ANÁLISE ESTRUTURAL E EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA DE FOLHAS DE Schinus terebinthifolius RADDI. (ANACARDIACEAE) EM DOIS PERFIS FITOFISIONÔMICOS DE ECOSSISTEMA ASSOCIADO À MATA ATLÂNTICA

Saulo Pireda Fernandes

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO

CAMPOS DOS GOYTACAZES

Novembro de 2013

ANÁLISE ESTRUTURAL E EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA DE FOLHAS DE Schinus terebinthifolius RADDI. (ANACARDIACEAE) EM DOIS PERFIS FITOFISIONÔMICOS DE ECOSSISTEMA ASSOCIADO À MATA ATLÂNTICA

Saulo Pireda Fernandes

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 Co-orientador: Dr. Guilherme Rodrigues Rabelo

Campos dos Goytacazes - RJ

Novembro de 2013

ANÁLISE ESTRUTURAL E EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA DE FOLHAS DE Schinus terebinthifolius RADDI. (ANACARDIACEAE) EM DOIS PERFIS FITOFISIONÔMICOS DE ECOSSISTEMA ASSOCIADO À MATA ATLÂNTICA

Saulo Pireda Fernandes

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 25 de Novembro de 2013.

Comissão Examinadora:

Dra. Catia Henriques Callado - UERJ

Dr. Eliemar Campostrini – UENF

Dra. Claudete Santa-Catarina – UENF

Dr. Guilherme Rodrigues Rabelo – UENF (Co-orientador)

Dra. Maura da Cunha – UENF (Orientadora)

O presente trabalho foi desenvolvido no setor de Biologia Vegetal do Laboratório de Biologia Celular e Tecidual, pertencente ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, sob orientação da Dra. Maura da Cunha e coorientação do Dr. Guilherme Rodrigues Rabelo, com financiamento da Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES), Fundação 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/PNADB. Dedico esta obra aos meus pais Edimar Fernandes e Maria Barbosa Pireda Fernandes, aos meus avôs Sebastião Fernandes (in memoriam) e Maria Nérida Fernandes (in memoriam), por terem me concedido todo apoio e incentivo para que possa cumprir mais essa etapa da minha vida.

Toda a filosofia baseia-se em apenas duas coisas: curiosidade e visão limitada... O problema é que queremos saber mais do que podemos ver.

Bernard le Bovier de Fontenelle (1686).

Agradecimentos

A Deus pelo dom da vida, por ser minha segurança em momentos de dificuldade, por me conceder toda clareza, compreensão e paciência para saber contornar os problemas que surgiram durante a realização deste trabalho.

Aos meus pais, Edimar Fernandes e Maria Barbosa Pireda Fernandes, por me ensinar o verdadeiro valor da vida, e por sempre ser meu suporte, as vezes financeiro, para que eu pudesse chegar ate aqui.

Aos meus avôs, Sebastião Fernandes e Maria Mérida Fernandes, que mesmo não estando presente, estão olhando e intercedendo por mim onde quer que esteja. Saudades!

A minha tia Hélia por sempre se mostrar presente em minha vida, e ser uma fiel incentivadora. E obviamente por ter aberto as portas da sua casa para mim, e me dar todo amparo que necessito.

A minha orientadora Maura Da Cunha, na qual eu atribuo o titulo de "mãe científica", pois seus ensinamentos além de contribuir para minha formação profissional, também contribui para o meu engrandecimento pessoal. Obrigado por depositar toda sua confiança em mim para a realização deste trabalho.

Agradeço ao meu co-orientador e amigo Guilherme Rodrigues Rabelo, por sempre se fazer presente, e principalmente por me emprestar seu cérebro para me ajudar na interpretação dos dados.

Ao meus alunos e agregados do grupo da professora Maura: Germana Bueno, Umberto Zottich, Jonas de Brito, Cris Tullii, Fernanda Trindade, João Victor Castelar, Carlos Eduardo Sanches, Marcos Vinicius Almeida, Glazi Campbel, Vanessa Xavier, Marcio Chaves, Raphael Felix, Sebastian, Andara e ao mais novo membro do laboratório Alice Bueno Zottich.

A Professora Ângela pela colaboração prestada neste trabalho, e pela criteriosa revisão deste trabalho.

Aos membros da banca Dra. Catia Henriques Calado, Dr. Eliemar Campostrini e Dra. Claudete Santa-Catarina. Ao Dr. Emilio Miguel e Dr. Marco por abrirem as portas do seu laboratório para que parte desse trabalho fosse realizada.

Aos técnicos e funcionários do LBCT Beatriz, Giovanna, Márcia Adriana, Arthur, Adrianinha, Darli, Rose, Luciana.

Aos professores Fabio Olivares, Renato Da Mata, Claudio Retamal, Maria Luiza, Clovis de Paula, Edésio Tenório, Flavio Miguens, Arnoldo Façanha, Claudete Santa-Catarina, Valdirene Moreira, por todo conhecimento transferido ao longo dessa caminhada.

A chefia do LBCT, na figura do Dr. Renato Da Matta e, posteriormente Dr. Fábio Lopez Olivares por proporcionarem as condições necessárias para o desenvolvimento desta tese.

A coordenadora do Programa de Pós-graduação em Biociências e Biotecnologia Dr^a Kátia V.S. Fernandes e Dra. Olga Machado e as funcionárias Beatriz e Marlene.

Ao meu time do coração, meu grande Fogão, motivos de muita alegria e felicidade.

Por fim, a pessoas que tem estado ao meu lado em grande parte dessa jornada, minha namorada Amanda Silveira, meu amparo nos momentos de dificuldades, minha inspiração, meu exemplo de comprometimento e responsabilidade. Muito obrigado por tudo que você fez e ainda continua fazendo em minha vida.

Resumo	xi
Abstract	xii
1. Introdução Geral	13
1.1 Mata Atlântica	14
1.2 Restinga	18
1.3 Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari	19
1.4 Família Anacardiaceae	22
1.5 Schinus terebinthifolius	24
1.6 Influência da luz sobre os aspectos estruturais e ecofisiológicos	27
1.6.1 Aspectos morfológicos da folha	27
1.6.2 Aspectos anatômicos e ecofisiológicos da folha	29
1.7 Conteúdo nutricional das plantas	31
2. Objetivo Geral	33
2.1 Objetivos Específicos	33
3. Material e Métodos	34
3.1 Caracterização da área de estudo	34
3.2 Seleção da espécie e coleta de material	36
3.3 Preparo de amostra para microscopia	37
3.3.1 Fixação e Desidratação	37
3.3.2 Microscopia Óptica	37
3.3.3 Testes Histoquímicos	38
3.3.4 Microscopia Eletrônica de Varredura	39
3.4 Parâmetros quantitativos e estruturais	39
3.4.1 Quantificação da espessura da epiderme; parênquima paliçádic	:0;
parênquima lacunoso; mesofilo (paliçádico + lacunoso)	39
3.4.2 Quantificação de estômatos por área foliar	40
3.4.3 Área foliar (AF); Espessura (ESP); Massa da folha por unidade de ár	ea
(MFA); Suculência (SUC) e Densidade (DEN)	40
3.5 Análise Ecofisiológicas	40
3.5.1 Estimativa de clorofila total no campo	40
3.5.2 Acompanhamento dos Parâmetros de Emissão de Fluorescência	da

Sumário

Clorofila a	41
3.5.3 Medidas do conteúdo dos pigmentos fotossintéticos em laboratório	41
3.6 Análise nutricional	42
3.7 Análise estatística	42
4. Resultados	44
4.1 Caracterização das domácias em folhas de Schinus terebinthifolius	44
4.2 Caracterização e análise comparativa do pecíolo de Schinus terebinthifolius	
entre os setores de mata e de moita	48
4.3 Caracterização histoquímica do pecíolo de Schinus terebinthifolius	50
4.4 Caracterização e análise comparativa da nervura de Schinus terebinthifolius	
entre os setores de mata e de moita	53
4.5 Caracterização histoquímica da nervura de Schinus terebinthifolius	55
4.6 Caracterização dos canais secretores de Schinus terebinthifolius	58
4.7 Caracterização anatômica e histoquímica da lâmina foliar de Schinus	
terebinthifolius	62
4.8 Comparação estrutural da lâmina foliar de Schinus terebinthifolius entre os	
setores de mata e moita	65
4.9 Análises ecofisiológicas	71
5. Análise de Nutrientes	73
5. Discussão	74
6. Conclusão	87
7. Referências bibliográficas	88

Resumo

A espécie Schinus terebinthifolius apresenta um importante papel na composição florística em ambientes de Restinga, um ecossistema associado de Mata Atlântica. S. terebinthifolius, neste ecossistema, é encontrada formando moitas próximas a região litorânea, e em formações de mata, sendo encontrada predominantemente sob outras espécies que compõem o dossel. Este trabalho propõe investigar as estratégias adaptativas de S. terebinthifolius, que a capacita ocupar perfis fitofisionômicos distintos em ambientes de Restinga. Para atingir este objetivo foram avaliadas as modificações morfoanatômicas da folha da espécie nos perfis fitofisionômicos: Formação Praial com Moitas (FPM), ambiente aberto sujeito à maior intensidade luminosa e Mata de Restinga (MR), ambiente de vegetação arbórea e sombreada. Para avaliação dos aspectos morfo-anatômicos, amostras foram processadas segundo as técnicas usuais para microscopia óptica e microscopia eletrônica de varredura. Além disso, medições durante o curso diário (12:00 e 15:00h0 dos níveis de emissão de fluorescência da clorofila a, e a determinação do teor de pigmento fotossintético foram realizados para avaliar os aspectos ecofisiológicos da espécie estudada. O pecíolo de S. terebinthifolius apresenta contorno biconvexo com projeções laterais em sua face adaxial. O sistema vascular é do tipo colateral. A lâmina foliar é hipoestomática com estômatos anomocíticos; superfícies com paredes anticlinais lisas e ornamentação cuticular em torno do estômato; epiderme uniestratificada; mesofilo dorsiventral. Foram caracterizadas domácias na base dos folíolos e canais secretores associados ao floema apresentando conteúdo de alcalóide e mucopolissacarídeos. As folhas da FPM apresentam lâmina foliar, parênquima paliçádico e lacunoso, epiderme adaxial, camada subepidérmica e cutícula abaxial mais espessa do que as folhas de MR. Valores para suculência, massa foliar por unidade de área, espessura foliar e densidade estomática também foram maiores em FPM, no entanto, a área foliar em MR foi maior do que em FPM. Os resultados das análises ecofisiológicas mostram que os valores de Fv/Fm, Fv/F0 e Fm/F0 apresentam valores maiores em MR do que em FPM. Os parâmetros que indicam a dissipação de energia, qP e NQP, mostram que às 12h as condições de dissipação de energia são as mesmas entre os dois perfis, e em FPM às 15h ocorre um aumento de qP e uma redução de qNP e NQP quando comparadas a MR. Com relação ao teor de pigmentos, a quantidade de antocianina e a razão clorofila a/b foram maiores em FPM do que em MR. Com relação ao conteúdo de carbono, nitrogênio e fósforo nas folhas de S. terebinthifolius, nenhuma diferença significativa foi observada entre os setores estudados. Através dos resultados, sugere-se que as folhas do FPM investem em aspectos estruturais para se adaptar às condições de alta luminosidade, o que justifica a maior densidade de indivíduos nesta região, onde esta espécie desempenha um papel importante como facilitadora para outros espécies arbóreas.

Palavras-chave: Análise ecofisiológicas, Anatomia Foliar, Canais secretores, Domácias, Histoquímica, Morfo-anatomia, Restinga.

Abstract

Schinus terebinthifolius species shows an important role in the floristic composition environments of Restinga, an associated ecosystem from Atlantic Forest. S. terebinthifolius in this ecosystem, is found forming shrub near the coastal region, and in forest formations, being predominantly found beneath other species that make up the canopy. This work, therefore, proposes to investigate the adaptive strategies of S. terebinthifolius, that enable occupy distinct phytophysiognomic profiles in Restinga environments. To achieve this goal were evaluated morphological and anatomical modifications in the leaf of this species in the phytophysiognomic profiles: Beach Shrub Formation (BSF), open environment subject to high light intensity and Restinga Forest Formation (RFF), shaded environment of arboreous vegetation. For evaluation of the morpho-anatomical, the samples were processed according to the usual techniques for light microscopy and scanning electron microscopy. Furthermore, measurements during the daily course (12:00 e 15:00h) of the emission chlorophyll a fluorescence, and determination of photosynthetic pigment were performed to evaluate the ecophysiological aspects of the studied species. The petiole of S. terebinthifolius shows biconvex contour with lateral projections in your the adaxial surface. The vascular system is the collateral type. The leaf blade is hypostomatic with anomocytic stomata; anticlinal walls with smooth surfaces and cuticular ornamentation; unistratified epidermis; dorsiventral mesophyll. Domatia on the basis of the leaflets and secretory ducts associated with phloem presenting alkaloid and mucopolysaccharides with content were characterized. Leaves of the BSF showed leaf blade, palisade and spongy parenchyma, adaxial surface, underlying epidermis and abaxial cuticle more thick than leaves BSF. Values for succulence, leaf mass per unit area, leaf thickness and stomatal density were higher in BSF, while the leaf area was greater in the RFF, however, the leaf area in RFF was greater than in BSF. The results of ecophysiological analyzes show that Fv/Fm, Fv/F0 and Fm/F0 in RFF show higher values than BSF. The parameters that indicate the energy dissipation, qP and NQP, show that at 12h the conditions for energy dissipation are the same between the two profiles, in BSF at 15h occurs an increase of qP and a decrease of NQP when compared with RFF. With respect to pigment content, the amount of anthocyanin and the ratio of chlorophyll a/b were higher in BSF than in RFF. Regarding the content of carbon, nitrogen and phosphorus in the leaves of S. terebinthifolius of the sectors studied, no significant difference were observed. Through the results suggest that leaves of the BSF investe in structural aspects to adapt to high light conditions, which justifies the higher individuals density of this species in the BSF, playing an important role as facilitator for others wood species.

Keywords: Ecophysiological Analysis, Leaf Anatomy, Secretory Canals, Domatia, Histochemistry, Morpho-anatomy, Restinga.

1. Introdução Geral

As plantas são organismos sésseis e são incapazes de se movimentar sob das circunstâncias que as cercam (Gong *et al.*, 2013). Assim, quando são confrontadas com condições que oferecem ameaça a sua vida, a única opção é tentar se ajustarem da melhor forma possível as adversidades, a fim de assegurar sua sobrevivência.

A definição de estresse trazida por Larcher (2000) em seu livro "*Ecofisiologia Vegetal*" denota muito bem essa constante batalha que as plantas travam com o meio circundante. Larcher (2000) apresenta o estresse como um desvio significativo das condições ótimas para a vida, e que induzem a mudanças e respostas em todos os níveis funcionais do organismo.

A grande questão é como as plantas conseguem ajustar-se a ponto de resistirem às condições adversas impostas pelo ambiente? Essa pergunta vem levando inúmeros pesquisadores a desenvolverem estudos com a finalidade de entender os mecanismos que se escondem por trás dessa grande capacidade adaptativa das plantas.

