

**Respostas adaptativas de *Myrciaria floribunda* (West ex Willd.) O. Berg  
(Myrtaceae) coexistente em Floresta Estacional Semidecidual sobre Afloramento  
Rochoso e Restinga**

**DHIEGO DA SILVA OLIVEIRA**

**Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro  
Campos dos Goytacazes, RJ  
Fevereiro 2018**

**Respostas adaptativas de *Myrciaria floribunda* (West ex Willd.) O. Berg  
(Myrtaceae) coexistente em Floresta Estacional Semidecidual sobre Afloramento  
Rochoso e Restinga**

**DHIEGO DA SILVA OLIVEIRA**

“Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Biociências e Biotecnologia”.

Orientadora: Dra. Maura Da Cunha

**Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro  
Campos dos Goytacazes, RJ  
Fevereiro 2018**

**Respostas adaptativas de *Myrciaria floribunda* (West ex Willd.) O. Berg  
(Myrtaceae) coexistente em Floresta Estacional Semidecidual sobre Afloramento  
Rochoso e Restinga**

**DHIEGO DA SILVA OLIVEIRA**

“Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Biociências e Biotecnologia.”

Aprovado em 26 de Fevereiro de 2018.

Comissão Examinadora:

---

Dra. Tarsila Maria da Silva Moraes – IFFluminense

---

Dr. Fábio Lopes Olivares – UENF

---

Dra. Ângela Pierre Vitória – UENF

---

Dra. Maura Da Cunha – UENF (Orientadora)

Este trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Biologia Celular e Tecidual no setor de Biologia Vegetal do Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, sob orientação da Dra. Maura Da Cunha, com financiamento de apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e bolsa de mestrado concedida pela CAPES.

**“Dedico esta obra ao Nosso Senhor Jesus Cristo pela força nos momentos de dificuldade, pela alegria nos momentos de felicidade, pela dor nos momentos que fogem do nosso controle e por todos os dias de nossa vida, nos lembrar de que não somos nada sem ti...”**

**À Maria Isabel Titoneli Pacheco e ao Profº Flávio Miguens  
in memorian...**

**Tudo que vem de Deus deixa a alma tranqüila, mesmo diante das aflições e  
contradições...  
São Padre Pio de Pietrelcina**

## **Agradecimentos**

Ao Deus todo poderoso pelo dom maravilhoso da vida, por estar do meu lado nos momentos de dificuldade, ser meu apoio e minha segurança em todos os dias da minha vida.

Aos meus pais, Sebastião e Maria José, por me ensinar o verdadeiro valor da vida e sempre me ajudar nos momentos difíceis.

Ao meu irmão Gabriel, por todo companheirismo, todas as conversas e os momentos de partilha que obtivemos juntos.

A minha namorada Patrícia, por todos os momentos maravilhosos juntos, por todo apoio e compreensão que sempre teve comigo.

A minha orientadora Maura Da Cunha, que sempre acreditou e confiou em mim, abrindo as portas do seu laboratório para a realização deste trabalho.

Agradeço ao meu amigo e “co-orientador” Saulo Pireda, por todos os ensinamentos científicos, todas as conversas e momentos de descontração.

Agradeço aos meus amigos de Cederj e de moradia, Neilor Borges e Gabriel Amaral, por todas as brincadeiras, partilhas e os muitos anos de amizade. E também ao Luiz Mazorra, por compartilhar as experiências vividas aqui no Brasil e fora dele.

Aos colaboradores Prof<sup>a</sup> Angela Pierre Vitória, Saulo Pireda, Tatiane Pereira, Warlen Costa, Neilor Borges e Gabriel Amaral, pela ajuda e contribuição para este trabalho.

A todo grupo da professora Maura: Camilla Ribeiro, Glaziele Campbell, Guilherme Rabelo, João Victor Castelar, Fernanda Trindade, Jonas Brito, Vanessa Xavier, Priscila Simioni, Renata Pegoral, Warlen Costa, Kathlyn Gevu, Rodrigo Feitoza, Letícia Lanes e Marcela Rezende, por me acolherem com carinho no laboratório.

Aos membros da banca Dra. Tarsila Maria da Silva, Dr. Fábio Olivares e Dra. Ângela Pierre Vitória, por contribuírem com seus conhecimentos para esta dissertação.

Aos técnicos e funcionários do LBCT Beatriz, Giovanna e Adrianinha.

Aos professores Fabio Lopes Olivares, Renato DaMatta, Clovis de Paula, Edésio Tenório, Arnaldo Façanha, Claudete Santa-Catarina e Valdirene Moreira, por todo conhecimento transferido ao longo dessa caminhada.

A chefia do LBCT, na figura do Dr. Renato DaMatta por proporcionar as condições necessárias para o desenvolvimento desta dissertação.

Ao coordenador do Programa de Pós-graduação em Biociências e Biotecnologia Dr. Arnaldo Façanha e as funcionárias Beatriz e Marlene.

Ao Instituto Nacional de Estudos Ambientais (INEA) pela oportunidade de realizar minha pesquisa com a espécie trabalhada.

Ao Daniel Nascimento da Empresa Prumo Logística pela solicitude em todas as nossas coletas.

À UFRRJ pela realização das análises nutricionais no material botânico.

À CAPES pela bolsa de Mestrado necessária para a realização de todas as atividades.

## Índice

Resumo .....	x
Abstract .....	xi
1.0 Introdução .....	12
1.1 Adaptações Estruturais e Fisiológicas das Plantas .....	13
1.2 Mata Atlântica .....	15
1.3 Restingas, Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari e Fazenda Caruara .....	18
1.4 Afloramentos Rochosos, Floresta Estacional Semidecidual e Maciço do Itaoca .....	20
1.5 Família Myrtaceae e a espécie <i>Myrciaria floribunda</i> .....	23
2.0 Objetivo Geral .....	25
2.1 Objetivos Específicos .....	25
3.0 Material e Métodos.....	26
3.1 Caracterização da Área de Estudo.....	26
3.2 Seleção da Espécie e Coleta de Material .....	29
3.3 Microscopia Óptica .....	29
3.4 Análise Histoquímica .....	30
3.5 Dissociação Epidérmica e Contagem Estomática .....	30
3.6 Microscopia Eletrônica de Varredura.....	31
3.7 Microscopia Eletrônica de Transmissão .....	31
3.8 Análise das características morfológicas das folhas .....	31
3.9 Quantificação dos tecidos foliares .....	32
3.10 Acompanhamento dos Parâmetros de Emissão de Fluorescência da Clorofila <i>a</i> .....	32
3.11 Medidas do Conteúdo dos Pigmentos Fotossintéticos .....	32
3.12 Análise Nutricional .....	33
3.13 Análise Estatística .....	33
4.0 Resultados .....	34
4.1 Caracterização do pecíolo, nervura central e padrão de venação das folhas de <i>Myrciaria floribunda</i> .....	34
4.2 Caracterização histoquímica da lâmina foliar de <i>Myrciaria floribunda</i> .....	37
4.3 Análise comparativa dos atributos morfoanatômicos da lâmina foliar de <i>Myrciaria floribunda</i> .....	39
4.4 Ultraestrutura dos Cloroplastos .....	46
4.5 Análise Ecofisiológica .....	48
4.6 Análise Nutricional .....	50
4.7 Análise de Plasticidade Fenotípica e Ajuste à Sombra .....	51
5.0 Discussão .....	53

6.0 Conclusões .....	63
7.0 Referências Bibliográficas .....	64

## Resumo

Os ecossistemas de Restinga originaram-se de processos de regressão marinha durante o período Quaternário. Esses processos deixaram enormes faixas de areia desnuda, que posteriormente foram colonizadas por plantas de ecossistemas vizinhos, como os de Floresta Estacional Semidecidual sobre Afloramentos Rochosos (FAR). Para que as espécies colonizadoras se adaptassem as novas condições ambientais impostas pelas Restingas, foi necessário o desenvolvimento de novas características estruturais e fisiológicas para permitir sua adaptação ao novo ambiente. Deste modo, o presente trabalho busca compreender quais características estruturais e fisiológicas das folhas permitiu com que espécies de *Myrciaria floribunda* de FAR colonizassem as áreas de Restinga, visto que as condições ambientais são distintas entre os dois ecossistemas. A *M. floribunda* foi coletada e processada segundo técnicas usuais em microscopia óptica, incluindo histoquímica, microscopia eletrônica de varredura e transmissão, para avaliar as principais características estruturais da espécie. Além disso, foram realizadas análises de emissão de fluorescência da clorofila *a* para avaliar o rendimento quântico do Fotossistema II (PSII) e análises nutricionais. Como principais resultados foram observados folhas com maiores valores de suculência, massa foliar por área (MFA) e espessura para os parâmetros morfológicos no ecossistema de Restinga. Os parâmetros anatômicos desta área demonstraram tecidos mais espessos, como o parênquima paliádico e a lâmina foliar. Membranas tilacóides apresentaram alto grau de desorganização e inúmeros plastoglóbulos nos cloroplastos das folhas de *M. floribunda* de Restinga. No entanto, maiores valores de área e de densidade foliar foram encontrados no ecossistema de Floresta. Cloroplastos com formato normal e sem desorganização das membranas também foram encontrados nas folhas de *M. floribunda* neste ecossistema. Estas diferenças estruturais se mostram como respostas adaptativas obtidas pela planta, para a sobrevivência no ecossistema de Restinga e na Floresta Estacional Semidecidual. Deste modo, observa-se alta plasticidade fenotípica em *M. floribunda* para os atributos analisados, viabilizando sua sobrevivência nos ambientes estudados.

Palavras-chave: Atributos Anatômicos, Cambuí, Ecofisiologia, Ambientes Contrastantes

## Abstract

The Restinga ecosystems have been originated from marine regressions during the Quaternary period. These processes left large strips of bare sand, which were colonized by plant species later on from neighboring ecosystems, such as Tropical Semi-deciduous Forest on Rock Outcrops. The development of new structural and physiological characteristics was necessary in order to allow colonizing species to adapt in the new environmental conditions imposed by Restingas. In this way, the present work aims to comprehend which structural and physiological characteristics of *Myrciaria floribunda*, found in Tropical Semi-deciduous Forest on Rock Outcrops, allowed this species to colonize Restinga areas, since the environmental conditions are distinct between the two mentioned ecosystems. The *Myrciaria floribunda* species was collected and processed according to the usual techniques in light microscopy, including histochemistry, scanning and transmission electron microscopy, to evaluate the main structural characteristics of the species. In addition, analyzes of chlorophyll *a* fluorescence emission was performed to evaluate the quantum yield of PSII. From the results observed for morphological parameters the leaves have shown greater succulence, leaf mass per unit area (LMA) and thickness in Restinga area. The anatomical parameters in Restinga also demonstrated thicker tissue of palisade parenchyma and leaf blade. The thylakoid membranes have shown high degree of disorganization and the chloroplasts presented a large number of plastoglobules in Restinga. However, the Forest area has shown higher values of area and leaf density. The chloroplasts in this ecosystem were found with normal shape and without membrane disorganization. These structural differences are shown as adaptive responses developed by the plant for survival in Restinga ecosystem due to salinity and marine spray, as well in Tropical Semi-deciduous Forest due to low luminosity rate. Thus, *M. floribunda* has high phenotypic plasticity for the attributes analyzed enabling its survival in the studied environments.

Keywords: Anatomical Attributes, Cambuí, Ecophysiology, Contrasting Environments

## 1.0 Introdução

As restingas são planícies arenosas, que foram formadas a partir do resultado de regressões marinhas ocorridas no período Quaternário (Cirne et al., 2003). Essas planícies arenosas foram posteriormente colonizadas por plantas oriundas de ecossistemas vizinhos, como as FAR (Rizzini, 1979; Scarano, 2002). Para que esta colonização tenha ocorrido, as espécies tiveram que desenvolver adaptações para sobreviver no novo ambiente. Essa capacidade adaptativa está intimamente relacionada ao potencial plástico das espécies em ajustar seus atributos funcionais em repostas às condições ambientais (Sultan, 2000).

A plasticidade fenotípica mostra a capacidade de um genótipo expressar distintos fenótipos sobre condições ambientais variadas (Valladares et al., 2000). Assim, as plantas respondem dinamicamente aos aspectos ecológicos, variando sua morfologia, anatomia e fisiologia frente às variáveis ambientais (Sultan, 2000). Avaliações das mudanças morfoanatômicas e fisiológicas são bons fatores indicativos da competência da planta para responder as variações das condições do ambiente (Via et al., 1995).

A folha é o órgão que responde mais rapidamente as variações das condições ambientais, sendo considerado com uma grande capacidade plástica (Sultan, 2000). Sultan (2004) mostrou que as plantas alteram características funcionais das folhas, tais como tamanho e densidade de estômatos, vascularização, tamanhos das fibras, espessura do parênquima paliçádico, hipoderme e cutícula, e ainda conseguem transferir essas informações para as gerações seguintes.

Os ecossistemas de Restinga apresentam alguns fatores que originam variações das características foliares, como: baixa disponibilidade hídrica, pois solos arenosos apresentam baixa capacidade de retenção de água (Schwinning e Ehleringer, 2001), alta salinidade do solo (Assumpção e Nascimento, 2000) e altos níveis de irradiâncias, atingindo valores superiores a  $2000 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante o verão (Pireda, 2013). Baseado nas características ambientais supracitadas é possível afirmar que as Restingas são ambientes muito severos e exigem que mecanismos de sobrevivência sejam desenvolvidos pelas plantas (Scarano, 2002).

No que tange a pergunta central do trabalho, a respeito dos processos de consolidação da estrutura vegetacional das Restingas, se faz necessários estudos comparativos das características morfológicas, ultraestruturais e fisiológicas, das espécies que co-ocorrem tanto nas áreas de Restinga, quanto de FAR. Nesse sentido,

nosso grupo vem desenvolvendo diversos estudos que visam compreender melhor as características adaptativas das plantas, em âmbito anatômico-ecológico mesclado a aspectos ecofisiológicos em regiões do norte / noroeste do estado do Rio de Janeiro (Rabelo et al., 2012; Sanches, 2013; Pireda, 2013). Ademais, esse trabalho faz parte de um projeto maior intitulado “*E-26/010.002077/2016 - Estratégias adaptativas de espécies vegetais que coexistem em ecossistemas de restinga e de florestas semidecíduas do Norte/Noroeste Fluminense*”, que tem como proposta principal identificar os principais atributos funcionais que permitiram com que as espécies de ecossistemas vizinhos colonizassem as Restingas, como é o caso aqui mencionado. A partir desse trabalho será possível fornecer informações consistentes sobre as estratégias adaptativas das plantas, e assim levantar dados que possam contribuir para o entendimento dos processos de consolidação da vegetação de Restinga.

### **1.1 Adaptações Estruturais e Fisiológicas das Plantas**

As plantas são seres vulneráveis as intempéries do ambiente em que estão inseridas. Muitas espécies têm a capacidade de desenvolver estratégias adaptativas que as tornam aptas a sobreviverem às condições impostas pelo ambiente (Valladares et al., 2007). Esta capacidade que as plantas têm de ajustar seus atributos funcionais em respostas às condições ambientais estão intimamente relacionadas à sua plasticidade fenotípica (Bradshaw, 1965).

A plasticidade fenotípica representa a capacidade que o genótipo tem de expressar distintos fenótipos sobre condições ambientais variadas (Sultan, 2000). Segundo Valladares et al. (2007), a plasticidade fenotípica mostra que a amplitude ecológica das espécies está relacionada às respostas ambientais. Assim, as plantas respondem dinamicamente a aspectos ecológicos, variando sua morfologia, anatomia e fisiologia frente às variáveis ambientais (Sultan, 2000).

Dentre os órgãos vegetativos das plantas, a folha é um dos mais plásticos e apresentam capacidade de responder de forma rápida as variações do ambiente (Sultan, 2000). Nesse sentido, para que as plantas sobrevivam em ambientes com condições ambientais contrastantes, como é o caso das FAR e as Restingas, é possível afirmar que essas espécies tiveram que desenvolver inúmeras adaptações estruturais e fisiológicas para garantir sua sobrevivência em ambos os ecossistemas (Diaz et al., 2004).

A baixa disponibilidade hídrica é um dos fatores ambientais mais limitantes para o desenvolvimento das plantas. Em condições de estresse hídrico, muitas espécies investem na construção de tecidos foliares, dando origem a folhas mais suculentas e espessas (Kluge e Ting, 1978). Outra estratégia adaptativa é a elevação do índice de esclerofilia (Witkowski e Lamont, 1991). Estas características estão diretamente relacionadas aos processos de armazenamento e retenção de água nas folhas, propiciando assim, fontes alternativas de água durante períodos de menor disponibilidade hídrica (Rosado et al., 2007).

As altas irradiâncias podem influenciar diretamente sobre as características anatômicas das folhas. Vogelmann et al. (1996) mostraram que em condições de altas irradiâncias, o parênquima paliçádico se apresenta mais desenvolvido, onde esta característica torna a captação de luz eficiente e igualitária ao longo do mesófilo foliar. Por outro lado, em ambientes sombreados as plantas parecem investir na construção de um parênquima lacunoso mais desenvolvido. Com isso, este parênquima poderia atuar como uma câmara de espelhos refletindo de volta a luz não absorvida pelo parênquima paliçádico. Este fato prolongaria o caminho óptico da luz no interior do mesófilo, e conseqüentemente aumentaria as chances dessa luz ser captada pelos cloroplastos (De Lucia et al., 1996).

Condições de calor, seca excessiva, concentração de sais no solo e altos índices de luminosidade, fatores estes inerentes das Restingas, podem induzir a produção de formas reativas de oxigênio (ROS) (Bachtold e Melo Júnior, 2015; Melo Júnior e Boeger, 2016). Cabe ressaltar que um dos principais sítios de produção de ROS nas plantas são os cloroplastos, e o acúmulo dessas moléculas nos cloroplastos podem provocar alterações nas suas características ultraestruturais, tais como: desorganização de suas membranas internas, aumento do volume do estroma, maior acúmulo de plastoglobulos e gotas de óleo (Havaux et al., 2005; Austin II et al., 2006; Vitória et al., 2006; Lage-Pinto et al., 2008; Bréhélin e Kessler, 2008; Rabelo et al., 2013).

Alterações nas características estruturais dos cloroplastos provocadas por estresse ambiental podem atuar diretamente sobre os aspectos fisiológicos da planta. Altos índices de luminosidade podem danificar a estrutura dos complexos antena do PSII, ou induzir a saturação das plastoquinonas Qa, e com isso comprometer a transferência de elétrons ao longo da cadeia transportadora de elétrons (Gomes et al., 2011; Valadares et al., 2012). Estas alterações podem levar a um estado fotoinibitório

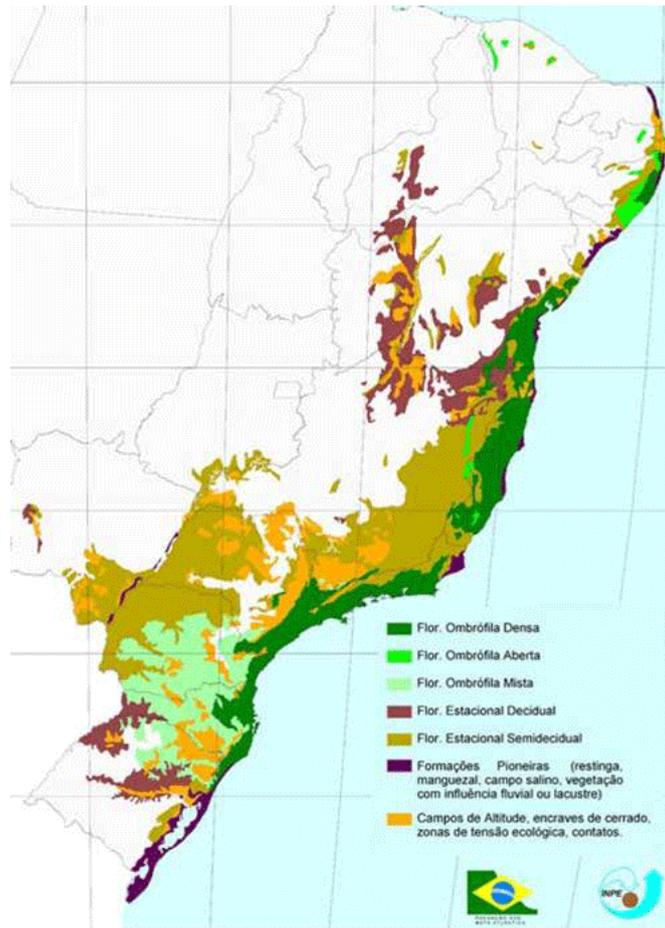
do PSII, o que provoca uma alteração em toda a cinética de emissão de fluorescência da clorofila *a* (Gomes et al., 2011).

As espécies de FAR que colonizaram as áreas de Restinga para se adaptarem as condições rigorosas impostas por este novo ambiente, talvez tenham desenvolvido alterações estruturais e fisiológicas para a sua sobrevivência. Este fato poderia ter o intuito de adaptar as plantas de forma adequada às imposições ambientais das Restingas. Neste sentido, o trabalho em questão é embasado em compreender estas características estruturais e fisiológicas e como foi ocasionado esse processo de adaptação e o consequente sucesso na colonização.

As Florestas Estacionais Semidecíduais e as Restingas são fitofisionomias presentes no bioma Mata Atlântica, que se encontra em estado de grande devastação sendo necessário estudos para sua preservação.

## **1.2 Mata Atlântica**

A Mata Atlântica é considerada um bioma de grande extensão, apresentando uma área original de aproximadamente 1.315.460 km<sup>2</sup> (SOS Mata Atlântica, 2015-2016), que se estende do Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul (Murray-Smith et al., 2009). Devido a sua extensão territorial, a Mata Atlântica apresenta uma grande amplitude latitudinal e longitudinal o que repercute em diferentes tipos de clima e regimes pluviométricos. Este fato permite explicar a heterogeneidade desse bioma (Ribeiro et al., 2009). Dentre os ecossistemas constituintes destacam-se a Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Aberta, Manguezais, Campos de Altitude, Restingas, Brejos Interioranos, Encraves Florestais do Nordeste, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Estacional Decidual (Câmara, 2003). Como observado na Figura 1.



