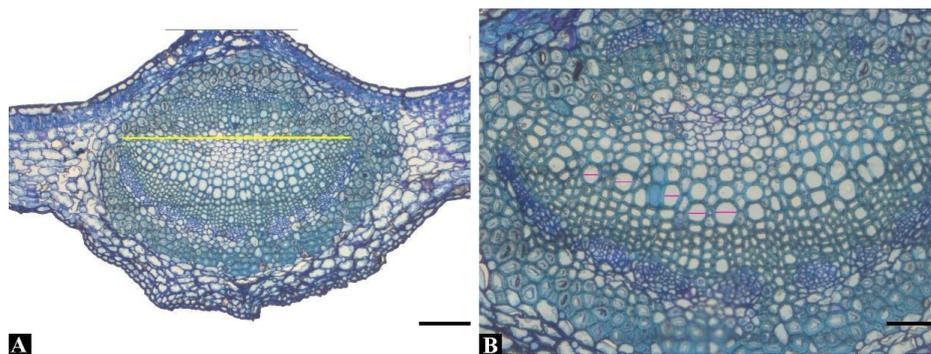
η = viscosidade da água

Classes de metabólitos foram identificadas por meio dos testes histoquímicos realizados em material recém coletado e fixado. A lâmina foliar e o pecíolo foram seccionados em micrótomo de Ranvier. Os reagentes utilizados foram: Sudan III, para lipídeos e paredes cutinizadas (FOSTER 1949); Floroglucina ácida, para lignina (JOHANSEN 1940); lugol, para grãos de amido (KRAUS & ARDWIN 1997); dicromato de potássio 10%, para evidenciar substâncias fenólicas (GABE 1968); ácido sulfúrico 10% para testar a natureza dos cristais (CHAMBERLAIN 1932, modificado por KRAUS & ARDUIN 1997), e por observação ao microscópio de luz polarizada.

As imagens foram obtidas por meio do programa Image Pro-Insight versão 8.0 para Windows, utilizando-se a câmera de vídeo Image Source acoplada ao microscópio Olympus BX41.

A descrição do padrão de venação seguiu a classificação de Hickey (1979) e para os estômatos, utilizou-se a terminologia referida por Wilkinson (1979).

Figura 5- Representação das mensurações e das contagens dos elementos celulares na nervura principal



Legenda: A- Largura do feixe condutor (traço amarelo). B- Mensuração do lúmen dos elementos do metaxilema (traço rosa). (Barras: A-150 μ m, B-60 μ m). Fonte: autora. Espécie: *Urbanodendron verrucosum*

3.3 Análises estatísticas

Os dados referentes aos parâmetros morfológicos e de densidade estomática foram analisados no software R versão 4.0.2. (R CORE TEAM 2020). A normalidade das amostras foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk ($p > 0,05$) (SHAPIRO & WILK 1965). A comparação intraespecífica dos indivíduos de sol e de sombra foi realizada pelo teste t de Student (STUDENT 1908), para dados paramétricos; e o teste t de Wilcoxon (WILCOXON 1945), para dados não-paramétricos.

As referências bibliográficas deste trabalho foram montadas com base na norma NBR 6023:2018 da ABNT.

4 RESULTADOS

4.1 Descrição Anatômica

A descrição da anatomia foliar apresentada tem como referência a estrutura da folha de sombra e as características distintas ocorrentes na folha de sol.

Actinostemon verticillatus (Klotzsch) Baill.

Em vista frontal, as células epidérmicas fundamentais apresentam paredes anticlinais sinuosas, em ambas as faces, (Figuras 6A-B); e os estômatos são paracíticos, com 218,04 mm² de frequência nas folhas de sombra e 193,9 mm² nas folhas de sol (Tabela 2). A epiderme, em seção transversal, é uniestratificada, com cutículas delgadas e flanges cuticulares (Figura 7A). Folha hipoestomática, com estômatos situados ao mesmo nível das demais células epidérmicas (Figura 7B), e com câmara subestomática que atinge cerca de 1-2 camadas do parênquima lacunoso.

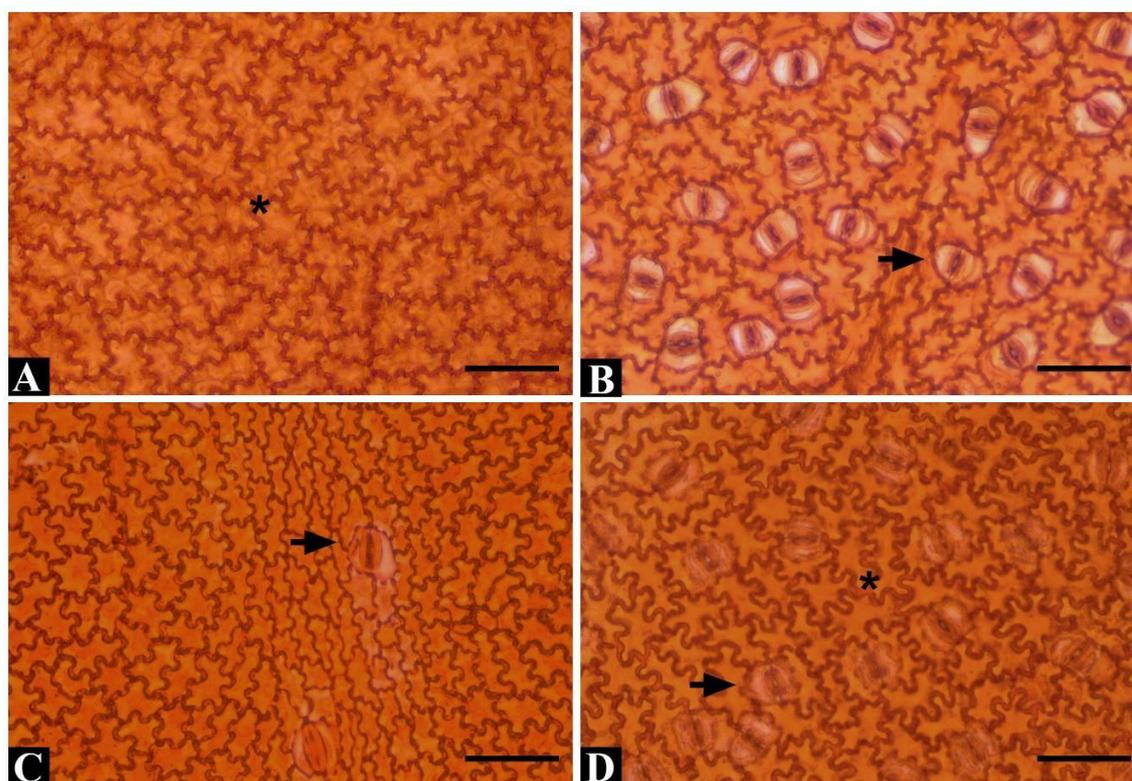
A folha é homobárica (Figura 7A); o mesofilo é dorsiventral, com uma camada de parênquima paliçádico, uma camada de transição e 4-6 camadas do parênquima lacunoso (Figura 7A). Nas folhas de sol foram observadas 4-7 camadas de parênquima lacunoso (Figura 7B). O parênquima paliçádico alcança a região da nervura principal nas folhas de sombra e sol (Figura 7C, 7D). O parênquima lacunoso é formado por células lobadas e está disposto de maneira compacta (Figura 7A).

A nervura principal possui contorno côncavo-convexo (Figura 7C). O colênquima anelar possui 7 camadas na face adaxial e 6 camadas na face abaxial (Figura 7C). O sistema vascular é composto por um feixe maior em arco situado na face abaxial, e pequenos feixes colaterais voltados para a face adaxial de disposição linear (Figura 7C-D) (Tabela 2). O floema é formado por seus elementos constitutivos e idioblastos. O xilema é constituído por 1-4 células condutoras dispostas em fileiras radiais (Figura 7E) e de 1-5 nas folhas de sol (Figura 7F).

O pecíolo mediano evidencia contorno plano-convexo, com projeções laterais conspícuas, 7-8 camadas de colênquima na face adaxial e 8-9 camadas de colênquima na face abaxial (Figura 12A). O sistema vascular é do tipo colateral em arco, formado por 3 feixes descontínuos (Figura 12B).

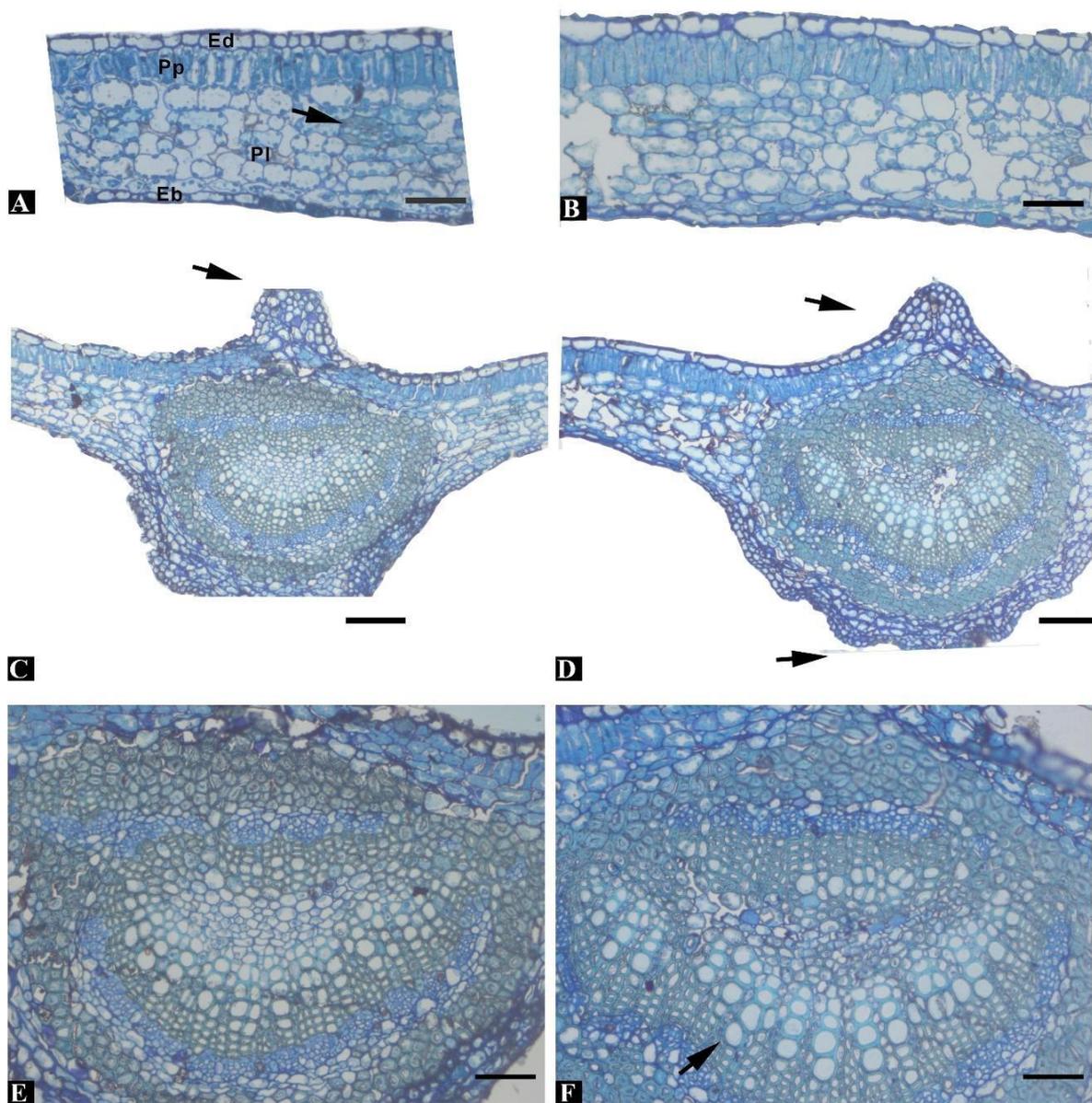
Os testes histoquímicos evidenciaram no pecíolo mediano foi observada uma bainha amilácea conspícua e grãos de amido no parênquima medular (Figura 13E) e a presença de substâncias de natureza lipídica no parênquima da nervura principal (Figura 13F).

Figura 6- Epiderme da folha de sombra de *Actinostemon verticillatus* e *Senefeldera verticillata*



Legenda: Vista Frontal da epiderme *Actinostemon verticillatus*: A- Face adaxial com parede anticlinal sinuosa (asterisco) B-Face abaxial com parede sinuosa e estômato paracítico (seta). *Senefeldera verticillata*: C-D- Folha anfiestomática com paredes sinuosas (asterisco) e estômato paracítico (seta) (Barras: 60µm)

Figura 7- Anatomia foliar *Actinostemon verticillatus*



Legenda: Seção transversal da lâmina foliar de *Actinostemon verticillatus*: A-B- Folha homobática. C-D- Aspecto geral da nervura principal; contorno côncavo-convexo. E-F- Sistema vascular em arco voltado para face abaxial (seta) e feixes pequenos na face adaxial (Folha de sombra: A, C, E. Folha de sol: B, D, F) (Barras: C-D= 60 μ m, A, B, E, F= 150 μ m).

Senefeldera verticillata (Vell.) Croizat.

As células epidérmicas fundamentais, em vista frontal, apresentam paredes anticlinais sinuosas em ambas as faces (Figuras 6C-D); e os estômatos são paracíticos com $212,5 \mu\text{m}^2$. Em seção transversal, a epiderme é uniestratificada, apresentando cutícula espessa com flanges cuticulares (Figura 8A). Folha anfiestomática, com estômatos ao nível das demais células epidérmicas (Figuras 6C-D); a câmara subestomática atinge apenas uma camada do parênquima lacunoso.

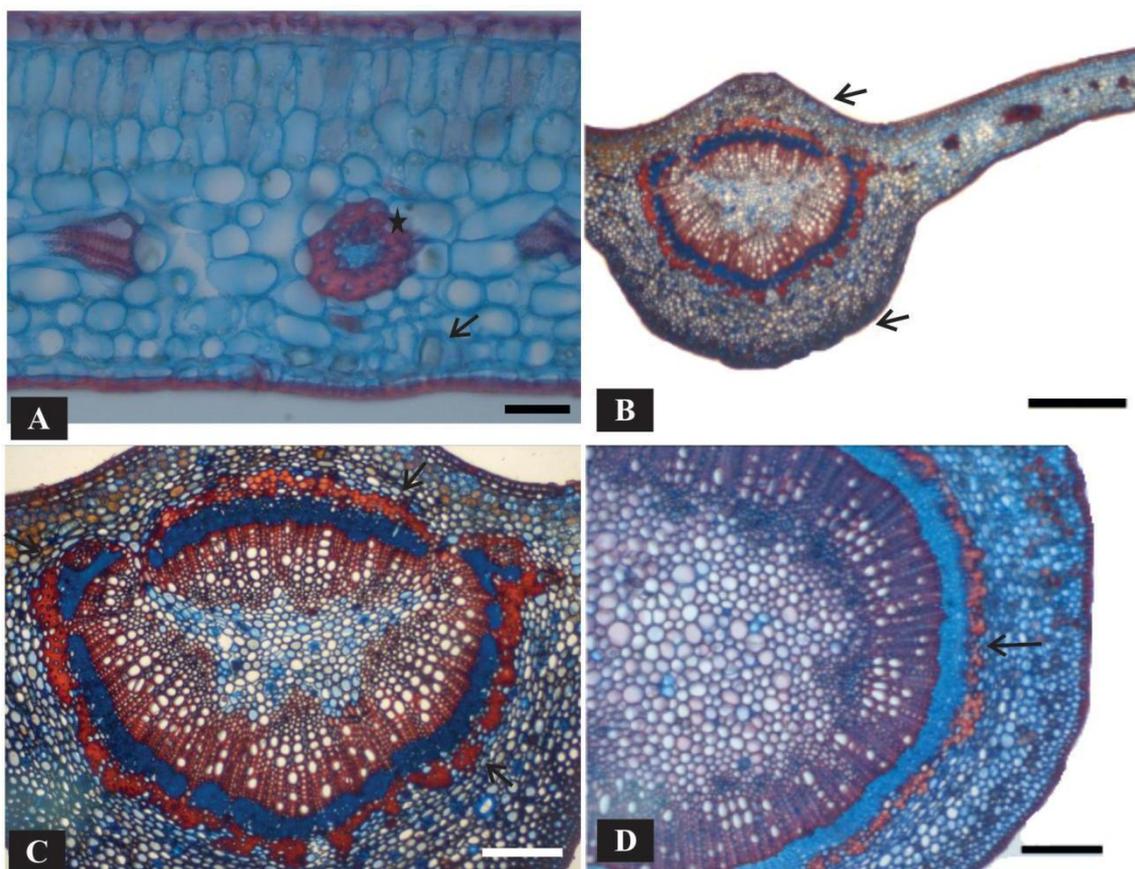
A folha é homobárica (Figura 8A); o mesofilo é dorsiventral com duas camadas de parênquima paliçádico, uma camada de transição e cinco camadas do parênquima lacunoso com células lobadas dispostas densamente (Figura 8A).

A nervura principal possui contorno côncavo-convexo. O colênquima angular possui com 7-8 camadas na face adaxial e 8-9 camadas na face abaxial. O sistema vascular é composto por feixe colateral maior em arco situado na face abaxial e um feixe pequeno arco voltado para a face adaxial (Tabela 2), envolto por fibras perivasculares. O floema é formado por seus elementos constitutivos e idioblastos. O xilema é formado por 1-5 células condutoras dispostas em fileiras radiais (Figuras 8B-C).

O pecíolo mediano apresenta contorno circular. A região cortical possui 6 camadas de colênquima e 6 de parênquima. O sistema vascular é formado por feixe colateral circular, circundado por fibras perivasculares (Figura. 8D).

Os testes histoquímicos evidenciaram a presença de grãos de amido na região da medula no pecíolo mediano (Figura 13G). A ocorrência de substâncias fenólicas nas células do mesofilo (Figura 13H). A reação positiva para substâncias de natureza lipídica foi observada no colênquima e no parênquima da nervura principal (Figura 13I), bem como nas células epidérmicas e no mesofilo (Figura 13J). Foram observados cristais prismáticos de oxalato de cálcio no colênquima e no parênquima da nervura principal (Figura 14K); e na bainha dos feixes na nervura principal e no pecíolo (Figura 13L).

Figura 8- Anatomia foliar de *Senefeldera verticillattus*



Legenda: A- Seção transversal da lâmina foliar, região intercostal: mesofilo dorsiventral, folha homobárica, feixe envolto por bainha de fibras (asterisco), cristais prismáticos (seta). B- Seção transversal da nervura principal, contorno biconvexo (setas). C- Feixe colateral fechado em três arcos contínuos intercalados (setas). D- Aspecto geral do pecíolo mediano com contorno circular e feixe colateral (seta) (Barras: A, D-150 μm , D-40 μm).