Os resultados obtidos dessas inúmeras pesquisas vêm mostrando que as plantas têm a capacidade de desenvolver estratégias físicas e químicas para fazer frente às condições adversas (Yu *et al.*, 2013). Estas estratégias físicas ou ditas também "estratégias estruturais" estão baseadas principalmente em características morfo-anatômicas, como presença de pelos, espinhos, tricomas, ceras, entre outros (Bowles, 1990; Shewry & Lucas, 1997; Soares & Machado, 2000). Já as estratégias químicas estão relacionadas a compostos biologicamente ativos, nos quais as plantas conseguem modular a constituição desses componentes moleculares como um mecanismo de defesa e de proteção da planta (Shewry & Lucas, 1997; de Wit, 2007).

No entanto, a capacidade de desenvolver estratégias físicas e químicas para fazer frente aos fatores estressantes está diretamente relacionada ao potencial que as plantas têm de modular seus aspectos fenotípicos, e essa capacidade de modificar seu fenótipo em respostas as condições ambientais é definido como plasticidade fenotípica (Strearns, 1989; Pigliucci *et al.*, 1995; Via *et al.*, 1995; Sultan, 2000; Alpert & Simms, 2002; Richards *et al.*, 2006).

Neste sentido, a plasticidade fenotípica permite que os organismos alterem suas características fisiológicas e morfológicas em decorrência das interações estabelecidas com o ambiente (Bradshaw, 1965; Schilichting, 1986; Stearns, 1989; Scheiner, 1993). Sendo assim,

mudanças estruturais e fisiológicas são bons fatores indicativos da competência da planta a responder as variações das condições do ambiente (Via *et al.*, 1995).

As plantas quando presentes em ambientes naturais estão suscetíveis a múltiplas variações das condições ambientais, como oscilação drástica de temperatura e umidade, deficiência de recursos hídricos e nutricionais, ataque de patógenos e herbívoros, além de variações na disponibilidade de luminosidade.

A variação na disponibilidade de luz tem sido um dos fatores de estresse mais estudado atualmente, com o intuito de evidenciar a capacidade das plantas de modificar suas características anatômicas e fisiológicas em detrimento da alteração da intensidade luminosa (Vogelmann & Martin, 1993; Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994; Paiva *et al.*, 2003; Yano & Terashima, 2004; Oguchi *et al.*, 2006).

Nesse sentido, nosso grupo vem desenvolvendo diversos estudos a fim de compreender melhor as características adaptativas das plantas, em um âmbito anatômicoecológico mesclado a aspectos ecofisiológicos (Rabelo *et al.* 2012; 2013; Sanches 2013). A grande proposta dessa linha é a obtenção de resultados consolidados que possam ser utilizados na compreensão e estabelecimento de novas informações ecológicas e taxonômicas para as espécies estudadas na Mata Atlântica, podendo fornecer bases consistêntes sobre as estratégias ecológicas de desenvolvimento e sobrevivência das espécies vegetais estudadas. Portanto o presente trabalho fundamentado nestas propostas vem tentar responder a seguinte pergunta: "Quais os mecanismos adaptativos que permitem que a espécie *S. terebinthifolius* ocorra com ampla frequência em ambientes distintos no Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari?"

1.1. Mata Atlântica

A Mata Atlântica vem sofrendo desde 1.500 um continuo processo de fragmentação e destruição, que se iniciou com as constantes expedições portuguesas enviadas ao litoral brasileiro entre 1.500 e 1.530 com o intuído de extrair o Pau-Brasil (*Caesalpinia echinata-*Leguminosae) (SOS Mata Atlântica, 2010).

A área ocupada pela Mata Atlântica por volta de 1.500 correspondia a aproximadamente 1,3 milhões de quilômetros quadrados, que se estendia do Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, parte da Argentina e Paraguai (Murray-Smith *et al.*, 2009).

Atualmente, esse bioma está restrito apenas a alguns remanescentes florestais que corresponde a apenas 5% de sua área original (SOS Mata Atlântica, 2010) (Figura 1).



Figura 1. Mapa da distribuição da Floresta Atlântica, mostrando área original e os remanescentes florestais ainda existentes. (Fonte: Fundação SOS Mata Atlântica, 2007).

Para agravar ainda mais a situação desse bioma, a Mata Atlântica vem sofrendo nos últimos anos um continuo desmatamento, resultado do extrativismo de madeira, palmito, xaxim, a expansão de culturas de cana-de-açúcar, cacau, café e banana, assim como a agricultura de subsistência e especulação imobiliária (Quinet *et al.*, 2000; Morellato, 2000).

A Mata Atlântica mesmo sofrendo com os constantes desmatamentos, principalmente de natureza antrópicas, ainda é considerada um dos biomas com um dos maiores índices de biodiversidade (Moreno *et al.*, 2003; Carvalho *et al.*, 2006), e por isso é considerado dentre os 34 "hotspots" existentes no mundo, como um dos quatro principais em termos de prioridade de conservação (Myers *et al.*, 2000) (Figura 2).



Figura 2. Mapa mostrando os trinta e quatro "hotspots" do mundo. Círculo indicando o bioma Mata Atlântica. (Fonte: Conservation International, 2005).

A inclusão do bioma Mata Atlântica entre um dos quatro "hotspost" mundiais, em partes se deve ao fato de apresentar uma grande composição florística, com cerca de 20 mil espécies de plantas, sendo 8 mil destas endêmicas (SOS Mata Atlântica, 2010).

Tal variedade de espécies, e principalmente o alto grau de endemismo ocorrente nesse bioma, é facilmente explicado pelo fato da Mata Atlântica não ser uma formação vegetacional homogênea, e sim composta por uma serie de ecossistemas cujos processos ecológicos se integram (Joly *el al.*,1991).

Esses diferentes ecossistemas que compõem a Mata Atlântica, em sua maioria acompanham as características climáticas das regiões onde ocorrem (SOS Mata Atlântica, 2010), e podem dar origem a diferentes formações florestais, tai como: Florestas Ombrófilas Densa, Ombrófilas Mista (Mata de Araucária), Estacional Semidecidual e Estacional Decidual, além de ecossistemas associados como manguezais, restingas, campos de altitudes, ilhas oceânicas e brejos interiores (Figura 3) (Joly *el al.*, 1991).



Forte: Digitalização do Maya de Vegetação do Brasil FIBGE, 1993, escala 1.11.000.000 instituta Socioantivental Fundação SOB Mata Atlántica.

Figura 3. Mapa evidenciando os diferentes perfis fitofisionomicos da Mata Atlântica. (Fonte: Adaptado do Atlas das Vegetações do Brasil da Fundação SOS Mata Atlântica, 2010).

Dentre os inúmeros estados da federação que estão inseridos no bioma Mata Atlântica, o estado do Rio de Janeiro é um dos que apresentavam 100% do seu território (4.394.507 hectares) coberto pela Mata Atlântica. Atualmente, a área ocupada por remanescentes florestais no estado é de apenas 19%, o que corresponde a 861.126 hectares, sendo que desse total 18,38% (807.810 hectares) são de florestas, 0,25% (10.809 hectares) de manguezais, e 0,97% (42.822 hectares) de restingas (SOS Mata Atlântica – INPE, 2010).

Apesar do estado do Rio de Janeiro em sua grande maioria ser coberto por vegetação de Florestas Ombrofilas Densas ou Estacionais Semideciduais, alguns remanescentes vegetacionais de restingas ainda resistem as pressões antrópicas, e compoem o perfil vegetacional do estado, no qual desempenha um importante papel na manutenção do ecossistema litorâneo do estado (Lamego, 1974; Pfadenhauer, 1978; Costa *et al.*, 1984).

1.2. Restinga

As zonas costeiras são regiões de alta instabilidade, e podem sofrer alterações rápidas e dinâmicas de seus habitats. Processos temporais em larga escala podem modificar esses ecossistemas costeiros e levar a formação de planícies arenosas (Cirne et al., 2003). No Brasil essas planícies arenosas são chamadas de restingas, e é o resultado de transgressões marinhas que ocorreram durante o período Quaternário (Scarano, 2002; Cirne et al., 2003). Segundo Lacerda et al. (1993), essas planícies arenosas ocorrem preferencialmente em uma faixa que pode variar de 30 a 500 km do litoral Atlântico. A primeira vez em que o termo restinga foi utilizado na literatura foi em 1785, por naturalistas europeus (Reys, 1997), e a partir desse momento essa terminologia passou a ser empregada por geólogos, historiadores, botânicos e ecólogos (Suguio & Tessler, 1984). O termo restinga, dependendo do ponto de vista adotado, pode designar elementos diferentes (Suguio & Tessler, 1984). No sentido ecológico, o conceito de restinga refere-se ao mosaico vegetacional, composto por plantas herbáceas, arbustivas ou arbóreas, que compõem a vegetação das planícies litorâneas arenosas (Scarano, 2002). No entanto, o significado botânico para o termo restinga foi definido por Suguio & Tessler (1984) e Suguio & Martin (1990), como "vegetação de restinga", que é o conjunto de comunidades fisionomicamente distintas que sofrem influências marinhas ou fluvio-marinhas e ocorrem em áreas com grande diversidade ecológica.

Esta "vegetação de restinga" definida pelos autores citados anteriormente, em sua grande maioria é colonizada por espécies que teriam sido originadas de outros ecossistemas, como Mata de Tabuleiro e Caatinga, no entanto, essas espécies teriam sofrido adaptações devido às condições diferentes de seu ambiente original (Freire, 1990).

A "invasão" dessas áreas costeiras por espécies oriundas de outros ecossistemas foi de grande importância no que diz respeito ao processo de estabilização deste ecossistema (Lamêgo, 1974; Pfadenhauer, 1978; Costa *et al.*, 1984), atuando principalmente na compactação do solo de áreas próximas as linhas de marés altas, minimizando assim os efeitos erosivos sobre esse ecossistema (Lamêgo, 1974). Além de promover a proteção e estabilização do substrato contra a ação dos ventos, um dos principais agentes modificadores das paisagens litorâneas (Assumpção & Nascimento, 2000).

A respeito da composição florística dos ambientes de restinga ainda é muito carente de estudos, e esse pouco conhecimento influencia na classificação das fisionomias vegetais desse ecossistema (Martins *et al.*, 2007). Atualmente, inúmeros estudos vêm sendo realizados para propor uma classificação para as diversas fisionomias de restinga, como é o caso de Waechter (1990), que estuda as comunidades vegetais das restingas do Rio Grande do Sul; Pereira (1990), que se dedica em estudar as restingas de Setiba e Conceição da Barra no estado do Espírito Santo; e Henriques *et al.* (1986), que foi um dos pioneiros no estudo das restingas do estado do Rio de Janeiro.

Os primeiros estudos em ambientes de restinga no Estado do Rio de Janeiro, com a finalidade de conhecer a composição florística das restingas da região, foram realizados por Segadas-Vianna e colaboradores (1965 e 1967), que resultou na publicação denominada *"Flora Ecológica das Restingas do Sudeste do Brasil"*. Somente a partir da década de 80 que vários trabalhos foram realizados com o propósito de impulsionar o conhecimento das restingas do estado do Rio de Janeiro (Araujo & Peixoto, 1975; Hay *et al.*, 1981; Lacerda & Hay, 1982; Araujo & Henriques, 1984; Henriques *et al.*, 1984; Rizzini *et al.*, 1990; Sá, 1996; Menezes & Araujo, 1999). No entanto, esses autores se concentraram em estudar mais as regiões entre as restingas de Guaratíba e Macaé.

Os estudos das restingas localizadas na região norte do estado iniciou mais tardiamente, e ainda existem poucos estudos com relação aos perfis fitofisionômicos dessas regiões (Henriques *et al.*, 1986; Araujo & Maciel, 1998; Araujo *et al.*, 1998; Assumpção & Nascimento, 2000). Apesar dos poucos estudos, a região norte é detentora das maiores áreas de restinga do estado do Rio de Janeiro (Assumpção & Nascimento, 2000).

Dentre as áreas de restingas localizadas na região norte do estado, uma que merece especial destaque é o Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari, por contribuir com cerca de 46% (552 Km²) do total de cobertura vegetal de restinga, e com 18% do número de espécies citadas para flora de restinga do estado do Rio de Janeiro (Araujo & Maciel,1998).

1.3 Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari

O complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari até o século XIX não apresentava nenhuma descrição, até que em 1785 uma descrição mais detalhada da região foi realizada. Porém tal descrição se deteve em relatar aspectos mais relacionados à geomorfologia desta região (Reys, 1997). No entanto, uma descrição com um âmbito mais ambientalista foi realizado em 1815,

como relatado por Wied-Neuwier (1989), porém o foco principal desse trabalho era a zoologia.

Os estudos até o início do século XX eram muito escassos no que diz respeito à composição da flora local, apenas algumas espécies de plantas tinham sido descritas, como pitangueira (*Eugenia pedunculata* - Myrtaceae) (Wied-Neuwier, 1989), cajueiro (*Anacardium occidentale* - Anacardiaceae) (Wied-Neuwier, 1989) e a aroeira (*Schinus terebinthifolius* - Anacardiaceae) (Reys, 1997). No momento existem poucos trabalhos sobre a composição florística da região, onde podemos citar o realizado por Assumpção & Nascimento (2000), no qual foi descrito a caracterização estrutural, fisionômica e florística da restinga do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari.

O Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari possui aproximadamente 4.800 hectares, localizado no município de São João da Barra, na região norte do estado do Rio de Janeiro, estando a 15 km de distância da foz do rio Paraíba do Sul (Figura 4). Tal proximidade deste rio influenciou na formação da região, principalmente nas formações lagunares, que se formaram por deposição de sedimentos de origem fluvio-marinhos (Esteves, 1998).



Figura 4. Mapa mostrando à localização do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari próximo a foz do Rio Paraíba do Sul (Assumpção & Nascimento, 2000).

A restinga de Grussaí/Iquipari apresenta características que difere das demais restingas do Estado do Rio de Janeiro, como ausência de dunas e a grande extensão de zonas de praia. Assim, essa restinga pode ser considerada um elemento distinto no mosaico formado pelas restingas do Norte Fluminense (Assumpção & Nascimento, 2000). Tal distinção se deve, principalmente, a mudança na direção da linha costeira provocada pela presença do Cabo de

São Tomé em Campos dos Goytacazes, que teria isolado essa formação de restinga das demais restingas do estado. Assumpção (1998) ainda sugere que esse isolamento provocado pelo Cabo de São Tomé tenha influenciado na composição vegetacional da restinga do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari (localizado ao norte do Cabo de São Tomé), na qual esta apresenta maior similaridade florística com as restingas do Estado do Espírito Santo do que com as restingas de Macaé (localizada ao sul do Cabo de São Tomé).

A proximidade ao rio Paraíba do Sul não só influenciou os aspectos geomorfológicos desta região, mais também nas características do solo. O solo desta região foi caracterizado por Radambrasil (1983) como sendo constituído por areias quartzosas marinhas associadas à podzol hidromórficos, que teriam sido originados da deposição de sedimentos trazidos pelo rio Paraíba do Sul e pelo oceano.