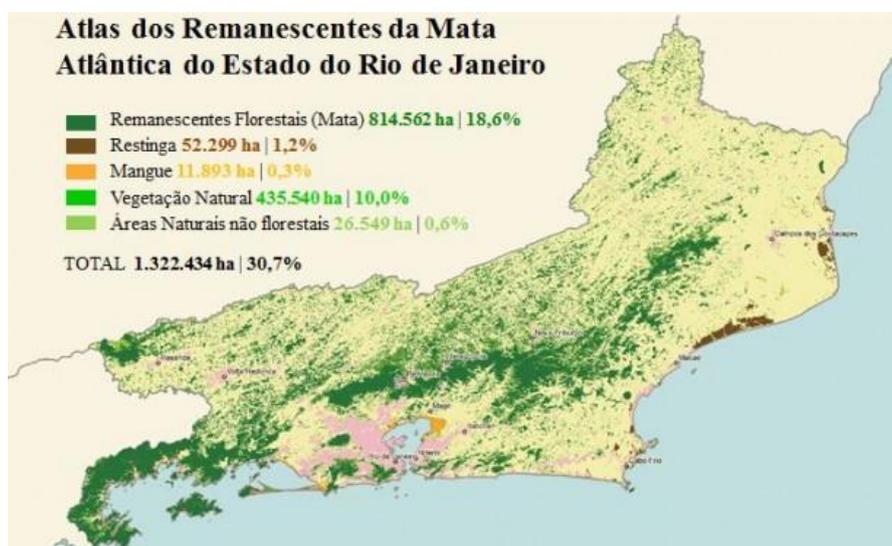
**Figura 1:** Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica 2015-2016. Fonte: SOS Mata Atlântica

A heterogeneidade deste bioma é uma característica que propicia altos índices de biodiversidade e de endemismo (Ribeiro et al., 2009). Aproximadamente 269 espécies de mamíferos, 372 de anfíbios, 849 de aves, 197 de répteis e 20000 de plantas vasculares foram descritas na Mata Atlântica, sendo muitas dessas espécies endêmicas e ameaçadas de extinção (Silva, 2015). Visto a grande biodiversidade de espécies animais e de plantas, o alto grau de endemismo, e o intenso estado de desmatamento, a Mata Atlântica foi incluída como um dos 34 *hotspots*, sendo considerada uma das quatro em termos de prioridade de conservação (Myers et al., 2000). No entanto, esta grande biodiversidade encontra-se ameaçada devido aos constantes desmatamentos.

Atualmente, o domínio da Mata Atlântica abriga mais de 60% da população brasileira. Este bioma tem sofrido efeitos negativos causados pelas ações antrópicas, o que tem colocado em risco muitas das formações vegetais (Silva, 2015). Estudos demonstram um desmatamento de 29.075 hectares (ha), ou 290 Km<sup>2</sup>, nos 17 estados

deste bioma, representando um aumento de 57,7% em relação a anos anteriores (Scarano e Ceotto, 2015). Ademais, foram enumerados os três estados mais desmatados, sendo: Minas Gerais (7.410 ha), Paraná (3.453 ha) e PiauÍ (3.125 ha) (SOS Mata Atlântica, 2015-2016). Além disso, a fragmentação florestal ocorrida aumenta a vulnerabilidade da Mata Atlântica às mudanças climáticas, pois os fragmentos florestais são mais sujeitos aos processos de savanização e de homogeneização biótica, ou seja, de perda de biodiversidade (Scarano e Ceotto, 2015).

Tendo como principal enfoque a condição de conservação da Mata Atlântica apenas para o estado do Rio de Janeiro, é possível observar que este bioma se encontra altamente fragmentado. O estado do Rio de Janeiro apresentava 100% de seu território (4.394.507 hectares) coberto pela Mata Atlântica, atualmente a área ocupada por remanescentes florestais no estado é de apenas 30,7% (1.322,43 hectares) sendo que desse total 18,6% (814.600 hectares) são de florestas, 0,3% (11.893 hectares) de manguezais, e 1,2% (52.299 hectares) de Restingas (SOS Mata Atlântica – INPE, 2010), mostrado na Figura 2.



**Figura 2:** Mapa mostrando os ecossistemas remanescentes no estado do Rio de Janeiro. (SOS Mata Atlântica, 2015-2016).

As Restingas merecem uma atenção especial, visto o intenso estado de degradação que este ecossistema se encontra. Neste ecossistema foi identificada degradação em nove dos 17 estados deste bioma: Ceará (788 ha), PiauÍ (244 ha), Santa Catarina (199 ha), Bahia (64 ha), Sergipe (50 ha), São Paulo (32 ha), Rio de Janeiro (29 ha), Paraná (14 ha) e Rio Grande do Norte (6 ha) (SOS Mata Atlântica, 2015-2016).

### **1.3 Restingas, Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari (CLGI) e RPPN Fazenda Caruara**

As Restingas são planícies arenosas formadas a partir do resultado de regressões marinhas ocorridas no período Quaternário (Scarano, 2002; Cirne et al., 2003). Segundo Lacerda et al. (1993), essas planícies ocorrem preferencialmente em uma faixa que varia de 30 a 50 km do litoral. Devido a sua proximidade com o litoral, as Restingas ficam vulneráveis as ações dos ventos e marés, o que as tornam um ambiente altamente instável (Cirne et al., 2003). Neste sentido, a ocupação dessas zonas costeiras por plantas tem desempenhado um papel importante na estabilização desse ecossistema e na formação da vegetação de Restinga (Araújo, 1992; 2000).

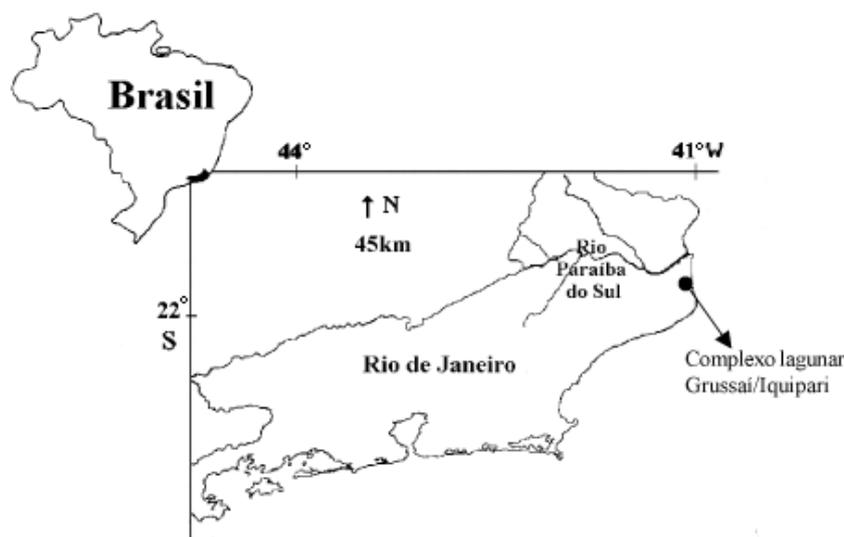
Segundo Araújo (2000), a vegetação de restinga teria sido formada a partir de plantas provenientes de biomas e/ou ecossistemas próximos, tais como: Caatinga, Mata de Tabuleiro, Florestas Ombrófilas e FAR. Castro et al. (2012) relataram ainda que devido as restingas serem ecossistemas recentes, formadas entre 8 mil e 10 mil anos, não apresentaram tempo suficiente para que as plantas provenientes de ecossistemas vizinhos sofressem especiação (Castro et al., 2012). No entanto, para que essas espécies sobrevivam nas áreas de Restingas foi necessário que desenvolvessem adaptações em relação ao seu ambiente original (Melo Júnior, 2015), visto as condições ambientais severas encontradas nestas áreas.

As principais características ambientais encontradas nas Restingas é a baixa disponibilidade hídrica e nutricional, devido à deficiência do solo arenoso em reter a água das chuvas e nutrientes (Schwinning e Ehleringer, 2001), os altos índices de salinidade do solo (Assumpção e Nascimento, 2000) e altos índices de irradiância, com índices de luminosidade superiores a  $2000 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante o verão (Pireda, 2013).

Estudos a respeito da composição florística dos ecossistemas de Restinga ainda são muito escassos. Para as Restingas do estado do Rio de Janeiro, somente a partir da década de 80 foram realizados trabalhos com o propósito de impulsionar o conhecimento dessas áreas (Henriques et al., 1986; Rizzini et al., 1990; Sá, 1996; Menezes e Araújo, 1999). No entanto, esses autores concentraram seus estudos principalmente entre as Restingas de Guaratiba e Macaé. Apesar da região Norte ser a detentora das maiores áreas de Restinga do estado do Rio de Janeiro, essas foram praticamente negligenciadas, iniciando os estudos com Assumpção e Nascimento (2000). Estes autores descreveram a estrutura e a composição florística dos diferentes

perfis fitofisionômicos de Restinga da região. Dentre as áreas de Restingas localizadas na região norte do estado, uma que merece especial destaque é o Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari, devido a sua grande extensão e diversidade de espécies.

O Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari (CLGI) possui aproximadamente 4,8 mil hectares, localizado no município de São João da Barra, na região norte do estado do Rio de Janeiro. Este complexo contribui com cerca de 46% (552 Km<sup>2</sup>) do total da cobertura vegetal de Restingas do estado do Rio de Janeiro, e com 18% do número de espécies citadas para flora dessa região (Araujo e Maciel, 1998), como observado na Figura 3.



**Figura 3:** Mapa mostrando a localização do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari. Fonte: (Assumpção e Nascimento, 2000).

A Restinga do CLGI se diferencia das demais pela ausência de dunas e enorme extensão de zonas de praia. Esta diferença está relacionada a uma mudança de direção de sua linha costeira, causada pela presença do Cabo de São Tomé em Campos dos Goytacazes (Assumpção e Nascimento, 2000). A influência do Cabo de São Tomé causou uma alteração na composição vegetal destas áreas de Restinga, levando a uma similaridade com as Restingas do Espírito Santo (Assumpção, 1998).

A RPPN Fazenda Caruara é um dos maiores remanescentes do CLGI, apresentando cerca de cinco mil hectares. Esta RPPN compreende trechos de restinga em regeneração e áreas antropizadas, em geral, de pastagens desativadas. Este remanescente ainda desempenha um importante papel na conservação dos corpos hídricos da região, uma vez que estão inseridos dentro de sua extensão, a lagoa de Iquipari, e inúmeros brejos sazonais (Ecologus, 2011). Com o desmatamento das áreas

de Restinga do CLGI pela implantação do Complexo Portuário do Açú, a RPPN Fazenda Caruara foi uma normativa imposta pelo Instituto Nacional de Estudos Ambientais (INEA) para a empresa LLX como forma de compensação ambiental.

Esta restinga possui um perfil vegetacional muito característico, apresentando: Formação Praial Graminóide, Formação Praial em Moitas, Formação de *Clusia*, Formação de Mata de Restinga, e alguns remanescentes de pastagem que se encontra em processo de recuperação (Assumpção e Nascimento 2000; Ecologus, 2011). Esse padrão de perfis fitofisionômicos foi descrito por Assumpção e Nascimento (2000) para as Restingas do norte do estado do Rio de Janeiro, o que difere das descrições para as demais Restingas do estado. Ademais, é possível sugerir que essas Restingas teriam recebido influências principalmente de Florestas Estacionais Semidecíduais localizadas sobre Tabuleiros ou Afloramentos Rochosos, visto a predominância desses ecossistemas na região.

#### **1.4 Afloramentos Rochosos, Floresta Estacional Semidecidual e Maciço do Itaoca**

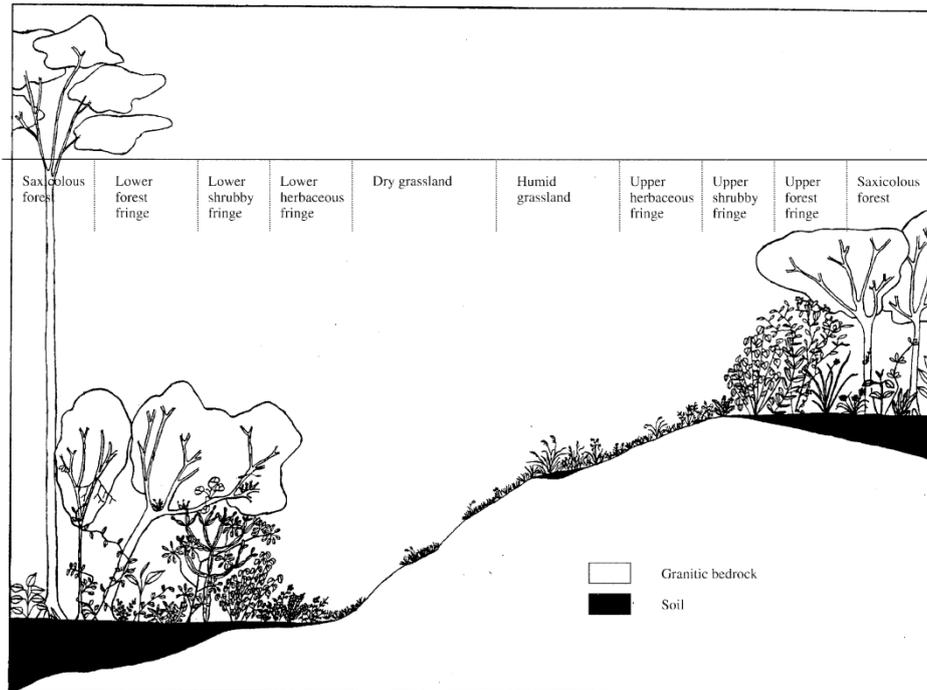
Os afloramentos rochosos são formações geológicas, e podem ser denominadas também como *Inselbergs*. Estes se mostram isolados na localidade, circundado por uma vegetação florestal, formando um mosaico com características diferenciadas das áreas ao redor. Esse nome na língua alemã significa insel=ilha e berg=montanha, indicando suas características de ilhas terrestres (Krieger et al., 2003).

Essa formação vegetal funciona como uma verdadeira barreira para muitas espécies, pois apresenta características ambientais extremas, como solo com pouca capacidade de retenção de nutrientes e água e predominância de rochas, dificultando a fixação das raízes. Além de apresentar altas temperaturas e altos índices de insolação (Porembski, 2007).

Os afloramentos rochosos possuem uma flora com características muito diferenciadas, pois sua estrutura e composição se mostram intimamente ligadas a fatores, como o solo e o tipo de rocha presentes, definindo assim o tipo de vegetação predominante. Outros fatores ambientais, como a irradiância, a disponibilidade hídrica e diferentes níveis de temperatura irão indicar a distribuição dos indivíduos vegetais, determinando assim a sobrevivência de muitas espécies endêmicas (Moura et al., 2011).

Sobre os afloramentos rochosos podem existir unidades de vegetação, devido a diferentes profundidades do solo, abrangendo desde espécies epífitas até arbóreas

(Figura 4). Estas florestas atuam como reservatório de água para outras formações vegetais ao redor, acumulando-a no solo (Parmentier, 2003). Uma dessas florestas localizadas sobre afloramentos rochosos no estado do Rio de Janeiro são as Florestas Estacionais Semidecíduais (FAR).

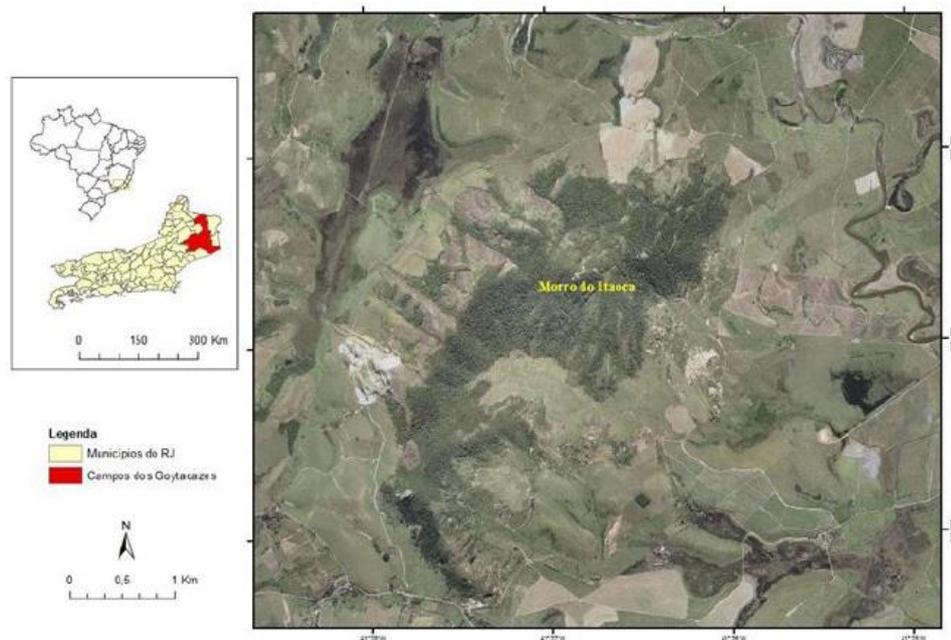


**Figura 4:** Distribuição de plantas em distintas regiões de afloramento rochoso. Fonte: (Parmentier, 2003).

A Floresta Estacional Semidecidual é também chamada de Mata de Interior, e tem como principal característica a queda das folhas por parte dos seus indivíduos. Este fato ocorre quando cerca de 20 a 50% de seus indivíduos, perdem suas folhas em determinados períodos do ano (IBGE, 1992). Tal característica se restringe aos estratos superiores do dossel, que podem atingir cerca de 25 m de altura (Leite, 1994). O clima deste ecossistema é marcado por sazonalidade, onde a estação seca e fria tem uma duração média entre 80 a 160 dias, o que tem forte influência sobre a fenologia das plantas (Oliveira-Filho, 2009).

Esta fitofisionomia da Mata Atlântica é uma região de transição entre florestas de encosta litorânea e formações não florestais (Veloso e Góes-Filho, 1982). A heterogeneidade desta área se mostra relacionada com a profundidade e composição química do solo, as variações altitudinais, diferentes tipos de relevo, dentre outras características. Pode ser considerada como uma das formações com maior riqueza de espécies, apresentando elevado número de angiospermas ameaçadas (Stehmann et al., 2009). Deste modo, nesta fitofisionomia há muitos ecossistemas que necessitam de preservação, um deles é o Maciço do Itaoca.

O Maciço do Itaoca encontra-se na região norte do estado do Rio de Janeiro ( $21^{\circ}48' S$   $41^{\circ}26' W$ ), situado no município de Campos dos Goytacazes. Trata-se de um *Inselberg* com aproximadamente 900 ha que se destaca na paisagem da região por ser uma elevação granítica. Apresenta altitude máxima de 420 m, em meio à planície costeira associada ao delta do Rio Paraíba do Sul (RadamBrasil, 1983). Como pode ser observado na Figura 5.



**Figura 5:** Mapa de localização do Maciço do Itaoca, Campos dos Goytacazes, RJ. Fonte: (Mauad, 2010).

O entorno deste afloramento apresenta áreas alagadas com pastagens, plantações de cana-de-açúcar e atividades exploratórias de rochas. Também se observa atividades

de turismo e aventura por parte da população. A retirada e venda de plantas ornamentais para o mercado nacional e internacional, também tem sido constatada (Mauad, 2010).

O Maciço do Itaoca necessita ser preservado, pois abriga muitas espécies ameaçadas de extinção e de valor para a pesquisa científica (Mauad, 2010). Uma dessas espécies é a *Myrciaria floribunda* (West ex Willd.) O.Berg, (Myrtaceae), que se desenvolve em praticamente todo território brasileiro, e se mostra relevante para o presente estudo pelo fato de co-ocorrer em FAR e Restinga.

### **1.5 Família Myrtaceae e a espécie *Myrciaria floribunda***

A família Myrtaceae é uma das mais importantes famílias de Angiospermas brasileiras, sendo formada na sua totalidade por cerca de 140 gêneros e 3.500 espécies arbóreas e arbustivas (Souza, 2014), distribuídas em três subtribos: Myrciinae, Eugeniinae e Myrtinae (Landrum e Kawasaki, 1997).

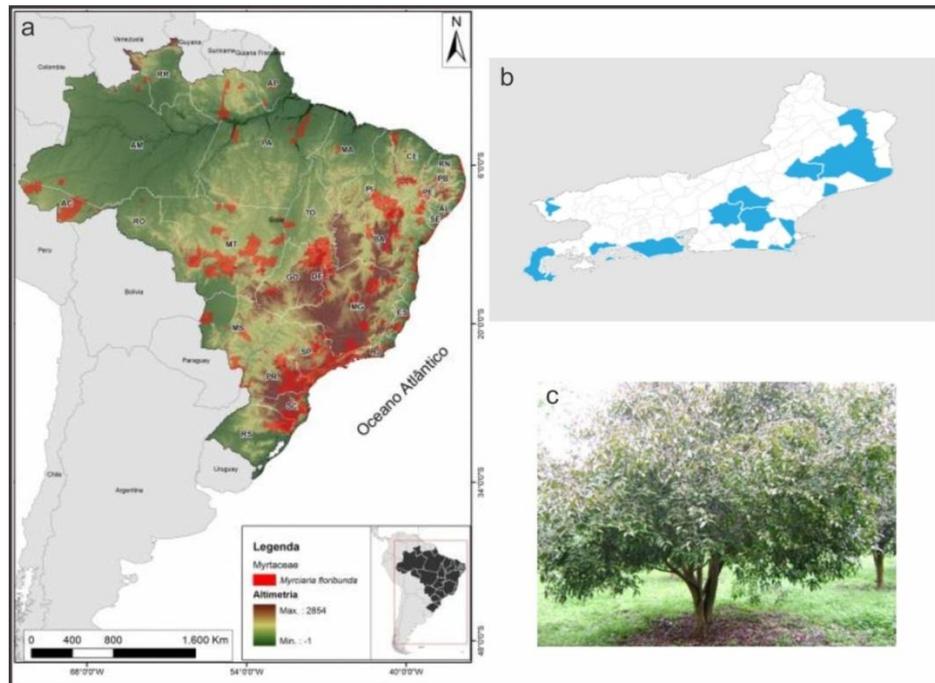
Em regiões tropicais e subtropicais do mundo, esta família é encontrada em ampla distribuição (Angiosperm Phylogeny Group, 2009). No Brasil, se encontram cerca de 1.028 espécies distribuídas em 23 gêneros (Myers et al., 2000; Lourenço e Barbosa, 2012; Flora do Brasil 2020 em construção).