Urbanodendron verrucosum (Nees) Mez

Em vista frontal, na face adaxial, as células epidérmicas de *U. verrucosum* apresentam paredes anticlinais de contorno reto e levemente curvo e na face abaxial são levemente sinuosas (Figuras 9A-B). A epiderme, em seção transversal, é uniestratificada ao longo de toda a lâmina, apresentando cutícula delgada e flanges cuticulares (Figura 10A). A folha é hipoestomática, com estômatos situados ao nível das demais células epidérmicas, e com câmara subestomática atingindo de 1-2 camadas do tecido lacunoso (Figura 10A). Estômatos paracíticos (Figura 9B), nas folhas de sombra, ocorrem na densidade de 323 mm^2 e nas folhas de sol, na densidade de 286 mm^2 (Tabela 2).

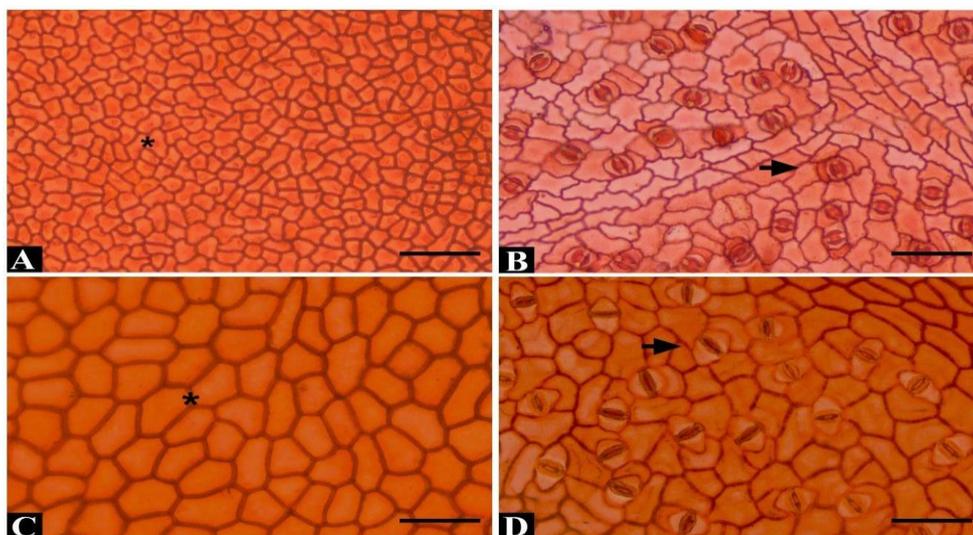
Folha heterobárica (Figura 10A-B); o mesofilo é dorsiventral, com uma camada do parênquima paliçádico, uma camada do tecido de transição e 4-6 camadas do parênquima lacunoso. O parênquima lacunoso é formado por células lobadas e frouxamente dispostas (Figura 10A). A folha de sol possui duas camadas de parênquima paliçádico e 5-8 camadas de parênquima lacunoso (Figura 10B).

A nervura principal possui contorno côncavo-convexo. O colênquima anelar é formado por 2-9 camadas, na face adaxial (Figura 10C). O sistema vascular apresenta feixe colateral, em arco aberto situado na face abaxial, com a sua extremidade levemente fletida para face adaxial (Figura 10E) (Tabela 2). O floema é formado por seus elementos constitutivos e idioblastos. O xilema é formado por 2-9 células condutoras dispostas em fileiras radiais (Figura 10E-F).

O pecíolo mediano possui na face adaxial contorno levemente côncavo, com projeções arredondadas laterais, e convexo na face abaxial. O colênquima apresenta 5 camadas na face adaxial e 3 na face abaxial (Figura 12E). O sistema vascular apresenta feixe colateral, em arco aberto, levemente fletido para na extremidade (Figuras 12E-F).

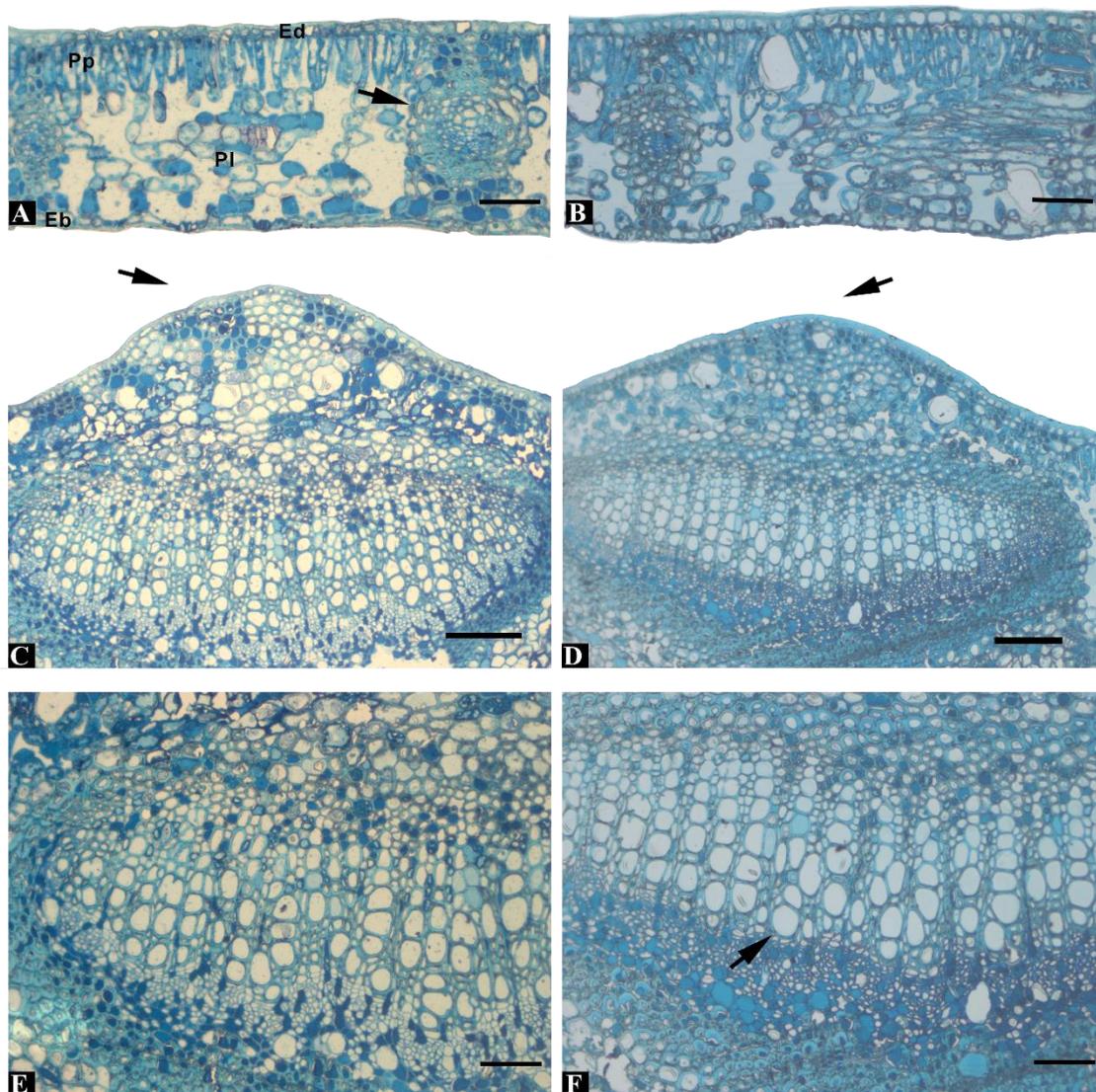
Os testes histoquímicos evidenciaram a presença de idioblastos de substâncias fenólicas e óleo/mucilagem na região intercostal e na nervura principal (Figura 13A-B).

Figura 9- Epiderme da folha de sombra de *Urbanodendron verrucosum* e *Erythroxylum pulchrum*



Legenda: Vista frontal da epiderme *Urbanodendron verrucosum*. A- Evidenciando na face adaxial células com contornos curvos (asterisco). B- Face abaxial levemente sinuosa e estômatos paracíticos. *Erythroxylum pulchrum*. C- Parede anticlinal reto levemente curvo (asterisco). D- Estômatos paracíticos (seta). Barras: 60 µm.

Figura 10- Anatomia foliar de *Urbanodendron verrucosum*



Legenda: Seção transversal da lâmina foliar de *Urbanodendron verrucosum*. A-B-Extensão de bainha. C-D-Nervura central com contorno biconvexo. E-Feixe colateral em arco (seta). F- Detalhe do sistema vascular. (Folha de sombra: A, C, E. Folha de sol: B, D, F) (Barras: C-D= 60 μm , A, B, E, F= 150 μm).

Erythroxylum pulchrum A.St. Hil.

Em vista frontal as células epidérmicas apresentam parede anticlinais de contorno levemente curvo, em ambas as faces (Figuras 9C-D). A epiderme, em seção transversal, é uniestratificada, apresentando cutícula espessa com flanges cuticulares (Figura 11A). Folha hipostomática, com estômatos, situados no mesmo nível das demais células epidérmicas

(Figura 9D), e com câmara subestomática de 3-4 camadas do parênquima lacunoso. Estômatos paracíticos ocorrem, nas folhas de sombra, na densidade de 313 mm² e nas folhas de sol na densidade de 244 mm² (Tabela 2).

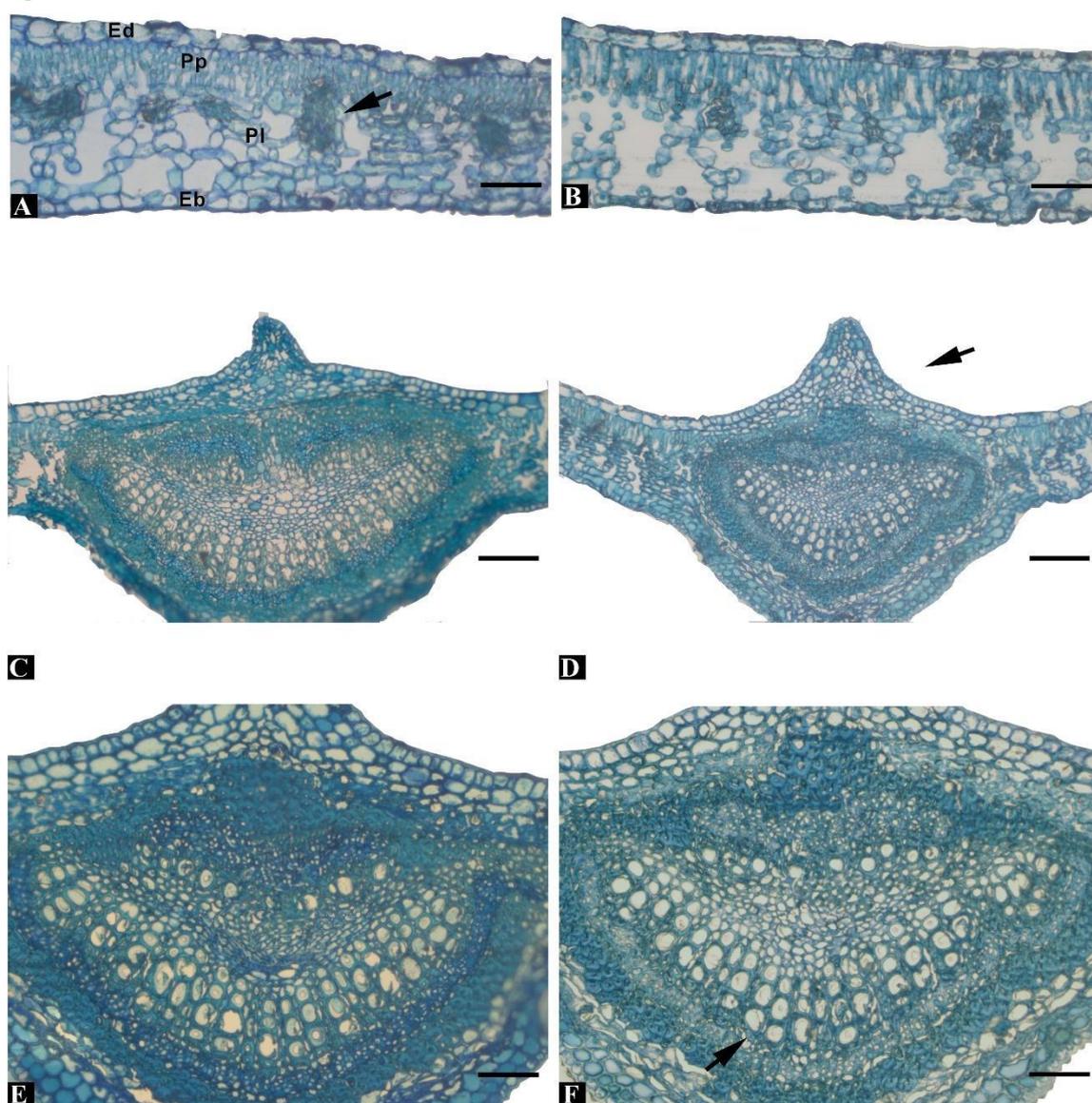
Folha semi-heterobárca (Figura 11A); o mesofilo é dorsiventral, apresenta uma camada do parênquima paliçádico, uma camada de transição e 4-7 camadas do parênquima lacunoso (Figura 11A). Nas folhas de sol de *Erythroxylum pulchrum* são observadas duas camadas do parênquima paliçádico e 4- 6 camadas de parênquima lacunoso (Figura 11B). O parênquima lacunoso é formado por células lobadas a isodiamétricas, frouxamente dispostas.

A nervura principal, em seção transversal, possui contorno plano-convexo. O colênquima angular apresenta 6 camadas junto à face adaxial (Figuras 11C-D). O sistema vascular formado por feixe colateral, parte dele organizado em arco, na face abaxial e uma parte em oposição, na face adaxial (Tabela 2). Fibras perivasculares formam uma bainha junto ao feixe (Figuras 11C-D). O floema é formado por seus elementos constitutivos. O xilema é constituído por 1-4 células condutoras dispostas em fileiras radiais (Figura 11E-F).

O pecíolo mediano possui contorno plano-convexo, com projeção acuminada conspícua. O colênquima apresenta 9 camadas na face adaxial e 5 na face abaxial; e o parênquima 3-4 camadas na face adaxial e 6-7 na face abaxial. O sistema vascular possui feixe colateral em arco fechado, na face abaxial e uma porção em oposição, na face adaxial (Figuras 12C-D).

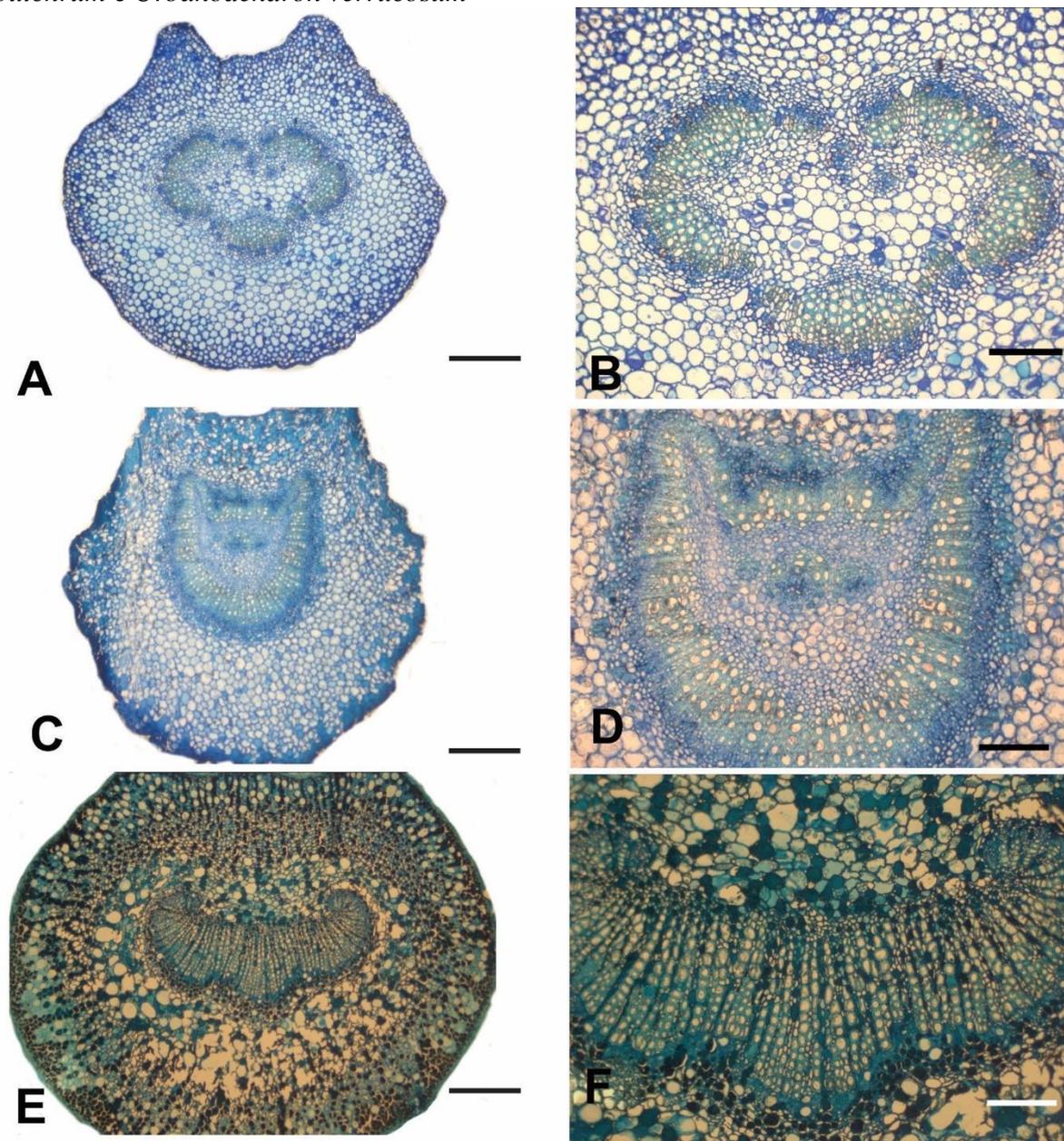
Os testes histoquímicos evidenciaram nervura principal a presença de substâncias fenólicas (Figura 13C). Substâncias de natureza lipídica também foram detectadas no colênquima da nervura principal, bem como gotículas de óleo ocorrendo no parênquima lacunoso (Figura 13D).