O solo da região é caracterizado por apresentar uma formação bastante peculiar, que seria a formação de cordões litorâneos paralelos de aproximadamente 1 a 3 metros de altura, que formam arcos abertos voltados para o litoral, formando uma planície costeira de aproximadamente 30 km de largura, que segundo Araújo & Henriques (1984) é considerada a área de restinga mais representativa do estado do Rio de Janeiro.

O clima da região é definido como tropical sub-úmido a semi-árido por Radambrasil (1983); Susuki (1997) e Nunes (1998). Os períodos com maiores índices de chuva ocorrem entre os meses de novembro a janeiro, com média de precipitação pluviométrica anual variando de 800 a 1.200 mm, e temperatura média que varia de 20 a 30 °C (Suzuki, 1997; Nunes, 1998). A região é caracterizada por ventos com direção nordeste, atingindo maiores velocidades entre os meses de agosto a dezembro. Esse vento altera a morfologia de áreas sem cobertura vegetal, levando água, nutrientes e sais minerais através do spray marinho para regiões continentais, além de influenciar no perfil vegetacional desta região (Nunes, 1998).

A vegetação da restinga do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari é marcada por um raro fenômeno geo-botânico, que é o resultado de regressões do mar seguida da posterior ocupação da área pela vegetação circundante (Lamego, 1946). Esta vegetação apresenta uma grande diversidade florística que foi caracterizada por Nunes (1998) e Assumpção & Nascimento (2000) baseada na definição de Henriques *et al.* (1986), que determinou quatro unidades fisionômicas no local, discriminadas seguindo a direção do mar para o interior:

 Formação Praial Graminóide (psamófilas reptantes), encontradas desde a linha de maré alta até cerca de 250 metros de distância do mar, e é caracterizadas por apresentar espécies gramíneas resistentes a salinidade;

- Formação Praial com Moitas, encontradas em áreas que variam de 250 a 580 metros de distância do mar, sendo caracterizada pelo aparecimento das primeiras moitas de arbusto e pela presença de psamófilas reptantes entre as moitas;
- Formação de *Clusia* estende-se até cerca de 980 metros de distância do mar, ocorre à diminuição de psamófila reptantes entre as moitas, e as moitas nessa área passam a apresentam árvores de ate 4 metros de altura;
- Formação de Mata de Restinga ocorrem desde 980 a 2500 metros de distância do mar, possuem árvores de até 8 metros de altura e ocorre um adensamento tornando essa mata continua.

Com o levantamento florístico realizado por Assumpção & Nascimento (2000) foi possível determinar as espécie vegetais ocorrentes na região da restinga de Grussaí/Iquipari, assim como a freqüência relativa com que cada espécie ocorre em cada unidade fisionômica. Baseado nos dados do mesmo trabalho foi possível observar a ampla ocorrência de *S. terebinthifolius* entre três dos quatro perfis fisionômicos ocorrentes na região. Dentre esses quatro perfis fisionômicos, o único em que *S. terebinthifolius* não é encontrado é na Formação Praial Graminóide, no entanto, nos demais perfis a espécie é encontrada com uma freqüência relativa alta.

1.4. Família Anacardiaceae

A história mostra que os membros da Anacardiaceae anteriormente eram agrupados em uma família mais abrangente, a Terebinthaceae. Essa família foi descrita por Jussieu em 1789, e englobava outras famílias, como a Burseraceae, Connaraceae, Simaroubaceae, Icacinaceae, além de alguns gêneros atualmente classificados como Rutaceae e alguns outros gêneros pouco conhecidos (Luz, 2011).

Após 30 anos da descrição da família Terebinthaceae, Brown (1818) propôs a separação das Terebintáceas em três famílias menores: Cassuviae ou Anacardeae, Amyrideae e Connaraceae; posteriormente a essa separação, Lindley (1830) reconheceu definitivamente Anacardiaceae como família (Luz, 2011; Pell *et al.*, 2011).

A família Anacardiaceae após sua definição passou por uma classificação intrafamiliar realizada por Bentham & Hooker em 1862, no qual distinguiram duas tribos: Anacardieae e Spondiadeae. Engler (1883) acrescentou mais duas tribos à família Anacardiaceae: Rhoeae e Semecarpeae; depois da inclusão dessas duas novas tribos, o próprio Engler, em 1896,

acrescentou mais uma tribo, Dobinaeae, subdividindo assim a família Anacardiaceae nas cinco tribos que são conhecidas atualmente: Anacardieae, Spondiadeae, Rhoeae, Semecarpeae e Dobinaeae (Lorenze & Souza, 2005; Correia *et al.*, 2006; Luz, 2011).

Atualmente, essa família é constituída por cerca de 76 gêneros e mais de 700 espécies, que apresentam uma ampla distribuição ao longo do globo terrestre, sendo preferencialmente encontradas em regiões de clima tropicais e subtropicais, como América do Sul, África, Malásia, e no caso de alguns gêneros nativos podendo ocorrer também na América do Norte e Eurásia (Heywood, 1985; Lorenze & Souza, 2005; Correia *et al.*, 2006).

No Brasil, a família Anacardiaceae é representada por 15 gêneros e cerca de 70 espécies, sendo que destas, 13 são classificadas como endêmicas. As demais espécies apresentam uma ampla distribuição geográfica, podendo ocorrer em diversos biomas brasileiros como: Floresta Amazônica, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal (Lorenze & Souza, 2005).

Os representantes desta família apresentam porte arbóreo ou arbustivo, e em alguns casos podem apresentar-se na forma de lianas ou herbáceas (Lorenze & Souza, 2005). Uma característica marcante das espécies de Anacardiaceae é a presença de uma resina, a terebintina, que exalam um aroma e sabor característico, semelhante ao do fruto verde da manga (*Mangifera indica*) (Luz, 2011).

Os aspectos morfológicos mais marcantes desta família é a presença de folhas alternas, compostas e imparipenadas, às vezes trifolioladas ou simples, as flores são pequenas, perfeitas ou imperfeitas, actinomorfas, distribuídas em panículas, apresentam cerca de 5-10 estames disposto em 1 ou 2 verticilos. O ovário é supero com 12 carpelos unidos em um só lóculo, e o fruto é em forma de drupa geralmente com uma semente, com mesocarpo carnoso ou seco, e endocarpo ósseo (Lorenze & Souza, 2005).

Diversas Anacardiaceae apresentam importância econômica por fornecer frutos comestíveis, madeiras úteis ou por serem empregadas como espécies ornamentais. Dentre as espécies que fornecem frutos comestíveis podemos destacar o cajueiro (*Anacardium occidentale*), a manga (*M. indica*), o umbu (*Spondias tuberosa*), os cajás (*Spondias spp.*), e a seriguela (*Spondias purpúrea*). O gonçalo-alves (*Astronium fraxinifolium*), a braúna (*Schinopsis brasiliensis*), e o guaritá (*Astronium graveolenses*) são exemplos de espécies que apresentam madeira de boa qualidade. Como espécies ornamentais destacam-se as espécies *S. terebinthifolius, S. molle* e *Rhus succedanea* (Lorenzi & Souza, 2005).

Esta família tem se mostrado bastante promissora na busca de substâncias bioativas, isso devido a grande quantidade de metabólitos que podem apresentar atividades biológicas. Do ponto de vista químico, as espécies mais estudadas são: *M. indica, A. occidentale*, e algumas espécies de Rhus (Luz, 2011). Inúmeros trabalhos vêm mostrando esta grande quantidade de metabólitos especiais encontrados nas espécies desta família, merecendo destaque os flavonóides, terpenos, esteróides, xantonas, e os lipídios fenólicos e derivados. Todos esses metabolitos vêm sendo amplamente testados para avaliar sua avidez no combate a fungos e a bactérias (Martinez *et al.*, 1996; Correia *et al.*, 2006; Ceruks *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2010).

Com relação ao papel ecológico desempenhado por essa família, podemos destacar a aplicação de algumas espécies em programas de reflorestamento, recuperação de áreas degradadas, na estabilização de dunas, e em projetos de reposição de mata ciliar (Ferreti *et al.,* 1995; Kageyama & Gandara, 2000). Dentre as espécies que compõem a família Anacardiaceae a que merece maior destaque ecológico é a *S. terebinthifolius*, devido apresentar uma ampla capacidade adaptativa a diferentes condições ambientais, podendo assim ser aplicada em diversos projetos com caráter ecológico.

1.5. Schinus terebinthifolius

S. terebinthifolius popularmente conhecida como aroeira-vermelha ou aroeira-mansa, é uma espécie dióica que pode ser encontrada na forma de árvores de médio porte (3-4m) ou na forma de pequenos arbustos (Figura 5A e B). Esta espécie apresentam folhas compostas, imparipenadas, que podem chegar a 30 cm de comprimento por 7 cm de largura, com pecíolo e raque estreitamente alado, os folíolos são opostos ou subopostos, geralmente sésseis, com 13 cm de comprimento por 5 de largura, podendo apresentar formas obovadas, oblongas, oval ou elípticas (Figura 5C). As flores possuem pedicelo floral esverdeado, articulados próximo ao cálice, as sépalas são esverdeadas, com formato oval, enquanto as pétalas apresentam uma coloração creme, e são oblongas ou obovadas, os estames podem ser antepétalos e antessépalo, e o ovário é supero, com formato globoso ou irregularmente globoso (Figura 5D). Os frutos são do tipo drupa com coloração rosada ou avermelhada, com 4 a 5 mm de diâmetros, são glabros ou podem apresentar tricomas curtos e esparsos (Figura 5E) (Cronquist, 1981; Fleig, 1987; Luz, 2011).



Figura 5. Características gerais de *Schinus terebinthifolius*. A – Forma arbórea; B – Forma arbustiva; C – Aspectos morfológicos das folhas; D – Características morfológicas das inflorescências; E – Frutos evidenciando coloração vermelhada. Fonte: http://www.flickr.com/photos/restingas/page9/.

A aroeira-vermelha é uma espécie que apresenta importante valor comercial, pelo fato de seu fruto, a pimenta-rosa, ser amplamente apreciado pela culinária nacional e internacional, devido a seu sabor suave e levemente apimentado (Lenzi & Orth, 2004a). Segundo Ceruks *et al.* (2007), na culinária francesa o fruto da aroeira é utilizado como um pimenta doce que é chamado de *poivre rose*.

A espécie *S. terebinthifolius* é nativa da América do Sul e apresenta uma ampla distribuição geográfica (Lorenzi & Souza, 1998). No Brasil ocorrem do estado de Pernambuco até o Rio Grande do Sul (Fleig, 1987; Fleig & Klein, 1989; Carvalho, 1994), podendo ser encontrada em diferentes formações vegetacionais, como restingas, manguezais, florestas Ombrófila Densa, florestas Estacionais Semidecíduas, e florestas de Alto-Montana (Luz, 2011; Sabbi *et al.*, 2010).

Essa ampla distribuição permite caracterizá-la do ponto de vista ecológico, como uma espécie com grande plasticidade ecológica, podendo se adaptar a diferentes condições impostas pelo ambiente (Carvalho, 1994), como por exemplo, a diferentes tipos de solos,

tendo a capacidade de estabelecer-se tanto em solos úmidos a secos e arenosos a argilosos (Lenzi & Orth, 2004b).

A plasticidade ecológica característica dessa espécie, somado a seu caráter de pioneirismo, agressividade competitiva, e sua boa interação biótica, favorecem o seu sucesso regenerativo em ambientes edáficos e com influência antrópica (Carvalho, 1994; Kageyama & Gandara, 2000) e, portanto, servindo como um bom bioindicador do caráter edáfico dos ambientes naturais e antropizados (Lenzi & Orth, 2004b).

Outra característica marcante dessa espécie é a grande plasticidade fenotípica relacionado a habitat com diferentes condições luminosas (Sabbi *et al.*, 2010). Esta característica se deve ao fato de *S. terebinthifolius* ser uma espécie típica dos estágios pioneiros e secundários iniciais (Ferreti *et al.*, 1995), podendo ser amplamente empregada em programas de reflorestamentos, recuperação de áreas degradadas, em projeto de reposição de mata ciliar e estabilização de dunas, a fim de se estabelecer uma cobertura vegetal inicial (Ferreti *et al.*, 1995; Fleig & Klein, 1989; Falkenberg, 1999; Kageyama & Gandara, 2000).

Em ambientes de restinga, a alta densidade dessa espécie é algo bem característico, sendo encontrada na forma de arbustos lenhosos, com caule espesso e tortuoso, imprimindo um caráter florestal a esta vegetação (Lenzi & Orth, 2004b).

Na restinga de Grussaí/Iquipari, *S. terebinthifolius* é considerada de extrema importância pelo alto índice de cobertura vegetacional, podendo ser encontrada em três dos quatro perfis fitofisionômicos da região: formação praial com moitas, formação de *Clusia* e mata de restinga (Assumpção & Nascimento, 2000), podendo ocorrer na forma de moitas arredondadas, de porte sub-arbustivo, ou na forma de pequenas árvores ou arbustos e normalmente associada a várias outras espécies (Assumpção & Nascimento, 2000).

Esses três perfis fitofisionômicos da restinga de Grussaí/Iquipari em que *S. terebinthifolius* ocorre é caracterizado por apresentar índices de luminosidade diferentes, devido à presença ou não de uma cobertura vegetacional. Em formação praial com moita e formação de *Clusia* não existe cobertura vegetacional, sendo assim a espécie em questão fica completamente exposta ao sol. No entanto, em formação de mata de restinga as árvores que constituem o dossel diminuem a radiação luminosa que chega às regiões inferiores da mata, reduzindo assim a quantidade de luz que chega para as plantas que constituem o sub-bosque como é o caso do *S. terebinthifolius*.

A capacidade que esta espécie tem de se adaptar a ambientes com índices de luminosidade diferentes, mostra o grande potencial adaptativo dessa espécie em desenvolver-

se em regime de baixa ou alta luminosidade, e por isso é considerada um bom modelo de estudo para avaliar as características adaptativas das plantas as condições de mudanças na disponibilidade de luz.

1.6. Influência da Luz sobre os Aspectos Estruturais e Ecofisiológicos

Um dos recursos indispensáveis para o desenvolvimento e crescimento das plantas é a luz. Na natureza a fonte de luz é oriunda da radiação emitida pelo sol, no entanto, esta pode variar espacialmente e temporalmente, como resultado da interação com elementos que compõem o ambiente circundante da planta (Oguchi *et al.*, 2003).

A interação da luz do sol com diferentes componentes do ambiente resultam em vários tipos de radiação (Vogelmann & Martin, 1993; Chazdon *et al.*, 1996; Larcher, 2000), como:

- Radiação Colimada: é luz direta do sol, caracterizada por apresentarem raios paralelos que não sofreram desvios;
- Radiação Difusa: é a luz direta do sol que sofreu desvio ao interagir com elementos que constituem o meio circundante da planta, como o dossel de uma floresta;
- Radiação Refletida: é a luz que retorna quando incide sobre uma superfície reflexiva, como por exemplo, o solo.

As plantas, no entanto, desenvolveram a capacidade de responder as essas diferentes características vetoriais da radiação, tão quanto às variações da intensidade luminosa, através do controle da forma de crescimento, do tipo de ramificação, e pela posição das folhas na copa, de forma que sua superfície de assimilação não receba radiação solar permanente (Larcher, 2000).