As espécies de Myrtaceae possuem enorme potencial econômico devido ao fato, de serem utilizadas na alimentação, na ornamentação, e para fins medicinais (Lorenzi et al., 2006). Seus frutos são suculentos e carnosos e funcionam como fonte de alimentação para animais silvestres que atuam como dispersores de sementes (Gressler et al., 2006). Um exemplo de espécie pertencente a essa família é a *Myrciaria floribunda* (West ex Willd.) O.Berg, abundante em várias regiões do Brasil.

A espécie *M. floribunda* apresenta forma de vida arbórea, podendo chegar até 15m. O caule se mostra liso e de cor avermelhada com várias ramificações. As folhas são simples, opostas e glabras. Apresentam-se oblongo-elípticas de ápice acuminado, nervura média impressa ou plana na região da base. As inflorescências são axilares e seus frutos são globosos, carnosos e com coloração entre púrpura e marrom-escura. As sementes são reniformes com seção ovalada (Vásquez, 1997).

Esta espécie ocorre em todas as regiões do Brasil, sendo encontrada em vários tipos de vegetação, como FAR e Restinga. Trata-se de uma espécie nativa brasileira,

não sendo endêmica da Mata Atlântica (Sobral et al., 2015; CNCFlora, 2018) (Figura 6).



**Figura 6:** Distribuição da espécie *M. floribunda*. No Brasil (a), Fonte: (Sobral et al., 2015). No Rio de Janeiro (b), Fonte: (Souza, 2014). Exemplar de árvore da espécie (c), Fonte: (Moreira, 2009).

Seus frutos, conhecidos como cambuíva ou cambuí, são utilizados para a confecção de geléias, sucos, sorvetes, licores, entre outros, apresentando elevadas concentrações de vitamina C (Santos, 2010). O óleo essencial de suas folhas apresenta intensa atividade antimicrobiana contra *Staphylococcus aureus*, e possui ainda, efeito citotóxico em células de glioblastoma (Apel et al., 2006), também se observa atividade anticolinesterase, que serve para o tratamento da demência associada à doença de Alzheimer, através da presença de monoterpene oxigenado 1,8-cineol (Tietbohl et al., 2012). Ainda há poucos trabalhos a respeito da plasticidade fenotípica desta espécie, o que ajudaria a descobrir como esta espécie consegue sobreviver em ambientes de FAR e Restinga.

## **2. Objetivo Geral**

Avaliar de forma comparativa os aspectos estruturais e ecofisiológicos da lâmina foliar da espécie *Myrciaria floribunda* (West ex Willd.) O.Berg (Myrtaceae), presente em área de FAR e de Restinga, a fim de compreender quais aspectos tornaram possível a esta espécie co-ocorrer em ambientes contrastantes.

### **2.1 Objetivos Específicos**

- Caracterizar os aspectos anatômicos do sistema de revestimento, fundamental, e vascular das folhas e pecíolo de *M. floribunda* ocorrente em ambas as áreas estudadas;
- Verificar a micromorfologia da superfície foliar;
- Analisar os parâmetros morfológicos, relacionados à massa foliar por unidade de área (MFA), suculência (SUC), densidade (DEN), espessura (ESP) e área foliar (AF), das folhas da espécie selecionada;
- Verificar possíveis alterações ultraestruturais nos cloroplastos de *M. floribunda* em ambas as áreas de estudo;
- Determinar o conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b*, carotenóides e antocianinas nas folhas da espécie estudada;
- Analisar a eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII) a partir da emissão de fluorescência da clorofila *a*;
- Avaliar o estado nutricional das folhas de *M. floribunda*;
- Determinar os aspectos estruturais, fisiológicos e nutricionais da lâmina foliar como resposta adaptativa às estratégias de sobrevivência da espécie nas duas áreas de estudo.

### 3. Material e Métodos

#### 3.1 Caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado em uma FAR (Maciço do Itaoca) e em um fragmento de Restinga (RPPN Fazenda Caruara).

O Maciço do Itaoca é uma elevação granítica chamada de *Inselberg* e está localizado no distrito de Ibitioca, município de Campos dos Goytacazes, região Norte Fluminense do estado do Rio de Janeiro (21°48' S 41°26' W) (Dan et al., 2010). Caracteriza-se como corpo granítico de 420 m de altura onde a comunidade vegetal é definida por espécies arbustivo-arbóreas e ilhas de vegetação (Dan et al., 2010; Mauad, 2010), como observado na Figura 7A. O clima do município de Campos dos Goytacazes é classificado como AW, tipo quente e úmido, com período seco de maio à agosto (Alvares et al., 2014). A temperatura média no verão é de 26°C e 20°C no inverno. A precipitação anual varia entre 900 a 1100 mm. A umidade relativa do ar é variável, dependendo das condições do vento (Pessanha et al., 2014).

A RPPN Fazenda Caruara está localizada no município de São João da Barra, região Norte Fluminense do Estado do Rio de Janeiro (21° 72654` S e 41° 03645` W). Esta região possui aproximadamente quatro mil hectares de extensão, estabelecendo-se como a maior unidade de conservação privada de restingas do país. O clima da região é tropical, quente e semiúmido, com precipitação pluviométrica de 800 a 1.200 mm, com maiores taxas de precipitação durante os meses de verão (novembro a janeiro). A temperatura média varia entre 21 °C nos meses de inverno e 27°C no verão. A umidade relativa do ar possui uma média anual de 80% (Assumpção e Nascimento, 2000). O substrato é arenoso, de baixa retenção hídrica e a vegetação é caracterizada como Formação de Mata de Restinga. A área ainda é caracterizada por apresentar duas grandes lagoas, a Lagoa de Iquipari e a Lagoa de Grussaí, que acredita terem sido formadas a partir do deslocamento da foz do rio Paraíba do Sul (Lamego, 1974), como observado na Figura 7B. A distância entre a RPPN Fazenda Caruara e o Maciço do Itaoca é demonstrada na Figura 7C.



**Figura 7:** Imagens detalhando as áreas de coleta: A – Maciço do Itaoca, B – RPPN Fazenda Caruara e C – Distância relativas entre as duas áreas de coleta. Fonte: Google Earth.

As áreas de coletas apresentam diferenças com relação ao tipo de solo, cobertura vegetal e porte dos indivíduos. Na RPPN Fazenda Caruara o solo é arenoso, com espécies de porte arbustivo e sem presença de um dossel florestal. Enquanto no Maciço do Itaoca, o solo apresenta uma espessa camada de serapilheira, com espécies de porte arbóreo que consolida um dossel florestal (Figura 8).



**Figura 8:** Amostra de indivíduos de *M. floribunda* nas duas áreas de estudo. A e D – demonstram um dos indivíduos nas áreas de Restinga e Floresta Estacional Semidecidual, respectivamente. B e E – amostra dos ramos de folhas em Restinga e Floresta Estacional Semidecidual. C e F – amostra dos diferentes tipos de solo em Restinga e Floresta Estacional Semidecidual. Fonte: Acervo Pessoal.

Características microclimáticas contrastantes repercutem nas diferenças existentes na composição vegetal entre as áreas de coletas, o que pode influenciar nos regimes de irradiância, temperatura e umidade. Para verificar alterações nesses parâmetros microclimáticos foram feitas medidas em quatro pontos distintos, ao redor dos cinco indivíduos selecionados, respeitando uma distância média de três metros de um ponto para o outro. A partir dos dados obtidos foi realizada uma média absoluta de cada parâmetro microclimático, onde foi observado que a RPPN Fazenda Caruara apresentava maiores valores para irradiância e temperatura, enquanto o Maciço do Itaoca, maiores valores para umidade (Tabela 1). As medições de temperatura e umidade foram realizadas com o termohigrômetro (Termohigrômetro Digital Impac TH01), ao passo que medidas de irradiância foram feitas com um radiômetro LI-250A.

**Tabela 1:** Caracterização microclimática das áreas de estudo

<b>Dados Microclimáticos</b>	<b>Irradiância (<math>\mu\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}</math>)</b>	<b>Temperatura (<math>^{\circ}\text{C}</math>)</b>	<b>Umidade (%)</b>
<b>Itaoca 8h</b>	5.99	21.66	79.18
<b>Itaoca 12h</b>	26.10	23.76	73.23
<b>Caruara 8h</b>	958.67	28.50	49.55
<b>Caruara 12h</b>	1278.65	34.44	39.70

### 3.2 Seleção da espécie e coleta de material

A seleção da espécie foi baseada no levantamento florístico realizado por Assumpção e Nascimento (2000) e pela empresa Prumo Logística para a RPPN Fazenda Caruara. No Maciço do Itaoca, o estudo de composição florística foi realizado por Souza (2015). A espécie *M. floribunda* foi selecionada devido ao alto grau de representatividade nas duas áreas de estudo.

Na área de Restinga, os indivíduos se encontraram em formações de moitas, recebendo níveis de irradiância constantes e se apresentando em um solo arenoso sem a presença de serapilheira (Figura 8A e C). Na área de Floresta Estacional Semidecidual sobre Afloramento Rochoso, os indivíduos se encontraram em regiões de sub-bosque, recebendo menos quantidade de luz e com a presença elevada de serapilheira no solo (Figura 8D e F).

Para a realização das análises estruturais e fisiológicas foram selecionadas em cada área de estudo, 5 (cinco) folhas expandidas de 5 (cinco) indivíduos, resultando em um N amostral de 50 folhas em ambas as áreas.

### 3.3 Microscopia Óptica

Fragmentos da lâmina foliar foram fixados em uma solução aquosa de glutaraldeído 2,5 %, formaldeído 4,0 % e tampão cacodilato de Sódio 0,05 M, em pH 7,2, lavados neste mesmo tampão. Posteriormente, foram pós-fixados em uma solução aquosa de tetróxido de Ósmio 1 %, no mesmo tampão por 2h, em pH 7,2. Após nova lavagem no mesmo tampão, os fragmentos foram desidratados em uma série crescente de acetona. Após a desidratação, os fragmentos foram infiltrados com resina epóxi (Epon<sup>®</sup>). Por fim, as amostras embebidas em resina pura foram colocadas em formas e

levadas a estufa a 60 °C por 48h para a polimerização e obtenção de blocos. Em um ultramicrótomo (Reichert Ultracut S) foram retirados cortes semifinos entre 0,60 e 0,70 µm de espessura com o auxílio de faca de diamante. Essas secções foram coradas com azul de Toluidina 1% por 1 min. As lâminas foram seladas com Entelan® (Merck) e observadas em microscopia de campo claro (Axioplan ZEISS) e as imagens obtidas com a câmera Cannon Power Shot A640 acoplada ao microscópio.

### **3.4 Análise Histoquímica**

Para realização da análise histoquímica, fragmentos do terço médio da folha foram submetidos a reagentes específicos. Para verificar a presença de lipídios, os cortes foram corados em Sudan IV (Gerlach, 1984). Para identificação de compostos fenólicos, os cortes foram submetidos à solução de cloreto férrico (FeCl<sub>3</sub>) 10% (Johansen, 1940). Para análise de substâncias pécnicas, os cortes foram corados com vermelho de Rutênio e laranja de acridina (Langeron, 1949). As lâminas foram observadas em microscópio de campo claro (Axioplan ZEISS) e as imagens obtidas com a câmera Cannon Power Shot A640 acoplada ao microscópio.

### **3.5 Dissociação Epidérmica e Contagem Estomática**

Para analisar a epiderme em vista frontal e realização da contagem estomática, foi feita a dissociação de acordo com Macedo et al. (2005). Fragmentos foliares foram fervidos em ácido nítrico 10% por 20 minutos. Após a dissociação das epidermes, as mesmas foram lavadas em água destilada, coradas com safranina 1% (Sass, 1951). As lâminas foram seladas com glicerina 50% e observadas em microscópio óptico de campo claro (Axioplan ZEISS). As imagens foram obtidas através do microscópio Axioplan acoplado à câmera Cannon Power Shot A640. Ademais, foi utilizada a epiderme dissociada para a contagem dos estômatos em trinta campos aleatórios, das superfícies adaxial e abaxial, nos dois ambientes estudados. A contagem estomática foi obtida em objetiva de 20x, com o auxílio da câmera Cannon PowerShot A640 acoplada ao microscópio de campo claro (Axioplan ZEISS) e as medições realizadas a partir do software Image J.

### **3.6 Microscopia Eletrônica de Varredura**

Após as etapas de fixação e desidratação descritas para microscopia óptica, as amostras foram submetidas ao ponto crítico de CO<sub>2</sub> líquido, com o auxílio do aparelho Bal-TecCritical Point Dryer CPD 030. Em seguida, os fragmentos secos foram aderidos com fita adesiva de carbono em suportes próprios e cobertos com uma fina camada de ouro de 20 nm (Bal-TecSputerCoater SCD 050). As imagens foram obtidas no microscópio eletrônico de varredura (EVO 40 – ZEISS) a uma voltagem de 25 KV.

### **3.7 Microscopia Eletrônica de Transmissão**

O material foi embebido e emblocado como descrito para microscopia óptica. Com o auxílio do ultramicrotomo e faca de diamante, foram obtidos cortes ultrafinos com aproximadamente 70 nm de espessura. Estes cortes foram coletados em grades de cobre de 300 mesh. Os cortes foram contrastados com acetato de uranila 5,0 %, por 40 minutos, e citrato de chumbo por 5 minutos (Reynolds, 1963). O material foi observado e imagens foram capturadas com o auxílio do microscópio eletrônico de transmissão (JEOL1400 Plus), a uma aceleração de voltagem de 80 kV.

### **3.8 Análise das características morfológicas das folhas**

Para determinação da área foliar, foram coletadas cinco folhas completamente expandidas de cada indivíduo nas duas áreas de estudos, as quais foram escaneadas, e área mensurada por meio do sistema digital de processamento de imagens Image J. Discos foliares de 0,5 cm foram retirados em cada uma das folhas coletadas para determinar a MFA e a SUC. Os discos foram hidratados em água destilada por 24 horas e sua massa saturada foi medida em uma balança digital (Shimadzu AY220) e a ESP (mm) medida com um paquímetro digital (StainlessHardened). Os discos hidratados foram colocados em estufa a 55 °C por 72 horas para obtenção da massa seca. A partir destes valores, foram calculados a SUC ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ), que é o resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos utilizados, e a MFA ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ) que é a razão entre a massa seca dos discos por sua área (Kluge e Ting, 1978).

### 3.9 Quantificação dos tecidos foliares

A espessura da epiderme e cutícula nas faces adaxial e abaxial; parênquima paliçádico; parênquima lacunoso e mesofilo (parênquima paliçádico + parênquima lacunoso) foram calculados a partir de secções transversais do terço mediano da lâmina foliar. Foram examinados 25 campos para cada folha analisada. As imagens obtidas foram processadas e analisadas utilizando sistema digital de processamento de imagens ImagePro-Plus.

### 3.10 Acompanhamento dos Parâmetros de Emissão de Fluorescência da Clorofila *a*

Os parâmetros de emissão de fluorescência da clorofila *a* foram realizados às 8h00min e 12h00min, com o auxílio de um fluorímetro portátil OS5p Opti-Sciences. As medidas foram feitas em cinco indivíduos de cada espécie para cada área de estudo, das quais foram selecionadas cinco folhas completamente expandidas, que foram expostas ao escuro, por 30 minutos. Posteriormente, expostas a luz de medição (aproximadamente  $6 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  a 660 nm), seguida pela exposição à luz branca actínica de alta intensidade ( $10.000 \mu\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), aplicada por 0,8 segundos, (Genty et al., 1989). Foram analisadas as seguintes variáveis da cinética de emissão da fluorescência da clorofila *a*: Rendimento quântico efetivo do PSII (Y(II)); Rendimento quântico máxima do PSII ( $F_v/F_m$ ); a razão  $F_m/F_0$  e  $F_v/F_0$ .

### 3.11 Medidas do Conteúdo dos Pigmentos Fotossintéticos

Discos do limbo foliar com 1,0 cm de diâmetro foram retirados de cinco folhas distintas de cinco indivíduos de cada espécie estudada para determinação do teor de pigmentos fotossintéticos, utilizando o método de extração com acetona 100% (Hiscox e Israelstam, 1979). Os discos foliares foram imersos em 5,0 ml de acetona, mantidos no escuro e, posteriormente, foram realizadas leituras em espectrofotômetro (Shimadzu 1240 Japan) nas absorvâncias de 480, 649 e 665nm. Os cálculos para a determinação das concentrações dos pigmentos supracitados foram desenvolvidos de acordo com o procedimento descrito por Wellburn (1994):

$$[\text{Clorofila a}] (\mu\text{g mL}^{-1}) = 12,19A_{665} - 3,45A_{649}$$

$$[\text{Clorofila b}] (\mu\text{g mL}^{-1}) = 21,99A_{649} - 5,32A_{665}$$

$$[\text{Carotenóides}] (\mu\text{g mL}^{-1}) = (1000A_{480} - 2,14 \text{ Clorofila a} - 70,16 \text{ Clorofila b})/220$$

A determinação das concentrações de antocianina foi realizada com o medidor portátil do conteúdo de antocianina (ACM – 200 Plus Opti-Science).

### **3.12 Análise Nutricional**

Para realização das análises nutricionais das folhas foram coletadas cerca de 500g de folhas frescas de cinco indivíduos de Restinga e cinco indivíduos de Floresta Estacional Semidecidual. As folhas foram colocadas em sacos plásticos e levadas para o laboratório para quantificação dos valores de macronutrientes e micronutrientes presente nessas folhas.

As folhas foram lavadas com água corrente e água deionizada, secas a 60 °C até atingir peso constante, moídas em moinho elétrico de faca e homogeneizadas em grau epistilo. As determinações de C e N totais foram feitas em amostras secas utilizando-se um auto-analisador de CHNS/O (Perkin Elmer 2400) (Allen, 1989).

Para a extração de P, sub-amostras (200 mg) foram digeridas em 4,4 mL de uma solução de ácido sulfúrico concentrado (350 mL), água oxigenada 100 volumes (420 mL), selênio (0,42 g) como catalisador e sulfato de lítio (14 g) em solução ácida (Allen, 1989). A determinação desse nutriente foi feita em espectrofotometria de emissão por plasma induzido (ICP/AES-Varian).

Todo o procedimento analítico foi realizado no pólo da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ) campus Dr. Leonel Miranda situado na cidade de Campos dos Goytacazes, RJ.

### **3.13 Análise Estatística**

As comparações dos ajustes anatômicos entre as áreas de Restinga e Floresta Estacional Semidecidual foram realizadas pelo Teste de Tukey, ao nível de significância de 5%, para cada variável quantitativa. O índice de plasticidade fenotípica (PPI) foi calculado para as variáveis anatômicas em cada área separadamente. Posteriormente, foi feito um índice total com as mesmas variáveis em ambas as áreas, para avaliar o grau de plasticidade de cada variável quantitativa (Valladares et al., 2006; Gianoli e Valladares, 2012). O ajuste de sombra dos parâmetros foi caracterizado pelo coeficiente de ajuste de sombra:  $SAC = 1 - (Shade/Sun)$ , onde Shade e Sun são valores medidos

respectivamente em folhas de sombra e folhas de sol. O SAC aumenta com um ajuste mais profundo, e é positivo quando o valor da sombra é menor do que o valor do sol (Laisk et al., 2005). Anterior às análises, foram realizados testes de Shapiro-Wilk avaliar a normalidade das variâncias (Zar, 2010). Todos os testes estatísticos foram realizados com o pacote estatístico R Core Team (2014) e com o software Statistica 7 (StatSoft 1993).

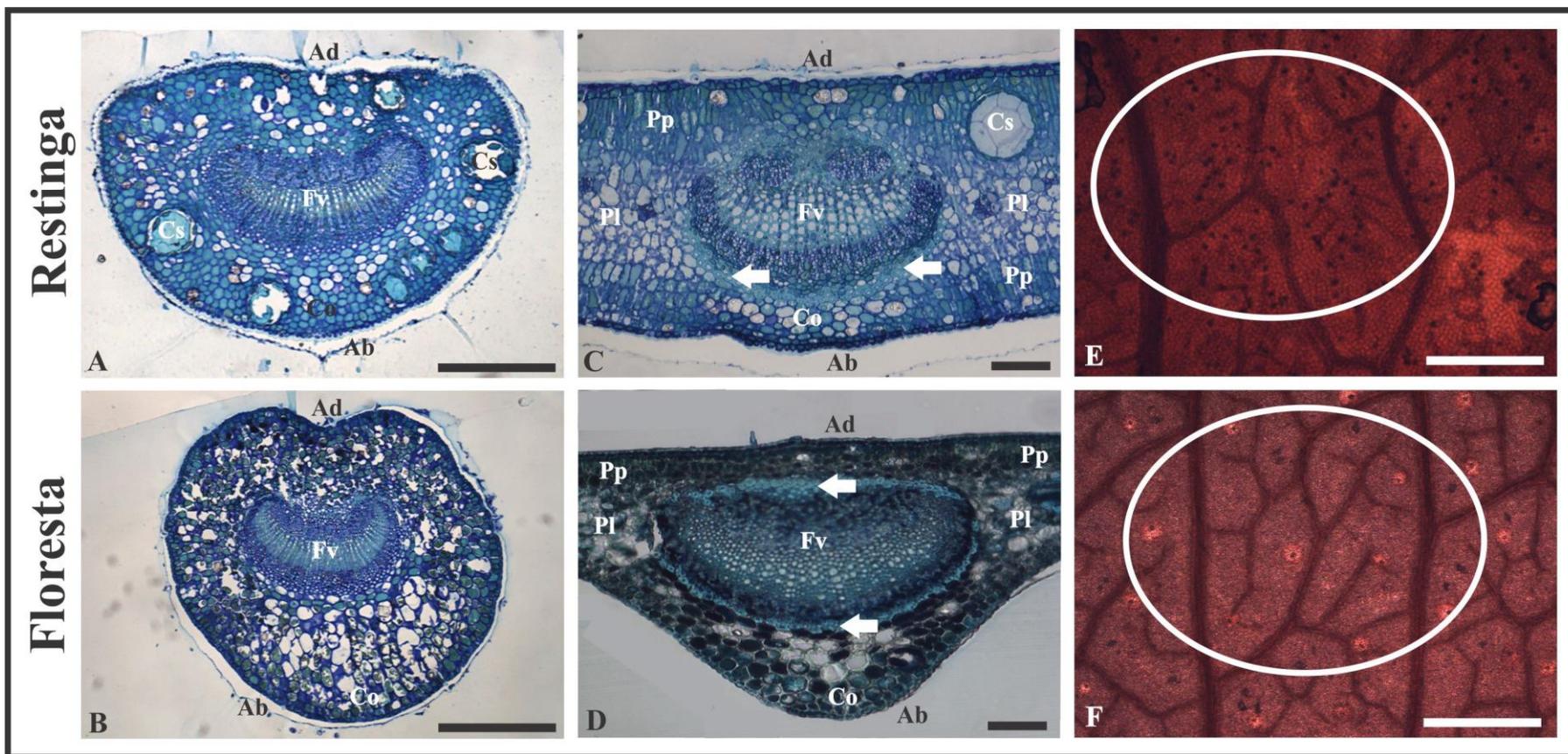
## **4.0 Resultados**

### **4.1 Caracterização do pecíolo, nervura central e padrão de venação das folhas de *Myrciaria floribunda***

Através dos cortes transversais foi observado que o pecíolo de *M. floribunda* apresenta um contorno circular nos indivíduos de Floresta e ovalado nos indivíduos de Restinga (Figura 9A e B). Na região da epiderme do pecíolo foi observada a presença de colênquima do tipo angular em ambas as áreas. No entanto, na Restinga esse colênquima apresenta-se mais espesso (Figura 9A e B). A epiderme do pecíolo é uniestratificada e coberta por uma espessa camada de cutícula em ambos os ecossistemas (Figura 9A e B). Na restinga, o córtex é constituído de 5 a 6 camadas de células parenquimáticas e de 7 a 9 na Floresta (Figura 9A e B). O sistema vascular está organizado em feixes colaterais, apresentando contorno elíptico assumindo formato de meia lua (Figura 9A e B), em ambas as áreas de estudo. Além disso, foi observada a presença de cavidades secretoras no pecíolo de *M. floribunda* em ambas as áreas de estudo (Figura 9A e B).