Figura 11- Anatomia foliar de *Erythroxylum pulchrum*



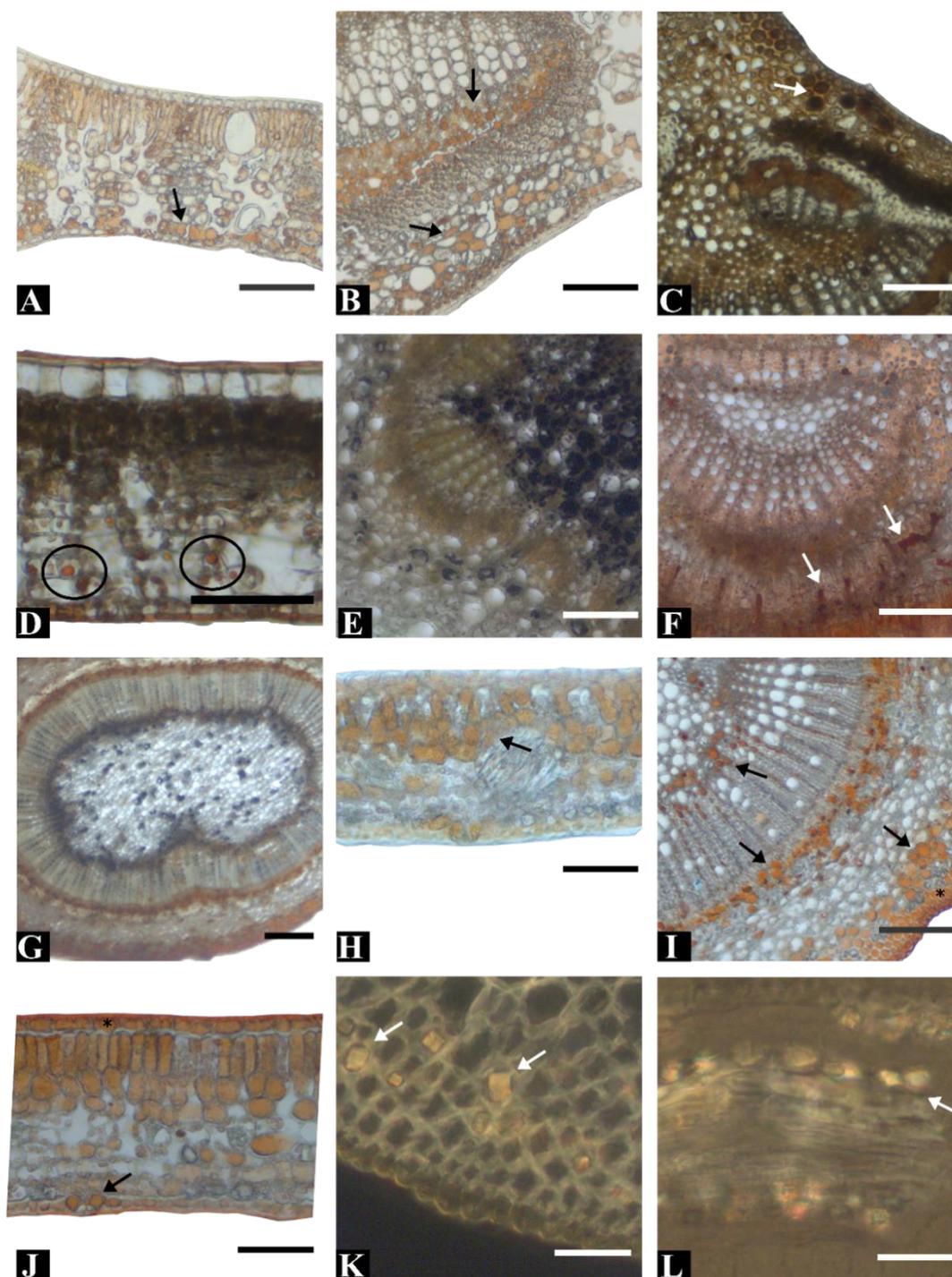
Legenda: Seção transversal da lâmina foliar de *Erythroxylum pulchrum*. A-B- Folha semi-heterobárica (seta), C-D- Aspecto geral da nervura principal, contorno levemente plano-convexa. E- Sistema vascular formado por arcos voltado para face abaxial e oposição para face adaxial (setas). F- Detalhe do sistema vascular (seta). (Folha de sombra: A, C, E. Folha de sol: B, D, F.) (Barras: A, B, E, F- 60 μ m, C-D-150 μ m)

Figura 12- Anatomia do pecíolo mediano de *Actinostemon verticillatus*, *Erythroxylum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum*



Legenda: Seção transversal do pecíolo mediano. *Actinostemon verticillatus*: A- Vista geral do pecíolo com contorno plano-convexo, projeções laterais conspícuas (seta). *Erythroxylum pulchrum*. B- Sistema colateral e arco (seta). C- Vista geral, contorno plano-convexo. D- Sistema vascular; feixe colateral maior em arco na face abaxial (seta). *Urbanodendron verrucosum*. E- Vista geral, contorno levemente côncavo, com pequenas projeções arredondada (seta). F- Sistema vascular colateral em arco aberto fletido na extremidade (seta) Barras: A, C, E: 200 μm . B, D, F: 150 μm .

Figura 13- Testes histoquímicos realizados nas espécies estudadas

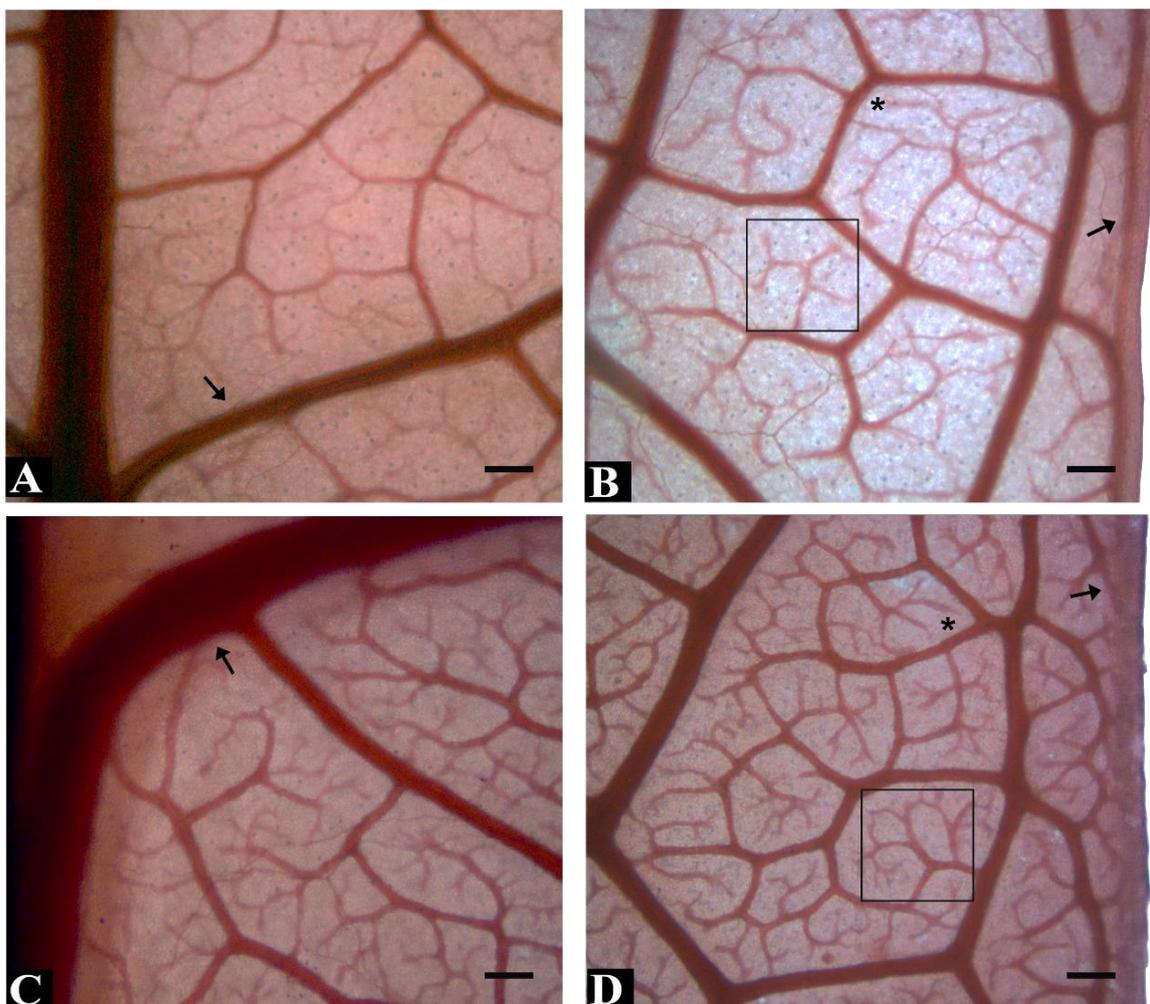


Legenda: A-B: *Urbanodendron verrucosum*: Região intercostal e nervura principal, com dicromato de potássio. *Erythroxylum pulchrum*. C- Nervura principal: idioblasto de substâncias fenólicas, com dicromato de potássio, D- Região intercostal: gotas de óleo no parênquima, com Sudan III. *Actinostemon verticillatus*. E- Pecíolo: bainha amilácea, com Lugol. F- Nervura principal: substância lipídica, com Sudan III. *Senefeldera verticillata*. G- Pecíolo: grãos de amido na medula, com Lugol. H- Região intercostal: presença de substâncias fenólicas, com dicromato de potássio. I- Pecíolo: substância lipídica, com Sudan III. J- Região intercostal, substância lipídica, com Sudan III. K-L- Presença de cristais prismáticos na nervura principal, no colênquima e na região intercostal na bainha do feixe, com luz polarizada. Barras: A-F: 120 µm. G: 200 µm, H-J: 60 µm, K-L: 30 µm.

4.1.1 Padrão de venação

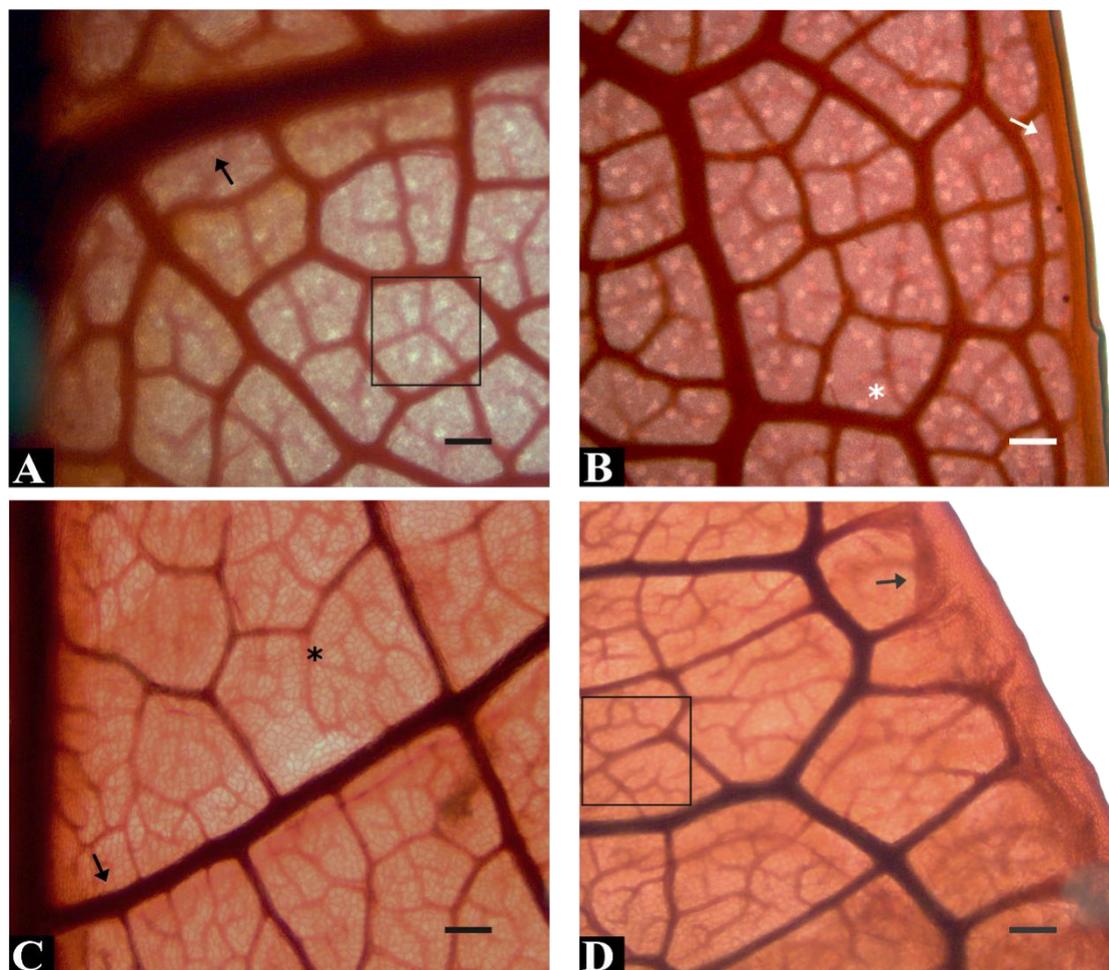
As folhas de todas as espécies apresentam o padrão de venação do tipo camptobroquidódromo. Em *Actinostemon verticillatus*, *Senefeldera verticillata*, *Urbanodendron verrucosum* e *Erythroxylum pulchrum* a venação marginal é anostomosada em forma de arcos (Figuras 14B, 14D, 15B, 15D). A nervura primária é nítida, a partir da base observa-se o afilamento até o ápice. As nervuras secundárias são alternas e ascendentes (Figuras 14A, 14C, 15A, 15C). As espécies apresentam nervuras terciárias reticuladas, com venação laxa ocorrendo em *A. verticillatus*, *S. verticillata* e *E. pulchrum* (Figura 14A-D, 15C-D) e densa *U. verrucosum* (Figura 15A-B). As aréolas são do tipo perfeita, dispostas ao acaso, apresentando contorno predominantemente quadrangular em *A. verticillatus* e triangular a quadrangular em *S. verticillata*; e em ambas as terminações vasculares são tripartidas (Figura 14B-D). Em *U. verrucosum* a aréola pentangular, com terminações vasculares em sua maioria simples (Figuras 15B, 15A). *Erythroxylum pulchrum* apresenta aréola com contorno que varia de quadrangular a pentangular com terminações tripartidas (Figuras 15C-D).

Figura 14- Padrão de venação das espécies de Euphorbiaceae



Legenda: Folha diafanizada. *Actinostemon verticillatus*. A- Nervura secundária (seta), aréola do tipo quadrangular (asterisco), ramificação da nervura tripartidas (retângulo); fimbriada no bordo. B- Padrão do tipo camptobroquidóromo (seta). *Senefeldera verticillata*. C- Nervura secundária (seta). D- Terminações vasculares de bifedas a tripartidas (retângulo) (seta), aréola quadrangular (asterisco). Barras: 200µm.

Figura 15- Padrão de venação de *Urbanodendron verrucosum* e *Erythroxyllum pulchrum*



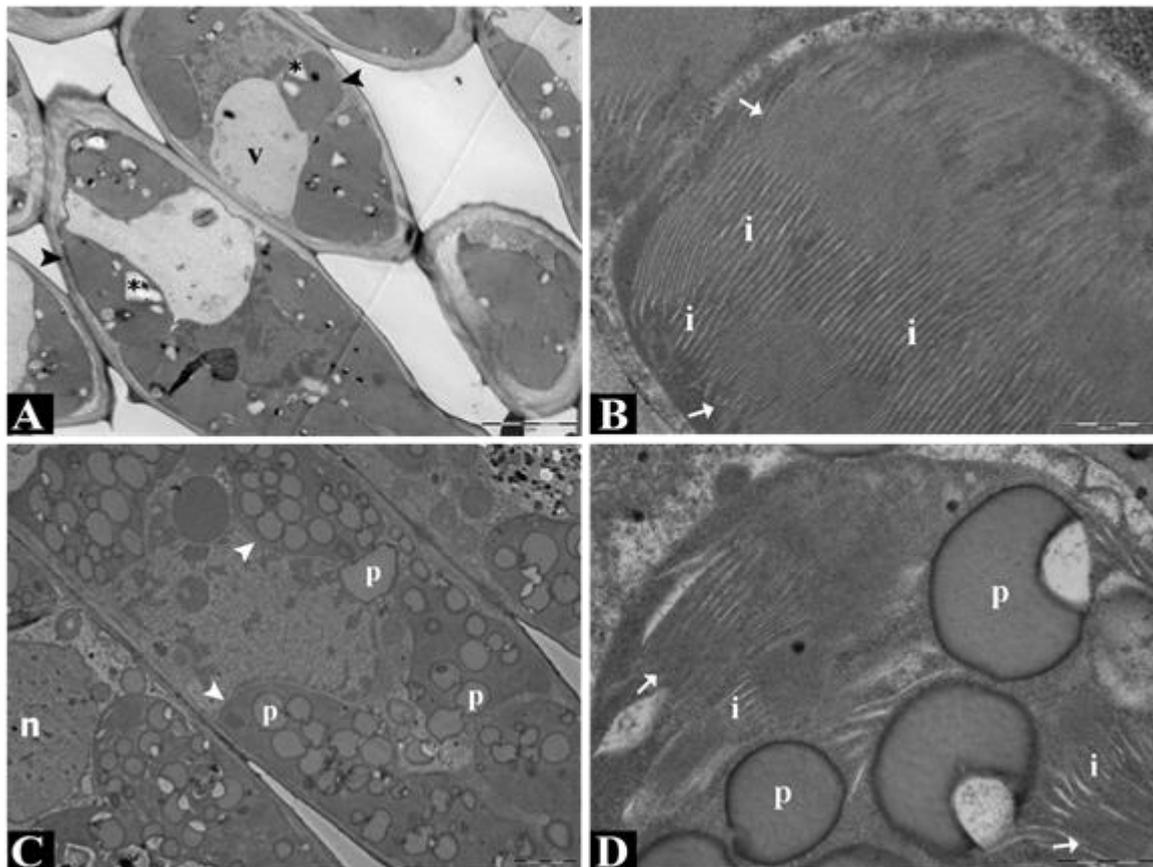
Legenda: Folha diafanizada. *Urbanodendron verrucosum*. A- Nervura secundária (Seta), aréola pentangular (asterisco), terminações vasculares em sua maioria simples (retângulo). B- Nervuras anastomosadas em forma de arco (seta), venação marginal fimbriada. *Erythroxyllum pulchrum*. C- Nervura secundária (seta), terminação vascular tripartida (retângulo). D- Bordo com arcos (seta), aréola pentangular (asterisco). Barras: 200 μ m.

4.1.2 Ultraestrutura dos cloroplastos

A análise ultraestrutural dos cloroplastos presentes no parênquima paliçádico, nas folhas de sol e de sombra de *Actinostemon verticillatus*, mostrou organização distinta. Nas folhas de sombra, os tilacóides estavam organizados em granum amplo, com membranas intergrana conspícuas, grãos de amido presentes e plastoglóbulos esparsos (Figura 16A-B). Nas folhas de sol, os tilacóides formam granum estreito e ocorrem inúmeros plastoglóbulos no cloroplasto (Figura 16C-D).