Atualmente, muitos estudos têm demonstrado que as plantas também têm a capacidade de modificar suas características morfo-anatômicas e fisiológicas em respostas as luz (Oguchi, 2003; 2005 e 2006, Yano, 2001, Paiva 2003, Yano, 2004, Rabelo *et al.*, 2012 e 2013), sendo as folhas o órgão vegetativo onde essas modificações são mais evidentes.

1.6.1. Aspectos Morfológicos da Folha

A massa da folha por unidade de área (MFA), suculência (SUC), densidade (DEN), e a espessura da lâmina foliar (ESP) são características morfológicas que têm sido amplamente utilizadas para destacar o desempenho adaptativo das plantas as variações na disponibilidade

de recursos e as condições ambientais (Garnier *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2002; Roche *et al.*, 2004).

A MFA indica o quanto a planta gastou em quantidades de carbono para construir sua folha (Eamus *et al.*, 1999; Villar & Merino, 2001). Sendo assim, espécies que vivem em ambientes pobres em nutrientes ou sujeitos a uma menor disponibilidade hídrica apresentam maiores valores de MFA (Medina *et al.*, 1990; Wright & Cannon, 2001; Niinemets & Kull, 2003). Esta condição reflete diretamente sobre os aspectos fisiológicos das plantas, como potenciais hídricos foliares mais negativos, maiores condutâncias estomáticas e pressões osmóticas capazes de manter maiores taxas fotossintéticas (Abrams *et al.*, 1994; Rosado *et al.*, 2007).

A SUC é um aspecto morfológico que vem sendo utilizado para indicar a capacidade de armazenamento de água pelas folhas. Sendo assim, plantas que apresentam maiores valores de SUC são as que vivem em ambientes xerofórmicos ou plantas que apresentam metabolismo ácido das crassuláceas, como as bromélias e orquídeas (Lamont & Lamont, 2000; Schwinning & Ehleringer, 2001; Rosado *et al.*, 2007). Essa capacidade de armazenamento de água propicia fontes alternativas de água durante períodos de menos disponibilidade hídrica, como é o caso de plantas que vivem em ambientes áridos, como as restingas (Lamont & Lamont, 2000; Rosado *et al.*, 2007).

A ESP está intimamente relacionado à SUC no que se refere à capacidade de armazenamento de água das plantas. Folhas com mesofilos foliares mais espessos são comumente encontradas em ambientes com altos índices de luminosidade ou com déficit nutricional (Niinemets, 2001). O maior espessamento do mesofilo foliar está diretamente relacionado ao maior número de camadas do parênquima paliçádico, epiderme pluriestratificada, parênquima aqüífero, entre outras características que, frequentemente, ocorrem em folhas mais espessas (Lambers *et al.*, 1998; Rosado *et al.*, 2007).

A DEN favorece a retenção de água na folha e maior resistência celular ao murchamento (Salleo *et al.*, 1997; Rosado *et al.*, 2007). Essa característica está diretamente relacionada ao aumento de fibras e esclereides, que por capilaridade, promovem a retenção de água nas folhas, e ao aumento da rigidez da parede celular. Ademais, também podem favorecer a sobrevivência das plantas durante períodos secos através do aumento do gradiente entre o potencial hídrico das folhas e do solo, e conseqüente manutenção da absorção de água em situações de menor disponibilidade hídrica (Niinemets, 2001).

1.6.2. Aspectos Anatômicos e Ecofisiológicos da Folha

Inúmeros estudos comparativos sobre a anatomia e a ecofisiológica foliar mostram que muitas espécies de plantas têm a capacidade de desenvolver folhas com distintos aspectos anatômicos e fisiológicos quando crescem sob diferentes níveis de luminosidade (Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994). Segundo Dickison (2000), estudos sobre as alterações nos aspectos anatômicos e ecofisiológicos da folha consistem em uma boa ferramenta para compreender os mecanismos adaptativos das plantas e as condições ambientais em que cresceram principalmente no que diz respeito às alterações na disponibilidade de luz.

As folhas podem ser classificadas em resposta a disponibilidade de luz em folhas de sol ou de sombra. Estas folhas podem, portanto, apresentar diferenças anatômicas e fisiológicas em decorrência da disponibilidade de luz no ambiente na qual estão inseridas. Com relação às diferenças anatômicas entre estes dois tipos de folhas podemos destacar a espessura foliar. Folhas que se desenvolveram em pleno sol geralmente são mais espessas do que folhas de sombra (Esau, 1965; Björkman, 1981; Larcher, 2000). Essa diferença muita das vezes se deve a presença de um parênquima paliçádico mais desenvolvido, chegando a ocupar em alguns casos mais de 50% da lâmina foliar, como observado por Paiva (2003) em *Tradescantia pallida* (Commelinaceae).

A epiderme é outra característica anatômica que pode apresentar alterações na estrutura quando submetidas a regimes de luminosidade variável. Muitas destas alterações podem estar relacionadas à presença de cutícula e de cera epicuticular que atuam como espelhos refletivos dos raios solares, evitando assim o superaquecimento do citoplasma das células do mesofilo (Holloway, 1982; Appezzato-da-Gloria & Carmello-Guerreiro, 2006).

Relacionado a esta característica, estudos feitos em *T. pallida* mostraram uma maior deposição de cera epicuticular sobre a epiderme de folhas quando mantidas sobre forte iluminação (Paiva, 2003). Esta característica, segundo Fahn (1990), vem sendo associada diretamente com uma resposta adaptativa das plantas as condições de maior luminosidade, no qual estas estruturas atuam restringindo a quantidade de luz que chega ao mesofilo foliar.

A frequência estomática também pode ser aplicada a ecologia das plantas, uma vez que este índice pode variar em repostas aos fatores ambientais (Cutter, 1986), como umidade, temperatura, e intensidade luminosa (Bastos, 1993; Roças, 1997). As plantas quando expostas a altos índices de luminosidade tendem a desenvolver maior quantidade de estômatos por unidade de área foliar, o que permite otimizar a eficiência dos processos de captação de CO₂ (Woodward & Kelly, 1995).

A área superficial do mesofilo foliar também pode mudar em respostas as variações na disponibilidade de luz. Em folhas de sol a área foliar geralmente apresenta-se mais desenvolvidas do que em folhas de sombra (Terashima *et al.*, 2001), Segundo Rabelo *et al.* (2012) como observado em *M. brevifolia* (Rutaceae), esta característica pode estar relacionada ao maior investimento na construção de tecidos fotossintetizantes, o que levaria a maior atividade fotossintética. Ou seja, uma maior área superficial facilita à dissolução do CO₂ na camada aquosa da parede celular, diminuindo assim a resistência à difusão do CO₂ através dos espaços intercelulares, permitindo que este chegue ao estroma dos cloroplastos com mais facilidade (Nobel, 1997; Evans & Loreto, 2000, Terashima *et al.*, 2001).

A maior taxa fotossintética em folhas de sol comparativamente às folhas de sombra não é apenas resultado de modificações estruturais, mas também de alterações a níveis fisiológicos (Boysen-Jensen, 1932). Estudos mais detalhados têm atribuído tais diferenças a uma concentração maior de componentes como: Ribulose 1,5 bisfostato carboxilase/oxigenase (Rubisco), citocromos, enzimas respiratórias, e do fotossistema I (PSI) e II (PSII), em folhas de sol do que em folhas de sombra (Björkman, 1981; Anderson, 1986; Anderson & Osmond, 1987; Terashima & Hikosaka, 1995; Noguchi *et al.*, 1996).

Segundo Anderson (1986), a razão entre os fotossistemas podem variar entre as plantas submetidas a ambientes com diferenças de luminosidade. As plantas mantidas em ambientes sombreados apresentam uma razão de 3:1 dos centros de reação do PSII para o PSI, enquanto em folhas mantidas em ambientes iluminados esta razão é de 2:1. Além deste mecanismo adaptativo, as plantas de sombra podem acrescentam mais clorofila ao complexo antena do PSII, na qual estas alterações parecem acentuar a absorção de luz e a transferência de energia em ambientes sombrios (Taiz & Zeiger, 2013).

Algumas plantas ainda podem modular a relação clorofila *a*/clorofila *b* afim de que se tenha uma melhor eficiência na captação de luz (Oguchi *et al.*, 2006). Plantas mantidas sobre baixas intensidades luminosas apresentam folhas com uma maior concentração de clorofila *b* em relação à clorofila *a*. Esta característica é uma forma de impedir o fluxo reverso da energia, direcionando assim os fótons de luz para os centros de reação (Taiz e Zeiger, 2013). Este processo ocorre basicamente pela diferença das energias de absorção máxima entre os dois pigmentos.

Além dessa alteração é comum o aumento do número de carotenóides em folhas expostas a radiação luminosa. Esse aumento está relacionado ao papel protetor dos carotenóides à maquinaria fotossintética, no qual participa dos mecanismos de "quenching" não fotoquímico (Holt *et al.*, 2005). Outro pigmento que apresenta papel fotoprotetor para as plantas são as antocianinas, que podem atuar como captadores de radicais livres, impedindo a oxidação das membranas lipídicas (Gabrielska *et al.*, 1999), agindo assim como protetores contra a fotoinibição (Gould *et al.*, 1995).

A soma de todas estas características adaptativas desenvolvidas pelas plantas em respostas as variações na disponibilidade de luz são características intrínsecas do genótipo, e podem variar de acordo com o potencial para plasticidade fenotípica de cada espécie (Larcher, 2000).

1.7. Conteúdo Nutricional das Plantas

Durante décadas, ecologistas têm investigado as várias adaptações das plantas em relação aos níveis de disponibilidade de nutrientes em seu habitat natural (Grime *et al.*, 1997). Segundo Aerts & Chapin (2000), estudos sobre a ecologia nutricional das plantas têm sido conduzidos de forma a se basear em quatro tópicos principais: 1. Nutrientes limitando o crescimento da planta; 2. Aquisição de nutrientes; 3. Eficiência no uso dos nutrientes; 4. Reciclagem dos nutrientes através da decomposição.

Os principais estudos com relação ao aspecto nutricional das plantas têm sido direcionados a elementos essenciais como: oxigênio (O), hidrogênio (H), carbono (C), nitrogênio (N) e fósforo (P), e em especial a esses três últimos (Hikosaka, 2005; Leakey *et al.*, 2009). Por definição todos estes constituintes nutricionais têm uma função específica e essencial no metabolismo das plantas.

O P é um macronutriente que corresponde a cerca de 1% da massa seca da planta (Epstein, 1979), e desempenha papeis, como a transferência de energia na célula, principalmente na forma de ATP (adenosina trifosfato) e atua em processos fotossintéticos, especificamente na cadeia transportadora de elétrons promovendo a redução da molécula de NADPH (nicotinamida adenosina dinucleotídio fosfato) (Aerts & Chapin, 2000), além de juntamente como o nitrogênio ser um importante elemento estrutural dos ácidos nucléicos (Marschner, 1995).

O N por sua vez é um dos elementos que mais limitam o crescimento vegetal em diversos ecossistemas (Hikosaka, 2005). Esta limitação se deve muito ao fato das plantas necessitarem de uma grande quantidade de N para aumentar sua capacidade fotossintética (Sage & Pearcy, 1987). Segundo Hikosaka & Terashima (1996), metade do N foliar é direcionado para a construção do aparato fotossintético. Em plantas submetidas a ambientes com altos índices de luminosidade a maior quantidade de N encontrada em suas folhas tende a ser direcionada em grande parte para a síntese de novas enzimas fotossintéticas (Oguchi *et al.*, 2003).

A principal fonte de C e de O para as plantas é o CO₂. Estes dois elementos correspondem a aproximadamente 90% da massa seca das plantas (Epstein, 2005). Todo contingente de CO₂ que é absorvido pelas plantas, em grande parte é direcionado aos processos fotossintéticos de fixação de carbono, e como resultado final será convertido em moléculas de carboidratos (Epstein & Bloom, 2005). A outra parte desse contingente é usada na construção do corpo da planta. As folhas, por exemplo, depende de carbono para que possam aumentar sua massa foliar por unidade de área (MFA) (Villar & Merino, 2001; Rosado *et al.*, 2007), principalmente em plantas submetidas a regimes pluviométricos mais escassos, a fim de manter maiores taxas fotossintéticas durante esse período (Abrams *et al.*, 1994).

2. Objetivo Geral

Caracterizar de forma comparativa os aspectos estruturais e ecofisiológicos da lâmina foliolar e do pecíolo de *Schinus terebinthifolius* Raddi. (Anacardiaceae) em perfis de mata e moita na Restinga do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari.

2.1. Objetivos Específicos

- Caracterizar os aspectos anatômicos do sistema de revestimento, fundamental, e vascular do folíolo e pecíolo de *S. terebinthifolius* nos dois perfis fitofisionômicos;
- Analisar os parâmetros morfológicos dos folíolos nos dois perfis fitofisionômicos, relacionados à massa foliar por unidade de área (MFA), suculência (SUC), densidade (DEN) e área foliar (AF);
- Determinar o conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b*, carotenóides e antocianina nos folíolos nos dois perfis fitofisionômicos;
- Analisar a eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII) a partir da emissão de fluorescência da clorofila *a*;
- Determinar o conteúdo nutricional das folhas de *S. terebinthifolius* nos dois perfis fitofisionômicos;
- Correlacionar os aspectos estruturais e ecofisiológicos da lâmina foliolar e do pecíolo como resposta adaptativa às estratégias de sobrevivência da espécie frente às características do ambiente em que estão inseridas.

3. Material e Métodos

3.1. Caracterização da Área de Estudo

O material botânico foi coletado em um fragmento de restinga dentro da propriedade particular de posse do Sr. Antonio José dos Santos (21° 72654` S e 41° 03645` W), no Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari (Figura 6). Esse complexo abrange uma área de aproximadamente 4.800 hectares, e está localizado no município de São João da Barra no estado do Rio de Janeiro.



Figura 6. Imagens detalhando a localidade da área de coleta. A – Imagem evidenciando que a área de coleta é pertencente ao município de São João da Barra; B – Quadrante mostrando o fragmento de restinga estuda; pontos mostrando a localização da formação de moita e de mata. Fonte: Google Earth.

Os setores escolhidos para os estudos correspondem a dois dos quatro perfis fitofisionômicos da restinga de Grussaí/Iquipari que foram caracterizados por Assumpção e Nascimento (2000), sendo eles: 1) Formação Praial com Moitas (Moita), encontradas em áreas que variam de 250 a 580 metros de distância do mar, sendo caracterizada pelo aparecimento das primeiras moitas de arbusto e pela presença de psamófilas reptantes entre as moitas; 2) Formação de Mata de Restinga (Mata), que ocorrem desde 980 a 2500 metros de distância do mar, possuem árvores de até 8 metros de altura e ocorre um adensamento tornando essa mata contínua.

Os dois setores apresentam características distintas de luminosidade, uma vez que em ambientes de mata já existe a formação de um dossel que limita a entrada de luz para os estratos arbóreos inferiores, enquanto os ambientes de moitas ficam expostos a pleno sol.