A nervura central apresenta um contorno plano convexo em ambas as áreas (Figura 9C e D). Em ambos os ecossistemas, a epiderme é uniestratificada e coberta por uma espessa camada de cera epicuticular (Figura 9C e D). O córtex é formado por uma única camada de colênquima do tipo angular adjacente à epiderme, e de 4 a 5 camadas de células parenquimáticas (Figura 9C e D). O sistema vascular é do tipo colateral, em formato de arco. Além disso, foi observada a presença de fibras perivasculares ao redor do sistema vascular (Figura 9C e D). Não foi observado continuidade do parênquima paliçádico na nervura (Figura 9C e D).

O padrão de venação das folhas de *M. floribunda* mostra padrão do tipo broquidódroma apresentando nervura primária saliente, com a secundária levemente distinta na face adaxial e saliente na face abaxial. No ecossistema de Floresta se observa um maior espessamento e uma maior densidade das veias (Figura 9E e F).



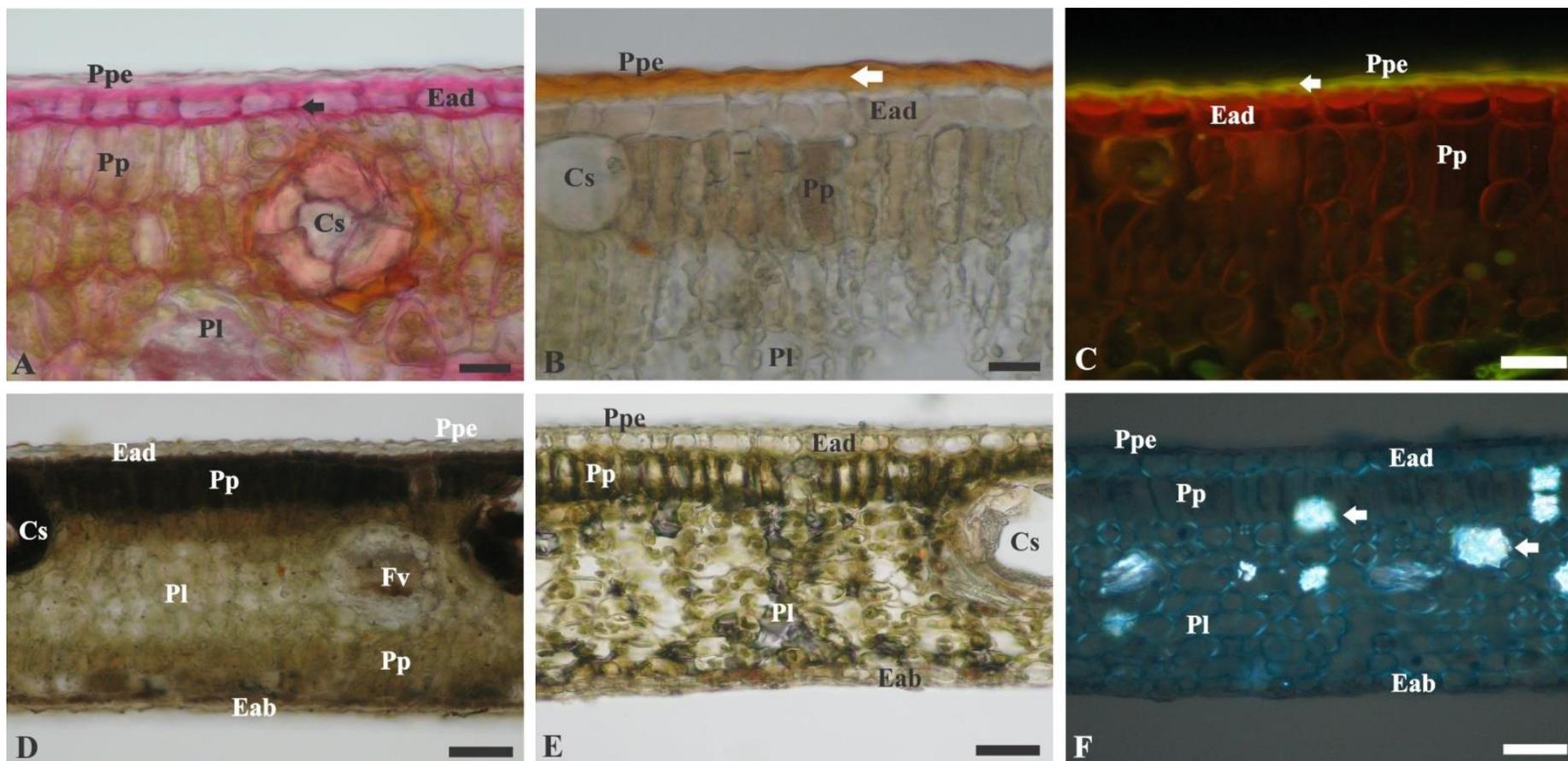
**Figura 9:** Caracterização do pecíolo, nervura central e padrão de venação de *Myrciaria floribunda* em ambientes de Restinga e Floresta. Amostras de Restinga: A, C, E. Amostras de Floresta: B, D, F. A – Corte transversal do pecíolo na Restinga. B – Corte transversal do pecíolo na Floresta. C – Corte transversal da nervura central na Restinga. D – Corte transversal da nervura central na Floresta. E – Padrão de venação na Restinga. F – Padrão de venação na Floresta. Epiderme Adaxial (Ad); Epiderme Abaxial (Ab); Colênquima (Co); Feixe Vascular (Fv); Cavidade Secretora (Cs); Parênquima Paliádico (Pp); Parênquima Lacunoso (Pl); Fibras Perivasculares (Seta); Padrão de Venação (Círculo). Barras: C, D - 50 $\mu$ m; A, B, E, F – 100  $\mu$ m

## 4.2 Caracterização histoquímica da lâmina foliar de *Myrciaria floribunda*

Os testes histoquímicos revelam a presença de diferentes compostos químicos nas folhas de *M. floribunda*. No entanto, não foram observadas diferenças entre as áreas de estudo.

A marcação com vermelho de Rutênio mostrou a presença de compostos pécticos na parte interna da parede periclinal externa e na parede anticlinal das células epidérmicas (Figura 10A). O Sudan IV revelou reação positiva na região mais externa da parede periclinal externa, indicando presença de lipídios nessa região (Figura 10B). A coloração com Laranja de Acridina revelou a marcação na parte interna da parede periclinal externa e nas epidermes adaxial e abaxial, confirmando a presença de polissacarídeos ácidos (Figura 10C).

A coloração com Cloreto Férrico foi positiva no parênquima paliçádico e cavidade secretora, sinalizando a presença de compostos fenólicos nesses locais (Figura 10D). A marcação com Dragendorff não identificou a presença de alcaloides nas folhas de *M. floribunda* (Figura 10E). Através da microscopia de luz polarizada foi possível identificar a presença de cristais de oxalato de cálcio, distribuídos pela lâmina foliar (Figura 10F).



**Figura 10:** Testes histoquímicos da lâmina foliar de *M. floribunda* em secção transversal visualizados em microscopia óptica. A – Epiderme adaxial corada com Vermelho de Rutênio. B – Epiderme adaxial corada com Sudan IV. C – Epiderme adaxial corada com Laranja de Acridina. D – Lâmina foliar corada com Cloreto Férrico. E – Lâmina foliar corada com Dragendorff. F – Lâmina foliar em microscopia óptica de luz polarizada. Cristais de Oxalato de Cálcio (Seta); Parede Periclinal Externa (Ppe); Epiderme Adaxial (Ead); Epiderme Abaxial (Eab); Parênquima Paliçádico (Pp); Parênquima Lacunoso (Pl); Feixe vascular (Fv); Cavidade Secretora (Cs); Barras: A - C - 20µm; D - F - 50µm.

A tabela 2 apresenta um resumo dos testes histoquímicos realizados nas folhas de *M. floribunda*.

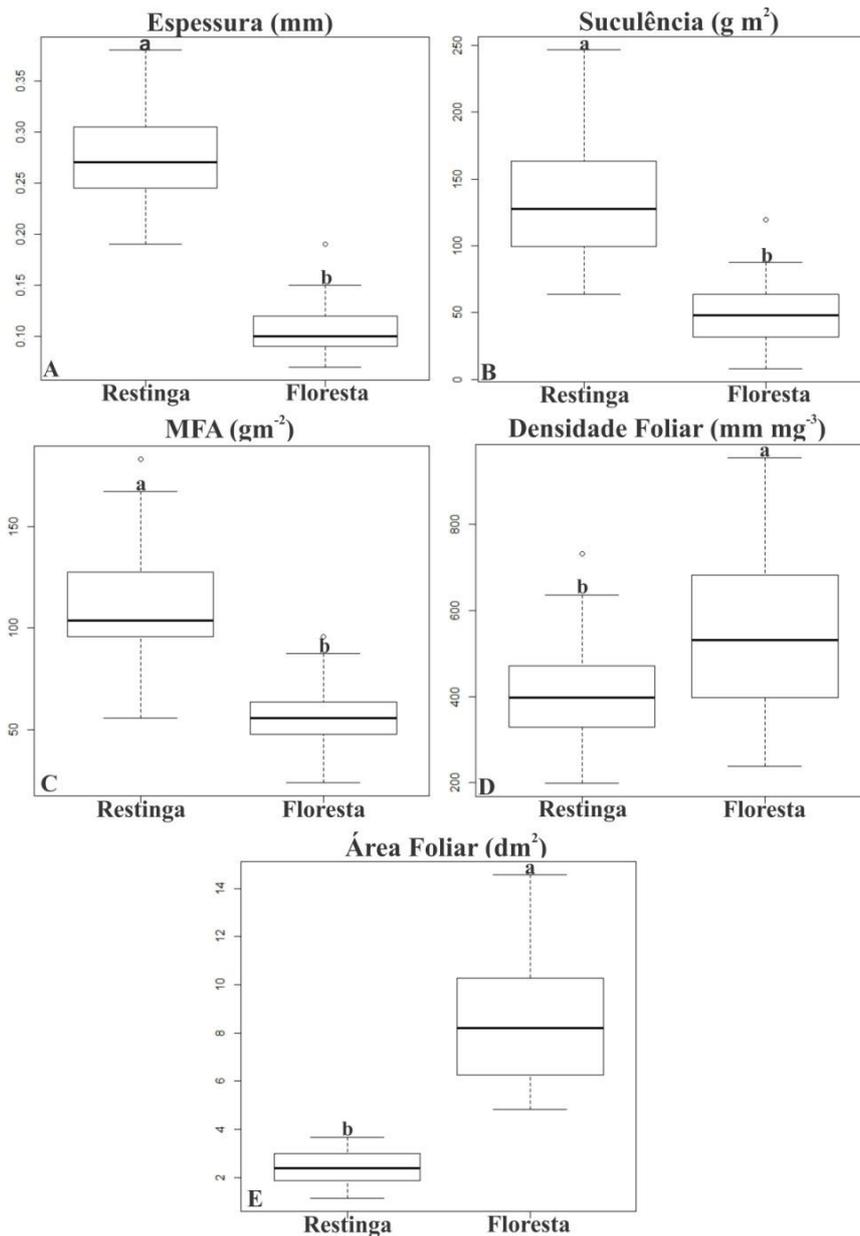
**Tabela 2:** Testes histoquímicos da lâmina foliar de *M. floribunda*

<b>Histoquímica da Lâmina Foliar de <i>Myrciaria floribunda</i></b>					
<b>Lâmina Foliar</b>	<b>Vermelho de Rutênio</b>	<b>Sudan IV</b>	<b>Laranja de Acridina</b>	<b>Cloreto Férrico</b>	<b>Dragendorff</b>
<b>Parede Periclinal Externa</b>	+	+	+	-	-
<b>Epiderme Adaxial</b>	+	-	+	-	-
<b>Epiderme Abaxial</b>	+	-	+	-	-
<b>Parênquima Paliçádico</b>	-	-	-	+	-
<b>Parênquima Lacunoso</b>	-	-	-	-	-
<b>Cavidade Secretora</b>	-	-	-	+	-

+ Marcação Positiva / - Marcação Negativa

#### **4.3 Análise comparativa dos atributos morfoanatômicos da lâmina foliar de *Myrciaria floribunda***

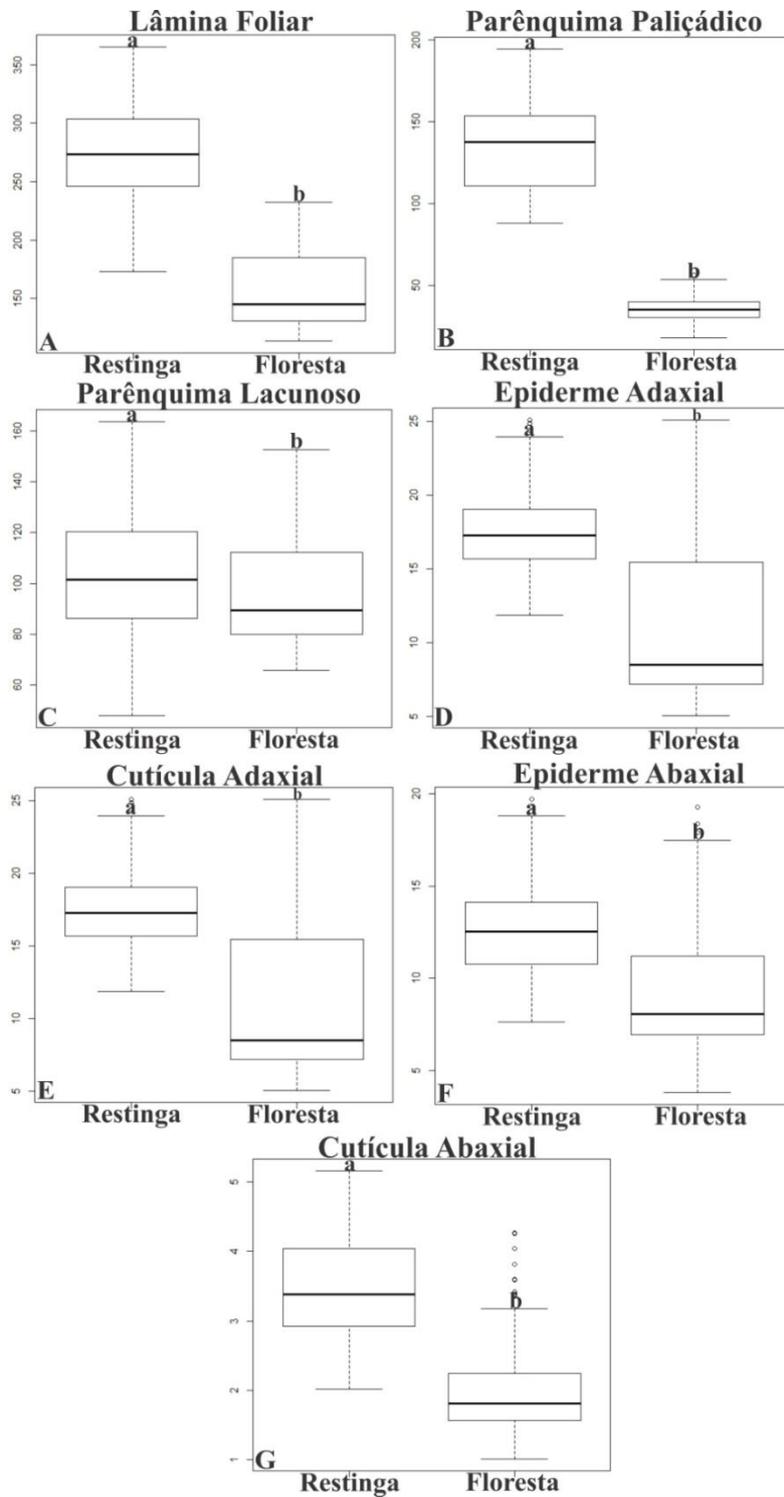
Para as análises morfológicas, todos os atributos analisados apresentaram diferenças significativas entre os ecossistemas estudados. A lâmina foliar de *M. floribunda* na Restinga apresentou maiores valores de espessura (ESP), de suculência (SUC) e MFA (Figura 11A, B e C). Por outro lado, na Floresta observou-se maiores valores para densidade foliar (DEN) e área foliar (AF) (Figura 11D e E).



**Figura 11:** Análise comparativa dos atributos morfológicos de *M. floribunda* em ecossistemas de Restinga e Floresta. A - Espessura. B – Suculência. C – Massa foliar por unidade de área. D – Densidade Foliar. E – Área Foliar. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas entre os ecossistemas. Teste de Tukey ( $p < 0.05$ ).

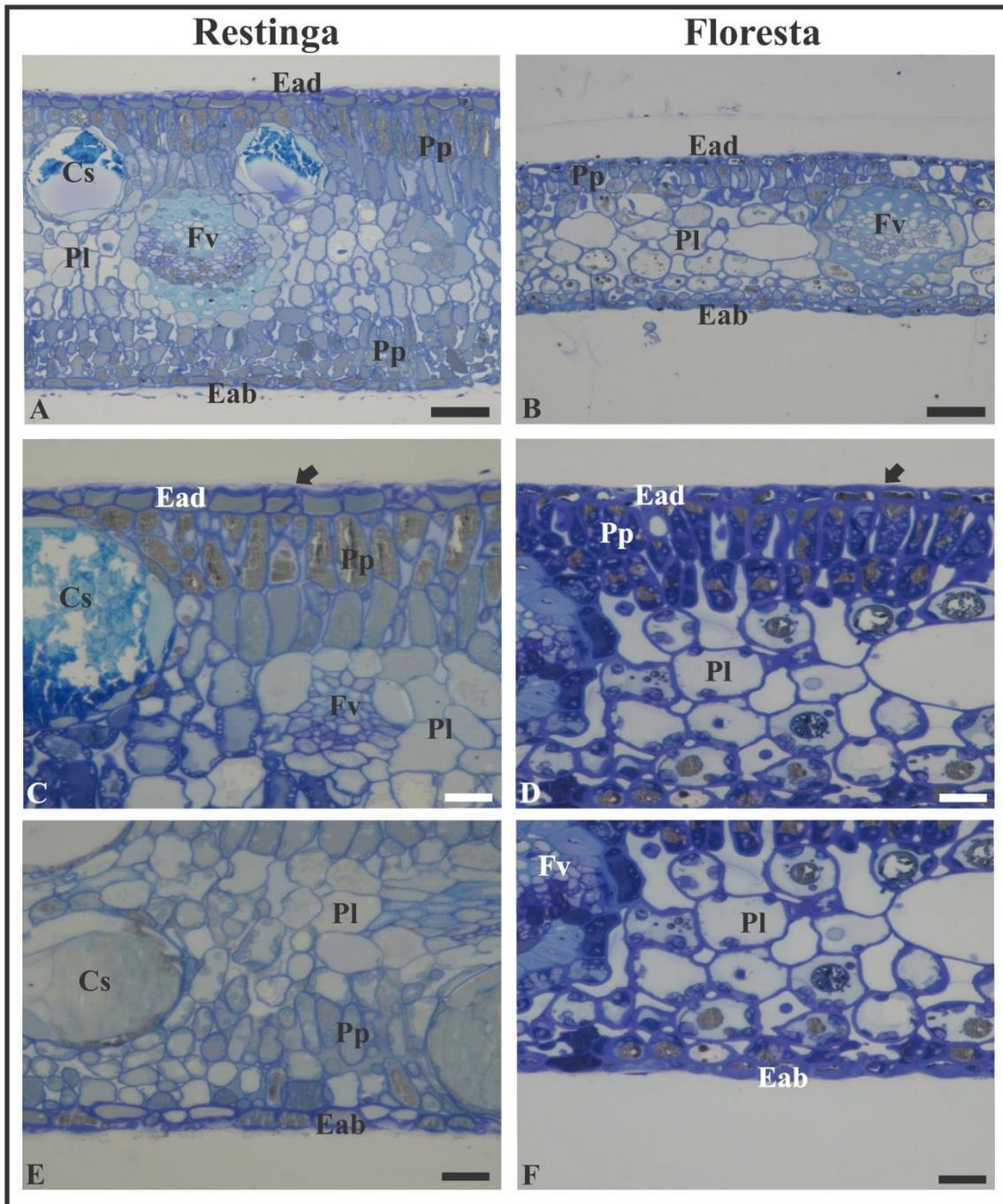
Para as análises anatômicas, assim como nas análises morfológicas todos os atributos apresentaram diferenças significativas. As folhas de *M. floribunda* apresentaram maior espessamento da lâmina foliar na Restinga (Figuras 12A e 13A). Esse maior espessamento da lâmina foliar na Restinga se deve em grande parte ao maior espessamento do parênquima paliçádico (Figura 12B). Este fato pode ser observado pela presença de parênquima paliçádico voltada para ambas as superfícies das folhas (Figura 13A). O parênquima lacunoso também apresentou maior espessamento na Restinga

(Figura 12C; Figura 13C e E). A epiderme e cutícula nas faces adaxial e abaxial também apresentaram maior espessamento no ecossistema de Restinga, quando comparados a Floresta (Figura 12D, E, F e G; Figura 13C, D, E e F).