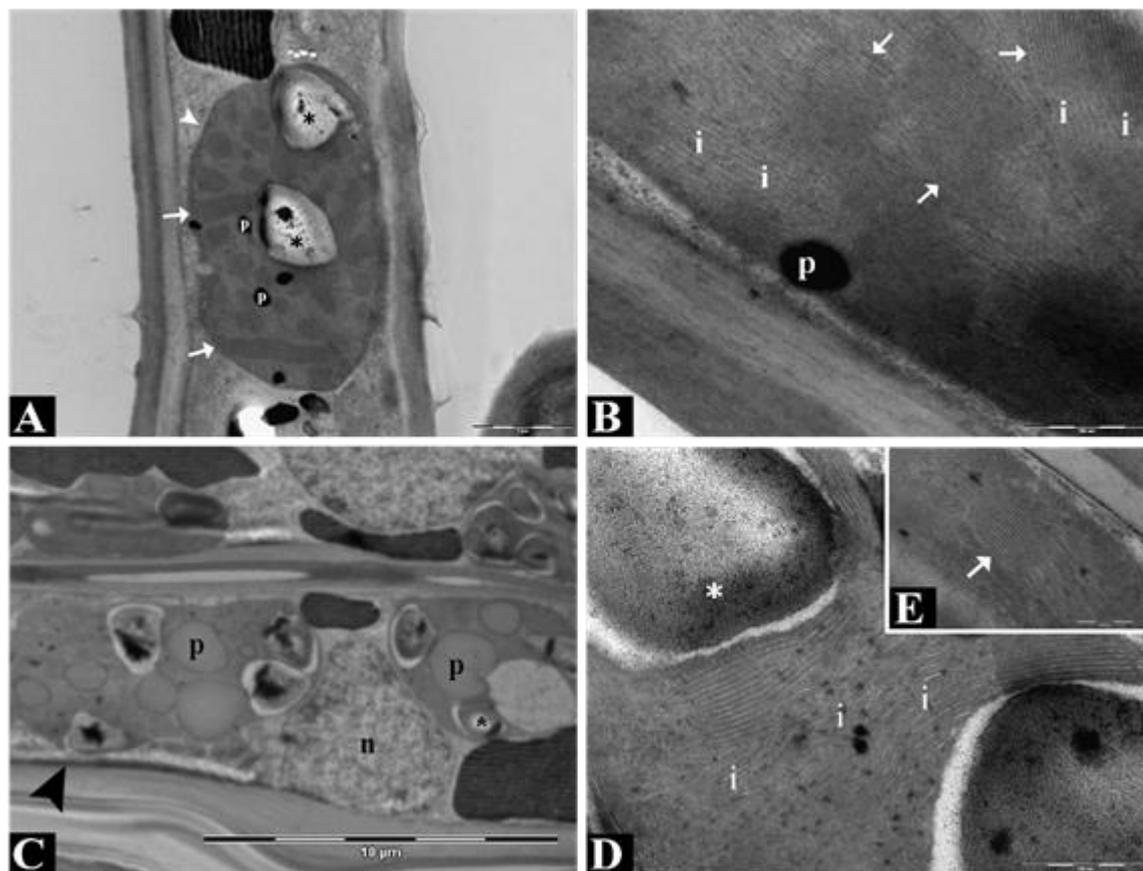
Em *Urbanodendron verrucosum* foram observadas variações ultraestruturais nos cloroplastos do parênquima paliçádico, nas folhas de sombra e de sol. Nas folhas de sombra os granum são numerosos e com maior altura em relação as folhas de sol. Essa última, apresentava inúmeros grãos de amido e plastoglóbulos (Figura 17A-B, 17C-D).

Figura 16- Ultraestrutura dos cloroplastos da folha de sombra e de sol de *A. verticillatus*



Legenda: A- Aspecto geral da folha de sombra evidenciando cloroplastos (cabeça de seta), vacúolo (v), amido (asterisco). B- Detalhe mostrando o granum (seta), membrana intergrana (i). C- Aspecto geral da folha de sol com cloroplastos (cabeça de seta), plastoglóbulos (p) e núcleo (n). D- Detalhe com granum (seta), membrana intergrana (i) e plastoglóbulos (p). Barras: A=5 μ m, B=500 μ m, C=2 μ m,

Figura 17- Ultraestrutura dos cloroplastos das folhas de sombra e de sol de *U. verrucosum*



Legenda: A- Aspecto geral da folha de sombra evidenciando cloroplastos (cabeça de seta), granum (seta), amido (asterisco). B- Detalhe mostrando o granum (seta), membrana intergrana (i) e plastoglóbulo (p). C- Aspecto geral da folha de sol com cloroplastos (cabeça de seta), plastoglóbulos (p) e núcleo (n). D- Detalhe com granum (seta) e membrana intergrana (i). E- Maior detalhe do granum (seta). Barras: A=2µm, B=500µm, C=10µm, D-E=500µm.

4.1.3 Análise Morfológica - variações dos atributos funcionais

A partir da análise dos atributos morfológicos foliares foram identificadas diferenças significativas entre as espécies estudadas. Nas folhas de *Urbanodendron verrucosum*, desenvolvidas sob maior luminosidade, os valores da massa saturada, espessura e suculência, foram significativamente maiores em comparação às folhas de sombra (Figura 18).

Em *Actinostemon verticillatus*, as folhas expostas à luz apresentaram maior massa seca, MFE, densidade e menor AFE em relação àquelas sombreadas (Figura 18). As folhas

de *Erythroxylum pulchrum* apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) para massa seca, MFE e densidade, maiores nas folhas de sol, e AFE, maior nas condições de menos luminosidade (Figura 18).

Os atributos morfológicos apresentaram valores de correlação distintos para folhas de sol e de sombra. Em *A. verticillatus*, as folhas de sombra apresentaram correlação mais positiva entre os atributos espessura e suculência, e mais negativa entre espessura e densidade, em comparação com folhas expostas à maior luminosidade (Figura 19).

O padrão das matrizes de correlação das folhas de sol e de sombra diferiu significativamente em *E. pulchrum*. Nas folhas de sol, a área foliar apresentou valores de r acima de 0,60 quando correlacionada com massa saturada, massa seca, MFE e densidade, enquanto a correlação entre área foliar e AFE foi abaixo de -0,60. Nas folhas sob menor luminosidade, os valores de correlação entre esses mesmos atributos estiveram mais próximos de zero, sugerindo menor correlação entre eles. Por outro lado, os atributos massa saturada e suculência apresentaram correlação significativamente mais alta nas folhas de sombra que nas de sol (Figura 19).

Em *U. verrucosum*, a área foliar apresentou correlação mais positiva com o atributo suculência, nas folhas de sombra, e mais negativa com AFE, nas folhas de sol. Além disso, a correlação entre massa saturada e suculência foi mais alta nas folhas de sol. Por outro lado, a AFE apresentou correlações mais negativas com massa saturada e suculência nas folhas de sombra (Figura 19).

Figura 18- Gráficos de barra relativos à Área foliar (A), Massa saturada (B), Massa seca (C), Espessura (E), Suculência (E), Massa foliar específica (F), área foliar específica (G), Densidade (H) de folhas de sol e de sombra de espécies arbóreas *Actinostemon verticillatus*, *Erythroxylum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum* ocorrentes no PNMCP. Diferenças significativas *= $p < 0,05$

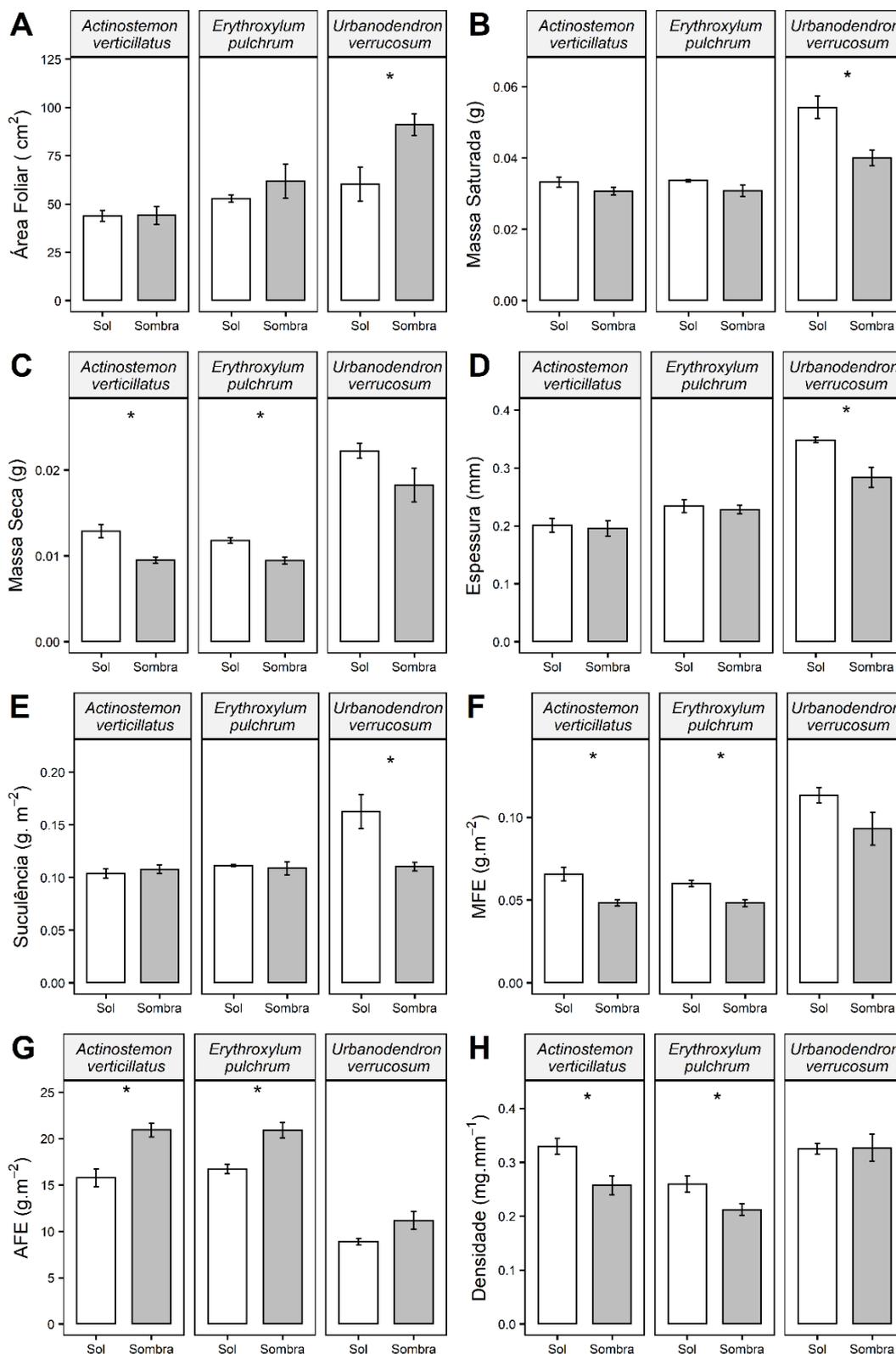
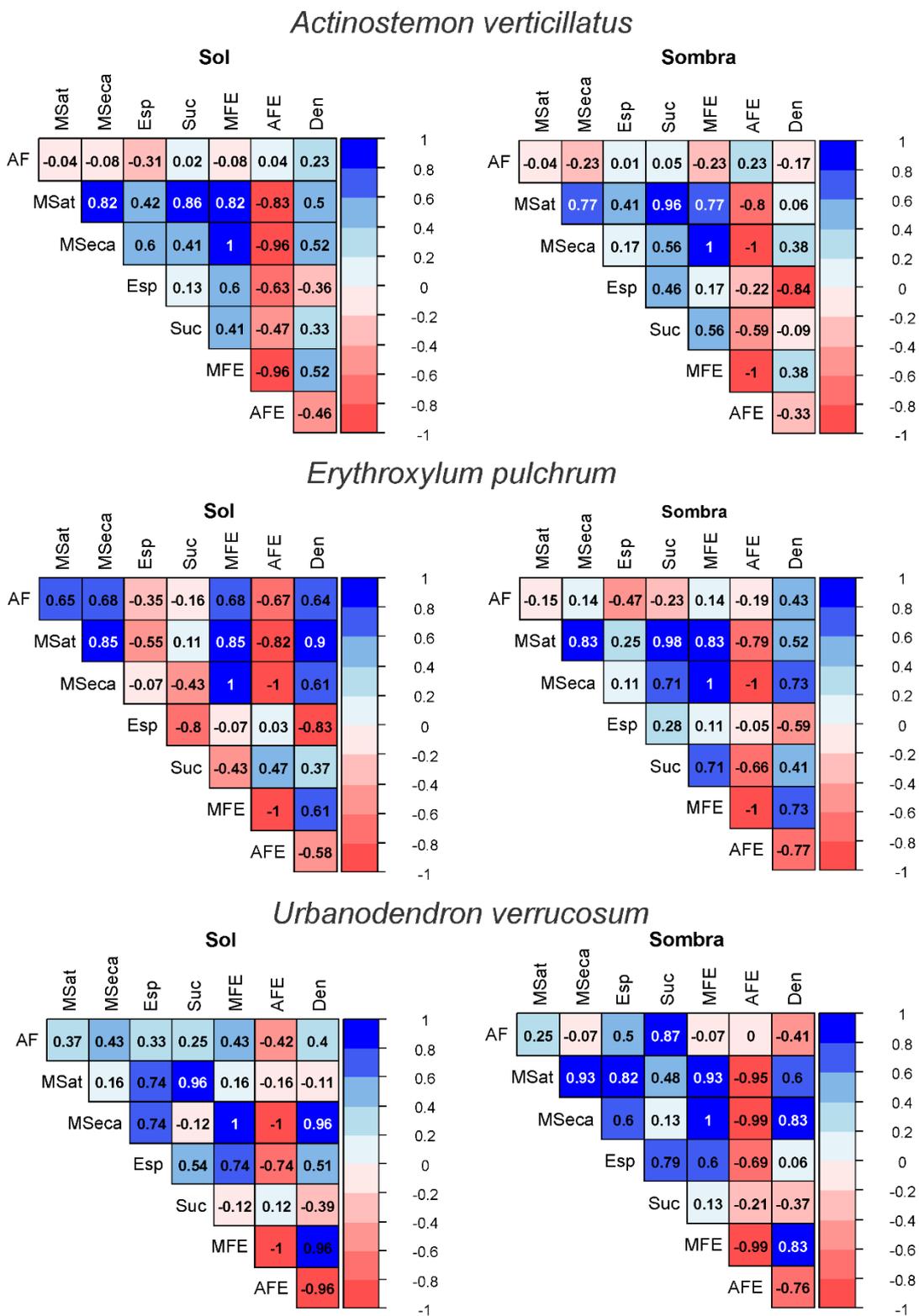


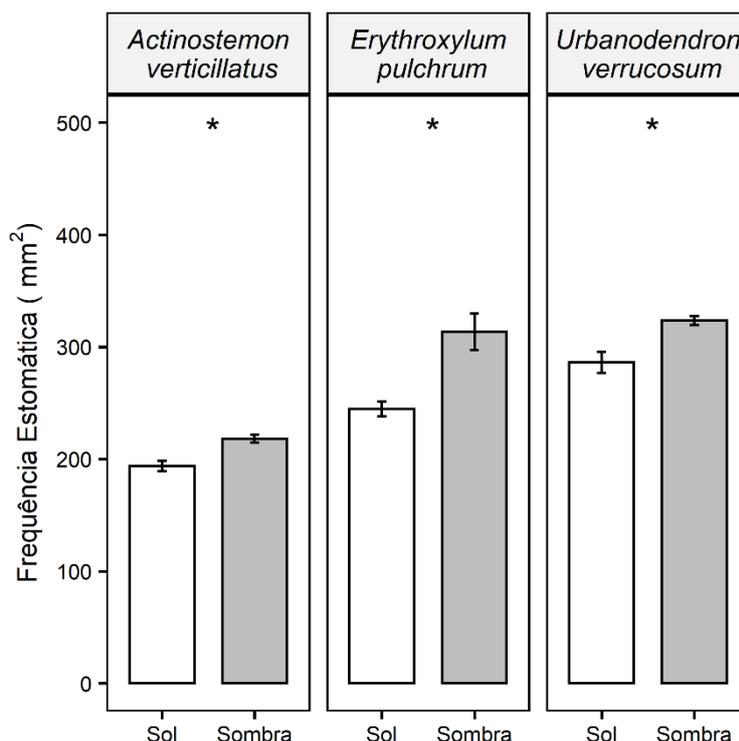
Figura 19- Correlações dos atributos morfológicos foliares



4.1.4 Análise anatômica - variações dos atributos funcionais

A avaliação da frequência estomática das folhas de *Actinostemon verticillatus*, *E. pulchrum* e *U. verrucosum* indicou um aumento significativo nas folhas de sombra (Figura 22).