A determinação dos parâmetros acima citados foi feita mediante medições em quatro pontos distintos, com distância média de 3 metros de um ponto para o outro, ao redor de 5 indivíduo, em cada setor estudado. Medições de temperatura e umidade foram realizadas com o termohigrômetro (Termohigrômetro Digital Impac TH01), ao passo que medidas de radiação foram feitas com um radiômetro LI-250A, às 12h e 15h, ambos em períodos de coleta.

Os gráficos obtidos através das análises microclimáticas apresentaram maiores valores de radiação e temperatura em ambientes de moita, enquanto os valores de umidade foram maiores em ambientes de mata (Fig. 7).



Figura 7. Aspectos microclimáticos comparativos dos setores de moita e mata do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari. A – Valores de Radiação; B – Valores de Temperatura; C – Valores de Umidade.

3.2. Seleção da Espécie e Coleta de Material

A escolha da espécie, *S. terebinthifolius*, foi baseada no levantamento florístico realizado por Assumpção & Nascimento (2000), a partir do qual foi possível observar uma alta frequência relativa da espécie na região. Além disto, foi observada a ocorrência da mesma nos perfis de moita e mata do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari, no qual se optou por coletar nos dois perfis devido ao regime diferencial de luminosidade.

Em cada perfil foram selecionados cinco indivíduos, totalizando, portanto, dez indivíduos analisados, dos quais foram coletados cinco folíolos completamente desenvolvidos da região basal das folhas, o que resultou em uma amostragem de cinquenta amostras divididas entre os dois perfis. Para escolhas dos indivíduos foram respeitas uma distância de aproximadamente 50 metros de um indivíduo para o outro, a fim de evitar plantas que apresentassem crescimento clonal. Estas coletas foram realizadas entre os meses de maio e julho de 2012.
A tabela 1 apresenta de forma resumida os dados gerais referentes aos indivíduos nos dois setores estudados, e o N amostral utilizado para cada análise realizada no presente trabalho.

Tabela 1. Dados gerais dos indivíduos em cada setor e amostragem utilizada

Setores	Hábito	Nº de indivíduos por setor	N para análise anatômica	N para análise histoquímica	N para análise morfológica	N para análise ecofisiológica	
Moita	Moitas	5 indivíduos	3 folíolos/3pecíolos	3 folíolos/3pecíolos	5 folíolos por indivíduo	5 folíolos por indivíduo	
Mata Arbustivo		5 marviauos	por setor	por setor	5 Ionolos por marviado	5 TOHOIOS POF INdividuo	

3.3. Preparo de Amostra para Microscopia

Para análises em microscopia, foram utilizadas as regiões do terço médio, ápice, bordo e nervura central da lâmina foliolar e do pecíolo de três folhas de moita e três folhas de mata de dez indivíduos selecionados, totalizando 30 amostras para cada material analizado.

3.3.1. Fixação e Desidratação

Fragmentos da lâmina foliolar 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 e pós-fixados em uma solução aquosa de tetróxido de Ósmio 1 % no mesmo tampão por 2h, à temperatura ambiente.

Após nova lavagem no mesmo tampão, os fragmentos das diferentes regiões do folíolo foram desidratados por em uma série crescente de acetona (50%, 70%, 90%, 100% e 2 vezes 100% super-seco).

3.3.2. Microscopia Óptica

Após a desidratação, os fragmentos foram submetidos às etapas de infiltração onde a acetona foi substituída gradualmente pela resina epóxi (Epon 812). Por fim, as amostras embebidas em resina pura foram colocadas em formas e levadas a estufa a 60 °C por 48 h para a polimerização e obtenção de blocos. Em um ultramicrótomo (Reicheit Ultracut S) foram retirados cortes semifinos entre 0,60 e 0,70 µm de espessura com o auxílio de faca de diamante no sentido transversal. Essas secções foram coradas com azul de toluidina 1% em solução aquosa em sal com Bórax 1% por 1 min. As lâminas foram seladas com Entelan® (Merck) e observadas em microscopia de campo claro (Axioplan ZEISS).

Apenas os fragmentos da porção mediana da nervura central e do pecíolo foram submetidos a duas etapas de infiltração em xilol com duração de uma hora cada e, a seguir, a três etapas de banho de parafina com duração também de uma hora cada. Feito isso, as amostras foram incluídas em parafina e depois cortadas em banho-maria a 40 °C com o auxílio de uma navalha. As amostras foram colhidas em uma lâmina e levadas à estufa a 60 °C durante 10 minutos. Após retirar da estufa, as amostras foram submetidas a três lavagens em xilol por 2 min cada uma, seguido de quatro lavagens em álcool (duas vezes 100%, uma vez 95% e uma vez 70%) com duração de um minuto cada lavagem, uma lavagem em água corrente por um minuto e uma lavagem em água ionizada por um minuto.

Para as etapas de coloração, os fragmentos de nervura central e do pecíolo foram submetidos à hematoxilina durante dois minutos, lavadas em água corrente por quinze minutos, em água ionizada por um minuto e em etanol 70% por um minuto. Após essas etapas, foram ainda coradas com eosina durante um minuto e lavadas em etanol 95% por um minuto e três vezes em etanol 100% por um minuto cada. Por fim, as amostras foram colocadas na estufa a 60°C até a lâmina secar e lavadas três vezes novamente em xilol por dois minutos cada lavagem. As lâminas foram seladas com Entelan® (Merck) e observadas em microscopia de campo claro (Axioplan ZEISS).

Para analisar as estruturas da epiderme em vista frontal e contagem de estômatos, em parte das amostras foi realizada dissociação das faces adaxial e abaxial da epiderme dissociada. Para tal, as amostras foram colocadas em um Becker com solução de ácido nítrico 80 % em água destilada. O Becker foi colocado sobre uma placa aquecedora a 150 °C até que as faces adaxiais e abaxiais das epidermes fossem dissociadas. Em seguida, as faces epidérmicas foram colocadas em lâminas, coradas com safranina 10% e montadas com glicerina 50%. As amostras dissociadas foram observadas em microscópio óptico de campo claro (Axioplan ZEISS).

3.3.3. Testes Histoquímicos

Os fragmentos da lâmina foliolar, da nervura central e do pecíolo de *S. terebinthifolius* foram cortados a mão livre e submetidos aos seguintes testes histoquímicos: vermelho de Rutênio para detecção de substâncias pécticas e/ou mucopolissacarídeos (Chamberlain, 1932); cloreto férrico para identificação de compostos fenólicos (Johansen, 1940); Sudan IV para verificação da presença de lipídios (Gerlach, 1984), safrablau com a finalidade de identificar

as regiões ricas em celulose e lignina no pecíolo e nervura (Bukatsch, 1972); lugol para determinar a presença de amido na folha, nervura e no pecíolo (Berlyn & Miksche, 1976); reagente de Dragendorff para identificação de alcalóides (Furr & Mahlberg, 1981); reagente de Nadi para marcação de óleos essenciais principalmente na secreção dos canais secretores (David & Carder, 1964); e Acetato de Cobre/Ácido Rubiânico para verificar a presença de ácidos graxos como um dos componentes da secreção (Ganter & Jollès, 1969).

3.3.4. Microscopia Eletrônica de Varredura

Após as etapas de fixação e desidratação, as amostras da lâmina foliolar foram submetidas ao ponto crítico para substituir toda acetona por CO₂ líquido, com o auxílio do aparelho Bal-Tec Critical Point Dryer CPD 030, em condições de alta pressão. Desta maneira os danos causados pela tensão superficial associada à evaporação são praticamente eliminados. Em seguida, os fragmentos secos foram afixados de forma a permitir a sua observação com fita adesiva de carbono em suportes próprios e cobertos com uma fina camada de ouro de 20 nm (Bal-Tec Sputer Coater SCD 050). As imagens foram obtidas no microscópio eletrônico de varredura (ZEISS - DSEM 962) a uma voltagem de 25 KV.

3.4. Parâmetros Quantitativos e Estruturais

Os parâmetros a seguir foram medidos separadamente para cada setor estudado (moita e mata), no qual foram utilizadas cinco folíolos de cinco indivíduos diferentes nos dois setores.

3.4.1. Quantificação da Espessura da Epiderme; Parênquima Paliçádico; Parênquima Lacunoso; Mesofilo (Paliçádico + Lacunoso)

A espessura da epiderme e da cutícula; parênquima paliçádico; parênquima lacunoso e mesofilo (parênquima paliçádico + parênquima lacunoso) foram calculados a partir de secções transversais do terço médio 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 Image Pro-Plus.

A autenticidade da cera epicuticular foi identificada por lavagem de folíolos em clorofórmio por 1 minuto e comparando-se com folhas não lavadas utilizando-se da Microscopia Eletrônica de Varredura (ZEISS - DSEM 962).

3.4.2. Quantificação de Estômatos por Área Foliar

A determinação do número de estômatos por mm² por unidade de área foliolar foi realizada a partir da observação das epidermes dissociadas em um microscópio de campo claro Axiophoto ZEISS. Foram processadas e analisadas 80 imagens de áreas de 0,012mm² utilizando sistema digital de processamento de imagens Image Pro-Plus.

3.4.3. Área Foliolar (AF); Espessura (ESP); Massa Foliar por Unidade de Área (MFA); Suculência (SUC) e Densidade (DEN)

Para determinação da área foliolar, foram coletados cinco folíolos frescos de cada indivíduo nos dois setores estudados (moita e mata), as quais foram escaneadas e tiveram sua área mensurada por meio do sistema digital de processamento de imagens ImageJ.

Discos foliares de 0,5 cm foram retirados em cada uma dos folíolos coletados para se 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 (Stainless Hardened). 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 (g.m²), que é o resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos utilizados, e a MFA (g.m⁻²) que é a razão entre a massa seca dos discos por sua área (Kluge & Ting 1978). Os valores de DEN (mg. mm⁻³) foram obtidos a partir da fórmula: DEN = MFA/ESP (Witkowski & Lamont, 1991).

3.5. Análise Ecofisiológicas

As medidas descritas a seguir foram obtidas durante dois dias seguidos do mês de julho de 2013, no qual foram utilizados cinco indivíduos na moita e cinco na mata. Foram feitas medições em cinco folíolos completamente expandidos que apresentaram poucas variações de cor verde em cada um dos indivíduos das duas áreas e em dois horários diferentes (12:00 e 15:00h).

3.5.1. Estimativa de Clorofila Total no Campo

Para realizar as estimativas de clorofila total no campo foram selecionados cinco folíolos de cada individuo nos dois setores, para isto foi utilizado o medidor de clorofila portátil SPAD-502 (Minolta, Japan). Estas avaliações visam padronizar os folíolos que foram utilizadas para as medições com Fluorímetro, descritas abaixo. Foi feita, também, uma calibração com os dados do espectrofotômetro.

3.5.2. Acompanhamento dos Parâmetros de Emissão de Fluorescência da Clorofila a

Os parâmetros de emissão de fluorescência da clorofila *a* foram realizados às 12:00 e 15:00h. Para isso, foi utilizado o fluorímetro modulado portátil FMS2 (Hansatech, UK). As medidas foram feitas em cinco indivíduos de cada setor, e em cada individuo foram selecionadas cinco folíolos completamente expandidos, saudáveis (livres de necrose ou ferimentos) e com coloração semelhante.

Os folíolos foram expostas ao escuro, com auxílio de pinça, por 30 minutos, sendo posteriormente expostas a luz de medição (aproximadamente 6 µmol. m⁻².s⁻¹ a 660 nm), seguida pela exposição à luz branca actínica de alta intensidade (10.000 µmol. m⁻².s⁻¹), aplicada por 0,8 segundos, conforme adaptação das técnicas descritas por Genty *et al.* (1989) e Van Kooten & Snel (1990). Foram registradas e submetidas à análise as seguintes variáveis da cinética de fluorescência da clorofila *a*: Eficiência quântica potencial (F_{v}/F_{m}); a razão F_{m}/F_{0} e Fv/F0; Coeficientes de extinção da fluorescência: fotoquímico (*qP*) e nãofotoquímico (*qN* e *NPQ*)

Os valores serão apresentados como a média de 25 medições que representam 5 repetições.

3.5.3. Medidas do Conteúdo dos Pigmentos Fotossintéticos em Laboratório

Discos do limbo foliar com 0.5 cm de diâmetro foram retirados de cinco folíolos distintos dos 10 indivíduos estudados para determinação do teor de pigmentos fotossintéticos, utilizando o método de extração com acetona 100% (Hiscox & Israelstam, 1979). Os discos foliolares foram fatiados em pequenos pedaços, dispostos em tubos tipo "Falcon" (15 mL) e imersos em 5,0 ml de acetona. Estes tubos foram mantidos no escuro (envolvidos em papel alumínio) e, posteriormente, foram realizadas as leituras em espectrofotômetro (Shimadzu 1240 Japan) nas absorbâncias de 480, 649 e 665 nm. Os cálculos para a determinação das concentrações dos pigmentos supracitados foram desenvolvidos de acordo com o procedimento descrito por Wellburn (1994):

[Clorofila a] ($\mu g \ mL^{-1}$) = 12,19A₆₆₅ - 3,45A₆₄₉

[*Clorofila b*] (
$$\mu g \ mL^{-1}$$
) = 21,99A₆₄₉ - 5,32A₆₆₅

[*Carotenóides*] ($\mu g \ mL^{-1}$) = (1000A₄₈₀ – 2,14 *Clorofila* a – 70,16 *Clorofila* b)/220

Adicionalmente, os cálculos para a determinação das concentrações de antocianina foram desenvolvidos de acordo com o procedimento descrito por Mancinelli (1990):

 $[Antocianina]_(\mu g mL^{-1}) = (A530) - (0,25A657)$

3.6. Análise Nutricional

Para realização das análises nutricionais das folhas e ramos, foram coletadas cerca de 500g de folhas frescas de cinco indivíduos de moita e cinco indivíduos de mata. As folhas foram colocadas em sacos plásticos e levadas para o laboratório para quantificação dos valores de carbono (C), nitrogênio (N) e fósforo (P) 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 e pistilo. 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.

3.7. Análise Estatística

Em função do tamanho amostral optou-se por utilizar o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro &Wilk, 1965) quando n<30 e o teste de Kolmogorov-Smirnov (Hollander & Wolfe, 1973) para n>30. Testes não paramétricos foram realizados para verificação da significância das

diferenças entre as medianas nos dados morfológicos e anatômicos e de pigmentos, Mann Whitney U teste (Mann & Whitney, 1947) e Teste de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952). Enquanto testes paramétricos verificaram a significância das diferenças entre as médias nas análises de fluorescência da clorofila, Teste-T (Zar, 1996) e ANOVA, seguido pelo teste de Tukey (p<0.05) (Tukey,1953). Todas as análises estatísticas foram feitas com o software Statistica 7 (Statsoft, Tulsa, OK)

4. Resultados

4.1. Caracterização das Domácias em Folhas de Schinus terebinthifolius

O pecíolo de *S. terebinthifolius* é caracterizado por apresentar uma forma cilíndrica na parte inferior e pseudoalado na região basal dos folíolos. Esta forma alada é mais bem desenvolvida na região do 3º folíolo, como pode ser observado na Figura 8A. Esta estrutura alada bem próxima a base dos folíolos apresenta lateralmente uma ou duas cavidades denominadas domácias (Fig. 8B).