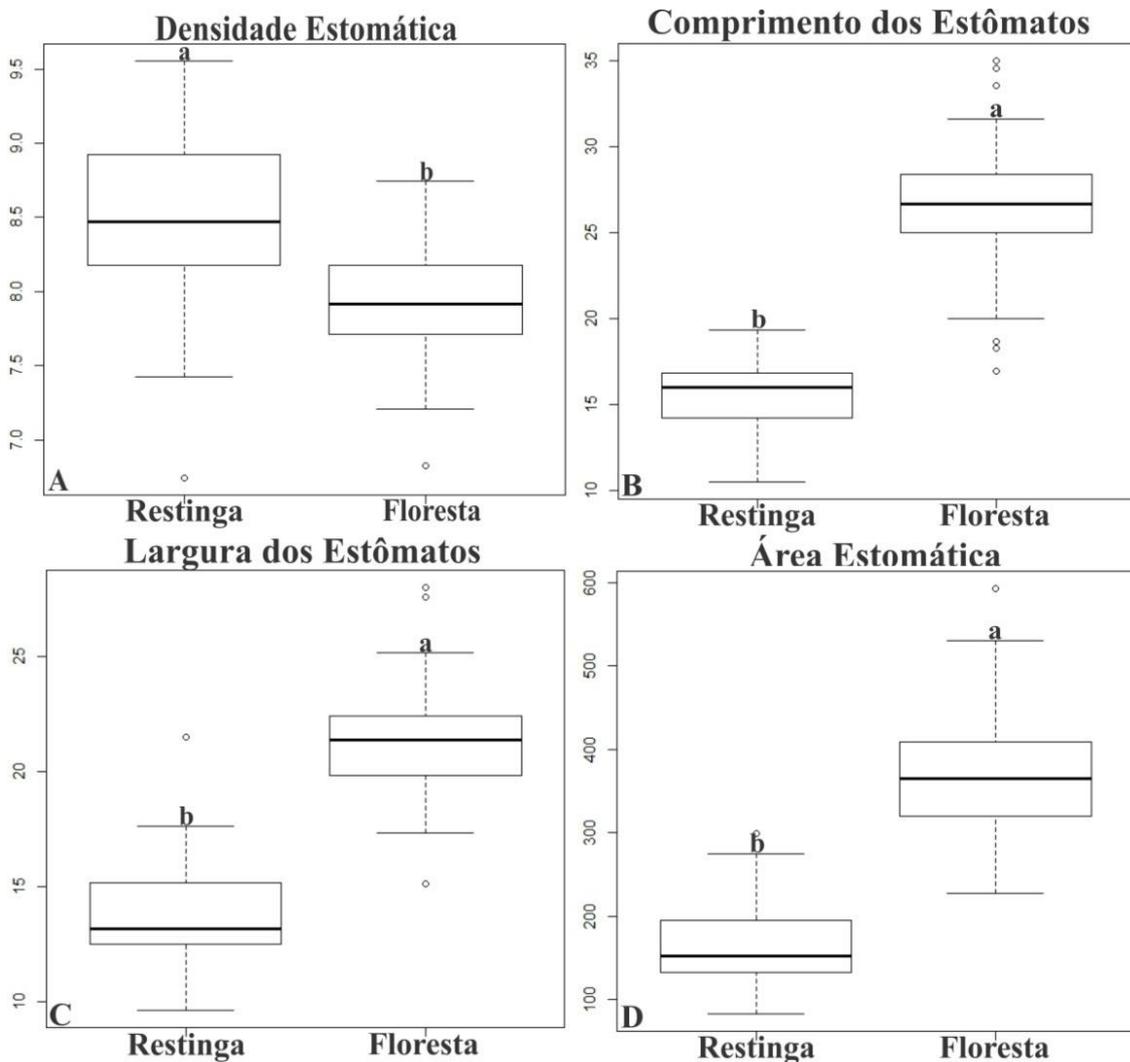
**Figura 12:** Análise comparativa dos atributos anatômicos da lâmina foliar de *M. floribunda* em ecossistemas de Restinga e Floresta. A – Lâmina Foliar. B – Parênquima Paliçádico. C – Parênquima Lacunoso. D – Epiderme Adaxial. E – Cutícula Adaxial. F – Epiderme Abaxial. G

– Cutícula Abaxial. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas entre os ecossistemas. Teste de Tukey ( $p < 0.05$ ).



**Figura 13:** Anatomia comparada da lâmina foliar de *M. floribunda* em ecossistema de Restinga (à esquerda) e Floresta (à direita) visualizadas em microscopia óptica. A – Corte transversal da lâmina foliar na Restinga. B – Corte transversal da lâmina foliar na Floresta. C – Detalhe da epiderme adaxial na Restinga. D – Detalhe da epiderme adaxial na Floresta. E – Detalhe da epiderme abaxial na Restinga. F – Detalhe da epiderme abaxial na Floresta. Epiderme adaxial (Ead); Epiderme abaxial (Eab); Parênquima Paliçádico (Pp); Parênquima Lacunoso (Pl); Feixe vascular (Fv); Cavidade Secretora (Cs). Barras: A e B - 50µm; C - F - 20µm

Através das análises das características estomáticas foram encontradas diferenças significativas entre os ecossistemas estudados. Como esperado, a densidade estomática foi maior na Restinga (Figura 14A). Em contrapartida, o comprimento, a largura e a área estomática foram maiores no ecossistema de Floresta (Figura 14B, C e D).



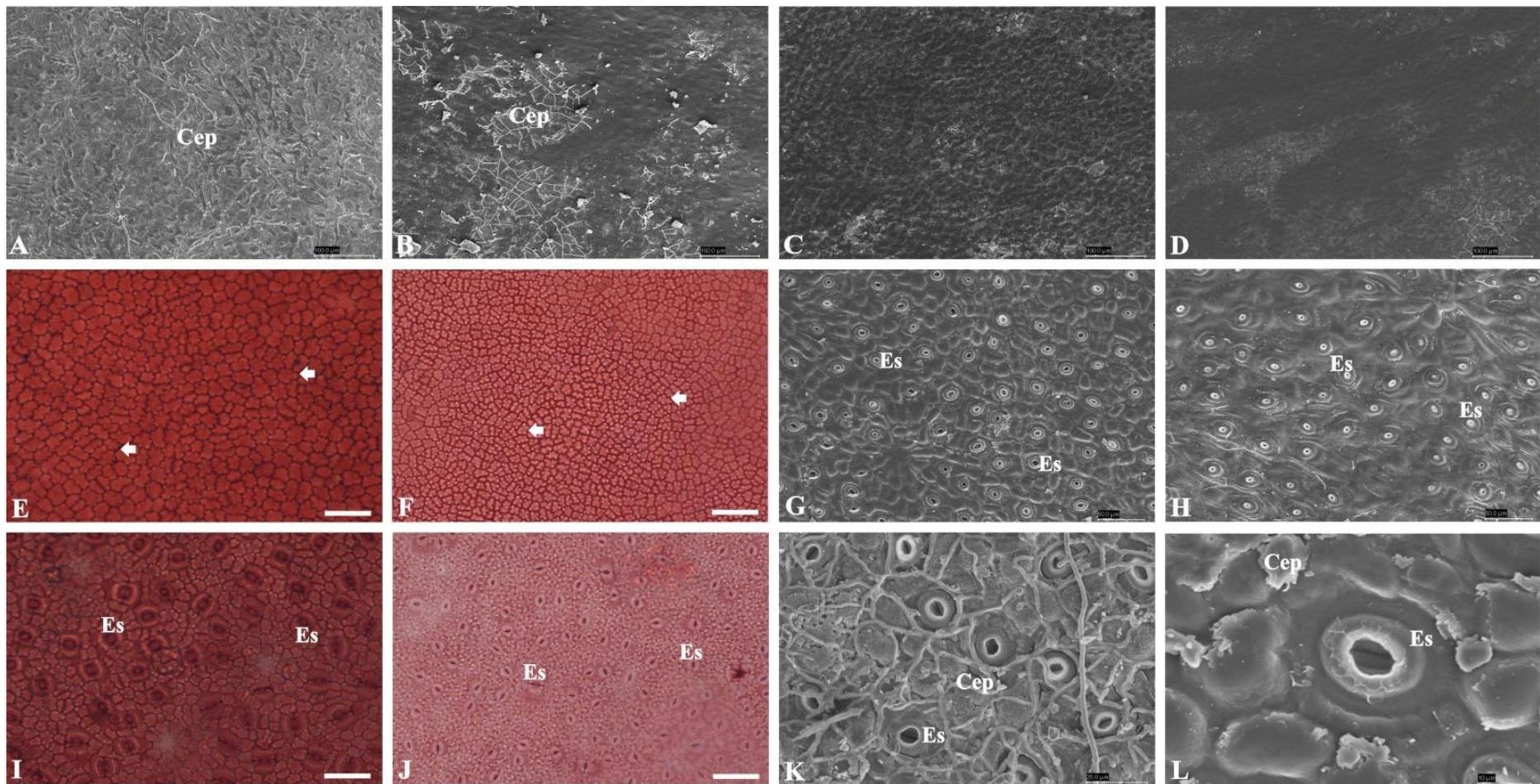
**Figura 14:** Análise comparativa dos estômatos de *M. floribunda* em ecossistemas de Restinga e Floresta. A – Densidade Estomática. B – Comprimento dos Estômatos. C – Largura dos Estômatos. D – Área Estomática. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre os ecossistemas. Teste de Tukey ( $p < 0.05$ ).

Através da microscopia eletrônica de varredura, foi encontrada a presença de uma camada de cera epicuticular sobre a superfície adaxial das folhas de *M. floribunda* em ambos os ecossistemas. No entanto, no ecossistema de Restinga foi observada maior

quantidade de cera (Figura 15A e B). Também foi observada, através da remoção da cera com clorofórmio, uma ornamentação cuticular da parede periclinal externa na Restinga (Figura 15C e D).

Através da dissociação epidérmica, observou-se que as células epidérmicas da superfície adaxial apresentaram paredes anticlinais mais sinuosas na Floresta, se comparadas à Restinga (Figura 15E e F). Em adição, foi observado que as células epidérmicas, no ecossistema de Restinga eram maiores quando comparadas a Floresta (Figura 15E e F).

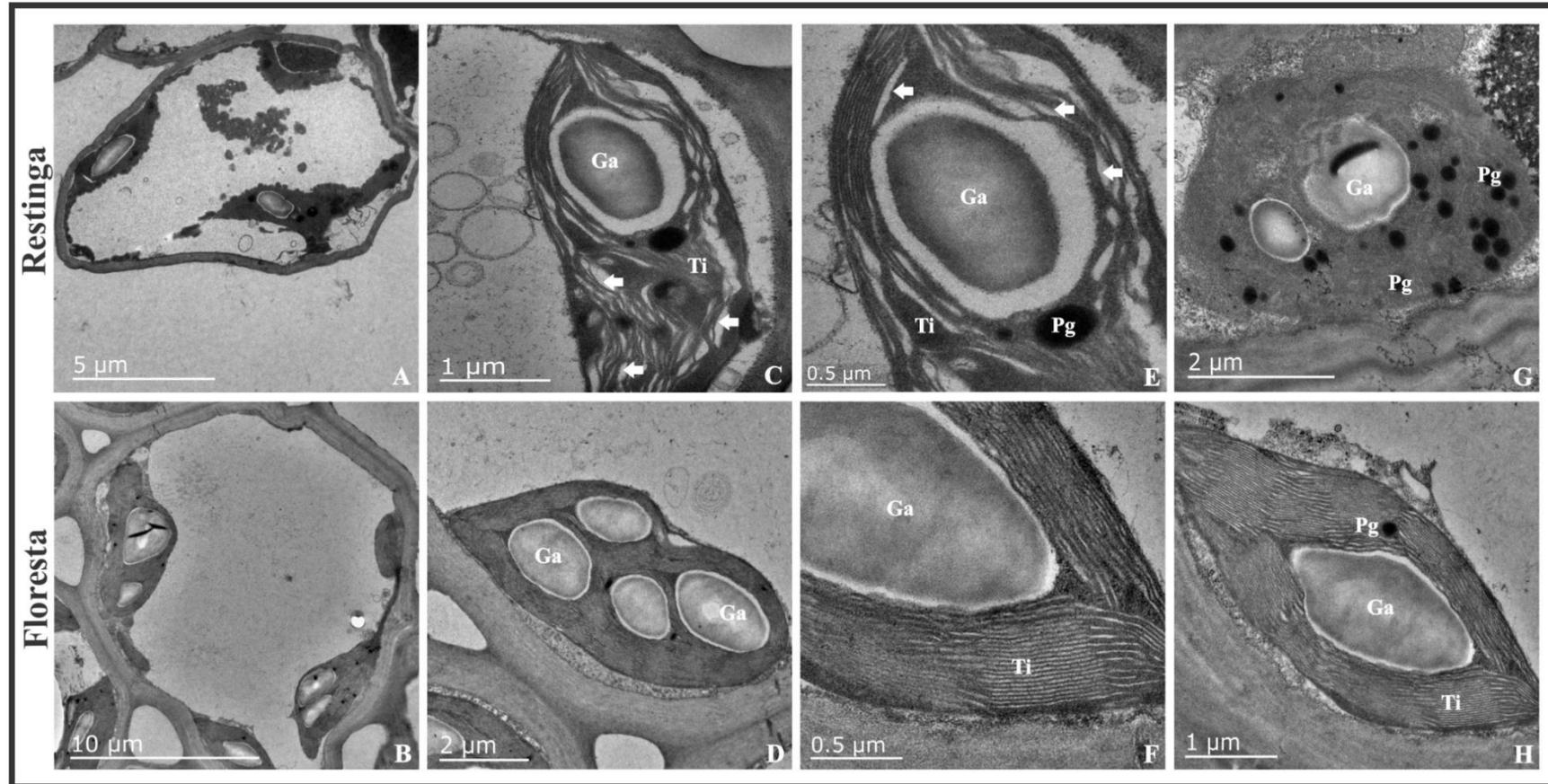
A superfície abaxial não apresentou diferenças entre os ecossistemas (Figura 15G-J), sendo observada a presença de cera epicuticular cobrindo toda superfície abaxial da folha (Figura 15K) e uma ornamentação da cutícula ao redor dos estômatos (Figura 15L).



**Figura 15:** Caracterização morfológica das folhas de *M. floribunda* visualizada por microscopia eletrônica de varredura e microscopia óptica. A, C, E – Superfície adaxial da folha de Restinga. B, D, F – Superfície adaxial da folha de Floresta. G, I – Superfície abaxial da folha de Restinga. H, J – Superfície abaxial da folha de Floresta. K – Superfície abaxial de Restinga evidenciando a presença de cera. L – Detalhe do estômato. Cera Epicuticular (Cep); Sinuosidade da parede anticlinal (Seta); Estômato (Es). Barras: A, B, C e D – 10 $\mu$ m; E, F, G, H, I, J – 50 $\mu$ m; K – 20 $\mu$ m; L – 5 $\mu$ m.

#### **4.4 Ultraestrutura dos Cloroplastos**

Através das análises de microscopia eletrônica de transmissão, foi possível observar alterações ultraestruturais nos cloroplastos de *M. floribunda* entre os ecossistemas estudados. Na região de Restinga, os cloroplastos apresentam organização atípica e um formato amorfo, enquanto os cloroplastos das folhas de *M. floribunda* de Floresta apresentam um formato elíptico (Figura 16A e B). Foi observada uma maior quantidade de grãos de amido nos cloroplastos das folhas de *M. floribunda* de Floresta em relação ao ecossistema de Restinga (Figura 16C e D). Além disso, foi observada uma grande desorganização das membranas tilacóides nos cloroplastos nas folhas de *M. floribunda* de Restinga, enquanto na Floresta os tilacóides apresentaram uma organização em granas (Figura 16E e F). Em adição, uma grande quantidade de plastoglóbulos foi detectada nos cloroplastos das folhas de *M. floribunda* de Restinga, enquanto que na Floresta foram encontrados poucos plastoglóbulos por cloroplasto (Figura 16G e H).



**Figura 16:** Caracterização ultraestrutural dos cloroplastos de *M. floribunda* em ecossistemas de Restinga e Floresta. Cloroplastos na Restinga: A – C – E – G. Cloroplastos na Floresta: B – D – F – H. A – Visão geral da célula vegetal na Restinga. B – Visão geral da célula vegetal na Floresta. C – Detalhe dos cloroplastos estressados na Restinga. D – Detalhe dos cloroplastos não estressados na Floresta. E – Detalhe dos tilacóides desorganizados em Restinga. F – Detalhe da organização dos tilacóides em granas na Floresta. G – Destaque dos plastoglóbulos na Restinga. H – Detalhe dos cloroplastos na Floresta evidenciando menor quantidade de plastoglóbulos. Grãos de Amido (Ga); Plastoglóbulos (Pg); Membranas Tilacóides (Ti); Desorganização dos Tilacóides (Setas). Barras: B - 10 $\mu$ m; A - 5 $\mu$ m; D,G - 2 $\mu$ m; C, H - 1 $\mu$ m; E,F - 0,5 $\mu$ m.

#### 4.5 Análise Ecofisiológica

Para a determinação do perfil ecofisiológico de *M. floribunda* foram realizadas a análise de emissão de fluorescência da clorofila *a* e de pigmentos fotossintéticos. A partir dessas análises foram verificadas diferenças significativas para a maioria das variáveis fisiológicas entre os ecossistemas de Restinga e Floresta.

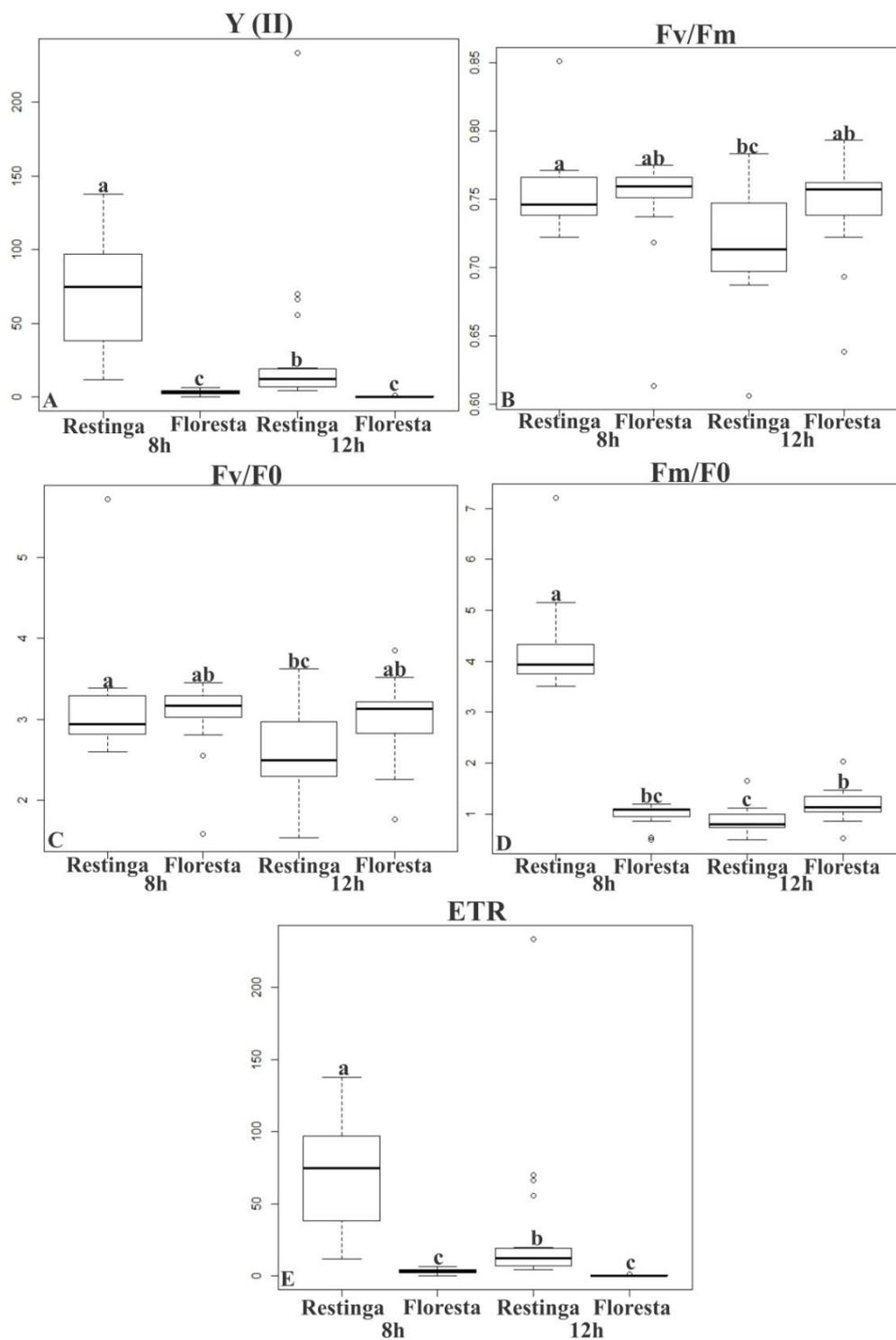
O rendimento quântico efetivo do PSII ( $Y(II)$ ), apresentou maiores valores às 8h na Restinga, no entanto, às 12h houve um decréscimo nos valores de  $Y(II)$  no mesmo ecossistema. Porém ainda se mostrou maior se comparado aos valores na Floresta. Na Floresta não houve diferenças significativas entre os horários de 8h e 12h (Figura 17A).

O rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ) às 8h na Restinga apresentou valores semelhantes aos da Floresta independente do horário de análise. Porém, às 12h na Restinga foi observado uma redução dos valores de  $F_v/F_m$  abaixo de 0,75. Na Floresta não foram observadas diferenças significativas nas folhas de *M. floribunda* entre os horários de 8h e 12h (Figura 17B).

A razão  $F_v/F_0$  também demonstra o rendimento quântico do PSII, porém, esse parâmetro apresenta uma maior sensibilidade na detecção de estresse que a razão  $F_v/F_m$ . No período de 8h não houve diferenças significativas nas folhas de *M. floribunda* entre Restinga e Floresta. No entanto, no período de 12h os valores na Restinga apresentaram valores inferiores a 3. Na Floresta não houve diferenças significativas entre os horários de análise (Figura 17C).

A razão  $F_m/F_0$  avalia alterações no rendimento quântico do PSII em função do estresse hídrico. Deste modo, no período de 8h foi observado maiores valores nas folhas de *M. floribunda* na Restinga, se comparado com Floresta. Por outro lado, o horário de 12h na Restinga foi o que apresentou menor valor. Na Floresta não foi detectado diferenças significativas entre os horários analisados (Figura 17D).

A taxa de transporte de elétrons (ETR) seguiu um comportamento parecido com o observado em  $Y(II)$ . Os valores de ETR no período de 8h foram maiores na região de Restinga, com uma posterior redução às 12h. Na Floresta não foram observadas diferenças significativas entre os horários de 8h e 12h. Porém, apresentavam valores inferiores aos de Restinga independente dos horários de análise (Figura 17E).



**Figura 17:** Análise dos parâmetros de emissão de fluorescência da clorofila *a* de *M. floribunda* em ecossistemas de Restinga e Floresta. A – Rendimento quântico efetivo do PSII (Y(II)). B – Rendimento quântico máximo do PSII (Fv/Fm). C – Razão Fv/F0. D – Razão Fm/F0. E – Taxa de transporte de elétrons (ETR). Letras iguais não indicam diferenças significativas entre os ecossistemas e horários de análise. Teste de Tukey (p<0.05).

As análises de pigmentos fotossintéticos mostraram diferenças significativas para a maioria dos pigmentos analisados nas folhas de *M. floribunda*. Foram observados

maiores valores de clorofila *a*, carotenóides, antocianina e razão Clo. a/Clo. b nas folhas de *M. floribunda* da Restinga. A razão Clo./Carot, por outro lado, apresentou maiores valores na Floresta. Com relação à clorofila *b* não foi observada diferenças significativas entre os ecossistemas (Tabela 3).

**Tabela 3:** Média e Desvio Padrão dos pigmentos fotossintéticos das folhas de *M. floribunda* em ecossistemas de Restinga e Floresta Estacional Semidecidual. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os ecossistemas. Teste de Tukey ( $p < 0.05$ ).

Variável/Setor	Restinga	Floresta
Clo. a ( $\mu\text{Mol}/\text{cm}^{-2}$ )	0.0056 $\pm$ 0.0010*	0.0047 $\pm$ 0.0009
Clo. b ( $\mu\text{Mol}/\text{cm}^{-2}$ )	0.0025 $\pm$ 0.0009	0.0028 $\pm$ 0.0006
Clo. a/Clo. b ( $\mu\text{Mol}/\text{cm}^{-2}$ )	2.4117 $\pm$ 0.5543*	1.7302 $\pm$ 0.4518
Carot. ( $\mu\text{Mol}/\text{cm}^{-2}$ )	0.0022 $\pm$ 0.0006*	0.0009 $\pm$ 0.0003
Clo./Carot. ( $\mu\text{Mol}/\text{cm}^{-2}$ )	3.7858 $\pm$ 0.9012	9.4308 $\pm$ 2.8197*
Antocianina ( $\mu\text{Mol}/\text{cm}^{-2}$ )	25.2280 $\pm$ 5.7638*	11.9640 $\pm$ 4.2441

#### 4.6 Análise Nutricional

A análise nutricional não mostrou diferenças significativas para elementos químicos como carbono, nitrogênio e cálcio. Com relação à concentração de fósforo e sódio foi possível observar maiores valores na Restinga. Por outro lado, foi detectada uma maior concentração de potássio na Floresta. A relação C/N não apresentou diferenças entre os ecossistemas analisados (Tabela 4).

**Tabela 4:** Média e Desvio Padrão da concentração de nutrientes (mg/g) e da relação C/N das folhas de *M. floribunda* no ecossistema de Restinga e Floresta Estacional Semidecidual. Asteriscos indicam diferenças estatísticas significativas entre os ecossistemas analisados. Teste de Tukey ( $p < 0.05$ ).

Variável/Setor	Restinga	Floresta
Carbono	442.40 $\pm$ 6.93	428.00 $\pm$ 19.98
Nitrogênio	12.16 $\pm$ 0.64	20.51 $\pm$ 0.32
C/N	36.39 $\pm$ 0.75	20.87 $\pm$ 0.54
Fósforo	1.24 $\pm$ 0.25*	0.69 $\pm$ 0.06
Potássio	2.75 $\pm$ 0.12	12.87 $\pm$ 2.93*
Sódio	1.84 $\pm$ 0.33*	1.18 $\pm$ 0.25
Cálcio	8.20 $\pm$ 0.76	7.56 $\pm$ 0.98

#### 4.7 Análise de Plasticidade Fenotípica e Ajuste à Sombra

Os diferentes atributos foliares da espécie *M. floribunda* foram submetidos às análises do índice de plasticidade fenotípica (IPF) e coeficiente de ajuste à sombra (SAC), para avaliar a capacidade fenotípica da espécie em questão (Tabela 5).

Para os parâmetros morfológicos a suculência das folhas de *M. floribunda* foi o atributo que apresentou maior IPF (0.71), enquanto a densidade foliar foi a que apresentou menores valores (0.25). Através do SAC, a área foliar demonstrou maior ajuste à sombra (-2.48), enquanto que a suculência apresentou maior ajuste ao sol (0.65) (Tabela 5).

Para os parâmetros anatômicos, foi observado maior IPF para o parênquima paliçádico (0.73), e menor para o parênquima lacunoso (0.06). Com relação ao SAC, o parênquima paliçádico foi o que mais se ajustou as condições de alta irradiância (0.70), enquanto a área estomática apresentou melhor ajuste as condições de baixa irradiância (-1.27) (Tabela 5).

Nas análises ecofisiológicas, foram encontrados maior IPF para ETR (0.97), e menor para Fv/Fm (0.02). O ETR também foi o atributo que apresentou maior ajuste ao sol (0.97), enquanto a razão clorofila/carotenóides demonstrou maior ajuste à sombra (-1.49) (Tabela 5).

A análise nutricional revelou maior IPF para o potássio (0.79), e menor para o carbono (0.03). O atributo que mais se ajustou ao sol foi o fósforo (0.44), enquanto que o que mais se ajustou à sombra foi o potássio (-3.68) (Tabela 5).

Ao realizar uma análise comparativa entre os atributos funcionais das folhas de *M. floribunda*, observou-se que os atributos morfológicos apresentaram maiores valores médios de IPF (0.54), enquanto que os atributos nutricionais apresentaram os menores valores médios (0.35). Os atributos que apresentaram maiores ajustes as altas irradiâncias foram os anatômicos (0.04), enquanto os que mais se ajustaram a sombra foram os nutricionais (-0.58) (Tabela 5).

**Tabela 5:** Índice de Plasticidade Fenotípica e Coeficiente de Ajuste a Sombra dos atributos morfoanatômicos, ecofisiológicos e nutricionais das folhas de *M. floribunda* entre os ecossistemas de Restinga e Floresta.

	Variáveis	Restinga	Floresta	IPF	SAC
<b>Morfologia</b>	<b>Espessura</b>	0.2767 ± 0.0464	0.1078 ± 0.0230	0.61	0.61
	<b>Suculência</b>	134.2887 ± 5.5221	47.5053 ± 2.7229	0.71	0.65
	<b>Área Foliar</b>	2.4307 ± 0.5786	8.4552 ± 0.3192	0.65	-2.48
	<b>LMA</b>	110.8015 ± 3.3869	56.6614 ± 2.0565	0.49	0.49
	<b>DEN</b>	409.2704 ± 14.5291	543.9035 ± 22.6898	0.25	-0.33
	<b>Média</b>	–	–	0.54	-0.21
<b>Anatomia</b>	<b>Densidade Estomática</b>	64.9600 ± 1.3158	55.3000 ± 0.8784	0.15	0.15
	<b>Comprimento Estômatos</b>	15.8116 ± 0.4152	26.1719 ± 0.9684	0.40	-0.66
	<b>Largura Estômatos</b>	13.8483 ± 0.5068	21.4326 ± 0.5732	0.35	-0.55
	<b>Área Estomática</b>	167.1412 ± 11.0846	379.6814 ± 18.2650	0.56	-1.27
	<b>Lâmina Foliar</b>	273.3428 ± 2.8930	155.7344 ± 1.9961	0.43	0.43
	<b>Paliçádico</b>	134.3691 ± 1.7645	40.2562 ± 1.2301	0.73	0.70
	<b>Lacunoso</b>	101.7972 ± 1.5589	95.8363 ± 1.2917	0.06	0.06
	<b>Epiderme Adaxial</b>	17.5163 ± 2.6239	10.7993 ± 0.3170	0.38	0.38
	<b>Cutícula Adaxial</b>	4.0242 ± 0.8241	2.0646 ± 0.0505	0.49	0.49
	<b>Epiderme Abaxial</b>	12.6249 ± 2.4536	9.1630 ± 0.2067	0.27	0.27
	<b>Cutícula Abaxial</b>	3.5026 ± 0.7237	2.0182 ± 0.0472	0.42	0.42
	<b>Média</b>	–	–	0.39	0.04
<b>Ecofisiologia</b>	<b>Y(II)</b>	0.4120 ± 0.0190	0.7308 ± 0.0029	0.44	-0.80
	<b>ETR</b>	48.2580 ± 6.6424	1.8820 ± 0.2617	0.97	0.97
	<b>Fv/Fm</b>	0.7356 ± 0.0051	0.7497 ± 0.0044	0.02	-0.02
	<b>Fv/Fo</b>	2.8637 ± 0.0832	3.0513 ± 0.0567	0.07	-0.07
	<b>Fm/F0=Fv</b>	3.8642 ± 0.0832	4.0518 ± 0.0567	0.51	0.20
	<b>Clo. a (µMol/cm-2)</b>	0.0056 ± 0.0010	0.0047 ± 0.0009	0.17	0.17
	<b>Clo. b (µMol/cm-2)</b>	0.0025 ± 0.0009	0.0028 ± 0.0006	0.10	-0.11
	<b>Carot. (µMol/cm-2)</b>	0.0022 ± 0.0006	0.0009 ± 0.0003	0.61	0.61
	<b>Antocianina (µMol/cm-2)</b>	25.2280 ± 5.7638	11.9640 ± 4.2441	0.53	0.53
	<b>Clo. a/Clo. b (µMol/cm-2)</b>	2.4117 ± 0.5543	1.7302 ± 0.4518	0.28	0.28
<b>Clo./Carot. (µMol/cm-2)</b>	3.7858 ± 0.9012	9.4308 ± 2.8197	0.60	-1.49	
<b>Média</b>	–	–	0.39	0.02	
<b>Nutricional</b>	<b>N</b>	12.1567 ± 0.6352	20.5100 ± 0.3208	0.41	-0.69
	<b>P</b>	1.2367 ± 0.2479	0.6933 ± 0.0643	0.44	0.44
	<b>Na</b>	1.8400 ± 0.3342	1.1800 ± 0.2524	0.36	0.36
	<b>K</b>	2.7500 ± 0.1212	12.8667 ± 2.9313	0.79	-3.68
	<b>Ca</b>	8.1967 ± 0.7625	7.5567 ± 0.9799	0.08	0.08
	<b>C</b>	442.4000 ± 6.9282	428.0000 ± 19.9840	0.03	0.03
	<b>Média</b>	–	–	0.35	-0.58

## 5.0 Discussão:

A maioria dos atributos morfoanatômicos, fisiológicos e nutricionais das folhas de *M. floribunda* apresentaram diferenças entre o ecossistema de Restinga e de Floresta, o que demonstra o potencial plástico da espécie, e explica sua capacidade de co-ocorrer em ambos os ecossistemas.

A anatomia do pecíolo de *M. floribunda* se apresenta em seção transversal, de superfície adaxial côncava e a abaxial de plano convexa. A epiderme se mostra uniestratificada com formatos irregulares, e cutícula espessa. Em posição subepidérmica, se observa uma faixa de colênquima formado de 5 à 10 estratos, seguido de parênquima fundamental, como observado por Farias et al. (2009) em folha de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) L.R. Landrum (Myrtaceae). O sistema vascular se apresenta disposto em forma de arco, e circundado por uma bainha esclerenquimática, conforme descrito por Metcalfe e Chalk, 1988, e confirmado pelo presente trabalho.

Cavidades secretoras foram observadas em ambos os ecossistemas, sendo providas de epitélio definido, com conteúdo mucilaginoso, situado abaixo da epiderme, já descrito na família Myrtaceae (Metcalfe e Chalk, 1988). São definidos como sítios primários de síntese e secreção, e ainda acumula compostos secundários como óleos, terpenóides e carboidratos (Rodrigues et al., 2011). As cavidades podem ser depósitos de compostos fenólicos, especialmente de taninos. Segundo Metcalfe e Chalk (1988), estes se mostram abundantes na família Myrtaceae. Os taninos são substâncias eficazes para proteção contra herbivoria, por apresentar sabor desagradável, sendo ainda capazes de desnaturar proteínas (Álvarez et al., 2008).

A anatomia da nervura central de *M. floribunda* apresenta contorno plano-convexo e feixe vascular do tipo bicolateral, corroborando com o descrito em Silva e Silva (2014). A epiderme se mostra uniestratificada, e na região subepidérmica de 3 a 7 estratos de colênquima em ambas as faces. Adjacente ao colênquima envolvendo o feixe vascular é observada células de parênquima fundamental (Farias et al., 2009). O feixe vascular possui a forma de um arco, corroborando com Metcalfe e Chalk (1988) as características da família Myrtaceae e o gênero *Myrciaria*.

Os tricomas possuem diversas funções, como regulação da temperatura, barreira a insetos, redução da transpiração e orientação de polinizadores, podendo ser cruciais para a proteção contra a herbivoria (Wagner et al., 2004). Em *M. floribunda* não foram

observados tricomas sugerindo que esta função seja atribuída a outras características, como a presença de cera e cutícula.

A presença de fibras perivasculares na nervura central de *M. floribunda* pode favorecer a retenção de água e a resistência ao murchamento, segundo relatado por Rosado e De Mattos (2007). Essa estrutura também favorece a sobrevivência das plantas em períodos secos, aumentando o potencial hídrico da folha e permitindo uma melhor absorção de água (Niinemets, 2001).

O padrão de venação de *M. floribunda* apresenta veias secundárias de maior calibre com alta densidade de veias terciárias e quaternárias nas folhas dos indivíduos no ecossistema de Floresta. Geralmente, uma maior densidade de venação pode ser encontrada em folhas expostas a ambientes ensolarados (Esau, 1965). Esta alta vascularização das folhas serve para o transporte vascular, ajuda na sustentação do mesofilo (Eschrich, 1995; Donato e Morretes, 2007) e auxilia o transporte de água com maior eficiência para se contornar o déficit hídrico (Esau, 1965). Uma maior densidade vascular pode estar presente em folhas de ambientes sombreados e úmidos, como o ecossistema de Floresta (Alvin e Chaloner, 1970). Esta característica aumenta a eficiência de circulação de água na folha, o que facilita a troca entre xilema e mesofilo (Sacke e Holbrook, 2006).

Os testes histoquímicos realizados na lâmina foliar de *M. floribunda* demonstraram a presença de diversos compostos químicos, como a presença de substâncias pécnicas e lipídicas na parede periclinal externa e compostos fenólicos. A parede periclinal externa (PPE) da epiderme de *M. floribunda* se mostrou estratificada, apresentando na sua região mais externa constituída majoritariamente por lipídios. Esta porção lipídica da parede periclinal externa atua como uma barreira lipofílica, que impede a perda de água e solutos por difusão (Schreiber, 2005). A parte mais interna da PPE se mostrou rica em polissacarídeos, onde esta característica confere maior resistência mecânica e firmeza aos tecidos, ajuda na geração de energia para as células e aumenta a capacidade de retenção de água (Mayer e Poljakoff-Mayber, 1975).

Os compostos fenólicos ajudam a proteger as células contra a radiação ultravioleta, atuando na manutenção da integridade do protoplasto em situações de estresse (Roshchina e Roshchina, 1993). Os alcaloides atuam como fonte de reserva de nitrogênio, na manutenção do equilíbrio iônico, e ainda protegem a planta contra elevados níveis de irradiação. Ambos os compostos apresentam papel de proteção contra a herbivoria (Henriques et al., 2004). Como a espécie *M. floribunda* não

demonstrou a presença de alcaloides, se sugere que os compostos fenólicos atuem de maneira eficiente na proteção contra irradiância e herbivoria.

A presença de cristais de cálcio na lâmina foliar da espécie em questão pode refletir em proteção contra herbivoria e reflexão do excesso de luz que chega ao mesófilo. No entanto, os cristais ainda representam uma série de vantagens para a planta, como regulação do conteúdo intracelular de cálcio, manutenção do equilíbrio iônico das células e conferência de rigidez aos tecidos de sustentação (Franceschi e Horner, 1980; Rosado e De Mattos, 2007).

As análises morfológicas demonstraram maior espessura e suculência nas folhas de *M. floribunda* no ecossistema de Restinga. Estes parâmetros são intimamente ligados, e representam respostas adaptativas a condições de alta luminosidade e escassez hídrica (Schwinning e Ehleringer, 2001). Plantas sob estas condições investem na construção de tecidos parenquimáticos, que podem atuar como fontes alternativas de água em períodos de menor disponibilidade hídrica (Rosado e De Mattos, 2007).

A massa foliar por unidade de área (MFA) representa o custo na construção da folha com base no gasto de carbono. Esse parâmetro apresenta maiores valores em regiões de estresse hídrico e alta intensidade de luz (Rosado e De Mattos, 2007), o que explica os maiores valores na Restinga. Com isso, em locais onde a disponibilidade de recursos é limitada, o custo para construir uma nova folha para suprir uma perda se mostra elevado, assim a planta investe em maiores índices de MFA deixando a folha mais longa, o que reduz os danos causados ao aparelho fotossintético pela exposição excessiva da luz (Abrams et al., 1994).

A densidade foliar está relacionada com a esclerificação das folhas, e esta característica permite a sobrevivência da planta em ambientes áridos, uma vez que confere maior resistência das células ao murchamento (Niinemets, 2001). No entanto, os resultados mostraram um maior índice de DEN nas folhas de *M. floribunda* na Floresta. Isso pode ser explicado pelas maiores taxas de herbivoria ocorridas neste ecossistema. Turner (1994) demonstra que plantas susceptíveis a herbivoria tendem a aumentar a esclerofilia das suas folhas como forma de proteção contra herbivoria.

Uma maior área foliar nesta espécie na Floresta é um indicativo de compensação as condições de baixa disponibilidade de luz encontradas nesse ecossistema. Assim, o aumento da área foliar leva a um aumento de sua superfície de captação de luz na Floresta (Costa et al., 2007). Em contrapartida, menores valores de AF nas folhas de *M. floribunda* na Restinga representam uma maneira de minimizar os efeitos da perda de

água por evapotranspiração e diminuir os danos provocados pelo superaquecimento (Rabelo et al., 2013), visto as altas irradiâncias neste ecossistema.

A lâmina foliar de *M. floribunda* do presente trabalho demonstra um mesofilo dorsiventral, hipoestomático, epiderme uniestratificada e cutícula espessa. O mesofilo é formado por dois estratos de parênquima paliçádico, sendo o primeiro mais desenvolvido. O parênquima lacunoso é constituído por sete a nove estratos de células irregulares. Dentro deste parênquima, se encontra feixes vasculares e um grande número de cavidades secretoras, corroborando com o trabalho de Silva e Silva (2014).

Através das análises anatômicas foi possível observar um maior espessamento da lâmina foliar de *M. floribunda* na Restinga, o que é resultado do aumento na espessura do parênquima paliçádico e parênquima lacunoso. A presença de parênquima paliçádico mais espesso pode favorecer uma captação e uma distribuição mais igualitária da luz ao longo de todo mesofilo (Vogelmann et al., 1996). Um parênquima paliçádico voltado para as duas faces da lâmina foliar já foi descrito na espécie (Silva e Silva, 2014). Já o maior espessamento do parênquima lacunoso pode ser uma estratégia para tornar as trocas gasosas mais eficientes, tornando assim a absorção de CO<sub>2</sub> pelo cloroplasto mais eficiente (Rabelo et al., 2013). Esses dois tecidos atuando juntos maximizam a absorção de luz e a fixação do carbono (Smith et al., 1997).

O maior espessamento da epiderme e cutícula adaxial nas folhas de *M. floribunda* na Restinga pode representar uma estratégia para suportar as condições de altas irradiâncias (Rôças et al., 2001). Vogelmann (1993) mostrou que em condições de alta irradiância, o maior espessamento das epidermes e cutículas pode ser uma estratégia para reduzir os efeitos da luz sobre os processos de evapotranspiração das folhas. Já o espessamento da epiderme e cutícula abaxial nas Restingas pode ser uma estratégia a restrição da perda de água (Cutter, 1986), ou ainda uma alternativa de dissipação da luz refletida pelo solo arenoso (Larcher, 2000).

Uma maior densidade estomática nas folhas de *M. floribunda* na Restinga se apresenta como resposta a condições de altas irradiâncias. Deste modo, uma maior densidade estomática em ambientes com irradiância elevada é uma estratégia para manter o equilíbrio entre a captação de luz e CO<sub>2</sub>, resultando em um aumento da capacidade fotossintética (Schlüter et al., 2003).

Com relação à anatomia estomática, se observa nos indivíduos de Floresta maiores valores de comprimento, largura e área estomática. Estômatos de maior tamanho proporcionam consumo mais eficiente da água, sendo característico de

ambientes mesofíticos (Galmes et al., 2007). Por sua vez, estômatos menores são característicos de ambientes xéricos, levando a respostas rápidas a quedas de potencial hídrico da folha (Hetherington e Woodward, 2003).