Figura 20- Frequência estomática de folhas de *Actinostemon verticillatus*, *Erythroxyllum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum*, sob distintos níveis de luminosidade de espécies arbóreas ocorrentes no PNMC. Diferenças significativas $*=p<0,05$

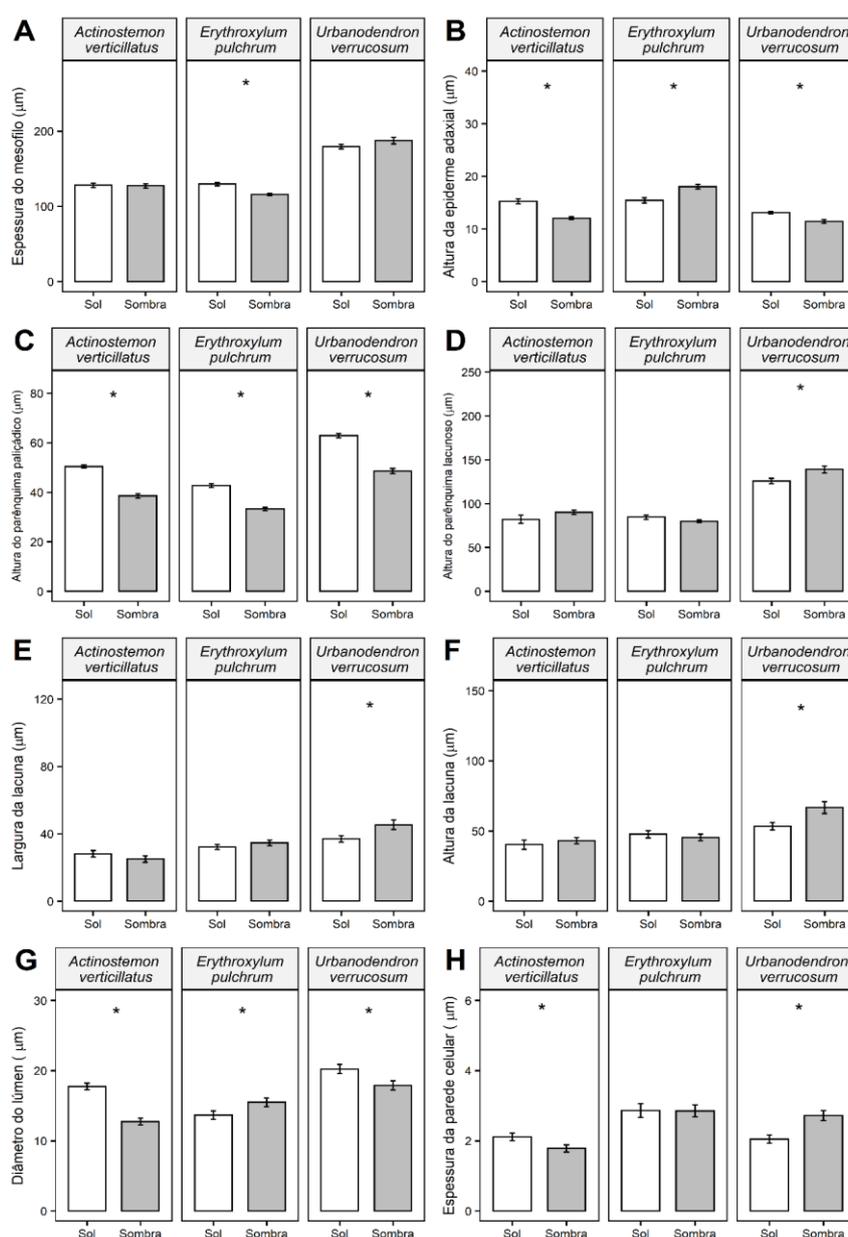


Os atributos anatômicos do mesofilo e da nervura principal das folhas de *A. verticillatus*, *E. pulchrum*, *U. verrucosum* também foram significativamente alterados de acordo com a luminosidade incidente (Figura 21). No caso de *A. verticillatus*, as folhas de sol apresentaram maior altura das células epidérmicas (EAD), espessura do parênquima paliçádico (PP), maior diâmetro tangencial e espessura da parede dos elementos de vasos do metaxilema (Figura 21B-G-H).

Em *E. pulchrum*, as folhas de sol apresentaram, maior espessura do mesofilo (MES) e altura do parênquima paliçádico (PP) (Figura 21A-C). As folhas de sombra, apresentaram maior a altura da epiderme adaxial e diâmetro tangencial dos elementos de vaso (LEV) (EAD) (Figura 21B-G).

As folhas de sol de *U. verrucosum* apresentaram maiores valores de EAD, PP e LEV em comparação às folhas de sombra, ao passo que as folhas de sombra exibiram maiores espessura do parênquima lacunoso (PL), altura e largura da lacuna do parênquima lacunoso (ALPL e LLPL, respectivamente), e espessura da parede do elemento de vaso (Figura 21B-C-D-E-G).

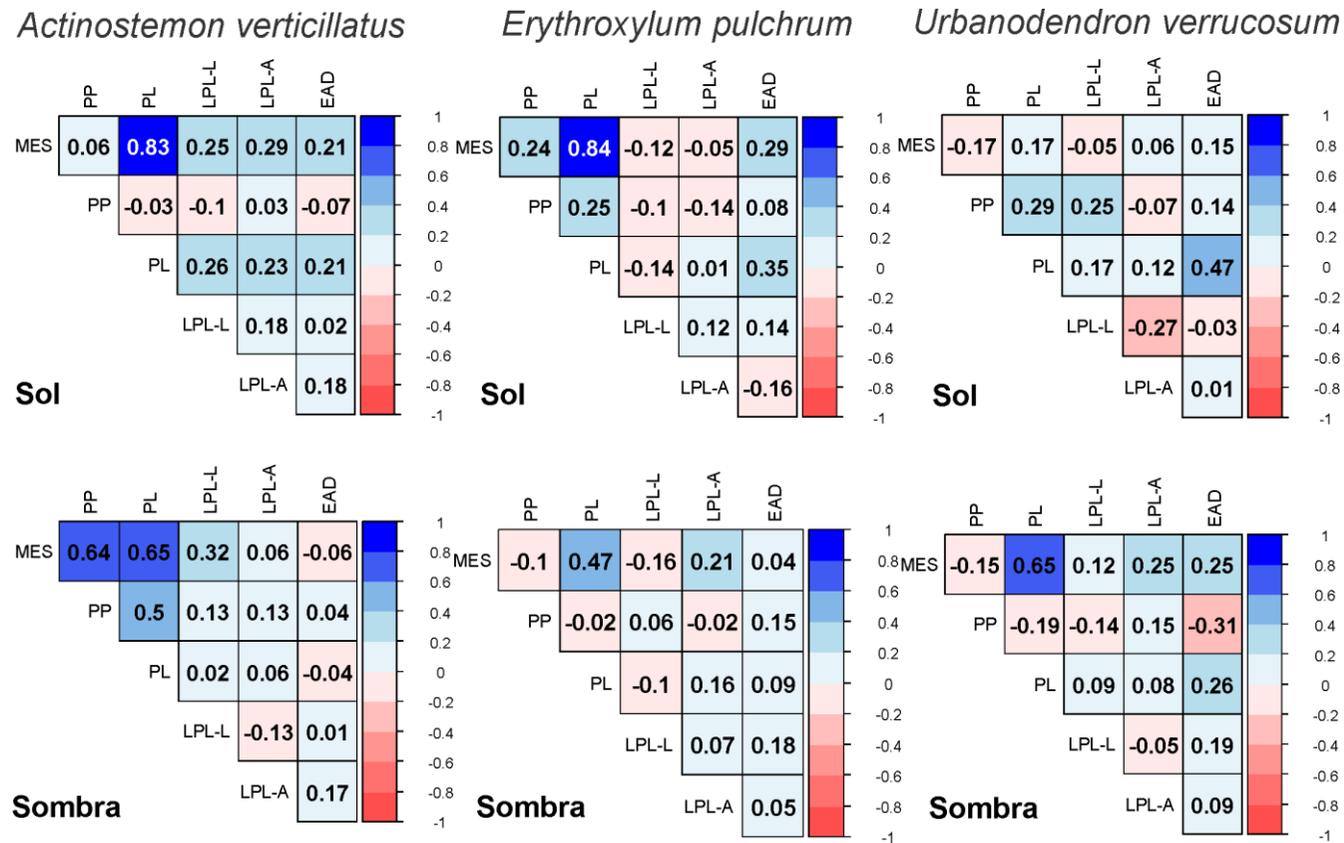
Figura 21- Gráfico de barra do mesofilo (A), Espessura do parênquima paliçádico (B), Espessura do parênquima lacunoso (C), Largura da lacuna do parênquima lacunoso (E), Altura da lacuna do parênquima lacunoso (E), Altura da epiderme adaxial (F) de folhas de sol e de sombra de três espécies arbóreas ocorrentes no PNMC. Diferenças significativas $*=p<0,05$



A análise dos atributos anatômicos das três espécies estudadas, independentemente da condição de luminosidade, evidenciou um valor alto de correlação positiva entre a espessura do mesofilo (MES) e o PL ($r = 0,82$), enquanto a correlação entre MES e PP apresentou $r = 0,52$.

A correlação positiva entre MES e PL foi observada em *A. verticillatus*, nas folhas de sol e de sombra. Contudo, as folhas de sombra da mesma espécie apresentaram correlação mais positiva entre MES e PP, enquanto a correlação se mostrou fraca em condições de maior luminosidade. Além disso, a correlação positiva entre PP e PL, presente nas folhas de sombra, foi ausente nas folhas de sol. Em *E. pulchrum* foi observado o inverso na correlação entre esses atributos apresentado pelas matrizes de correlação das folhas de sol e sombra. As folhas de sol tiveram correlações mais positivas entre MES-PP, MES-PL, e PP-PL, em comparação com as folhas de sombra. Já em *U. verrucosum* a correlação entre MES e PL foi fraca nos indivíduos de sol, e mais significativa nas de sombra. Entre PP e PL, para a mesma espécie, houve correlação levemente positiva nas folhas de sol, e fracamente negativa nas folhas de sombra. (Figura 22)

Figura 22- Correlação entre os atributos anatômicos de *Actinostemon verticillatus*, *Erythroxylum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum*



Legenda: Parênquima paliádico (PP), parênquima lacunoso (PL), largura da lacuna do parênquima lacunoso (LPLL), altura da lacuna do parênquima lacunoso (LPLA), mesofilo (MES), altura da epiderme adaxial (EAD).

4.1.5 Análise comparativa das folhas homobárnicas e heterobárnicas desenvolvidas em menor luminosidade

A partir das análises foi possível classificar as espécies de acordo com a presença da extensão de bainha (folhas heterobárnicas e semi-heterobárnicas) ou ausência (folhas homobárnicas). *Actinostemon verticillatus* e *Senefeldera verticillata* não possuem extensão de bainha, seu mesofilo é contínuo sem formação de compartimento (Figuras 7A, 8A). *Urbanodendron verrucosum* possui extensão de bainha do tipo parênquimática que se estende na direção de ambas as faces da epiderme, apresentando o mesofilo uma separação em compartimentos (Figura 10A). *Erythroxylum pulchrum* possui extensão de bainha em direção à face adaxial da epiderme, sendo classificada como folhas semi-heterobárnicas, formado por células parenquimáticas e mesofilo parcialmente compartimentalizado (Figura 11A).

As espécies apresentaram diferenças quanto a altura e largura das extensões de bainha. *Urbanodendron verrucosum* apresentou maior altura das EBF, enquanto *E. pulchrum* maior largura (Figura 23A-B).

Actinostemon verticillatus e *U. verrucosum* apresentaram maior condutividade hidráulica nas folhas expostas a maior luminosidade e *E. pulchrum* naquelas expostas a menor luminosidade (Tabela 2). A frequência estomática, o comprimento do poro estomático e condutância estomática foram maiores nas folhas de sombra de todas as espécies analisadas (Figura 20, 24) (Tabela 2).

Figura 23- Altura e largura da extensão de bainha de *Erythroxylum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum* sob distintos níveis de luminosidade de espécies arbóreas ocorrentes no PNMCP. Diferenças significativas $*=p<0,05$

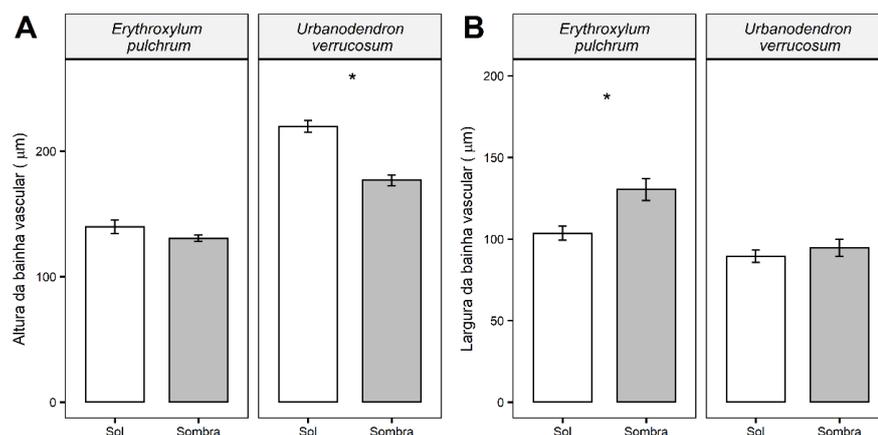


Figura 24: Comprimento do poro estomático de folhas de *A. verticillatus*, *Erythroxylum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum*, sob distintos níveis de luminosidade de espécies arbóreas ocorrentes no PNMC. Diferenças significativas $*=p<0,05$

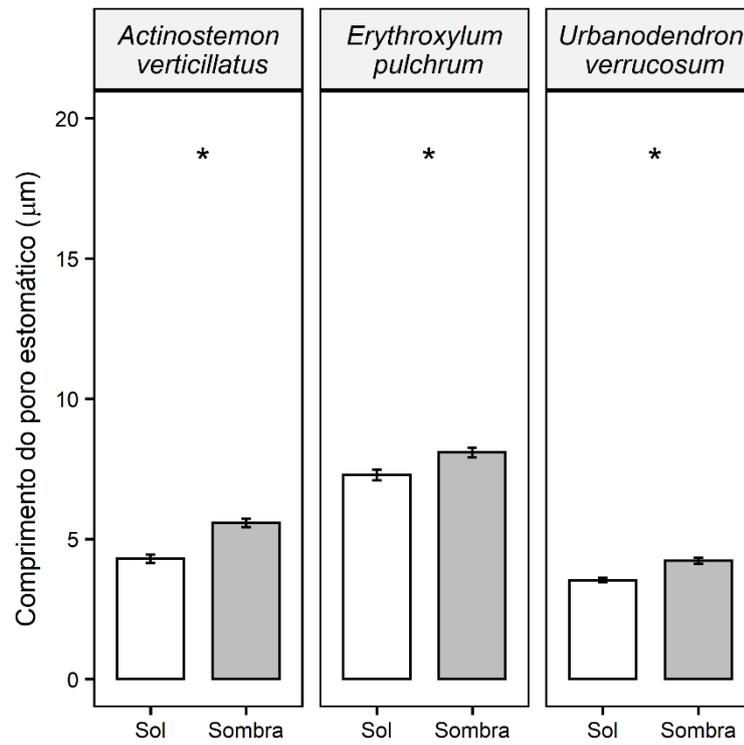


Tabela 2- Tipos estruturais foliares sob diferentes condições de luminosidade, sistema vascular, condutividade hidráulica e atributos funcionais do complexo estomático das quatro espécies

Espécies	Tipo de folha	Sistema vascular da nervura principal	Condutividade hidráulica	Condição luminosa	Frequência estomática mm ²	Poros estomático μm	Condutância estomática mm.s ⁻¹
			772,6408	Sol	193,9	4,5	868
<i>A. verticillatus</i>	Homobárca	feixe maior em arco situado na face abaxial e outro menor plano voltado para a face adaxial	205,1394	Sombra	218,04	6,5	1230,3
<i>S. verticillata</i>	Homobárca	feixe maior em arco situado na face abaxial e pequeno arco voltado para a face adaxial	-----	Sombra	212,5	5,4	1163,4
			271,6329	Sol	244,7	7,2	1779,8
<i>E. pulchrum</i>	semi-heterobárca	feixe maior em arco situado na face abaxial e pequeno arco voltado para a face adaxial	451,1242	Sombra	313,4	8,9	2794,7
			1307,6718	sol	286,2	3,5	1009,1
<i>U. verrucosum</i>	Heterobárca	feixe em arco situado na face abaxial com a sua extremidade fletida para face adaxial					
			800,1174	sombra	323,3	4,3	1411,8

5 DISCUSSÃO

5.1 Atributos morfo-anatômicos das folhas de sombra e sol

Os resultados referem-se às análises dos caracteres morfo-anatômicos das folhas de sombra e de sol das seguintes espécies: *Actinostemon verticillatus*, *Erythroxylum pulchrum* e *Urbanodendron verrucosum* ocorrentes no Parque Natural Municipal do Curió. No que diz respeito às análises dos atributos morfológicos foliares, foram identificadas diferenças significativas para as três espécies estudadas. As folhas de sol *A. verticillatus* apresentaram maior densidade, massa seca, MFE e menor área foliar, enquanto que *E. pulchrum* apresentou os três últimos atributos morfológicos nas folhas desenvolvidas nas mesmas condições de luminosidade. Nas folhas de *U. verrucosum*, sob maior luminosidade, foram observados valores mais elevados para massa saturada, espessura e suculência, e menores para área foliar específica (AFE).

Os estudos de diversos autores corroboram com os nossos resultados, mencionando que a área foliar específica é um atributo morfológico dependente condições ambientais, incluindo a luz, indicando a sua alta plasticidade (GRIME 1979, DAHLGREN et al. 2006, ROSSATTO et al. 2010). As análises realizadas por MARKESTEIJN et al. 2007, SARIJEVA et al. 2007 também demonstraram a redução da lâmina foliar nas folhas desenvolvidas sob intensa luminosidade.

Resultados similares foram observados em outros estudos: por exemplo, folhas de sol apresentaram maior massa seca, folhas de tamanho reduzido (menor AFE) (GRATANI 2014), e paliçádico mais espesso (ROSSATTO & KOLB 2013). O aumento em espessura do tecido paliçádico é importante para evitar a fotoinibição nas folhas de sol e está vinculado a um possível aumento das taxas fotossintéticas e melhor aproveitamento da luz direta (MARKESTEIJN et al. 2007, TAIZ et al. 2017).

Nas espécies estudadas foi observado um aumento dos valores referentes à massa seca, MFE e densidade foliar, refletindo a importância do controle do balanço hídrico e energético da planta, como observado por Cornelissen et al. (2003). Isso porque é através da folha que ocorrem as trocas gasosas e a obtenção de energia luminosa utilizada no processo de fotossíntese. Em condições de alta exposição à luz solar, a diminuição da

superfície da lâmina foliar reduz a área de contato da folha com o ambiente externo, amenizando a evapotranspiração.

A espessura foliar promove um aumento na capacidade fotossintética e maior longevidade das folhas (NIINEMETS 1999, CORNELISSEN et al. 2003). Nesse estudo, as mudanças significativas na AFE foram observadas em *A. verticillatus* e *U. verrucosum*. Na primeira espécie, houve uma diminuição da AFE e um aumento na densidade foliar, frente ao aumento da intensidade luminosa. Em *U. verrucosum*, a redução da AFE foi inversamente proporcional à espessura foliar. O aumento da espessura acompanhado da diminuição da AFE foi observado em outras espécies (DIAS 2005, SILVA 2010, DARDENGO et al. 2017). O aumento demasiado de irradiância nas folhas promove uma fotoinibição que, em níveis crônicos, diminui a taxa fotossintética máxima (TAIZ et al. 2017). As espécies supracitadas apresentaram mudanças estruturais que parecem manter o funcionamento do órgão, sem prejuízos.

As células da epiderme adaxial das espécies estudadas apresentaram variações quanto à altura, nas folhas de sol em relação as de sombra em *A. verticillatus* e *U. verrucosum*. A epiderme tem a função de revestimento e facilita a entrada de luz (VOLGELMAN & MARTIN, 1993), direcionando-a ao tecido clorofilado. O tamanho das células epidérmicas, o espessamento cuticular são atributos que podem ser estimulados pela intensa luminosidade (WALDHOFF & FURCH 2010). A alta luminosidade também pode acarretar o aumento em espessura do tecido epidérmico, esse aumento foi observado em *A. verticillatus* e *U. verrucosum* nas folhas de sol. Dickson (2000) citou que há uma diminuição da temperatura foliar devido as propriedades de reflexão das células epidérmicas, com o formato lenticular, que protegem as folhas do excesso de luz incidente e mantêm a temperatura foliar ideal para os processos fisiológicos.