Essas domácias são encontradas em folhas jovens com aproximadamente 5 cm de comprimento até folhas completamente desenvolvidas com 15 cm de comprimento. Contudo, foi possível observar que não ocorre diferenças quanto ao padrão de formação das domácias em relação ao tamanho das folhas, por isso foram adotadas como modelos para o presente trabalho apenas folhas com aproximadamente 15cm de comprimento (Fig. 8A). No entanto, diferença com relação à presença dessas domácias é evidente entre os folíolos (Fig. 8A). É possível observar que as domácias são encontradas apenas na base do 2° e 3° folíolos (Fig. 8A), enquanto no 1° folíolo de todas as folhas analisadas nenhuma domácias é encontrada (Fig. 8A e Fig. 9A e F).

O processo de formação das domácias independe do nível de desenvolvimento dos folíolos. Quatro estágios de desenvolvimento destas estruturas foram caracterizados. O estágio inicial (EI) é caracterizado por pequenas projeções que emergem das estruturas aladas localizadas na base dos folíolos (Fig. 9B e G). Neste estágio foi possível observar uma grande quantidade de tricomas distribuído sobre toda a superfície desta projeção (Fig. 9G). O segundo estágio denominado estágio intermediário inicial (EII) apresenta um maior desenvolvimento destas projeções e uma ligeira curvatura desta estrutura, na qual se forma uma região côncava voltada para face abaxial das folhas (Fig. 9C e H). Neste estágio é possível observar também uma redução da quantidade de tricomas sobre estas projeções se comparado ao estágio inicial (Fig. 9H).

No terceiro estágio, denominado estágio intermediário tardio (EIT) observou-se uma curvatura mais acentuada da projeção quando comparada ao segundo estágio (EII). Tal curvatura teria sido o resultado de um dobramento da projeção sobre si mesma, o que culminou no início a formação de uma estrutura semelhante a uma cavidade (Fig. 9 D e I). No

último estágio de desenvolvimento, denominado de estágio de completo desenvolvimento (ECD) das domácias a cavidade já se encontra totalmente formada, fruto do contínuo processo de dobramento das projeções (Fig. 9 E e J). Após estarem totalmente formadas as domácias assumem um posicionamento paralelo ao pecíolo, ficando, portanto, sua cavidade escondida, voltada para a região basal dos folíolos (Fig. 9 E e J).

Em corte transversal do pecíolo observou-se com maior detalhe a forma como as domácias estão presas ao mesmo formando uma estrutura ligeiramente espiralada em cada lado deste (Fig. 8 B,C,F e G), além de permitir visualizar a cavidade que é formada pelos processos de dobramento das projeções aladas (Fig. 8 C e D). Observou-se também que toda a superfície das domácias é coberta por uma camada de cera epicuticular (Fig. 8D), e uma grande quantidade de estômatos estão localizados apenas na face abaxial desta projeção, não sendo encontrado, portanto, nenhum estômato na face adaxial das folhas (Fig. 8E).

Cortes transversais feitos nas domácias revelam uma grande quantidade de tricomas tectores em seu interior (Fig. 8F). Com o auxílio do microscópio eletrônico de varredura foi possível observar a organização das câmaras internas das domácias (Fig. 8G), e a presença de ácaros e ovos de insetos no interior dessa estrutura (Fig. 8 H e I).



Figura 8. Caracterização morfológica das domácias de *S. terebinthifolius*. A – Vista geral da folha demonstrando as domácias na base dos folíolos. B – Corte transversal do pecíolo detalhando a organização em espiral e o poro das domácia, observado por estériomicroscopia. C – Domácias em microscopia eletrônica de varredura. D – Maior detalhe das domácias observada em microscopia eletrônica de varredura. E – Estômatos encontrados nas domácias, observado por microscopia eletrônica de varredura. F – Corte transversal da domácia observado por estériomicroscopia. Note a grande quantidade de tricomas no interior das domácias. G – Corte transversal das domácias observadas em microscopia eletrônica de varredura. Observe as câmaras internas das domácias. H – Presença de ácaros detectados no interior das domácias observado por microscopia eletrônica de varredura. Identificação dos folíolos (1°, 2°, 3°); Domácias (seta); Feixe Vascular (FV); Poro (PO); Cera (CR); Tricoma (T); Estômato (★); Ácaro e Ovos de insetos (*). Barras: B – 2mm; C - 200µm; D - 100µm; E - 50µm; F e H - 1mm; G e I - 500µm.



Figura 9. Caracterização dos estágios de desenvolvimento das domácias por estériomicroscopia e microscopia eletrônica de varredura. A e F - Detalhe do 1º folíolo. Observe a ausência das domácias. B e G - Estágio inicial (EI) de desenvolvimento. C e H - Estágio intermediário inicial (EII) de desenvolvimento. D e I - Estágio intermediário tardio (EIT) de desenvolvimento. E e J - Estágio de Completo desenvolvimento (ECD). A a E – imagens obtidas por estériomicroscopia. F a G – imagens obtidas por microscopia eletrônica de varredura. Domácia (setas); Pecíolo Pseudoalado (PA); Tricomas (T). Barras: A, D e E – 2mm; B e C – 1mm; F e I - 200 μ m; G – 1mm; H – 100 μ m; J – 500 μ m.

4.2. Caracterização e Análise Comparativa do Pecíolo de *Schinus terebinthifolius* entre os Setores de Mata e de Moita

O pecíolo de *S. terebinthifolius* é caracterizado por apresentar um contorno biconvexo, apresentando na sua face adaxial duas projeções laterais que correspondem às expansões foliares denominados pecíolos pseudoalados, e uma região discretamente convexa. Já sua face abaxial é caracterizada por exibir um formato de um arco contínuo (Fig. 10 A e B).

O sistema vascular é do tipo colateral com um arranjo central apresentando um contorno ligeiramente sinuoso, e com canais secretores associados ao floema (Fig. 10 A e B). O cilindro vascular é caracterizado como contínuo em ambientes de formações moita, como pode ser observado na figura 10A. No entanto esta continuidade do cilindro vascular em ambientes de formações de mata não é observada, estando o cilindro vascular, portanto, subdividido em seis arranjos, cada qual com um canal secretor, e separado por células parenquimáticas que permitem a comunicação da medula com o córtex (Fig. 10B). A medula em ambientes de moita por sua vez, mostrou-se mais desenvolvida sendo constituída por aproximadamente dez camadas de células, enquanto em ambientes de mata a mesma é constituída por apenas cinco camadas de células (Fig. 10 A e B).

A epiderme do pecíolo é composta apenas por uma camada de células epidérmicas coberta por cera epicuticular (Fig. 10 C e D). O formato dessas células é do tipo côncavoconvexo quando observadas na face abaxial do pecíolo (Fig. 10 E e F), porém quando observado o formato das mesmas na face adaxial, evidenciou-se que as células epidérmicas apresentavam alterações entre os ambientes estudados, sendo estas menores e com formatos triangulares em ambientes de moita, enquanto nos ambientes de mata estas células apresentavam-se ligeiramente maiores e com formato côncavo-convexo (Fig. 10 C e D).

Abaixo da epiderme são encontradas camadas de células colenquimáticas do tipo angular que acompanham toda a extensão da epiderme, porém, a quantidade dessas camadas pode alterar ao longo do pecíolo. O arco que constitui a face abaxial do pecíolo é constituído por 5 a 8 camadas de células (Fig. 10 E e F), enquanto a região apical situada entre as expansões foliares encontradas na face adaxial do pecíolo é composta por 10 a 12 camadas de células (Fig. 10 C e D). Foi possível também observar a presença de fibras perivasculares circundando toda a extensão do sistema vascular, além de cristais de oxalato de cálcio do tipo drusa, que são encontrados em maior quantidade nos pecíolos de mata (Fig. 10 G e H).



Figura 10. Corte transversal do pecíolo de *S. terebinthifolius* observado em microscopia óptica. A – Vista geral do pecíolo do setor de moita. B – Visão geral do pecíolo do setor de mata. C – Face adaxial do pecíolo do setor de moita. D – Face adaxial do pecíolo do setor de mata. E – Face abaxial do pecíolo do setor de moita. F – Face abaxial do pecíolo do setor de mata em luz polarizada. G – Vista geral do pecíolo do setor de moita em luz polarizada. H – Vista geral do pecíolo do setor de mata em luz polarizada. Inserção na figura G e H mostrando maior detalhe dos cristais. Medula (Me); Cortes (Cr); Feixe Vascular (FV); Expansão Foliar (EF); Superfície Adaxial (Ad); Superfície Abaxial (Ab); Colênquima (Co); Fibras Perivasculares (FP); Canal Secretor (*); Região Apical do Pecíolo (\bigstar); Sinuosidade do Sistema Vascular (cabeça de seta); Descontinuidade do cilindro vascular (seta). Barras: A, B, G e H – 200µm; C, D, E e F - 50 µm.

4.3. Caracterização Histoquímica do Pecíolo de Schinus terebinthifolius

Os testes histoquímicos não revelaram diferenças no que se refere aos constituintes químicos encontrados no pecíolo entre os ambientes de formação de moita e de mata. Assim sendo, será mostrado apenas a formação de mata como modelo para a caracterização histoquímica do pecíolo de *S. terebinthifolius*. É importante ressaltar que qualquer caracterização de componentes químicos referentes aos canais secretores será descrita em um tópico específico dessa dissertação.

A marcação com cloreto férrico mostrou a presença de compostos fenólicos presentes nas células da medula, e nas células do córtex que circundam o sistema vascular (Fig. 11A). Marcação positiva para compostos fenólicos também foram evidenciadas nas células do colênquima e nas células epidérmicas (Fig. 11 B e C), no entanto não foi observada a presença deste composto nos feixes vasculares (Fig. 11A), e nas fibras perivasculares (Fig. 11C).

A reação com reagente de Dragendorff evidenciou a presença de alcalóides nas células da medula e do córtex (Fig. 11D). As células do colênquima e da epiderme também reagiram positivamente a marcação para alcalóides (Fig. 11 E e F). A presença de alcalóides também foi encontrada na cutícula, como pode ser observado na figura 11E, contudo nenhum indício de alcalóides foi encontrado nos feixes vasculares e nas fibras perivasculares (Fig. 11 D e F).

A coloração com Sudan IV foi positiva para as células da medula e do córtex (Fig. 11G). A epiderme e a cutícula mostraram fortemente marcadas pelo Sudan IV, evidenciando a grande deposição de substâncias lipídicas nesta região (Fig. 11H), no entanto, o colênquima, as fibras perivasculares, e os feixes vasculares reagiram negativamente ao reagente (Fig. 11 G e H).

Com o vermelho de Rutênio observou-se a presença de substâncias pécticas nos interior e nas paredes anticlinais das células epidérmicas (Fig. 11I). A parede das células colenquimáticas também foi marcada com vermelho de Rutênio (Fig. 11I), assim como as células medulares, as do córtex, as fibras perivasculares e os feixes vasculares (Fig. 11J).

O teste realizado com safrablau destacou a presença de regiões ricas em celulose nos feixes vasculares, os quais coraram em azul, e regiões ricas em pectina nas fibras perivasculares, coradas em vermelho (Fig 11K). A marcação com lugol detectou a presença grãos de amido, nas células da medula, do colênquima, e nos feixes vasculares (Fig. 11M)

A caracterização histoquímica do pecíolo de *S. terebinthifolius* encontra-se de forma simplificada na tabela 2.

Testes Histoquímicos do Pecíolo de Schinus terebinthifolius								
Pecíolo	Cloreto Férrico	Dragendorff	Sudan IV	Vermelho de Rutênio	Safrablau	Lugol		
Medula	+	+	+	+	-	+		
Córtex	+	+	+	+	-	-		
Colênquima	+	+	-	-	-	+		
Parede Celular do Colênquima	-	-	-	+	-	-		
Células Epidérmicas	+	+	+	+	-	-		
Cutícula	-	+	+	-	-	-		
Parede Anticlinal	-	-	+	+	-	-		
Feixes Vasculares	-	-	-	+	+	+		
Fibras Perivasculares	-	-	_	+	+	-		

Tabela 2. Resultados dos testes histoquímicos em pecíolo de Schinus terebinthifolius.

+ Presença/- Ausência



Figura 11. Análise histoquímica em cortes transversais do pecíolo de *S. terebinthifolius*. A – Pecíolo corado com cloreto férrico. B – C Teste com cloreto férrico mostrando a presença de fenol na epiderme e colênquima da face abaxial e abaxial do pecíolo. D – Pecíolo corado com reagente de Dragendorff. E – F Teste com reagente de Dragendorff evidenciando a presença de alcalóides na epiderme e colênquima. G – Pecíolo corado com Sudan IV. H – Epiderme corada com Sudan IV revelando na natureza lipídica da cutícula. I - Teste com Vermelho de Rutênio mostrando a presença de pectina e mucilagem epiderme e colênquima. J – Pecíolo corado com vermelho de Rutênio. K – Pecíolo corado com safrablau. L – Córtex e fibras perivasculares coradas com safrablau. M – Teste com lugol revelando a presença de grão de amido na medula do pecíolo. Medula (Me); Feixes Vasculares (FV); Córtex (Cr); Colênquima (Co); Fibras Perivasculares (FP); Epiderme (Ep); Cutícula (seta); Amido (cabeça de seta); Canal Secretor (*). Barras: A e K – 200 μ M; D e J – 100 μ M; B,C,E,F,G,H,I e L – 50 μ M; M – 20 μ M.

4.4. Caracterização e Análise Comparativa da Nervura de *Schinus terebinthifolius* entre os Setores de Mata e de Moita

A nervura de *S. terebinthifolius* apresenta um contorno biconvexo com uma região apical, voltada para a face adaxial, e que se projeta acima da lâmina foliolar, e uma região basal voltada para a face abaxial, apresentando um contorno em forma de um arco continuo. O sistema vascular é do tipo colateral com os feixes vasculares formando um cilindro central, e apresentam canais secretores associados ao floema (Fig. 12 A e B). Estas características se assemelham muito às encontradas no pecíolo, o que sugere continuidade do sistema vascular.

O cilindro vascular da nervura não é continuo como no pecíolo, as figuras 10 A e B e 12 A e B evidenciam esta diferença claramente, na qual mostram camadas de células parenquimáticas separando o cilindro vascular em sua região mediana. Este padrão se repete tanto para os ambientes de moita quanto para os de mata (Fig. 12 A e B), porém nos ambientes de mata esta descontinuidade do sistema vascular não se restringe apenas a região mediana do cilindro vascular, podendo ocorrer também em outras regiões, como pode ser visto na figura 12B.

A medula da nervura é consideravelmente menor do que a do pecíolo, como pode ser observado comparando as figuras 10 A e B com a figura 12 A e B. A medula em ambientes de moita é constituída por seis camadas de células, enquanto em ambiente de mata a mesma é constituída por quatro camadas de células (Fig. 12 A e B). A epiderme é uniestratificada e coberta por uma espessa camada de cera epicuticular (Fig. 12 C e D). O formato das células epidérmicas é do tipo côncavo-convexo não apresentando diferenças entre os ambientes de mata e de moita (Fig. 12 C-F). O colênquima apresenta uma organização semelhante a do pecíolo, sendo composto de sete a oito camadas de células colenquimáticas (Fig. 12 C-F).