A maior deposição de cera epicuticular nas folhas de *M. floribunda* na Restinga pode ser uma estratégia para reduzir a perda de água por transpiração, e atuar na reflexão da luz (Batista et al., 2010). Esta cera irregular forma uma superfície reflexiva eficiente, impedindo o aquecimento do protoplasto e protegendo o mesofilo de danos no aparato fotossintético (Holmes e Keiller, 2002).

Com relação à estriação da parede periclinal externa nas folhas de *M. floribunda* da Restinga se sugere que seja uma estratégia para amplificar a reflexão da luz excedente neste ecossistema. Como este ambiente apresenta alta irradiância, as superfícies estriadas da parede periclinal externa propiciam uma superfície reflexiva mais eficiente evitando danos às células (Holmes e Keiller, 2002).

Paredes anticlinais mais sinuosas são encontradas em ambientes sombreados, como foi observado nas folhas de *M. floribunda* no ecossistema de Floresta. Este aumento da sinuosidade da parede anticlinal é uma estratégia para aumentar a área de absorção de luz (Bone et al., 1985; Santiago et al., 2001).

As alterações ultraestruturais encontradas nos cloroplastos das folhas de *M. floribunda* da Restinga são indicativas de condições de estresse oxidativo. Intensa desorganização dos tilacóides é um dos principais indicativos desse tipo de estresse (Vitória et al., 2006; Rabelo et al., 2013). Cloroplastos submetidos a condições de altas irradiâncias e a estresse salino podem apresentar desorganização das membranas tilacóides (Vitória et al., 2006).

A presença de plastoglóbulos nos cloroplastos é outro indicativo de estresse oxidativo (Havaux et al., 2005). Uma maior quantidade de plastoglóbulos nos cloroplastos é responsiva as condições de altas irradiâncias (Havaux et al., 2005; Bréhélin e Kessler, 2008). Isto permite explicar a maior quantidade dessas estruturas nos cloroplastos das folhas de *M. floribunda* na Restinga. A presença de plastoglóbulos em cloroplastos susceptíveis a altas irradiâncias se deve ao seu papel fotoprotetor (Bréhélin e Kessler, 2008), que está intimamente relacionado à presença de compostos, como ésteres de ácidos graxos fitólitos, carotenóides,  $\alpha$ -tocoferóis e plastoquinonas, que atuam na eliminação de moléculas com propriedades fototóxicas (Austin II et al., 2006; Gaude et al., 2007; Bréhélin e Kessler, 2008).

O acúmulo de grãos de amido nos cloroplastos é resultado de um desequilíbrio entre o Ciclo de Calvin-Benson e a biossíntese de carboidratos. Quando a demanda de triose-fosfato é maior que o exigido pela via de biossíntese de carboidratos, as moléculas de triose-fosfato ficam estocadas nos cloroplastos na forma de grãos de amido, sendo esse processo temporal podendo variar ao longo do dia (Taiz e Zeiger, 2003), isso pode explicar a maior presença de grãos de amido dos cloroplastos das folhas de *M. floribunda* na Floresta.

As análises ecofisiológicas demonstraram diferenças para maioria dos parâmetros analisados. O rendimento quântico efetivo do PSII ( $Y(II)$ ) é um parâmetro instantâneo do desempenho fotoquímico do PSII, sem que seja necessária a adaptação ao escuro. Espécies que vivem sobre altas irradiâncias tendem a reduzir os valores de  $Y(II)$ , e aumentarem a quantidade de energia dissipada (Walters, 2005). Isso permite explicar a redução dos valores de  $Y(II)$  às 12h nas folhas de *M. floribunda* na Restinga.

A razão  $F_v/F_m$  mostra o rendimento quântico máximo do PSII (Maxwell e Johnson, 2000). Segundo Bolhàr-Nordenkamp et al.(1989), valores de  $F_v/F_m$  entre 0.75 e 0.85 indicam um bom funcionamento da maquinaria fotossintética. Contudo, ambientes com altas irradiâncias podem afetar a eficiência do PSII levando a diminuição dos valores de  $F_v/F_m$ . A alta luminosidade pode provocar danos ao PSII, comprometendo dessa forma, o desempenho fotossintético da planta (Lage-Pinto et al., 2012; Rabelo et al., 2013; Teixeira et al., 2015). Nesse sentido, os valores inferiores a 0.75 obtidos para  $F_v/F_m$  nas folhas de *M. floribunda* na Restinga as 12h são indicativos de fotoinibição transitória do PSII, e foram provocados pelos maiores valores de irradiância nesse período do dia (Lage-Pinto, 2012). Para os demais horários de análises independentemente dos ecossistemas, não foram detectadas condições de estresse, porém os valores mantiveram-se próximos a 0,75.

A razão  $F_v/F_0$  é essencialmente igual à  $F_v/F_m$ , porém é mais sensível as mudanças na eficiência fotoquímica da planta (Maxwell e Johnson, 2000). Segundo Roháček (2002), os valores de  $F_v/F_0$  entre 4 e 6 indicam um bom funcionamento do PSII nas plantas. Baseado nos valores estabelecidos por Roháček (2002) é possível afirmar que a espécie *M. floribunda* apresentou alterações no seu desempenho fotossintético em ambos os ecossistemas, ficando mais evidente a condição de estresse na Restinga às 12h.

A razão  $F_m/F_0$  avalia alterações no rendimento quântico do PSII em relação ao estado hídrico das folhas. Segundo Reigosa e Weiss (2001) em condições de estresse

hídrico os valores de  $F_m/F_0$  diminuem para 1 (Reigosa e Weiss, 2001). Os valores obtidos para  $F_m/F_0$  foram próximos a 1 na Floresta e Restinga às 12h, indicando portanto, uma redução do desempenho fotossintético em função da escassez de água.

A ETR representa o fluxo de elétrons na cadeia transportadora de elétrons dos cloroplastos para produção de ATP e NADPH (Taiz e Zeiger, 2013). Essa variável é altamente responsiva a luz, quanto maior for a irradiância, maior tende a ser os valores de ETR (Genty et al., 1989), isso permite explicar os baixos valores de ETR obtidos nas folhas de *M. floribunda* na Floresta. Os baixos valores de ETR na Restinga às 12h podem ser explicados pela saturação do *pool* de quinonas, o que teriam levados ao fechamento momentâneo dos centros de reação do PSII. Genty et al. (1989) mostraram que os valores de ETR apresentam uma relação diretamente proporcional à quantidade de centros de reações abertos do PSII.

Geralmente, folhas submetidas a baixa luminosidade apresentam maiores concentrações de clorofilas, para que o processo de absorção de luz seja otimizado (Martins et al., 2010). As folhas de *M. floribunda* no ecossistema de Restinga demonstraram valores elevados de clorofila *a*, provavelmente por apresentar uma maior quantidade de centros de reação do PSII, e conseqüentemente, maiores quantidades de complexos-antena para a captação de luz. Deste modo, no interior destes complexos se encontram os carotenóides, que associados as clorofilas realizam a proteção de todo aparato fotossintético e promovem a absorção luminosa (Gitelson et al., 2006).

Os maiores valores da razão Clorofila *a/b* na Restinga é uma resposta de aclimação a ambientes com alta luminosidade. Alguns estudos já têm demonstrado o aumento dessa razão sob condições de alta irradiâncias (De la Torre e Burkey, 1990; Bailey et al., 2001). Este aumento na razão Clorofila *a/b* pode ser o resultado da diminuição do tamanho dos PSII, ou o aumento da quantidade do PSI em relação ao PSII (Takabayashi et al., 2005). Segundo Pfannschmidt et al. (1999) alterações na razão Clorofila *a/b* pode ser um indicador de um ajuste estequiométrico dos fotossistemas em condições de estresse.

A maior concentração de carotenóides nas folhas de *M. floribunda* no ecossistema de Restinga é indicativa do investimento dos indivíduos em mecanismos de fotoproteção (Taiz e Zeiger, 2013). Os carotenóides atuam na desexcitação das moléculas de clorofila em condições de alta luminosidade, dissipando a energia excedente na forma de calor, evitando assim a formação de formas reativas de oxigênio,

que podem provocar danos oxidativo na maquinaria fotossintética (Demming-Adams et al., 1992).

A razão clorofila/carotenóides se mostrou menor nas folhas de *M. floribunda* no ecossistema de Restinga. Geralmente, plantas em situações de estresse provocadas por altas irradiâncias tentem a apresentar valores menores desta razão, uma vez que investem na síntese de carotenóides para que tenham uma melhor dissipação térmica (Demming-Adams et al., 1992). Por outro lado, os maiores valores encontrados para a razão clorofila/carotenóides na Floresta indicam que esses indivíduos não necessitaram de aumentar as concentrações de carotenóides, uma vez que estão presentes em ambientes sombreados.

Os maiores valores de antocianinas nas folhas de *M. floribunda* na Restinga também representam um mecanismo de fotoproteção, uma vez que as antocianinas apresentam proteção contra radiação UV-B e protegem os fotossistemas contra moléculas reativas de oxigênio (Paiva et al., 2003).

Com relação à análise nutricional das folhas de *M. floribunda* foram observadas algumas diferenças significativas. O fósforo apresenta função de transferência de energia, estando presente em moléculas como ATP e GTP, sendo também componente dos ácidos nucléicos (Malavolta et al., 1997). Esse nutriente se apresenta em baixas concentrações em regiões de florestas tropicais, por causa do elevado intemperismo (Waring e Schlisinger, 1985). Na Restinga, esse nutriente apresenta melhor mobilidade, podendo assim percorrer todas as regiões da planta. Como o processo fotossintético necessita da produção de moléculas como o ATP, se observa uma possível movimentação do fósforo para as folhas (Mengel e Kirkby, 1987). Outra possível explicação se dá pelo fato, de no ambiente de Restinga terem sido observados tecidos mais espessos, levando a uma maior quantidade de células e conseqüentemente de membranas, onde estas se mostram ricas em fosfolipídeos formados por fósforo (Malavolta et al., 1997).

O potássio se apresenta envolvido na ativação de enzimas, síntese protéica e na abertura e fechamento dos estômatos (Malavolta et al., 1997). Valores menores foram encontrados nos indivíduos de Restinga, por apresentarem alta intensidade de ventos, e como o potássio não se liga a nenhum componente estrutural, este se move para outros locais (Siqueira e Franco, 1988). Níveis baixos de potássio levam a uma menor assimilação de CO<sub>2</sub> e menor taxa fotossintética, se apresentando como uma possível

resposta às altas irradiâncias nas folhas de *M. floribunda* no ecossistema de Restinga evitando a perda de água por evapotranspiração (Malavolta et al., 1997).

O sódio atua no crescimento das células, no estabelecimento do equilíbrio osmótico e na nutrição das plantas (Malavolta et al., 1997; Laclau et al., 2004). Por sua vez, solos ricos em NaCl causam a redução na absorção e transporte de elementos necessários ao crescimento da planta causado por estresse salino. Devido à característica dos solos de Restinga é provável que a elevada concentração de sódio nas folhas seja por translocação, das raízes até as partes aéreas da planta (Storey, 1995). O excesso de NaCl pode ainda causar clorose nas folhas, alteração no balanço hormonal e perda da turgescência das células-guarda (Gorham et al., 1988). Uma possível forma que a folha encontra de evitar estes danos seria a exclusão de Na<sup>+</sup> e Cl<sup>-</sup> do tecido foliar, através de uma retranslocação via xilema destes elementos, se evitando os efeitos tóxicos à planta (Lloyd et al., 1990; Storey, 1995).

O índice de plasticidade fenotípica (IPF) avalia a capacidade dos atributos funcionais de se ajustarem as condições impostas pelo ambiente. Esse índice varia de zero a um, onde valores mais próximos a um indicam uma maior plasticidade (Valladares et al., 2000). A maior plasticidade morfológica em *M. floribunda* na Restinga se deve a capacidade de armazenamento e retenção de água, e adaptações a altas taxas de luminosidade (Rabelo et al., 2013; Schwinning e Ehleringer, 2001). Os maiores atributos morfológicos foram suculência e espessura podendo indicar um maior investimento da planta na construção de tecidos fotossintéticos (Niinemets, 2001; Vogelmann et al., 1996).

Semelhança entre os atributos anatômicos, ecofisiológicos e nutricionais podem indicar relação entre fenótipo, plasticidade e afiliação ao habitat (Mulkey et al., 1991; Fredeene Field, 1996). Os atributos ecofisiológicos demonstraram o maior e o menor valor de IPF, indicando uma possível capacidade de exploração de ambientes com diferentes taxas de luminosidade (Yamashita et al., 2000).

O SAC também avalia a capacidade plástica dos atributos funcionais, porém é um coeficiente mais sensível a alterações nos níveis de irradiância (Laisk et al., 2005). Segundo Laisk et al. (2005), SAC com valores negativos indicam que o atributo apresentou valores maiores nos ambientes de sombra, e vice-versa. Maiores valores de SAC para os atributos estruturais na Restinga, como espessura e suculência, pode ser um indicativo a condições de maiores irradiâncias, levando a folha a investir na construção de tecidos mais espessos (Vogelmann et al., 1996). Os valores negativos de

SAC para estes atributos na Floresta, como área foliar, pode indicar uma estratégia para maior interceptação de luz (Costa et al., 2007).

Maiores valores de SAC para a maioria dos atributos anatômicos na Restinga foram encontrados, podendo indicar um aproveitamento mais eficiente da luz e uma proteção contra perda excessiva de água (Cutter, 1986; Vogelmann, 1993). Para os atributos fisiológicos como ETR, se observa maiores valores na Restinga, podendo indicar capacidade adaptativa a condições de maior luminosidade, pois a maioria das variáveis pode ser induzida por elevadas irradiâncias (Genty et al., 1989). Valores negativos de SAC como a razão clorofila/carotenóide encontrado na Floresta, podem ser indicador de investimento maior na produção de clorofilas, para uma melhor absorção de luz em ambientes de baixas taxas de luminosidade (Martins et al., 2010), assim há menor investimento em carotenóides, visto que não há excesso de luz a dissipar.

O fósforo se apresenta como o atributo nutricional de maior ajuste ao sol no ecossistema de Restinga, podendo representar uma maior produção de moléculas envolvidas no processo de fotossíntese (Mengel e Kirkby, 1987). O potássio apresenta valores negativos de SAC, indicando possível melhor assimilação de CO<sub>2</sub> e taxa fotossintética em locais de baixas irradiâncias (Malavolta et al., 1997).

Através dos resultados obtidos, se afirmam que os indivíduos de *M. floribunda* demonstraram plasticidade fenotípica para os aspectos morfológicos, anatômicos, ultra-estruturais, ecofisiológicos e nutricionais nos dois ecossistemas em estudo.

## 6.0 Conclusões:

- ❖ A construção de folhas mais espessas, mais esclerificadas e com maior densidade estomática, representam a capacidade de *M. floribunda* em ajustar suas características morfoanatômicas em função dos maiores índices de irradiância e do maior déficit hídrico encontrados nas Restingas.
- ❖ A presença de epiderme e cutícula mais espessa, assim como uma maior deposição de cera epicuticular nas folhas dos indivíduos da Restinga, representa um investimento na construção de estratégias que permitem suportar as condições de altas irradiâncias e baixa disponibilidade hídrica.
- ❖ As alterações ultraestruturais nos cloroplastos são indicativas de estresse oxidativo provocado pelas condições de alta luminosidade, baixa disponibilidade hídrica e salinidade encontradas nos ecossistemas de Restinga.
- ❖ A maior concentração de antocianinas e carotenóides nas folhas de *M. floribunda* na Restinga são mecanismos desenvolvidos pela espécie para suportar as condições de alta irradiância.
- ❖ As análises de emissão de fluorescência da clorofila *a* mostraram condições de fotoinibição transitória em indivíduos de *M. floribunda* na Restinga em períodos de maior irradiância, o que mostra que a referida espécie mesmo ocorrendo em ecossistemas de Restinga sofre com as condições de alta irradiância.
- ❖ A análise nutricional mostrou diferenças apenas em elementos como K, P e Na, o que pode ser resultado de condições edáficas diferentes entre os ecossistemas.
- ❖ A partir dos resultados obtidos é possível confirmar que a *M. floribunda* para se aclimatar ao ecossistema de Restinga precisou ajustar inúmeros atributos funcionais para suportar as severas condições ambientais impostas por esse ecossistema.
- ❖ Ademais, esse trabalho forneceu informações que podem ajudar a compreender como espécies de ecossistemas vizinhos, como as FAR se adaptaram aos ecossistemas de Restinga, e contribuíram para a consolidação de sua vegetação.

## 7.0 Referências Bibliográficas

- Abrams, M.D., Kubiske, M.E., Mostoller, S.A., 1994.** Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology* 75: 123-133.
- Aguiar, W. M.; Gaglianone, M. C. 2008.** Comunidade de Abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em Remanescentes de Mata Estacional Semidecidual sobre Tabuleiro no Estado do Rio de Janeiro. *Ecology, Behavior and Bionomics*. Campos dos Goytacazes, RJ.P 119.
- Allen, S. E. 1989.** Chemical Analysis of Ecological Materials. 2nd. Blackwell Scientific Publications. London.
- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Gonçalves, J.L.M.; Sparovek, G. 2014.** Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, Vol. 22, No. 6, 711–728.
- Álvarez, R.; Encina, A.; Pérez Hidalgo, N.** Pistaciaterebinthus L. leaf lets: an anatomical study. *Plant Systematics and Evolution*, n. 272, p.107-118, 2008.
- Alvin, K.; Chaloner, W.G.** Parallel evolution in leaf venation: an alternative view of angiosperm origin. *Nature*, v.226, p. 662-663, 1970.
- Angiosperm Phylogeny Group.** An update 4. of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot J LinSoc*, v.161, n. 2, p. 105-21, out. 2009.
- Apel, M. A; Lima, M. E. L.; Souza, A.; Cordeiro, I.; Young, M. C. M.; Sobral, M. E. G.; Suffredini, I. B.; Moreno, P. R.** Screening of the biological activity from essential Oils of native species from the atlantic rain forest (São Paulo – Brazil). *Pharmacologyonline*, v.3, p.376-383, 2006.
- Araujo, D.S.D. 1992.** Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In *Coastal plant communities of Latin America* (U. Seeliger, ed.). Academic Press, New York, p.337-347.
- Araújo, D.S.D. 2000.** Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado.

**Araujo, D.S D. & Maciel, N.C., 1998.** Restingas fluminenses: biodiversidade e preservação. *Boletim FBCN* 25: 27-51.

**Assumpção, J.A.N., 1998.** Caracterização estrutural, fisionômica e florística da vegetação de restinga do Complexo Lagunar Grussaí/Iquipari – São João da Barras, RJ. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Campos dos Goytacazes – Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF.

**Assumpção, J. & Nascimento, M.T., 2000.** Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, R.J, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 14: 301-315. *Botany*, 90: 517-524.

**Austin, J.R.; Frost, E.; Vidi, P.A.; Kessler, F. & Staehelin, L.A. 2006.** Plastoglobules are lipoprotein subcompartments of the chloroplast that are permanently coupled to thylakoid membranes and contains biosynthetic enzymes. *The Plant Cell* 18: 1693-1703.

**Bachtold, B. & Melo Júnior, J.C.F. 2015.** Plasticidade morfológica de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) em duas formações de restinga no sul do Brasil. *Acta Biológica Catarinense* 2: 21-32.

**Bailey S, Walters RG, Horto SJP (2001)** Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta* 213:79–801.

**Bradshaw, A.D., 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In *Advances in genetics*. (E.M. Casparly & J.M. Thoday, eds.). Academic Press, New York 115-155p.

**Bréhélin C, Kessler F (2008)** The Plastoglobule: A Bag Full of Lipid Biochemistry Tricks. *Photochem Photobiol* 84:1388–1394.

**Batista, L.A., Guimarães, R.J., Pereira, F.J., Rodrigues Carvalho, G. & Castro, E.M.D., 2010.** Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. *Revista Ciência Agronômica*, 41(3).

**Bolhàr-Nordenkampf HR, Long SP, Baker NR (1989)** Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Funct Ecol* 3:497–514.

**Bone, R. A.; Lee, D. W.; Norman, J. M. 1985.** Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. *Applied Optics*, v.24, p. 1408-1412.

**Câmara, I.G. 2003.** Brief history of conservation in the Atlantic forest. In: C. Galindo-Leal & G. Câmara (eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. pp. 31-42. Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, Washington. D.C.

**Castro, A.S.F.; Moro, M.F. & Menezes, M.O.T. 2012.** O Complexo Vegetacional da Zona Litorânea no Ceará: Pecém, São Gonçalo do Amarante. *Acta Botanica Brasilica* 26: 108-124.

**Cirne, P., Zaluar, H.L.T., Scarano, F.R., 2003.** Plant diversity, interspecific associations, and postfire resprouting on a sandy spit in a Brazilian coastal plain. *Ecotropica* 9: 33–38. *Communities in stressful Habitats to the Brazilian Atlantic Rainforest*.

**CNCFlora.** *Myrciaria floribunda* 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/Myrciaria floribunda](http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Myrciaria%20floribunda)>. Acesso em 30 janeiro 2018.

**Costa, L.C.B., Castro, E.M., Pinto, J.E.B.P., Alves, E., Bertolucci, S.K.V., Rosal, L.F., Moreira, C.M. 2007.** Aspectos da anatomia foliar de *Ocimum selloi* Benth. (Lamiaceae) em diferentes condições de qualidade de luz. *Revista Brasileira de Biociências* 5:6-8.

**Cutter, E. G., 1986.** *Anatomia vegetal Parte I - Células e tecidos*. 2th edn. Roca, São Paulo, Brazil.

**Dan, M.L., Braga, J.M.A. & Nascimento, M.T. 2010.** Estrutura da Comunidade Arbórea de Fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual na Bacia Hidrográfica do Rio São Domingos, São José de Ubá, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 61(4): 749-766.

**De la Torre WR, Burkey KO (1990)** Acclimation of barley to changes in light intensity: chlorophyll 67ignify67tion. *Photosynth Res* 24:177–125.

**De Lucia, E.H., Nelson, K., Vogelmann, T.C., Smith, W.K., 1996.** Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant, Celt and Environment* 19: 159-170.

**Demmig-Adams B.; Adams W. W. 1992.** Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms.*Plant Cell Environ* 15 411-419

**Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Marti, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y. & Band, S.R., 2004.** The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 15(3), pp.295-304.