Cada mesofilo foliar direciona o feixe luminoso de forma diferenciada. Na estrutura foliar dorsiventral, a luz difusa incide sobre o parênquima paliçádico de maneira uniforme atingindo os cloroplastos (VOLGELMAN & MARTIN 1993). Em algumas espécies ocorre a duplicação e o alongamento do tecido paliçádico, como observado nesse trabalho em *U. verrucosum*, *E. pulchrum* e *A. verticillatus*.

Os atributos anatômicos do mesofilo foliar de *E. pulchrum* e *U. verrucosum* também foram significativamente alterados de acordo com a luminosidade incidente. No caso de *U. verrucosum*, as folhas de sombra apresentaram maior espessura do parênquima lacunoso (PL) e altura (ALPL) da lacuna do parênquima lacunoso, enquanto a espessura da

epiderme adaxial (EAD) e do parênquima paliçádico (PP) foi superior nas folhas de sol. Em *E. pulchrum*, folhas submetidas a maior incidência de luz apresentaram maior PP, e menores PL e EAD sob tais condições.

Em *A. verticillatus* as folhas de sol apresentaram maiores valores de MFE, densidade foliar, espessura do paliçádico e altura da epiderme, porém, a espessura total do mesofilo foi menor quando comparada à de sombra. Geralmente os trabalhos que investigam as variações estruturais entre as folhas de sol e sombra, descrevem as folhas de sol como mais espessas e menores. No entanto, ao compararmos as diferenças de espessura do parênquima paliçádico e lacunoso, o primeiro foi maior nas folhas de sol enquanto o segundo foi maior nas folhas de sombra. As células alongadas do parênquima paliçádico, nas folhas de sol, facilitam as trocas do dióxido de carbono, entre as células do mesofilo e os espaços intercelulares. A fotossíntese depende do balanço interno entre as concentrações de luz e o dióxido de carbono. O aumento da espessura da folha, promovido pelo aumento do número de camadas do parênquima paliçádico, influencia diretamente o balanço e otimiza a taxa total da fotossíntese (DICKSON 2000, SILVA 2010).

As folhas coletadas nos ramos no interior da copa das espécies *A. verticillatus*, *U. verrucosum* e *E. pulchrum* expressaram resultados que indicam ajustes das espécies às condições de luminosidade menor, caracterizando as chamadas folhas de sombra (DIAS 2005). Foi observado o aumento em altura da lacuna do parênquima lacunoso e da área foliar específica, uma característica plástica que acompanha os níveis de sombreamento. Esta estratégia favorece o aumento na capacidade de interceptação de luz nos ambientes pouco luminosos onde essas folhas estão dispostas (GRATANI 2014). Espaços intercelulares presentes no parênquima lacunoso geram uma superfície ar-água que refletem a luz difusa aproveitando ao máximo a baixa luminosidade que chega no interior da copa (MAJEROWICZ et al. 2019). DeLucia et al. (1996), ao investigarem a contribuição da refletância intercelular para a fotossíntese em folhas de sombra, destacaram que a maior proporção de parênquima lacunoso nas folhas sombreadas aumenta o espelhamento de luz interna e a absorvância. Portanto, o formato irregular, com projeções laterais, ocorrentes nas células do parênquima lacunoso, possibilita a refração e reflexão da luz, levando a um melhor aproveitamento de luz em áreas mais sombreadas.

Em relação aos demais atributos anatômicos, a epiderme adaxial de *A. verticillatus* e *U. verrucosum* apresentou-se maior nas folhas de sol, enquanto em *E. pulchrum* foi significativamente maior nas folhas de sombra. As folhas de sol de *A. verticillatus*, *E.*

pulchrum e *U. verrucosum* apresentaram maior altura do parênquima paliçádico. As folhas de sol de *U. verrucosum* apresentaram tanto a altura do parênquima lacunoso quanto a de suas lacunas maiores, diferindo das lacunas largas encontradas nas folhas de sombra.

As matrizes de correlação dos atributos anatômicos fornecem dados sobre os atributos funcionais diferenciados em cada uma das espécies desenvolvidas sob diferentes níveis de luminosidade. Tais matrizes apresentaram uma tendência geral de correlação positiva entre a espessura do mesofilo e o parênquima lacunoso, sugerindo um padrão constitutivo de maior investimento na formação do PL. O desenvolvimento de espaços intercelulares no mesofilo ocorre nas etapas iniciais do desenvolvimento foliar, e colabora com o aumento da condutância foliar (BAILLIE, FLEMING 2020).

Por outro lado, nas folhas de sombra de *A. verticillatus*, o parênquima paliçádico apresentou correlação positiva não somente com MES, mas também com PL. A correlação positiva entre MES, PP e PL é esperada, visto que ambos os tipos parenquimáticos contribuem para o aumento da espessura do mesofilo foliar. A ausência de correlação significativa de PP com os outros dois atributos nas folhas de sol de *A. verticillatus* pode ter sido um reflexo do maior investimento na formação de PP, com vistas ao maior aproveitamento da luz em condições de maior luminosidade, e conseqüentemente maior assimilação de CO₂ dependente da luz (LEMOS et al. 2018, HERTEL et al. 2021).

A tendência supracitada de correlação entre MES e PL esteve ausente nas folhas de sol de *U. verrucosum*. Ao mesmo tempo, as folhas de sombra de *U. verrucosum* apresentaram maior PL, e lacunas com maiores altura e largura que nas folhas de sol. Esse padrão esteve presente somente nessa espécie, a qual apresenta folhas descritas como heterobáricas. As folhas desse tipo possuem maior tendência a investir em lacunas no mesofilo foliar, possivelmente como uma resposta à segmentação do parênquima lacunoso devido à presença das extensões de bainha vascular (LYNCH et al. 2012).

Ainda sobre *U. verrucosum*, foi possível observar correlação positiva entre a espessura da epiderme adaxial e PL, nas folhas de sol, e correlação negativa entre EAD e PP, nas folhas de sombra. O aumento da espessura da epiderme é considerado, junto com o aumento da espessura da cutícula, como uma resposta ao aumento da irradiância luminosa, e conseqüentemente um mecanismo de redução da perda de água (HERTEL et al. 2021). Neste caso, o aumento na EAD acompanhou o de PP, nas condições de maior luminosidade, justificando a correlação positiva entre tais atributos.

Alguns autores analisaram a ultraestrutura dos cloroplastos desenvolvidos sob intensa luminosidade e observaram a plasticidade de algumas características, a destacar: poucos tilacoides formando grana, e muitos grãos de amido. Diferente, os cloroplastos desenvolvidos sob baixa luminosidade apresentam elevado número de tilacoides, com maior grau de empilhamento e ausência de grãos de amido. A largura do granum possibilita maior investimento no complexo antena (LICHETHALER et al. 1981, 1984, MATHUR et al. 2018). Os atributos ultraestruturais encontrados nos cloroplastos de *A. verticillatus* e *U. verrucosum* desenvolvidos em distintos graus de luminosidade corroboram estudos prévios.

Nas folhas de sombra, de ambas as espécies, o ajuste do aparato fotossintético está relacionado com a necessidade de maximizar a absorção luminosa para geração de ATP, com a presença de pilhas de tilacoides maiores, para que seja eficiente na biossíntese de carboidratos. Havia menor quantidade de grãos de amido e membranas intergrana conspícuas. Enquanto nas folhas de sol ocorriam cloroplastos com pilhas menores de tilacoides e ainda, presença de inúmeros grãos de amido e plastoglóbulos, pois segundo Mathur et al. (2018) existe a necessidade de maximizar a capacidade do PSII para melhor utilização da alta produção energética e ao mesmo tempo lidar com o excesso de luminosidade.

5.2 Atributos químicos - metabólitos primários e secundários

Os metabólitos secundários (especiais) apresentam variadas funções para as plantas que os produzem, como as de sinalizadores químicos, que permitem à planta responder a estímulos do ambiente, defesa contra herbívoros, patógenos e fornecem proteção contra a radiação solar (HARTMANN 2007).

As espécies lenhosas estudadas pertencem a grupos ecológicos que permanecem em sistemas florestais por mais tempo, proporcionando maior interação entre diferentes indivíduos. Por isso, foram avaliados alguns metabólitos primários e especiais, de reserva e sinalizadores que integram o sistema de defesa. O primeiro grupo de substâncias testado abrangeu os lipídios que são moléculas hidrofóbicas cujos papéis são diversos nas células, como fonte alternativa de energia e material estrutural. Foi evidenciada a presença de

cutícula espessa nas espécies *U. verrucosum*, *S. verticillata*, *E. pulchrum* e delgada em *A. verticillatus* na região intercostal, ao nível do terço médio foliar. RAVEN et al. (2014) descreveram a importância da cobertura da superfície foliar pela cutícula, constituída por cera e cutina, dois tipos de lipídios que formam uma barreira contra a perda de água para o ambiente.

A família Lauraceae é constituída por espécies lenhosas produtoras de óleo essencial, constituído na sua maioria por mono e sesquiterpenos, importantes na indústria química. De Gonçalves et al. (2018) descreveram para os gêneros *Nectandra*, *Ocotea* e *Enclicheria* a presença de células secretoras com composição lipídica observadas no parênquima paliçádico; amido no parênquima medular e substâncias fenólicas no mesofilo. Em *U. verrucosum* também foram encontradas substâncias fenólicas no colênquima e parênquima da nervura principal e no parênquima lacunoso; e idioblastos de óleo/mucilagem no mesofilo e na nervura principal. Essas estruturas secretoras internas só liberam os componentes voláteis após injúrias provocadas por agentes bióticos e a consequência dessa interação é a redução gradativa do ataque devido a sinalização química emitida pela própria espécie emissora e outras vizinhas (GOTTLIEB & SALATINO 1987). Gotas de óleo também foram encontradas em diferentes tecidos e regiões da folha de *E. pulchrum* como no colênquima e parênquima lacunoso; e no parênquima e colênquima da nervura principal de *A. verticillatus* e *S. verticillata*.

Foi observada a presença de bainha amilífera junto aos feixes condutores e grãos de amidos presentes no parênquima medular do pecíolo de *A. verticillatus* e *S. verticillata*. O amido é um polissacarídeo produto do metabolismo primário das plantas que atua como fonte principal de reserva energética, além de ser um importante elemento estrutural da célula (RAVEN et al. 2014).

Entre os gêneros da família Erythroxylaceae, *Erythroxylum* é o maior gênero e o mais estudado do ponto de vista químico que apresenta elevado número de terpenos, flavonoides e substâncias outros fenóis com alta atividade antitumoral (NETO 2021). Substâncias fenólicas estavam presentes no colênquima de *E. pulchrum*. As substâncias fenólicas abrangem por exemplo os flavonoides, os taninos e as ligninas (CHEYNIER et al. 2013).

Trata-se de um grupo quimicamente heterogêneo, algumas substâncias são solúveis apenas em solventes orgânicos, outros são ácidos carboxílicos e glicosídeos solúveis em água e há também os fenóis que são polímeros insolúveis. Por tamanha diversidade

química, as substâncias fenólicas desempenham funções importantes nas espécies vegetais. Como a atração de polinizadores, inibição do crescimento de plantas vizinhas (alelopatia), suporte mecânico, defesa contra herbívoros e patógenos (ÖZEKER 1999). Segundo Taiz et al. (2017), as substâncias fenólicas simples e flavonoides atuam como filtros solares e removem oxidantes nocivos e radicais livres que são induzidos pelos fótons de alta energia da luz UV, além de possuir atividade biológica com ação antimicrobiana (CARDIEL et al. 2020).

Muitas famílias botânicas sintetizam os cristais de oxalato de cálcio com ampla distribuição no corpo da planta e com formatos distintos com relevância taxonômica, além de possuir a funcionalidade para a eliminação do excesso de cálcio devido a toxicidade (PAIVA 2019). Cristais prismáticos de oxalato de cálcio foram observados no colênquima, no parênquima, junto aos elementos condutores do floema no pecíolo e na nervura principal de *S. verticillata*. Segundo Cardiel et al. (2020) os cristais têm sido observados em numerosos gêneros da família Euphorbiaceae. Os autores ainda citaram que há um predomínio de cristais prismáticos, acompanhado de estiloides e drusas de oxalato de cálcio.

Os cristais são formados de cálcio derivado do ambiente e de oxalato sintetizado biologicamente. Paiva e Machado (2005), relataram que ao fornecerem doses elevadas de cálcio para as plantas foi observado um aumento considerável na quantidade de cristais de oxalato. As inúmeras hipóteses sobre as funções do cristal de oxalato de cálcio nas plantas ressaltam que a ocorrência dele pode trazer alguns benefícios para as plantas que os produzem. Entre as funções estão a regulação de cálcio, captação e reflexão de luz e desintoxicação de metais (FRANCESCHI 2001, NAKATA 2003, PAIVA 2019).

5.3 Folhas homobárca e heterobárca – padrões de venação

As folhas heterobárca são formadas por extensão de bainha alcançando a epiderme adaxial e abaxial, com células parenquimáticas ou esclerenquimáticas, que formam compartimentos no mesófilo foliar e as folhas homobárca são aquelas que não possuem a extensão de bainha (ESAU 1961, KENZO et al. 2007, SACK et al. 2015). Rodrigues et al. (2017) observaram que em algumas espécies a extensão da bainha do feixe

estava voltada apenas para face adaxial e foram designadas pelas autoras como folhas semi-heterobáricas.

As análises anatômicas permitiram identificar diferenças na constituição dos feixes condutores e suas bainhas. *Actinostemon verticillatus* e *Senefeldera verticillata* apresentam folha homobárica, *Urbanodendron verrucosum* folha heterobárica e *Erythroxyllum pulchrum* folha semi-heterobárica.

A dinâmica de funcionamento de cada um desses tipos foliares depende do conjunto de atributos funcionais que abrangem tecidos clorofilados e rede de venação no mesofilo à fotossíntese e ao suporte mecânico. Os estudos mencionam por exemplo, diferenças quanto ao fluxo dos gases, sendo o fluxo lateral maior nas folhas homobáricas (WYLIE 1952, SACK et al. 2015, TANEDA et al. 2016, RODRIGUES et al. 2017).

As folhas de sombra de *U. verrucosum* possuem a altura da extensão de bainha parenquimática com valor significativamente superior, que atuam como “janelas” transparentes e enriquecem as áreas mais internas do mesofilo com alto nível de radiação, potencializando a taxa fotossintética do compartimento (NIKOLOPOULOS et al. 2002). Rodrigues et al. (2017) descreveram a eficiência quanto ao uso da água, a elevada taxa de transpiração e assimilação de gás carbônico nas espécies heterobáricas. Esse conjunto de características foi observado também em *U. verrucosum* que apresentou elevada condutância estomática, frequência e altura do poro estomático frente as amplas lacunas na face adaxial da lâmina foliar.

A arquitetura hidráulica das folhas apresenta uma diversidade de padrões que são importantes para o desenvolvimento da planta. Sack e Scoffoni (2013) citaram que o padrão de venação broquidódomo possibilita maior condução hídrica, devido ao alcance das ramificações e do encontro da nervura secundária na margem foliar. Os autores também ressaltaram que, quanto mais elevada a densidade de venação, maior condutividade foliar e taxas de trocas gasosas. Todas as espécies estudadas apresentaram o padrão camptobroquidódromo com variações na densidade e terminações vasculares.

A quantidade de ramificação nas aréolas e suas interconexões determinam a densidade da nervura, que é inversamente proporcional com a área foliar. As folhas que apresentam elevada densidade das nervuras possuem menor distância entre as nervuras e a epiderme, facilitando o trajeto do transporte hídrico através do mesofilo, cavidade subestomática e evaporação, completando a condutividade foliar (SACK & SCOFFONI 2013). Outros trabalhos citam que folhas com padrão de venação denso possuem alta

proporção do parênquima paliçádico em relação do parênquima lacunoso (WYLIE 1951 1952). Este padrão de distribuição foi observado em *U. verrucosum* que possui venação densa, maior diâmetro tangencial e espessura da parede dos elementos de vasos. Outros atributos funcionais importantes relativos à condução hidráulica estão relacionados com a baixa densidade das nervuras e o maior diâmetro tangencial dos elementos de vaso, características que podem gerar uma susceptibilidade a formação de embolias (SACK & SCOFFONI 2013). *Actinostemon verticillatus* possui venação laxa, maior diâmetro tangencial e maior espessura da parede dos elementos de vasos.

Barbosa et al. (2019) observaram diferenças nos aspectos anatômicos relacionados ao diâmetro dos elementos de vasos, poro estomático e Kfoliar nas folhas homobáricas e heterobáricas. Os autores destacaram que as folhas heterobáricas possuíam maior diâmetro dos elementos de vaso e poro estomático e menor Kfoliar nas folhas de sombra, ressaltando que a extensão de bainha influencia a arquitetura hidráulica foliar sob distintos graus de luminosidade. Os resultados desse estudo demonstraram que *U. verrucosum* e *E. pulchrum* apresentaram maiores diâmetros dos elementos de vaso nas folhas de sol. O poro estomático das folhas de *E. pulchrum* desenvolvidas em distintas luminosidades apresentaram maiores do que das folhas homobáricas, indicando maior Kfoliar.

A condutividade hidráulica foliar (Kfoliar) depende de fatores relacionados com a condutância dentro do xilema (Kx) e com a condutância fora do xilema (Km), que inclui os caminhos do parênquima vascular, extensão de bainha, parênquima fotossintético (SACK et al. 2015, TANEDA et al. 2016, SCOFFONI et al. 2017). Baresh & Boyce (2019) mencionam a correlação positiva entre a condutividade hidráulica e a condutância estomática. Além destas observações, os autores frisaram que a resistência hidráulica do mesófilo é maior do que a resistência dentro do xilema e que a resolução estaria relacionada com a densidade das nervuras.

Os resultados encontrados para as folhas de sol de *A. verticillatus* e *U. verrucosum* diferiram dos observados por Baresh & Boyce (2019), pelo fato de as espécies apresentaram elevada condutância hidráulica e menor condutância estomática. Estes resultados podem ser explicados pelo controle da transpiração realizado pelo menor comprimento do poro estomático. Por outro lado, as folhas desenvolvidas dentro das copas das árvores apresentaram maior comprimento do poro estomático e maior condutância estomática. De acordo com Driesen et al. (2020), os fatores ambientais relacionados com o

gradiente de luminosidade e umidade influenciam na abertura do poro estomático e na condutância estomática. Os autores ressaltam que o déficit de pressão de vapor da água no mesófilo está relacionado com a diferença entre a saturação de vapor nesta região foliar e o ambiente.