Também foi possível observar uma continuidade do parênquima paliçádico na nervura, na qual este se projeta em direção à região apical (face adaxial) da mesma (Fig. 12 A e B). Esta continuidade do parênquima paliçádico é maior em nervuras de ambiente de moita, e isto acabou por culminar na redução da área ocupada pelo colênquima na região apical dessas nervuras, como pode ser visto na figuras 12 C e D.



Figura 12. Corte transversal da nervura de *S. terebinthifolius* em microscopia óptica. A – Vista geral da nervura do setor de moita. B – Visão geral da nervura do setor de mata. C – Face adaxial da nervura do setor de moita. D – Face adaxial da nervura do setor de mata. E – Face abaxial da nervura do setor de moita. F – Face abaxial da nervura do setor de mata. G – Vita geral da nervura do setor de moita em luz polarizada. H – Vista geral da nervura do setor de mata em luz polarizada. Inserção nas figuras G e H mostrando maior detalhe dos cristais. Medula (Me); Cortes (Cr); Feixe Vascular (FV); Lâmina Foliar (LF); Epiderme (Ep); Colênquima (Co); Fibras Perivasculares (FP); Canal Secretor (*); Região Apical da nervura (\bigstar); Continuidade do Parênquima Paliçádico na nervura (cabeça de seta); Descontinuidade do cilindro vascular (seta). Barras: A, B, G e H – 200 µm; C, D, E e F – 50 µm.

As fibras perivasculares, comumente encontradas circundando todo o sistema vascular do pecíolo, na nervura não se mostraram muito proeminentes, apresentando-se, portanto, na forma de alguns poucos traços de esclerificação entorno do sistema vascular da nervura (Fig. 12 G e H). Cristais de oxalato de cálcio, na forma de drusa, foram encontrados próximos a região da epiderme, e mais freqüente em nervuras de ambientes de mata (Fig. 12 G e H).

4.5. Caracterização Histoquímica da Nervura de Schinus terebinthifolius

Os testes histoquímicos da nervura, como no pecíolo não apresentaram diferenças entre os ambientes de mata e moita (Tabela 3 e Fig. 13), portanto, foi adotado o mesmo parâmetro usado no pecíolo para fazer a caracterização histoquímica da nervura *S. terebinthifolius*.

A marcação com cloreto férrico revelou a presença de compostos fenólicos na medula, no córtex, principalmente nas células corticais localizadas próximas aos canais secretores (Fig. 13 A e B). Nas células do colênquima também foram detectadas a presença de compostos fenólicos, assim como nas células da epiderme (Fig. 13 B e C), no entanto os feixes vasculares e as fibras perivasculares não foram marcados (Fig. 13 A e B).

O reagente de Dragendorff mostrou a presença de alcalóides na medula, no córtex, no colênquima e nas células epidérmicas (Fig. 13 D e E). A cutícula por sua vez apresentou uma branda marcação, o que evidencia a presença de alguns vestígios de alcalóides na sua composição (Fig. 13E). As paredes celulares das células xilemáticas também apresentaram marcação para alcalóides, o que diferiu do que foi encontrado no pecíolo (Fig. 13D), enquanto que nas fibras perivasculares não foram detectados a presença desses compostos (Fig. 13E).

O lugol detectou a presença de grãos de amido na medula e nas células colenquimáticas como observado na figura 13F, no entanto os grãos de amido encontrados nos feixes vasculares do pecíolo não se mostraram presentes nos feixes vasculares da nervura.

A coloração com vermelho de Rutênio identificou a presença de substâncias pécticas nas paredes celulares das células da medula, das células corticais, e nos feixes vasculares (Fig. 13G). A parede celular das células epidérmicas também reagiu positivamente para a presença de pectina, (Fig. 13H), enquanto as células do colênquima não coraram com vermelho de

Rutênio, contudo as paredes celulares dessas células apresentaram uma forte marcação (Fig. 13H)

O Sudan IV revelou deposição de lipídios no interior das células epidérmicas, por outro lado o colênquima apresentou apenas alguns vestígios de lipídios em suas células (Fig. 13I), a medula e o córtex reagiram positivamente ao corante (Tabela 3), o que não foi observado, por outro lado, nos feixes vasculares e nas fibras perivasculares (Fig. 13J).

A coloração com safrablau mostrou regiões ricas em celulose nos feixes vasculares (Fig. 13K). As paredes celulares das células colenquimáticas também marcaram com safrablau (Fig. 13K).

Testes Histoquímicos da Nervura de Schinus terebinthifolius								
Nervura	Cloreto Férrico	Dragendorff	Sudan IV	Vermelho de Rutênio	Safrablau	Lugol		
Medula	+	+	+	-	-	+		
Córtex	+	+	+	-	-	-		
Colênquima	+	+	+	-	-	+		
Parede Celular do Colênquima	-	-	-	+	+	-		
Células Epidérmicas	+	+	+	-	-	-		
Cutícula	-	+	+	-	-	-		
Parede Anticlinal	-	-	+	+	-	-		
Feixes Vasculares	-	+	-	+	+	-		
Fibras Perivasculares	-	-	-	-	+	-		

Tabela 3. Resultados dos testes histoquímicos da nervura de Schinus terebinthifolius.

+ Presença/- Ausência



Figura 13. Análises histoquímicas em corte transversal da nervura de *S. terebinthifolius*. A , B e C - Teste com cloreto férrico revelando a presença de fenol na medula, feixes vasculares, epiderme e no colênquima da face abaxial e adaxial da nervura. D – E Testes com reagente de Dragendorff mostrando a presença de alcalóides na medula, nos feixes vasculares, epiderme e colênquima. F – Testes com Lugol revelando a presença de grão de amido na medula da nervura. G – Visão da medula corada com vermelho de Rutênio. H – Testes com vermelho de Rutênio destacando a natureza péctica da epiderme e do colênquima. I – J Epiderme e do colênquima corados com Sudan IV. Observe as fibras perivasculares. K – Medula e feixes vasculares corados com safrablau. L – Face adaxial da nervura corada com safrablau. Observe as fibras perivasculares. M – Visão da epiderme e do colênquima corados com safrablau. Medula (Me); Feixes Vasculares (FV); Córtex (Cr); Colênquima (Co); Fibras Perivasculares (FP); Epiderme (Ep); Cutícula (seta); Amido (cabeça de seta); Canal Secretor (*). Barras: A – M: 50µm.

4.6. Caracterização dos Canais Secretores de Schinus terebinthifolius

Os canais secretores já foram mencionados anteriormente durante a caracterização anatômica do pecíolo e da nervura no presente trabalho. No entanto, não havia sido relatado as suas características estruturais. Neste sentido, para um melhor conhecimento desta estrutura, o presente trabalho apresenta um tópico específico para caracterizar anatomicamente estes canais (Fig. 14), e paralelamente identificar os componentes químicos constituintes da secreção do mesmo (Tabela 3 e Fig15).

Os canais secretores de *S. terebinthifolius*, como observado anteriormente são encontrados no pecíolo e na nervura, associados principalmente às células do floema (Fig. 10 e 12). No entanto, tais estruturas não se restringem apenas a essas partes da planta. Estes canais também são encontrados distribuídos alinhadamente ao longo de toda a extensão da lâmina foliolar, sendo localizados principalmente na região mediana do parênquima clorofiliano dos folíolos (Fig. 14A).

Através de cortes transversais da lâmina foliolar permitiu-se a observação destes canais em uma visão longitudinal. Foi possível chegar à conclusão que os canais secretores se comunicam uns aos outros ao longo de toda a extensão da lâmina foliolar (Fig. 14 A e E). Esta comunicação dos canais secretores se estende até a nervura central, como observado na figura 14 B – E. A partir desse fato pode-se sugerir que tanto os canais secretores da lâmina foliolar quanto os da nervura se comunicam entre si formando um sistema integrado de ductos.

Os canais secretores de *S. terebinthifolius* observados, tanto em secção longitudinal como em secção transversal, mostram lúmen grande com formato isodiamétrico e revestido por um epitélio composto por 3 a 4 camadas de células secretoras especializadas (Fig. 14 F - G). Este epitélio quando visto em um corte transversal apresenta células com diferentes tamanhos e formato arredondado (Fig. 14 F e G). Acima da epiderme secretora observou-se uma camada de células parenquimáticas diferenciadas que circundam os canais secretores. Estas células apresentam formato alongado ou circular e são maiores que as células que constituem o epitélio secretor (Fig. 14 F e G). Ainda foi observada a presença de feixes vasculares localizados entre as células do parênquima circundante e do epitélio (Fig. 14 C).



Figura 14. Caracterização estrutural do canal secretor de *S. terebinthifolius* visualizado em microscopia óptica. A – Corte transversal da lâmina foliar evidenciando a continuidade dos canais secretores. B – Nervura em corte transversal. C – Corte longitudinal do canal secretor mostrando a inserção do canal na nervura. D – Corte transversal da nervura evidenciando o canal secretor em uma visão transversal e longitudinal. E – Corte transversal da nervura e parte da lâmina foliar evidenciando a continuidade dos canais secretore em visão longitudinal. G – Detalhe do canal secretor em visão longitudinal. Parênquima Paliçádico (PP); Parênquima Lacunoso (PL); Lúmen (LU); Epitélio Secretor (ES); Feixe Vascular (FV); Parênquima circundante (PC). Comunicação dos Canais Secretores (seta); Região de Inserção dos canais secretores da lâmina foliar na nervura (cabeça de seta); Cavidade (*). Barras: A e C - 200μm; B e F - 100μm; E e G - 50μm; D e H - 20μm.

Os resultados obtidos a partir dos testes histoquímicos que foram realizados nos canais secretores de *S. terebinthifolius* possibilitou observar os componentes químicos que são

encontrados majoritariamente na secreção que se acumula no interior desses canais. Estes canais foram, portanto, submetidos a testes para identificação de compostos fenólicos, lipídios, ácidos graxos, alcalóides, substâncias pécticas, mucopolissacarídeos e óleos essenciais.

A coloração com cloreto férrico para identificar a presenca de compostos fenólicos foi negativa para a secreção, e para a primeira camada de células epidérmica que reveste o canal. Porém as demais camadas de células do epitélio apresentaram uma marcação positiva para estes compostos, assim como as células parenquimáticas circundantes (Fig. 15A). A reação com Sudan IV para determinar a presença de lipídios mostra que algumas células que constituem a primeira camada do epitélio secretor apresentaram marcação positiva, porém esta marcação ficou mais evidente nas células do epitélio localizadas subseqüentemente após a primeira camada de célula epidérmica. As células do parênquima circundante também reagiram positivamente ao Sudan IV, no entanto, nenhum indício de substâncias lipídicas foi detectado na secreção (Fig. 15B). Os testes realizados com Acetato de Cobre e Ácido Rubiânico, para detectar a presença de ácidos graxos, foram negativos para secreção e para a primeira camada de células epidérmicas. No entanto, para as demais células que constituem o epitélio secretor e as células do parênquima circundante a marcação para ácidos graxos foram evidentes (Fig. 15C). A coloração com o reagente de Dragendorff mostrou que os alcalóides são uns dos componentes encontrados na secreção, a presença destes metabólitos também foram observadas nas células do parênquima circundante e nas células do epitélio secretor (Fig. 15D). A coloração com Vermelho de Rutênio identificou também a presença de mucopolissacarídeos na secreção, esta mesma marcação também foi observada nas células do epitélio secretor e nas células do parênquima circundante (Fig. 15E). Os testes realizados com Safrablau marcaram de azul a secreção, este resultado apenas confirma a presença de substâncias mucopolissacarídicas na secreção (Fig. 15F).

O teste com reagente de Nadi não evidenciou a presença de óleos essenciais em nenhum dos componentes celulares dos canais secretores e nem na secreção (Tabela 4).

Testes Histoquímicos dos Canais Secretores de Schinus terebinthifolius							
Canais Secretores	Cloreto Férrico	Dragendorff	Sudan IV	Vermelho de Rutênio	Safrablau	Reagente de Nadi	Ácido Rubiânico
Primeira camada de células epidérmicas	-	+	+	+	+	-	-
Camadas subsequentes de células epidérmicas	+	+	+	+	+	-	+
Células parenquimáticas circundantes	+	+	+	+	+	-	+
Secreção	-	+	-	+	+	-	-

Tabela 4. Testes histoquímicos dos canais secretores de S. terebinthifolius

+ Presença/- Ausência



Figura 15. Testes histoquímicos dos canais secretores de *S. terebinthifolius*. A – Canal secretor corado com cloreto férrico. B – Canal secretor corado com Sudan IV. C – Canal secretor corado com Acetato de Cobre e Ácido Rubiânico. D – Canal secretor corado com Dragendorff. E – Canal secretor corado com vermelho de Rutênio. F – Canal secretor corado com safrablau. Parênquima Circundante (PC); Epiderme Secretora (ES); Secreção (SC). Barras: A – F: 20µm.

4.7. Caracterização Anatômica e Histoquímica da Lâmina Foliolar de Schinus terebinthifolius

Através de cortes transversais da lâmina foliolar de *S. terebinthifolius* observou-se que o mesofilo foliolar é do tipo dorsiventral e apresenta um parênquima fotossintetizante diferenciado em parênquima paliçádico e parênquima lacunoso (Fig. 16A). O parênquima paliçádico é constituído de 2 a 3 camadas de células dispostas perpendicularmente à superfície foliar. Estas células apresentam-se justapostas uma as outras e não deixam muitos espaços intercelulares entre elas. O parênquima lacunoso é formado por 3 a 5 camadas de células que apresentam formas arredondadas a alongadas, e as células deste tecido estão distribuídas irregularmente formando grandes espaços celulares (Fig. 16A).

Tanto a face da epiderme adaxial quanto a face da epiderme abaxial são constituídas por uma única camada de células epidérmicas com formato plano-convexo, e apresentam uma parede periclinal externa bastante espessa (Fig. 16 B e C). Abaixo da epiderme adaxial é observada ainda uma camada de células subepidérmicas que apresentam tamanhos e formas irregulares (Fig. 16B).

A presença de estômatos foi encontrada apenas na face abaxial, sendo, portanto os folíolos de *S. terebinthifolius* classificadas como hipoestomáticos. Ainda foi possível observar através dos cortes transversais que os estômatos encontram-se situados no mesmo nível das demais células epidérmicas, e apresentam uma ampla câmara estomática (Fig. 16C). Ainda foi possível através das imagens obtidas da dissociação da lâmina foliolar classificar os estômatos com anomocíticos (Fig. 16D).

As imagens obtidas por microscopia óptica de cortes transversais da região apical da lâmina foliolar mostraram que as células do parênquima clorofiliano são menores e mais escassas do que no restante da lâmina foliolar. Estas mesmas células nas regiões mais externas dessa região são completamente substituídas por células da camada subepidérmica, como visto na figura 16E.

O bordo foliolar quando observado em secção transversal é ligeiramente curvado para face abaxial das folhas, e apresentam células epidérmicas menos compactadas, deixando espaços celulares que são completamente preenchidos pela parede periclinal externa. As células parenquimáticas no bordo são mais curtas e estão organizadas em um menor número de camadas, e nas regiões mais externas são completamente substituídas por células do colênquima, como observado na figura 16F.