**Donato, A.M. e Morretes, L.M.** Anatomia foliar de *Eugenia brasiliensis* Lam. (Myrtaceae) proveniente de áreas de restinga e de floresta. *Rev. Bras. Farmacogn. Braz J. Pharmacogn.* 17(3): Jul./Set. 2007.

**Ecologus Engenharia Consultiva, 2011.** RIMA - Relatório de impacto ambiental - Infraestruturas do distrito industrial de São João da Barra. LLX p. 41.

**Esau, K.** *Plant Anatomy.* New York: Wiley and Sons, 1965. 767p.

**Eschrich W** 1995. *Funktion elle Pflanzen anatomie.* Berlin: Springer-Verlag.

**Farias, V.; Rocha, L.D.; Preussler, K.H. & Maranhão, L.T.:** Organização estrutural da folha de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) L.R. Landrum, Myrtaceae. *Acta bot. bras.* 23(2): 398-406. 2009.

**Flora do Brasil 2020 em construção.** *Myrtaceae in.* Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB171>>. Acesso em: 30 Jan. 2018

**Franceschi, V.R. & Horner, H.T., 1980.** Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review*, 46(4), pp.361-427.

**Fredeen, A., and C. Field. 1996.** Ecophysiological constraints on the distribution of *Piper* species. Pages 597–618 in S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, and A. P. Smith, editors. Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

**Fundação SOS Mata Atlântica. 2015-2016.** Atlas da Mata Atlântica. <https://www.sosma.org.br/projeto/atlas-da-mata-atlantica/dados-mais-recentes/>

**Galmes, J.; Flexas, J.; Savé, R. & Medrano, H. 2007.** Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits.

**Gaude N, Bréhélin C, Tischendorf G, Kessler F, Dormann P (2007)** Nitrogen deficiency in Arabidopsis affects galactolipid composition and gene expression and results in accumulation of fatty acid phytyl esters. *Plant J* 49:729–739.

**Genty, B., Briantais, J.M. & Baker, N.R., 1989.** The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 990(1), pp.87-92.

**Gerlach D. 1984.** *Botanische Mikrotechnik*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag. 311p.

**Gianoli, E., & Valladares, F. (2012).** Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, 1–7.

**Gitelson, A.A., Keydan, G.P. & Merzlyak, M.N., 2006.** Three - band model for noninvasive estimation of chlorophyll, carotenoids, and anthocyanin contents in higher plant leaves. *Geophysical research letters*, 33(11).

**Gomes, M.P.; Marques, T.C.L.L.S.M., Nogueira, M.O.G., Castro, E.M. e Soares, A.M. 2011.** Ecophysiological and anatomical changes due to uptake and accumulation of heavy metal in *Brachiaria decumbens*. *Scientia Agricola*, 68:566-573.

**Gorham, J.; Tomar, O. S.; Jones, G. R.** Salinity induced changes in the chemical composition of *Leucaena leucocephala* and *Sesbania bispinosa*. *Plant Physiology*, Rockville, v. 132, p. 678-682, 1988.

**Gressler, E.** Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v.29, n.4, p.509-530, out/dez. 2006.

- Havaux M, Eymery F, Porfirova S, Rey P, Dormann, P (2005)** Vitamin E protects against photoinhibition and photooxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 17:3451–3469.
- Henriques, A.T., Kerber, V.A., Moreno, P.R.H., 2004.** Alcalóides: generalidades e aspectos básicos. In: SIMÕES, C.M.O. *et al.* Farmacognosia: da planta ao medicamento. Florianópolis: Editora da UFSC, 1102p.
- Henriques, R.P.B., Araújo, D.S.D. & Hay, J.D., 1986.** Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica* 9: 173-189.
- Hetherington, A.M. & Woodward, F.I. 2003.** The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901-908. Hoffmann, W.A. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado.
- Hiscox, J.D., Israelstam, G.F., 1979.** A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany*. 57:1332-1334.
- Hollander, M. & Wolfe, D.A., 1973.** Nonparametric statistical methods, New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Holmes, M.G. & Keiller, D.R., 2002.** Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant, Cell & Environment*, 25(1), pp.85-93.
- IBGE.** Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: IBGE, 1992. 92p
- Johansen, D., 1940.** Plant microtechnique. McGray-Hill Book Company, New York.
- Jolochin, G.** Patrones de nerviación foliar en Myrtaceae de La Estación Biológica La Selva, Heredia, Costa Rica. *Polibotânica* Núm. 38: 95-111 Agosto 2014.
- Kluge, M. & Ting, I.P., 1978.** Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation. Berlin, Springer-Verlag.
- Koppen, W. 1948.** Climatologia: conunestudio de los climas de latierra. Fondo de Cultura Económica. México. 479p.

- Krieger, A.; Porembski, S. & Barthlott, W. 2003.** Temporal dynamics of an ephemeral plant community species turnover in seasonal rocks pools on Ivorian inselbergues. *Plant Ecol.* 167: 283-292.
- Lacerda, L.D., Araujo, D.S.D. & Maciel N.C., 1993.** Dry coastal ecosystems of the tropical Brazilian coast. In Van der Maarel, E. (ed.). *Dry coastal ecosystems: Africa, America, Asia, Oceania.* Amsterdam 477–493pp.
- Laclau, J.P.; Toustain, F.; M'Bou, A.T.; Arnaud, M.; Joffre, R.; Ranger, J.** The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in Congolenses Eucalyptus plantations. *Annals of Botany*, v.53, p.249-261, 2004.
- Lage-Pinto F, Bernini E, Oliveira JG, Vitória AP., 2012.** Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. *Braz. J. Plant Physiol* 24: 95–106.
- Laisk, A., Eichelmann, H., Oja, V., Rasulov, B., Padu, E., Bichele, I., Pettai, H. & Kull, O.,** Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. *Plant, Cell and Environment*(2005), 375–388
- Lamego, A.R.O., 1974.** O Homem e a Restinga. 2a ed. Editora Lidador, Rio de Janeiro.
- Landrum, L. R. & Kawasaki, M. L. 1997.** The genera of Myrtaceae in Brazil – an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49 (1): 508-536.
- Langeron, M., 1949.** *Précis de microscopie.* Paris: Masson & Cie, ed. 1430p.
- Larcher, W., 2000.** *Ecofisiologia vegetal.* São Carlos: Rima. 531 p.
- Laurence, J. 2009.** *Biologia.* Vol único. 1ed, São Paulo, Editora Nova Geração. p 66.
- Leite, P. F. 1994.** As diferentes unidades fitoecológicas da Região Sul do Brasil. Proposta de classificação. Curitiba, 1994. 160 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal). Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná
- Lloyd, A.; Kriedemann, P. E.; Aspinnall, A.** Contrast between citrus species in response to salinization: an analysis of photosynthesis and water relations for different rootstocks-scion combination. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 78, p. 236-246, 1990.

**Lorenço, A. R. L.; Barbosa, M. R. V.** Myrtaceae em restingas no limite norte de distribuição de Mata Atlântica, Brasil. *Rodriguésia*, Rio de Janeiro, v.63, n.02, p.373-393, set. 2012.

**Lorenzi, H.; Bacher, L.; Lacerda, M.; Sartori, S.** Frutas Brasileiras e Exóticas Cultivadas. Instituto Plantarum: Nova Odessa, 2006.

**Macedo, E.G., Santos Filho, B.G.D. & Potiguara, R.C.D.V., 2005.** Anatomia e arquitetura foliar de *Montrichardia linifera* (Arruda) Schott (Araceae) espécie da várzea amazônica.

**Malavolta, E.; Vitti, G. C.; Oliveira, S. A. 1997.** Avaliação do Estado Nutricional das Plantas: princípios e aplicações. 2º edição. POTAFOS. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato. CROMOSET gráfica e editora. P 5, 47, 50, 55, 67-76, 232-244.

**Martins, J.R., de Alvarenga, A.A., de Castro, E.M., da Silva, A.P.O. & Alves, E., 2010.** Teores de pigmentos fotossintéticos e estrutura de cloroplastos de Alfavaca-cravo cultivadas sob malhas coloridas. *Ciência Rural*, 40(1), pp.64-69.

**Mauad, L. P. 2010.** Levantamento florístico de um remanescente florestal de mata atlântica no Maciço do Itaoca, Campos dos Goytacazes, RJ. **Monografia:** Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, Campos dos Goytacazes – RJ

**Maxwell, K. & Johnson, G.N., 2000.** Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.

**Mayer, A. M.; Poljakoff-Mayber. 1975.** The germination of seeds. Exeter, Pergamon Press.

**Melo Júnior, J.C.F. 2015.** Plasticidade fenotípica e diversidade funcional de comunidades florísticas em gradiente edáfico na restinga do Parque Estadual do Acaraí, São Francisco do Sul/SC. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

**Melo Júnior, J.C.F. & Boeger, M.R.T. 2016.** Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. *Acta Biologica Colombiana* 21: 51-62.

**Menezes, L.F.T. & Araujo, D.S.D., 1999.** Estrutura de duas formações vegetais do cordão exterior da Restinga de Marambaia, RJ. *Acta Botanica Brasilica* 13: 223-235.

**Mengel, K. e Kirkby, E.A. 1987.** Principles of plants nutrition. Bern: International Potash institute, 667p.

**Metcalf, C.R. & Chalk, L., 1988.** Anatomy of dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject”, 2nd ed., Clarendon Press, Oxford, Vol. 1, p 198- 207.

**Moura, I.O.; Ribeiro, K.T. & Takahasi, A. 2011.** Amostragem da vegetação em ambientes rochosos. In: Felfili, J.M.; Eisenlohr, P. V.; Melo, M. M. R. F.; Andrade, L. A. & Neto, J. A. A. M. (eds.) *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudo de caso: Vol1*. Viçosa, MG: Ed. UFV

**Mulkey, S. S., A. P. Smith, and S. J. Wright.1991a.** Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs. *Oecologia* 88:263–273.

**Murray-Smith, C.; Brummitt, N.A.; Filho, A.T.O.; Bachman, S.; Moat, J.; Lughadha, E.M.; Lucas, E.J. 2009.** *Conservation Biology [Conserv.Biol.]*.p 151-163.

**Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Fonseca, G., & J. Kent. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priority. *Nature*.p 24.

**Niinemets, Ü., 2001.** Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.

**Oliveira-Filho, A.T. 2009.** Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia*, v.60, n.2, p.237-258.

**Paiva, L.C., Guimarães, R.J. & Souza, C.A.S., 2003.** Influência de diferentes níveis de sombreamento sobre o crescimento de mudas de café (Coffea arabica L.). *Ciência e agrotecnologia*, 27(1), pp.134-140.

**Pfannschmidt T, Nilson A, Allen JF (1999)** Photosynthetic control of chloroplast gene expression. *Nature* 397:625–628.

**Pallardy, S.G. & Rhoads, J.L. 1993.** Morphological adaptation to drought of deciduous angiosperms. *Canadian Journal Forest Research* 23: 1766-1774.

**Parmentier, I. 2003.** Study of the vegetation composition in three in-selbergs from continental equatorial guinea (western central Africa): effects of site, soil factors and position relative to forest fringe. *Belg. J.Bot.* 136 (1):63-72.

**Pessanha, A. S.; Neto, L. M.; Forzza, R. C. & Nascimento, M. T. 2014.** Composition and conservation of Orchidaceae on an inselberg in the Brazilian Atlantic Forest 65 and floristic relationships with areas of Eastern Brazil **Revista Biología Tropical** Vol. 62 (2): 829-841.

**Pireda, S., 2013.** Análise estrutural e eficiência fotoquímica de folhas de *Schinus terebinthifolius* raddi. (Anacardiaceae) em dois perfis fitofisionômicos de ecossistema associado à mata atlântica. Dissertação (Mestrado em Biociências e Biotecnologia) – Campos dos Goytacazes - Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF.

**Porembski, S. 2007.** Tropical inselbergs: habitat types, adaptative strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 30, p. 579-586.

**R Core Team. (2014)** *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

**Rabelo, G.R., Klein, D.E., Da Cunha, M. 2012.** Does selective logging affect the leaf structure of a late successional species? *Rodriguésia* 63: 419-427.

**Rabelo, R.G., Vitória, A.P., Da Silva, M.V.A., Cruz, R.A., Pinho, E.I.B., Ribeiro, D.R., Freitas, A.V., Da Cunha, M., 2013.** Structural and ecophysiological adaptations to forest gaps. *Trees*. DOI 10.1007/s00468-012-0796-2.

**Radambrasil, 1983.** Rio de Janeiro/Vitória; Geologia, Geomorfologia, Pedologia, Vegetação e Uso Potencial da Terra - SF. 23/24. Projeto RadamBrasil, Rio de Janeiro.

**Reigosa, M.J.R., Weiss, O., 2001.** Fluorescence Techniques. *In: Reigosa, M.J.R. Handbook of plant ecophysiology techniques*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp 155-171.

**Reynolds, E. S. 1963.** The use of lead citrate at high pH as na electron-opaque stain in electron microscopy. *Jounal Cell Biology* 17.p 208 – 212.

- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F., Hirota, M.M., 2009.** Brazilian Atlantic forest: how much is left and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141–1153.
- Rizzini, C. T. Tratado de fitogeografia do Brasil.** São Paulo: Hucitec; EDUSP, 1979.
- Rizzini, C.M., Pereira, C., Occhioni, E.M.L., Agarez, F.V.,1990.** Considerações sobre a ocorrência de Cactaceae na APA de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 4: 171-182.
- Rôças, G., Scarano, F.R., Barros, C.F., 2001.** Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Bot J Linn Soc* 136: 231-238.
- Rodrigues, T.M., dos Santos, D.C., Machado, S.R., 2011.** The role of the parenchymasheath and PCD during the development of oil cavities in *Pterodon pubescens* (Leguminosae- Papilionoideae). *Comptes Rendus Biologies* 334: 535-543.
- Roshchina, V. V. & Roshchina V. D., 1993.** The excretory function of higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Rosado, B.H.P. & de Mattos, E.A., 2007.** Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. *Acta bot. bras.* 21: 741-752.
- Sá, C.F.C., 1996.** Regeneração em área de floresta de restinga na Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Saquarema-RJ: I – Estrato herbáceo. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 34: 177-192.
- Sack, L. & Holbrook, N.M. 2006.** Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology* 57: 361-381.
- Sanches, C.E.S., 2013.** Anatomia e ecofisiologia de *Cordia superba* CHAM. (Boraginaceae) em mata nativa e em mata reflorestada da região do Médio Paraíba no estado do Rio de Janeiro. Dissertação (Mestrado em Biociências e Biotecnologia) – Campos dos Goytacazes - Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF.
- Santiago, E. J. A.; Pinto, J. E. B. P.; Castro, E. M.; Lameira, O. A.; Conceição, H. E. O. 2001.** Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervium* C.

DC.) sob diferentes condições de luminosidade. *Ciências agrotécnicas*, 25(5): p 1035-1042.

**Santos, E.D.** Fenologia e Biometria de Frutos de Cambuí (*Myrciaria floribunda* O.Berg.) de Populações Nativas e Cultivadas em Alagoas. Dissertação de mestrado em Agronomia na Universidade Federal de Alagoas, Rio Largo - AL, 2010.

**Sass J E., 1951.** *Botanical microtechnique*. 2nd ed. Ames: The Iowa State College Press. 391p.

**Scarano, F.R. 2002.** Structure, Function and Floristic Relationships of Plant

**Scarano, F.R. 2007.** Rock outcrop vegetation in Brazil: a brief overview. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 561-568.

**Scarano, F.R. e Ceotto, P. 2015.** Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodivers Conserv* (2015) 24: 2319–2331.

**Schreiber, Lukas., 2005.** Polar Paths of Diffusion across Plant Cuticles: New Evidence for an Old Hypothesis. *Annals of Botany* 95: 1069-1073.

**Schlüter, U., Muschak, M., Berger, D. & Altmann, T., 2003.** Photosynthetic performance of an *Arabidopsis* mutant with elevated stomatal density (*sdd1-1*) under different light regimes. *Journal of Experimental Botany*, 54(383), pp.867-874.

**Schwinning, S. & Ehleringer, J.R., 2001.** Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89: 464-480.

**Shapiro, S.S. & Wilk, M.B., 1965.** "An analysis of variance test for normality (complete samples)". *Biometrika* 52: 591–611

**Silva, L. M. T.** Mata Atlântica nas Escolas: Educação e Conservação Ambiental. João Pessoa: F&A Gráfica e Editora LTDA, 2015.

**Silva LTP, Silva AG, 2014.** Reações morfoanatômicas em folhas de *Myrciaria floribunda* (Myrtaceae) sob a influência de galhas. *Natureza on line* 12 (1): 41-44

**Siqueira, J. O.; Franco, A. A.** Biotecnologia do solo: Fundamentos e perspectivas. Brasília, MEC Ministério da Educação, ABEAS. Lavras, ESAL, FAEPE, 1988. 236 p

**Smith, W. K.; Vogelmann, T. C.; Delucia, E. H.; Bell, D. T.; Shepherd, K. A. 1997.** Leaf form and photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? *Bioscience*, 47 (11): p 785-793.

**Sobral, M., Proença, C., Souza, M., Mazine, F., Lucas, E. 2015.** Myrtaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB10792>>.

**SOS Mata Atlântica.** Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica 2015-2016.

**Souza, M. 2014.** Myrtaceae. Catálogo das espécies de plantas vasculares e briófitas do Estado do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://florariojaneiro.jbrj.gov.br>>

**Souza, T.P., 2015.** Estrutura e composição florística do estrato arbustivo-arbóreo das faces leste e oeste de um inselbergue de Mata Atlântica do estado do Rio de Janeiro. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Rio de Janeiro – Universidade Estadual do Rio de Janeiro – UERJ.

**Souza, M. G.; Balmant, B. D.; Vitolo, H. F.; Gomes, K. B. P.; Florentino, T. M.; Catuchi, T. A.; Vieira, W. L. 2009.** Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. *Acta bot. bras.* 23(2): 474-485.

**Statsoft (1993)** *Statistica: Statsoft for windows: General conventions and statistics I.* User's Handbook. Tulsa, Microsoft Corporation.

**Stehmann, J. R. et al., 2009.** Plantas da floresta Atlântica. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009. 516 p.

**Storey, R.** Salt tolerance, ion relations and the effect of root medium on the response of citrus to salinity. *Plant Physiology*, Rockville, v. 22, p. 1-14, 1995.

**Suguió, K. & Tessler, M.G., 1984.** Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: Origem e nomenclatura. In: L. D. Lacerda; D. S. D. Araujo; R. Cerqueira; B. Turcq (Eds.) *Restingas Origem, Estrutura e Processos*. CEUFF, Niterói. 15-26p.

**Sultan, S.E., 2000.** Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.

- Sultan, S.E., 2004.** Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 227–233.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2013.** *Fisiologia vegetal*. 5a ed. Porto Alegre, Artmed. 223 – 224p.
- Takabayashi A, Kishine M, Asada K, Endo T, Sato F, 2005.** Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving CO<sub>2</sub>-concentration mechanism in C<sub>4</sub> photosynthesis. *Proc Natl AcadSci USA* 102:16898–16903.
- Teixeira MC, Vieira TO, Almeida TCM, Vitória AP, 2015.** Photoinhibition in Atlantic Forest native species: short-term acclimative responses to high irradiance. *TheorExp Plant Physiol* 27:183–189.
- Thorner, J.P.** Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction center components of plants. *Annual Review of Plant Physiology, California*, 26:127-58, 1975.
- Tietbohl, L. A. C., Lima, B. G., Fernandes, C. P., Santos, M. G., Silva, F. E. B., Denardin, E. L. G., Bachinski, R., Alves, G. G., Silva-Filho, M. V., Rocha, L.** Comparative Study and Anticholinesterasic Evaluation of Essential Oils from Leaves, Stems and Flowers of *Myrciaria floribunda* (H.West ex Willd.) O. Berg. *Latin American Journal of Pharmacy*, v.31, n.4, p.637-641, 2012.
- Turner, I.M. 1994.** Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8: 669-675.
- Tukey, J.W., 1953.** The problem of multiple comparisons. Un published manuscript. Princeton University
- Valladares, F. et al. 2012.** Photosynthetic responses to radiation. In: FLEXAS et al. *Terrestrial photosynthesis in a changing environment: a molecular, physiological and ecological approach*. United Kingdom: Cambridge University, 2012. Cap.16, p.241-260.
- Valladares, F., Gianoli, E., Gómez, J.M., 2007.** Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749–763.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. & Zavalat, M.A., 2006.** Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94.

- Valladares, F.; Wright, S. J.; Lasso, E.; Kitajima, K.; Pearcy, R. W. 2000.** Plastic Phenotypic response to light off 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81(7): 1925- 1936.
- Vásquez, M.R. 1997.** *Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Perú. Allpahuayo-Mishana*. Missouri Botanical Garden. 1046 pp.
- Veloso, H.P. & Góes-Filho, L. 1982.** Fitogeografia brasileira – classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL, Série Vegetação 1:1-80.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., Dejong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D., Van Tienderen, P.H., 1995.** Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 212-217.
- Vitória, A.P.; Cunha, M. Da.; Azevedo R.A. 2006.** Ultrastructural changes of radish leaf exposed to cadmium *Environmental and Experimental Botany*, Volume 58, Issues 1–3, December 2006, Pages 47 – 52
- Vogelmann, T.C., Bornman, J.F., Yates, D.M., 1996.** Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiol Plant*.
- Vogelmann TC, Martin G, 1993.** The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant Cell Environ* 16:65–72.
- Wagner, G. J.; Wang, E.; Shepherd, R. W. 2004.** New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annales Botanici Fennici* 93: 3-11.
- Walters, R.G., 2005.** Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of experimental botany*, 56(411), pp.435-447.
- Waring, R. H.; Schlisinger, W. H. 1985.** *Forest Ecosystems. Concepts and management*. Orlando, Academic Press, Inc. Harcourt Brace Jovanovich Publishers.
- Wellburn, A.R., 1994.** The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307-313.

**Witkowski, E.T.F., Lamont, B.B., 1991.** Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.

**Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H., Tanaka, N., 2000.** Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* 125, 412-419.

**Zar JH., 2010.** *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, Prentice Hall.

**Zwieniecki, M.A.; Melchier, P.J.; Boyce, L.; Sack, L. & Holbrook, N.M. 2002.** Hydraulic architecture of leaf venation in *LaurusNobilis* L. *Plant Cell and Environment* 25: 1445-1450