A condutância fora do xilema está relacionada com a proporção do parênquima paliçádico e do parênquima lacunoso. As espécies com menor densidade das nervuras apresentam alta proporção do parênquima lacunoso, o que compensaria na distribuição do fluxo hídrico (SACK & SCOFFONI 2013). Somente *U. verrucosum* possui um padrão de venação denso com terminações vasculares simples, mas que apresenta uma extensão de bainha importantes na distribuição de luz e um fluxo de nutrientes. A espécie diferente do citado pelos autores, investiu na proporção lacunas do parênquima lacunoso. *Actinostemum verticillatus* e *S. verticillata* apresentam folhas homobáricas com um padrão de venação laxa e muito ramificada com terminações vasculares tripartidas, irrigando o mesófilo. *Erythroxylum pulchrum* possui nervuras com maior largura na extensão de bainha e venação de calibre pequeno difuso no mesófilo. Essa espécie com folha semi-heterobárica investiu na proporção dos tecidos clorofilados, com amplas lacunas. Griffiths et al. (2012) ao analisar a fisiologia das células de bainha do feixe em plantas C3 e C4, verificaram inúmeras funções quanto ao transporte hídrico, de nutrientes, através dos canais e bombas, carregamento do floema, armazenamento e controle estomático.

CONCLUSÕES

Os resultados morfo-anatômicos, histoquímicos e ultraestruturais, descritos pela primeira vez para as espécies estudadas, foram importantes para estabelecer caracteres diagnósticos e para caracterizar os atributos funcionais em respostas às condições diferenciadas de luminosidade, contribuindo sob vários aspectos para a compreensão do estabelecimento e desenvolvimento das espécies lenhosas da Floresta Ombrófila Densa Submontana do Parque Natural Municipal do Curió (PNMC).

A partir das análises qualitativas e quantitativas foi possível concluir que os atributos morfo-anatômicos observados nas folhas de sol refletiram as estratégias que contribuem para amenizar a evapotranspiração, expandir as taxas fotossintéticas e aumentar a longevidade foliar. Nas folhas de sol as espécies apresentaram uma estratégia comum no que se refere ao aumento da altura do parênquima paliçádico.

Os atributos funcionais observados nas folhas de sombra que propiciaram a ampliação de captura e melhor aproveitamento da luz difusa em ambientes com limitação luminosa foram: a altura da célula epidérmica e a presença de pilhas altas de tilacóides; bem como, um aumento das camadas do parênquima lacunoso, a expansão das lacunas, a maior frequência e condutância estomática que direcionaram o fluxo de gases e água no estado de vapor e líquido.

Essas espécies apresentaram um padrão de venação comum, apesar de pertencerem à diferentes famílias. Porém, cabe destacar que pequenos ajustes foram observados em cada espécie em relação aos dos atributos anatômicos, como quanto ao grau e o arranjo da vascularização e a estrutura do mesófilo, que favorecem o sucesso do processo fotossintético. Nas folhas homobáricas de *A. verticillatus* e *S. verticillata*, bem como na folha semi-heterobárica *E. pulchrum* foi observado o padrão de venação camptobroquidódromo laxo e com terminações vasculares tripartidas. Já *U. verrucosum*, que possui folha heterobárica, apresentou um padrão de venação camptobroquidódromo denso e predomínio de terminações vasculares simples.

Os resultados encontrados neste estudo em *Urbanodendron verrucosum* demonstraram a plasticidade de vários atributos anatômicos foliares, que favorecem a dinâmica do processo fotossintético, principalmente em relação a difusão do CO₂ e o fluxo de água. Essa resposta da espécie às condições ambientais é de suma importância, visto o *status* de conservação indicado atualmente na literatura. Considerada espécie vulnerável,

faz-se importante o estudo integrado micro e macromolecular para entender as variações intraespecíficas.

Dentre os metabólitos especiais os terpenos e as substâncias fenólicas parecem ter um papel importante na integração dessas espécies lenhosas na comunidade florestal, devido a presença em todas as regiões anatômicas da folha, independente da variação de intensidade luminosa.

REFERÊNCIAS

- ABEYSINGHE P.D.; SCHARASCHKIN, T. Taxonomic value of the petiole anatomy in the genus *Cinnamomum* (Lauraceae) found in Sri Lanka. *Ruhuna Journal of Science*, v. 10, n. 1, p.1-17, 2019.
- ABRAMS, M. D.; KLOEPPPEL, B. D.; KUBISKE, M. E. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiology*, Oxford, v. 10, n. 4, p.343-355, 1992.
- ALERIC K.; L. KIRKMAN K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera Melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. *American Journal of Botany*, v. 92, n. 4, p.682–689. 2005.
- AMORIM, T. A. Árvores e lianas em um fragmento florestal Sul-Fluminense: Relação entre variáveis ambientais e estrutura dos dois componentes lenhosos. Rio de Janeiro: Seropédica, 2012. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 84p.
- AMORIM, T. A.; MORAES, J. C. R.; COUTO, A. V. S.; PEREIRA, G. H. A.; PEREIRA, M. G. NUNES-FEITAS, A. F. Relações biométricas entre árvores e lianas: como o tamanho das árvores está relacionado à sua propensão à infestação por lianas e ao tamanho das lianas? In: FRAGA, M. E. (Org.), Parque do Curió, p. 309-325, 2020.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 161, p.105-121, 2009.
- AZEVEDO, I. H. F., BRAZ, D. M. Seed morphology of *Ruellia* L. (Acanthaceae) from the Southeastern Brazilian Atlantic rain forest: Taxonomic, phylogenetic, and ecological aspects. *Flora*, v. 240, p.48–57, 2018.
- BAILLIE, A. L., FLEMING, A. J. The developmental relationship between stomata and mesophyll airspace. *New Phytologist*, v. 225, n. 3, p.1120-1126, 2020.
- BALLANTINE, J.E.M., FORDE, B.J. Effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in soybean. *Amer. J. Bot.*, v. 57, p. 1150-1159, 1970.
- BARBOSA, M. A. M., CHITWOOD, D. H., AZEVEDO, A. A., ARAÚJO, W. L., RIBEIRO, D. M., PERES, L. E. P., MARTINS, S. C. V., ZSOGON, A. Bundle sheath extensions affect leaf structural and physiological plasticity in response to irradiance. *Plant, Cell & Environment.*, v. 42, p. 1575-1589, 2019
- BARESCH, A., CRIFÓ, C., BOYCE, C. K. Competition for epidermal space in the evolution of leaves with high physiological rates. *New Phytologist.*, v. 221, n. 2, p.628-639, 2019.

- BEECKMAN, H. Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, v.37, n.2, p.127-151, 2016.
- BIERAS, A.C. & SAJO, M.G. Anatomia foliar de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do Cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v.18, p. 601-612, 2004.
- BLONDER, B., VIOLLE, C., BENTLEY, L. P., ENQUIST, B. J. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, v.14, n. 2, p.91–100, 2011.
- BOARDMAN, N. Comparative photo synthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, v. 28, p. 355-77, 1977.
- BOEGER, M.R.T., WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 26, p. 61-72, 2003.
- BOEGER, M.R.T., SILVA, M.M., NOGUEIRA, G., ALAVARENGA, A., PERETO, S.S. Occurrence of homobaric and heterobaric leaves in two forest types of southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 30, n. 2, 304–312, 2016.
- BRAZ, D. M. *Justicia paracambi*, a new Brazilian species of Acanthaceae. *Phytotaxa*, v. 236, p. 184–190, 2015.
- BREMER, B.; ERIKSSON, O. Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamily, and tribes. *International Journal of Plant Science*, v. 170, p. 766-793, 2009.
- BRODRIBB, T. J., FEILD, T.S, SACK, L. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective. *Funct Plant Biol* v. 37, n. 4, p.88–498, 2010.
- BUCKLEY, T. N., JOHN, G. P., SCOFFONI, C., SACK, L. How Does Leaf Anatomy Influence Water Transport outside the Xylem? *Plant Physiology*, v.168, n. 4, p.1616–1635, 2015.
- CARDOSO, J. T. A Mata Atlântica e sua conservação. *Encontros Teológicos. Florianópolis*, v. 31, n. 3, p. 441-458, 2016.
- CARDIEL, J.M., MONTERO-MUÑOZ, I., ORTUÑOZ, E., DORDA, E., GARCIA-SANCHO, I. Epidermal crystals in *Acalypha* (Euphorbiaceae, Acalyphoideae) as a new taxonomic trait of the genus. *Plant Syst Evol* v.306, 83p. 2020.
- CEOLIN G.B.; ROSITO J.M.; CANTO-DOROW T.S. do. Leaf Surface Characters Applied to Lauraceae Taxonomy in a Seasonal Forest of Southern Brazil, v.52, n. 6: p. 1453-1460, 2009.
- CHAMBERLAIN, C.J. *Methods in plant histology*. 5.ed. Chicago: The University of Chicago Press, 1932. 416p.

CHEYNIER, V.; COMTE, G.; DAVIES, K.M.; LATTANZIO, V.; MARTENS, S. Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 72, p. 1-20, 2013.

CNCFlora. *Urbanodendron verrucosum* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <[http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Urbanodendron verrucosum](http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Urbanodendron%20verrucosum)>. Acesso em 15 março 2021

CORDEIRO, I.; ESSER, H. J.; PSCHIEDT, A. C. 2020. *Senefeldera* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17685>. Acesso em: 08 mar. 2021.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 51, p. 335-380, 2003.

COUTINHO DF, AGRA MF, BASÍLIO IJLD. BARBOSA-FILHO JM. Morphoanatomical study of the leaves of *Ocotea duckei* Vattimo (Lauraceae-Lauroideae). *Brazilian Journal of Pharmacognosy*, v.16, n.4, p. 537-544, 2006.

CRONQUIST, A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York, Columbia University Press.,1981.

CYSNEIROS, V.C.; MENDONÇA-JUNIOR, J.O.; GAUI, T.D. & BRAZ, D.M. Diversity, community structure and conservation status of an Atlantic Forest fragment in Rio de Janeiro State, Brazil. *Biota Neotrop.* [online]. v.15, n.2, p.1-15, 2015.

DA CUNHA, M., GOMES V.M., XAVIER FILHO J., ATTIAS M., SOUZA, W. e MIGUENS, F.C. Laticifer System of *Chamaesyce thymifolia*. A Closed Host Environment for Trypanosomatids. *Biocell*, v.24, p.123-132, 2000.

DAHLGREN, J.P.; ERIKSSON, O.; BOLMGREN, K.; STRINDELL, M. & EHRLÉN, J. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science* 17: 577-582, 2006.

DALY, D. Erythroxylaceae. In: SMITH, N.; MORI, S. A.; HENDERSON, A.; TEVENSON, D. W.; HEALD, S. V. (Eds.) Flowering Plants Of The Neotropics. New York: Princeton University Press, p. 143–145, 2004.

DARDENGO, J. F. E.; ROSSI, A. A. B.; SILVA, I. V.; PESSOA, M. J. G.; SILVA, C. J. Analysis of the luminosity on the anatomical aspects of *Theobroma speciosum* Willd. ex Spreng. (Malvaceae) leaves. *Ciencia Florestal*, v. 27, n.3, p. 843-851, 2017.

DE BOER, Hugo J.; PRICE, Charles A.; WAGNER-CREMER, Friederike; DEKKER, Stefan C.; FRANKS, Peter J.; VENEKLAAS, Erik J. Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. *New Phytologist*, [S. l.], v. 210, n. 4, p. 1219–1228, 2016.

- DEHGAN B. Comparative anatomy of the petiole and infrageneric relationships in *Jatropha* (Euphorbiaceae). *Am J Bot.* v. 69, p. 1283–1295, 1982.
- DEHGAN B. Application of epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Jatropha* L. (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 80, n. 3, p. 257–278, 2008.
- DELUCIA, E. H.; NELSON, K.; VOGELMANN, T. C.; SMITH, W. K. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant, Cell & Environment*, v. 19, n. 2, p. 159-170, 1996.
- DENGLER, N., KANG, J. Vascular patterning and leaf shape. *Current Opinion in Plant Biology*, v. 4, n. 1, p.50–56, 2001.
- DIAS, J. Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de sol e de sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2005.
- DICKISON, W. C. Integrative plant anatomy. Academic press, 2000
- DRIESEN, E., VAN DEN ENDE, W., DE PROFT, M., SAEYS, W. (2020) Influence of Environmental Factors Light, CO₂, Temperature, and Relative Humidity on Stomatal Opening and Development: A Review. *Agronomy*, v.10, n.12, 1975
- ESAU, K. Anatomia das plantas com sementes, São Paulo: Edgard Blücher. 1960.
- EYMAEL, P.P. Estudo taxonômico sobre o gênero *Actinostemon* Mart. ex Klotzsch (Hippomaneae – Euphorbiaceae) no Brasil. Dissertação de Mestrado. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2012. 83 p.
- FANOURAKIS, D., HEUVELINK, E., CARVALHO, S. M. P. Spatial heterogeneity in stomatal features during leaf elongation: An analysis using *Rosa hybrida*. *Functional Plant Biology*, v.42, p.737e745, 2015.
- FERNANDES, V.F., BEZERRA, L. de A., MIELKE, M. S., SILVA, D. da C., COSTA, L. C. do B. Anatomia e ultraestrutura foliar de *Ocimum gratissimum* sob diferentes níveis de radiação luminosa. *Ciência Rural*, v. 44, n. 6, p. 1037–1042, 2014.
- FERNANDES, J.K.C. Estudo comparativo do xilema secundário de espécies de *Urbanodendron* Mez e contribuição da anatomia do lenho à taxonomia da família Lauraceae Juss. Dissertação (Programa De Pós-Graduação Em Ciências Ambientais E Florestais) –Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica-RJ, 2016.
- FIORIN, L., BRODRIBB, T.J., ANFODILLO, T. Transport efficiency through uniformity: organization of veins and stomata in angiosperm leaves. *New Phytol.*, v. 209, p. 216–227, 2016.

- FOSTER, A.S. Practical plant anatomy. 2^a ed. Princeton: D. Van Nostrand Company Inc., 1949.
- FRAGA, M.E., BRAZ, D.M., ROCHA, J.F., PEREIRA, M.G.; FIGUEIREDO, D.V. Interação microrganismo, solo e flora como condutores de biodiversidade na Mata Atlântica. Acta bot.bras., v. 26, p. 857-865, 2012.
- FRAGA, M.E. (Org.) Parque do Curió. 1. ed., Seropédica, RJ: Tania Mikaela Roberto, 343p., 2020.
- FRANCESCHI, V. R. Calcium oxalate in plants. Trends Plant Sci, v. 6, p.331, 2001.
- FRANKLIN, G.L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. Nature, v. 155, n. 3924, p. 51-51, 1945.
- FREITAS, M. A.P.G.D. Espécies arbóreas ameaçadas de extinção ocorrentes no Parque Natural Municipal do Curió, Paracambi, RJ. 2013.
- GABE, M. Techniques histologiques. Masson & Cie, Paris, 1968.
- GOMES, I.A.C.; CASTRO, E.M. de; SOARES, A.M.; ALVES, J.D.; ALVARENGA, M.I.N.; ALVES, E.; ALVES, J.P.R.; BARBOSA, D.; FRIES, D.D. Alterações morfofisiológicas em folhas de *Coffea arabica* L. cv. Oeiras sob influência do sombreamento por *Acacia mangium* Willd. Ciência Rural, v.38, p.109-115, 2008.
- GOMES, L.A.C., PIRES, A. dos S., MARTINS, M. A., LOURENÇO, E.C., PERACCHI, A.L. Species composition and seasonal variation in abundance of Phyllostomidae bats (Chiroptera) in an Atlantic Forest remnant, southeastern Brazil. Mammalia, v.78, p. 1–8, 2014.
- DE GONÇALVES, R.A., PINHEIRO, A.B., DE OLIVEIRA, M.A, NASCIMENTO, R.T., ROSALEM, P.F., GARCIA, V.L., MARTINS, A.R. Anatomical characters and chemical profile of leaves of three species in Lauraceae family. Rev. Bras. Farmacogn., v. 28, p. 1–8, 2018.
- GOTTLIEB, O.R.; SALATINO, A. Função e evolução de óleos essenciais e de suas estruturas secretoras. Ciênc. E Cult., v. 39, n.8, p.107-116. 1987.
- GOTTLIEB, O.R., KAPLAN, M.A.C. & BORIN, M.R. DE M.B. Biodiversidade: Enfoque Químico-Biológico do Funcionamento da Natureza. Editora da UFRJ, Rio de Janeiro, 267p., 1996.
- GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. Advances in Botany, v. 2014, p. 1- 17, 2014.
- GREENWOOD D.R.; SCARR M.J.; CHRISTOPHEL D.C. Leaf stomatal frequency in the Australian tropical rainforest tree *Neolitsea dealbata* (Lauraceae) as a proxy measure of

atmospheric pCO₂. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 196, p. 393, 2003.

GRIFFITHS, H., WELLER, G., TOY, L. F. M., DENNIS, R. J. You're so vein: bundle sheath physiology, phylogeny and evolution in C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell & Environment*, v. 36, n. 2, p.249–261, 2012.

GRIME, J.P. *Plant strategies and vegetation process*. London:Wiley, 1979.

HARTMANN, T. From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry*, v. 68, n. 22-24, p. 2831-2846, 2007.

HERTEL, M. F., ARAÚJO, H. H., STOLF-MOREIRA, R., PEREIRA, J. D., PIMENTA, J. A., BIANCHINI, E., OLIVEIRA, H. C. Different leaf traits provide light-acclimation responses in two neotropical woody species. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 33, p. 313–327, 2021.

HICKEY L.J. A Revised classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. In: Metcalfe CR, Chalk L. *Anatomy of the Dicotyledons*. 2a ed. Oxford: Oxford Clarendon Press; v. 1, 1979.

HUSSIN, K. H., WAHAB, B. A., TEH, C. P. Comparative leaf anatomical studies of some *Mallotus* Lour. (Euphorbiaceae) species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 122, n. 2, p.137–153, 1996.

ICHIE, T., INOUE, Y., TAKAHASCHI, N. KOICHIK, KENZO. T. Ecological distribution of leaf stomata and trichomes among tree species in a Malaysian lowland tropical rain forest. *J Plant Res* 129, 625–635 (2016)

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

JOHANSEN, D.A. *Plant microtechnique*, 3rd Ed. MacGraw-Hill Book Company, Inc, New York, 523p., 1940.

KARABOURNIOTIS, G., LIAKOPOULOS, G., BRESTA, P., NIKOLOPOULOS, D. The Optical Properties of Leaf Structural Elements and Their Contribution to Photosynthetic Performance and Photoprotection. *Plants*, v. 10, n.7, p. 1455, 2021.

KENZO, T., ICHIE, T., WATANABE, Y., HIROMI, T. Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *American Journal of Botany*, v. 94, n. 5, p.764–775, 2007.

KOSTERMANS, A. J. G. H. 1957a. Lauraceae. *Commun. For. Res. Inst.* v. 57, p.1–64.

KRAUS, J.E.; ARDWIN, M. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Editora Universidade Rural. Rio de Janeiro, 198p., 1997.

- LAMBERS, H; CHAPIN, F.S, PONS T.L. Plant physiological ecology. 2^a Ed., Sprui Science + Business Media:New York, 2008.
- LAWSON, T., MATTHEWS, J. Guard Cell Metabolism and Stomatal Function. Annual Review of Plant Biology, v. 71, n. 1, 2020.
- LEMOS, V. DE O. T., LUCENA, E. M. P. DE, BONILLA, O. H., EDSON-Chaves, B., CASTRO, M. A. DE, SAMPAIO, V. da S. Ecological anatomy of *Eugenia luschnathiana* (O.Berg) Klotzsch ex B.D.Jacks. (Myrtaceae) leaves in the Restinga region, state of Ceara. Revista Brasileira de Fruticultura, v. 40, n. 4, 2018.
- LICHTENTHALER, H.K., BUSCHMANN, C., DÖLL, M. FIETZ, H. J., BACH, T., KOZEL, U., MEIER, D., RAHMSDORF, U. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. Photosynth Res. v. 2, p.115–141, 1981.
- LOIOLA, M. I. B.; AGRA, M. F., BARACHO, G., QUEIROZ, R. T. Flora da Paraíba, Brasil: Erythroxylaceae Kunth. Acta Bot. Bras. 21 V. 2: p. 473 – 487. 2007.
- LOIOLA, M. I. B.; COSTA-LIMA, J.L. Erythroxylaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2015. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB7680>. Acesso em: 25 Ago. 2020.
- LORENZI, H. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, v.3. Nova Odessa: Editora Plantarum, 368 p., 2009.
- LUNDGREN, M. R., MATHERS, A., BAILLIE, A. L., DUNN, J., WILSON, M. J., HUNT, L., PAJOR, R., FRADERA-SOLER, M., ROLF, F., OSBORNE, C., STURROCK, C.J., GRAY, J. E., MOONEY, S. J., FLEMING, A. J. Mesophyll porosity is modulated by the presence of functional stomata. Nature Communications, v. 10, n. 1, 2019.
- LYNCH, D.J, MCINERNEY, FA, KOUWENBWEG, L.L.R, GONZALEZ-MELER, M. A. Plasticity in bundle sheath extensions of heterobaric leaves. Am J Bot, v. 99, p. 1197–1206, 2012.
- MAJEROWICZ, N. In: Fisiologia Vegetal (Kerbaui, G.B. ed.) Fotossíntese. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2^a ed., p. 82-103, 2019.
- MANTUANO, D.G.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. Leaf anatomy variation within and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. Revista Brasileira de Botânica, São Paulo, v. 29, n. 2, p. 209-215, 2006.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. & BONGERS, F. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. American Journal of Botany, v. 94, n. 4, p. 515-525, 2007.

- MARQUES, C.A.; AZEVEDO, A.A. Caracterização anatômica da folha de *Aniba firmula* (Nees & C. Mart.) Mez (Lauraceae). *Rev Ciênc Farm Básica Apl.*, v. 32, n. 2, p.251-256, 2011.
- MARTHUR, S., JAIN, L., JAJOO, A. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, v. 56, n. 1, p. 354–365. 2018.
- MARTINS-DA-SILVA, R. C. V.; SILVA, A. S. L.; FERNANDES, M.M; MARGALHO, L.F. Noções Mofológicas e Taxonômicas para Identificação Botânica. Brasília, DF. Embrapa. 116p. 2014.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E.; Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution*, v.21, n. 4, 2006.
- MELO, A. L.; ESSER, H.-J. *Actinostemon* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17451>. Acesso em: 01 Set. 2020.
- MELO JÚNIOR, J.C.F., SILVA, M.M., AMORIM, M.W., TUSSOLINI, M.G. Adaptações estruturais de sete espécies ciófitas arbustivas de Floresta Ombrófila Densa. *Hoehnea* v. 44: p. 193-201. 2017.
- MELO JÚNIOR, J.C. F; GONÇALVES, T.M.; JARDIM, R.I.L. Adaptações estruturais e potencial plástico de *Schinus tetebinthifolia* Raddi. (Anacardiaceae) em diferentes formações de restinga. *Revista Brasileira de Geografia Física*, v.12, n.6, p. 2218-2238. 2019.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente. Mata Atlântica. Brasília, 2020. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/biomas/mata-atlantica>. Acesso em: 29 Março 2020
- MENDES, K.R., MACHADO, S.R., AMARO, A.C.E., SILVA, S.C.M., FERREIRA-JÚNIOR, V., RODRIGUES, T.M. Distribution of homobaric and heterobaric leafed species in the Brazilian Cerrado and seasonal semideciduous forests. *Flora*, v. 225, p.52–59. 2016.
- METCALFE, C.R.; CHALK, L., *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd. ed. Clarendon Press:Oxford, 1950.
- MORAES, R.R., LIMA, H.R.P., ALEXANDRINO, C.R., DA CUNHA, M. Structural and histochemical foliar traits assessing taxonomy of Rubiaceae species occurring in the Brazilian Atlantic Forest. *Flora*, v. 268, 151625, 2020.
- MORAES, T.M.S.; RABELO, G.R.R.; ALEXANDRINO, C.R.; NETO, S.J.S.; DA CUNHA, M. Comparative leaf anatomy and micromorphology of *Psychotria* species (Rubiaceae) from the Atlantic Rainforest. *Acta Botanica Brasílica*, v. 25, p. 178-190, 2011.
- MÜLLER, A. O., FRANCO, A. A., RIBEIRO, N. G., GRESSLER, E., ROCHA, V. L. P., SILVA, I. V. D. Estratégias adaptativas foliares de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) na Amazônia Matogrossense. *Rodriguésia*, v. 71, 2020.

MURILLO-A J. Anatomía foliar de la subtribu Conceveibinae (Euphorbiaceae). Rev. J Trop., v. 50, n. 1, p. 9-20, 2002.

MURPHY, M.R.C., JORDAN, G.J., BRODRIBB, T.J. Acclimation to humidity modifies the link between leaf size and the density of veins and stomata. Plant Cell Environ, v.37, n.1, p.124-31, 2014.

MURPHY, M.R.C., JORDAN, G.J., BRODRIBB, T.J. Cell expansion not cell differentiation predominantly co-ordinates veins and stomata within and among herbs and woody angiosperms grown under sun and shade. Annals of Botany, v.118, p. 1127–1138, 2016.

NAKATA, P.A. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. Plant Science, v. 164, p. 901– 909, 2003.

NETO, J.F.A., DE OLIVEIRA, E.M. R., DO VALE, A.E., DAVID, J.M., DE LIMA, J.P.D. Cytotoxic Activity of tropane alkaloides of Species of *Erythroxylum*. Mini Reviews in Medicinal Chemistry. 2021 Jan.

NIINEMETS, Ü. Research review. Components of leaf dry mass per area - thickness and density - alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. New Phytologist, v. 144, n. 1, p.35–47, 1999.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. Ecology, v. 82, p.453 – 469, 2001.

NIINEMETS, Ü., VALLADARES, F. Photosynthetic Acclimation to Simultaneous and Interacting Environmental Stresses Along Natural Light Gradients: Optimality and Constraints. Plant Biology, v. 6, n. 3, p. 254–268, 2004.

NIINEMETS, Ü., VALLADARES, F. Environmental Tolerance. Evolutionary Ecology. Vol. 2 of Encyclopedia of Ecology, Oxford: Elsevier, p. 1370-1376. 2018.

NIKOLOPOULOS, D. The Relationship between Anatomy and Photosynthetic Performance of Heterobaric Leaves. Plant Physiology, v. 129, n. 1, p.235–243. 2002.

NISHIDA; CHRISTOPHEL D.C. Leaf anatomy of *Beilschmiedia* (Lauraceae) in the Neotropics. Nature and Human Activities, v. 4, p. 9-43,1999.

OLIVEIRA, N. B. B. Estudo do xilema secundário de *Trichillia casaretti* C. DC. Do Parque Natural Municipal do Curió de Paracambi e contribuição taxonômica com base na anatomia do lenho à família Meliaceae A. Juss. Trabalho de Conclusão de Curso de Engenharia Florestal (Graduação), Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 67, 2017.

ÖZEKER, E. Phenolic compounds and their importance. Anadolu Journal of Aegean Agricultural Research Institute, v. 9, p. 114-124, 1999.

PAIVA, E. A. S. Are calcium oxalate crystals a dynamic calcium store in plants? *Phytol* v. 223: p. 1707–1711. 2019.

PAIVA, E. A. S., MACHADO, S. R. Role of intermediary cells in *Peltodon radicans* (Lamiaceae) in the transfer of calcium and formation of calcium oxalate crystals. *Brazilian Archives of Biology and Technology, Paraná*, v. 48, p. 147-153, 2005.

PANTALEÃO, L.C. Efeito dos atributos funcionais de plantas e biomassa acima do solo sobre processos ecossistêmicos do solo em comunidades em processo de restauração ecológica na Mata Atlântica. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2020. 45p.

PEREIRA, S. M. Anatomia do lenho de espécies da comunidade arbórea da trilha dos escravos do Parque Natural Municipal do Curió, RJ. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2018. 68p.

PEREIRA, S.M.; MORAES, R.R.; FERNANDES, J.K.; OLIVEIRA, N.B.B. DE; GEVÚ, K.V.; CALLADO C. H.; DA CUNHA, M.; BARROS, CF.; LIMA, H.R.P. Anatomia do lenho e da folha de espécies da Floresta Atlântica: uma abordagem funcional. In: FRAGA, M.E. (Org.), Parque do Curió, p.201-220, 2020.

PIMENTA, J. A. 2004. In: *Fisiologia Vegetal* (Kerbaui, G.B. ed.) Relações Hídricas. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 1ª ed., p. 1-39.

PIREDA, S., da SILVA OLIVEIRA, D., BORGES, N. L., do AMARAL FERREIRA, G., BARROSO, L. M., SIMIONI, P., VITÓRIA, P.A., DA CUNHA, M. (2019). Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. *Environmental and Experimental Botany* · v.164, p.190–202, 2019.

QUINET, A. & ANDREATA, R. H. P. Lauraceae Juss. na Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Município de Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*. v. 53, 59-121p. 2002.

QUINET, A. Sinopse taxonômica da família Lauraceae no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19:563-572. 2005.

QUINET, A. *Urbanodendron* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17451>. Acesso em: 08 Set. 2020.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Viena: R Foundation for Statistical Computing, 2019.

RAVEN, P. H.; EICHHORN, S. E.; EVERT, R. F. *Biologia Vegetal*. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.

- REYNOLDS, E.S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque s electron microscopy. *The Journal of Cell Biology*, v. 17, n. 1, p. 208-212, 1963.
- RIO, M.C.S.; KINOSHITA, L.S. & CASTRO, M.M. Anatomia foliar como subsídio para a taxonomia de espécies de *Forsteronia* G. Mey. (Apocynaceae) dos cerrados paulistas. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 28, n.4, p. 713-726, 2005.
- RÔÇAS, G., BARROS, C.F. & SCARANO, F.R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees Structure and Function*, v. 11, p.469-473, 1997.
- RÔÇAS, G., SCARANO, F.R. & BARROS, C.F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 136, p.231-238, 2001.
- RODRIGUES, T. M., ESTEVES AMARO, A. C., FERNANDES BOARO, C. S., MENDES, K. R., SILVA, S. C. de M., FERREIRA JUNIOR, V., MACHADO, S. R. Four distinct leaf types in the Brazilian Cerrado, based on bundle sheath extension morphology. *Botany*, v. 95, n. 12, p. 1171–1178, 2017.
- RODRIGUEZ-DOMINGUEZ, C. M., HERNANDEZ-SANTANA, V., BUCKLEY, T. N., FERNANDÉZ, J. E., DIAZ-ESPEJO, A. Sensitivity of olive leaf turgor to air vapour pressure deficit correlates with diurnal maximum stomatal conductance. *Agricultural and Forest Meteorology*, 272-273, 156–165. 2019.
- ROSSATTO, D.R., TAKAHASHI F.S.C., SILVA, L. de C.R.; FRANCO, A.C. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta bot. bras.*, v. 24, n. 3, p. 640-647, 2010.
- ROSSATTO, D.R.; KOLB, R.M. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. *New Zealand Journal of Botany*, v.51, n. 4, p. 242-251, 2013.
- ROTH-NEBELSICK, A. Evolution and Function of Leaf Venation Architecture: A Review. *Annals of Botany*, v. 87, n.5, p. 553–566, 2001.
- SACK, L.; SCOFFONI, C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, v. 198, n.4, p. 983-1000, 2013.
- SACK, L., SCOFFONI, C., JOHNSON, D. M. BUCKLEY, T. N, BRODRIBB, T. J. *The anatomical determinants of leaf hydraulic function. Functional and ecological xylem anatomy.* Springer, pp. 255–271, 2015.
- SANTOS, V. J.; SALES, M. F. A tribo Hippomaneae A. Juss. E Spach. (Euphorbiaceae Juss.) No estado de Pernambuco, Brasil. *Acta botanica Brasílica*, São Paulo, v. 23, n. 4, p. 976-990, 2009.

SARIJEVA, G.; KNAPP, M. & LICHTENTHALER, H.K. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal of Plant Physiology*, v. 164, p. 950-955, 2007.

SCOFFONI, C., VUONG, C., DIEP, S., COCHARD, H., SACK, L. Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance. *Plant Physiology* 164:1772–1788, 2014.

SCOFFONI, C., ALBUQUERQUE, C., BRODERSEN, C. R., TOWNES, S. V., JONH, G. P., BARTLETT, M. K., BUCKLEY, T. N., McELRONE, A. J., SACK, L. Outside-Xylem Vulnerability, Not Xylem Embolism, Controls Leaf Hydraulic Decline during Dehydration. *Plant Physiology*, v. 173, n. 2, p.1197–1210, 2017.

SEHGAL, L., & PALIWAL, G.S. Studies on the leaf anatomy of *Euphorbia*: II. Venation patterns. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 68, n. 3, p.173–208, 1974.

SEMADES - Secretaria Municipal de Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável de Paracambi. Plano de Manejo do Parque Natural Municipal Curió de Paracambi. Paracambi: SEMADES; ITPA, 2010.

SHAPIRO, S.S.; WILK, M.B. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, v. 52, n. 3/4, p. 591-611, 1965.

SILVA, L.A. Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da Floresta Atlântica. 2010. Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2010.

SOUZA, V. C.; LORENZI, H. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III. [S.l: s.n.], 2012.

SOUZA, S.A., RANGEL, I.M., CONDE, M.M.S. Composição Florística das Sinúsias herbácea e arbustiva do Parque Natural Municipal do Curió, Paracambi- RJ In: FRAGA, M.E. (Org.), Parque do Curió, p.201-220, 2020.

STEBBINS, G.L. Flowering Plants: Evolution Above The Species Level. Cambridge, Massachusetts, The Belknap Press of Harvard University Press. 1974.

STRITMATTER, C. G. D. Nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, v. 14, n. 1, p. 126-129, 1973.

STUDENT. The probable error of a mean. *Biometrika*, v. 6, n. 1, p. 1-25, 1908.

TABARELLI, Marcelo et al. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade*, Belo Horizonte, v. 1, p.132-138, 2005.

- TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.M.; MURPHY, A. *Fisiologia e Desenvolvm Vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- TANEDA, H., KANDEL, D. R., ISHIDA, A., IKEDA, H. Altitudinal changes in leaf hydraulic conductance across five *Rhododendron* species in eastern Nepal. *Tree Physiology*, v.36, n.10, p.1272–1282. 2016.
- TEIXEIRA, G.M.; FIGUEIREDO, P.H.A.; VALCARCEL, R.; AMORIM, T.A. Regeneração de floresta atlântica sob níveis diferenciados de perturbação antrópica: implicações para restauração. *Scientia Forestalis*, Piracicaba, v. 42, n, 104, p. 543-554, 2014.
- TEIXEIRA, M.C., TRINDADE, F.G., da CUNHA, M., REZENDE, C E., VITÓRIA, A. P. Ultrastructural and functional chloroplast changes promoting photoacclimation after forest management in a tropical secondary forest. *Forest Ecology and Management*, v. 428, p. 27–34, 2018.
- TOGASHI H.F, MONTEZUMA R.C.M., LEITE A.F. Precipitação incidente e fluxo de atravessamento das chuvas em três estágios sucessionais de Floresta Atlântica no Maciço da Pedra Branca, Rio de Janeiro. *Revista Árvore*, v.36, n.5, p.907-917, 2012.
- THORNE, R.T. The Classification and Geography of the Flowering Plants: Dicotyledons of the Class Angiospermae (Subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamiidae). *The Botanical Review*, v. 66, n. 4, p.441-647, 2000.
- VALLADARES F, SKILLMAN, JB, PEARCY, RW. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *Am J Bot.*, v. 89: 1275-1284,2002.
- VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, M. J. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* v.176, p.749–763, 2007.
- VALLADARES, F., NIINEMETS, Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 39, n. 1, p. 237–257, 2008.
- WAN DER WERFF, H. A key to the genera of Lauraceae in the new world. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 78, 377-387p. 1997.
- WAN DER WERFF, H & RICHTER, H. G. Toward and improved classification of Lauraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 8, p. 419-432, 1996.
- VIOLLE C., NAVAS M.L., VILE D., KAZAKOU E., FORTUNEL C., HUMMEL I.: GARNIER E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, p.882–892, 2007.
- VOGELMANN, T. C.; MARTIN, G. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. **Plant, Cell & Environment**, v. 16, n. 1, p. 65-72, 1993.

WALDHOFF, D, FURCH, B. Leaf morphology and anatomy in eleven tree species from Central Amazonian floodplains (Brazil). *Amaoniana: Limnologia et oecologia. Regionalis systematis Fluminis Amazonas*, v. 17, n. 1/2, p. 79-94, 2002.

WALDHOFF, D., PAROLIN, P. Morphology and Anatomy of Leaves. *Amazonian Floodplain Forests*, p. 179–202, 2010.

WEBSTER, G.L. Synopsis of the Genera and Suprageneric Taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v.81, p. 1, 33, 1994.

WILCOXON, F. Some uses of statistics in plant pathology. *Biometrics Bulletin*, v. 1, n. 4, p. 41-45, 1945.

WILKINSON, H.P. The plant Surface (Mainly Leaf). Part I: Stomata. In: Metcalfe, C.R.; Chalk, L. (Eds.), *Anatomy of the Dicotyledons. Systematic Anatomy of the Leaf and Stem* 1. 2a ed. Oxford:Oxford Clarendon Press, v. 1. p. 97–165, 1979.

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

WYLIE, R.B. Principales os foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees. *American Journal of Botany* v.38, pp.355-361, 1951.

WYLIE, R.B. The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons. *American Journal of Botany* v.39, pp. 645-651, 1952.

XIONG, D., FLEXAS, J. From one-side to two-sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis. *New Phytologist.*, p.1-13, 2020.

YOUNG, C.E.F. Causas socioeconômicas do desmatamento na Mata Atlântica brasileira. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I de G. *Mata atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Belo Horizonte: Fundação SOS Mata Atlântica, p. 103-118, 2005.

ZIMMERMANN M.H. *Xylem structure and the ascent of sap*. New York:Springer-Verlag, 143p., 1983.