Figura 16. Características anatômicas da lâmina foliolar de *S. terebinthifolius*. A – Corte transversal da lâmina foliolar. B – Detalhe da superfície adaxial. C – Detalhe da superfície abaxial. D – Vista frontal da lâmina foliolar obtida por dissociação da epiderme. E – Corte transversal da região apical da lâmina foliolar. F – Corte transversal do bordo foliolar. Face da epiderme adaxial (Ead); Face da epiderme abaxial (Eab); Parênquima Paliçádico (PP), Parênquima Lacunoso (PL); Camada Subepidérmica (CS); Estômato (Es); Colênquima (Co); Câmara Estomática (\bigstar); Cavidade Secretora (*). Barras: A e E - 100µm; B, C, D e F - 50µm.

Fragmentos da lâmina foliolar foram submetidos a diferentes testes histoquímicos para detecção de compostos químicos: lipídio, compostos fenólicos, polissacarídeos e óleos essenciais (Tabela 5).

A coloração com cloreto férrico marcou positivamente as células da camada subepidérmica, do parênquima paliçádico e lacunoso, e da epiderme abaxial, no entanto, a face da epiderme adaxial e da parede periclinal externa de ambas as faces não foram marcadas com este reagente (Fig. 17A). Os testes com Sudan IV revelaram a presença de uma espessa camada lipídica sobre a parede periclinal externa, e que se estendeu até a parede anticlinal das

células epidérmicas, porem, as demais partes da lâmina foliolar não reagiram positivamente à marcação para lipídios (Fig. 17B). A reação com vermelho de Rutênio marcou positivamente a parte mais interna da parede periclinal externa, e a parede anticlinal das células de ambas as faces das epidermes. A presença de polissacarídeos também foi identificada no interior das células epidérmicas, porém, o parênquima fotossintético e a camada subepidérmica apresentaram uma marcação negativa para polissacarídeos (Fig. 17C). A marcação com reagente de Nadi identificou a presença de óleos essenciais somente na região mais externa da parede periclinal externa, similarmente ao que foi observado com a coloração com Sudan IV (Fig. 17D).

Os testes histoquímicos foram importantes para revelar uma estratificação da parede periclinal externa, mostrando que os estratos mais externos são compostos exclusivamente por lipídios, enquanto os extratos mais internos são compostos por substâncias pécticas (Fig. 17).



Figura 17. Testes histoquímicos da lâmina foliolar de *S. terebinthifolius* em secção transversal visualizado em microscopia óptica. A – Corada com cloreto férrico. B – Corada com Sudan IV. C – Corada com vermelho de Rutênio. D – Corada com reagente de Nadi. Parede Periclinal Externa (PPE); Face da epiderme Adaxial (Ead); Face da epiderme Abaxial (Eab); Parênquima Paliçádico (PP); Parênquima Lacunoso (PL); Camada Subepidérmica (CS); Setas indicando a estratificação da parede periclinal externa. Barras: A - 100μm; B, C e D - 50μm.

Testes Histoquímicos da Lâmina Foliolar de Schinus terebinthifolius							
Lâmina Foliolar	Cloreto Férrico	Sudan IV	Vermelho de Rutênio	Reagente de Nadi			
Parede Periclinal Externa	-	+	+	+			
Epiderme Adaxial	-	-	+	-			
Epiderme Abaxial	+	-	+	-			
Parênquima Paliçádico	+	-	-	-			
Parênquima Lacunoso	+	-	-	-			
Camada Subepidérmica	+	-	_	_			

Tabela 5. Testes histoquímicos da lâmina foliolar de S. terebinthifolius

+ Presença/- Ausência

4.8. Comparação Estrutural da Lâmina Foliolar de *Schinus terebinthifolius* entre os Setores de Mata e Moita

Os folíolos de *S. terebinthifolius* apresentaram uma ampla plasticidade em diversos parâmetros estruturais analisados entre os setores de mata e de moita do Complexo Lagunar de Grussaí/Iquipari, e tais diferenças podem ser observadas nos resultados apresentados a seguir.

Através das análises de discos foliolares foi possível observar que os folíolos dos setores de moita são significativamente mais suculentos do que os folíolos dos setores de mata (Fig. 18A), assim como os valores medianos da massa foliolar por unidade de área foliar (MFA/LMA) que são consideravelmente maiores nos folíolos de moita se comparada às de mata (Fig. 18B).

A densidade foliolar, por sua vez, não apresentou diferenças significativas entre os setores estudados como observado na figura 18B. Porém os valores para área foliolar são maiores nos folíolos de mata do que em folíolos de moita, o que indica que os folíolos de mata são mais desenvolvidos do que os folíolos de moita (Fig. 18B). A espessura da lâmina foliolar obtida a partir de medidas realizadas com paquímetro digital evidenciou um maior espessamento dos folíolos nos setores de moita se comparado os folíolos dos setores de mata (Fig. 18B).



Figura 18. Análise morfológica dos folíolos de *S. terebinthifolius* entre os setores de moita (Shurb) e de mata (Forest). A – Valores medianos e quartis da suculência e massa foliolar por unidade de área foliar. B – Valores medianos e quartis da espessura, densidade e área foliolar. Box marcados com asterisco indicam diferenças significativas ao nível de p<0,05 (Teste T).

Os resultados obtidos sobre a espessura da lâmina foliolar a partir das análises morfológicas são confirmados através das imagens apresentadas na figura 20 A e B, e através de testes estatísticos que mostram diferenças significativas na espessura da lâmina foliolar entre os dois setores estudados (Fig. 19A). Essa maior espessura da lâmina foliolar observada no setor de moita é explicada pelo aumento na espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso (Fig. 19A), o que é uma consequência direta do aumento no número de camadas de células que constituem estes tecidos. Foi possível observar a partir de uma análise comparativa entre as duas lâminas foliolares, que os folíolos de moita apresentam o parênquima paliçádico constituído por três camadas de células e o parênquima lacunoso por oito camadas de células, enquanto nos folíolos de mata, o parênquima paliçádico é formado de uma a duas camadas de células e o parênquima lacunoso por cinco camadas de células (Fig. 20 A e B).

A camada de células subepidérmicas também contribui para o maior espessamento da lâmina foliolar nos setores de moita, como observado na figura 19B, no qual mostra valores maiores para a camada subepidérmica em folíolos de moita. As células que constituem esta camada são maiores e apresentam um formato côncavo-convexo nos folíolos de moita, já nos folíolos de mata estas células são menores e apresenta um formato indefinido (Fig. 20 C e D).

Estas imagens possibilitam a confirmação do resultado que é apresentado pelos testes estatísticos sobre o maior espessamento da camada subepidérmica em folhas de moita.

As células epidérmicas da superfície adaxial mostram-se mais espessos nos folíolos de moita do que no folíolos de mata (Fig. 19B). Esta diferença, observada também na figura 20 C e D, mostra que as células epidérmicas da moita apresentam um diâmetro periclinal maior que o anticlinal, o que justifica sua maior espessura, enquanto nas células epidérmica da mata, o maior diâmetro é o anticlinal, o que caracteriza uma célula menos espessa e com uma maior área superficial (Fig. 20 C e D). As células epidérmicas da superfície abaxial não apresentaram diferenças entre os setores estudados (Fig. 19B).



Figura 19. Análise anatômica dos folíolos de *S. terebinthifolius* entre os setores de moita (Shrub) e de mata (Forest). A – Valores medianos e quartis da espessura da lâmina foliolar, parênquima paliçádico e parênquima lacunoso. B – Medidas da superfície adaxia e abaxial, e da camada subepidérmica. C – Medidas da cutícula adaxial e abaxial, e densidade estomática. Box marcados com asterisco indicam diferenças significativas ao nível de p<0,05 (Teste T).

A cutícula da superfície abaxial nos folíolos de moita é mais espessa do que nos folíolos de mata, no entanto a cutícula da superfície adaxial não apresentou diferenças entre os

dois setores (Fig. 19C). Apesar de não haver diferença na cutícula adaxial é possível observar que estas são bastante espessas em ambos os setores (Fig. 20 C e D).

A densidade estomática assim como os demais parâmetros estruturais analisados também apresentou diferenças entre os setores, sendo maior a quantidade de estômatos nos folíolos de moita (Fig. 19C).



Figura 20. Lâmina foliolar de *S. terebinthifolius* em seção transversal em microscópio óptica. A – Folíolos do setor de moita. B – Folíolos do setor de mata. C - Detalhe das células epidérmicas da face adaxial e da camada subepidérmica dos folíolos de moita. D - Detalhe das células epidérmicas da face adaxial e da camada subepidérmica dos folíolos de mata. Camada Subepidérmica (CS); Parênquima Paliçádico (PP); Parênquima Lacunoso (PL); Epiderme adaxial (Ead) Epiderme abaxial (Eab); Cutícula (cabeça de seta). Barras: A e B - 100μm; C e D - 20μm; E e F - 50μm.

A superfície da lâmina foliolar observada em microscopia eletrônica de varredura revelou a presença de uma camada de cera epicuticular do tipo crosta em folíolos de ambos os setores, porém nos folíolos de moita esta cera apresenta-se mais ornamentada do que nos folíolos de mata (Fig. 21 A e B). Ainda foi possível observar, através da remoção da cera epicuticular com clorofórmio, uma maior sinuosidade das paredes periclinais externa nos folíolos de moita quando comparadas as de mata (Fig. 21 C e D).

Os folíolos que foram submetidas à dissociação, quando observadas em microscopia óptica, revelaram que as células epidérmicas em vista frontal apresentam paredes anticlinais sinuosas. Diferenças quanto à sinuosidade dessas paredes são observadas entre os dois setores. Em folíolos de moita estas paredes não apresentam arestas bem definidas, o que confere a estas células um formato circular, e em folíolos de mata estas arestas são mais bem acentuadas, dando uma forma poliédrica às células. O tamanho das células epidérmicas também é diferente entre mata e moita, em folíolos de moita estas células são menores quando comparadas às encontradas em folíolos de mata (Fig. 21 E e F). Com relação ao tamanho e ao contorno das células epidérmicas em visão frontal da superfície abaxial, nenhuma diferença foi observada, como pode ser verificado na figura 21 G – J.

Os estômatos estão localizados exclusivamente na superfície abaxial, e nenhuma diferença quanto à forma e a disposição desses estômatos foram observadas (Fig. 21 G – J). No entanto, evidenciou-se uma ornamentação estriada da parede periclinal externa formada ao redor dos estômatos (Fig. 21 I, J e L), além da presença de cera epicuticular em crosta que cobre toda a superfície abaxial das folhas, e que se encontra localizada no mesmo nível dos estômatos (Fig. 21K).



Figura 21. Vista frontal da lâmina foliolar de *S. terebinthifolius* visualizada por microscopia eletrônica de varredura e microscopia óptica. A, C, E – Superfície adaxial do folíolo de moita. B, D e F – Superfície adaxial dos folíolos de mata. G e I – Superfície abaxial dos folíolos de moita. H e J – Superfície abaxial dos folíolos de mata.. K – Superfície abaxial dos folíolos evidenciando a presença de cera. L – Detalhe do estômato. Note as ornamentações da parede periclinal externa ao redor dos estômatos. A a D e I a L – imagens obtidas por microscopia eletrônica de varredura. E a H – imagens obtidas por estériomicroscopia. A, B e K – folhas não tratadas com clorofórmio. C, D, I e J – folhas tratadas com clorofórmio. E a H – folhas dissociadas. Cera Epicuticular (Cep); Contorno da parede anticlinal (seta); Estômato (cabeça de seta). Barras: A, B, C e D – 10μ m; E, F, G, H e J – 50μ m; I e K – 20μ m; L – 5μ m.

4.9. Análise Ecofisiológica

Para avaliar a eficiência fotoquímica das plantas de *S. terebinthifolius* entre os setores estudados foram realizadas análises do índice de emissão de fluorescência da clorofila **a**, a fim de se ter um perfil comparativo da capacidade fotossintética das plantas entre os dois setores analisados, e em relação aos dois horários ao longo do dia. A extração de pigmentos fotossintéticos também foi realizada para detectar possíveis variações no conteúdo de clorofila, carotenóides e antocianina entre setores de mata e de moita.

A razão Fv/Fm mostrou que o rendimento quântico máximo do fotossistema II não apresenta grandes variações entre os setores e horários analisados. Os valores de Fv/Fm na mata entre os horários de 12:00 e 15:00h não apresentaram nenhuma diferença significativa. Apesar do rendimento quântico na mata ter sido maior do que na moita, principalmente quando comparado às 12:00h, tais diferenças não repercutem em diferenças a níveis fisiológicos. Além disso, foi possível constatar que os valores de Fv/Fm aumentaram na moita ao longo do dia, no entanto tal aumento não chega a caracterizar uma variação significativa entre moita 12:00 e 15:00h (Tabela 6).

A razão Fv/F0 também está relacionada ao rendimento quântico do fotossistema II, no entanto, tal parâmetro é mais sensível na detecção de condições de estresse do que Fv/Fm. Apesar da maior sensibilidade na identificação de condições de estresse, este parâmetro, assim como Fv/Fm, não indicou grandes diferenças entre os setores e horários estudados. Apenas ressaltou um rendimento fotossintético ligeiramente maior na mata comparado à moita 12:00h. Com relação à comparação entre horários nenhuma diferença significativa foi encontrada (Tabela 6).

A razão Fm/F0 mede o rendimento quântico do fotossistema II correlacionando-o ao potencial hídrico das folhas. Este parâmetro, assim com os demais citados anteriormente, também não indicou nenhuma grande variação entre os setores e horários analisados. Apesar de nenhuma diferença significativa ter sido detectada, foi possível destacar a pequena redução dos valores de Fm/F0 em moita às 12:00h, e uma posterior recuperação na moita às 15:00h, no entanto, tal variação não chegou a indicar diferenças significativas entre estes horários. Na mata por sua vez, os valores de Fm/F0 não apresentaram variações entre os horários de 12:00 e 15:00h, no entanto, quando comparados entre os setores, foi observado um rendimento quântico na mata ligeiramente maior do que na moita (Tabela 6).

Tabela 6. Média e erro padrão dos parâmetros de fluorescência da clorofila **a** entre os setores de moita e mata. Letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre setores, letras minúsculas indicam diferenças significativas entre setores ao longo do dia para o nível de p<0.05 (Teste de Kruskal-Wallis) (n=50).

Setor/ Variavel	Fv/Fm	Fv/F0	Fm/F0		
Moita 12h	$0,843 \pm 0,024$ Bb	$5,550 \pm 1,150$ B	b 6,550 \pm 1,151 Bb		
Moita 15h	$0,858 \pm 0,024 \text{ Ab}$	$6,216 \pm 1,200$ B	b 7,216 \pm 1,202 Ab		
Mata 12h	0,869 ± 0,012 Aa	$6,654 \pm 0,610$ A	a 7,654 \pm 0,614 Aa		
Mata 15h	0,870 ± 0,010 Aa	$6,745 \pm 0,560$ A	a 7,745 \pm 0,556 Aa		

Os valores de qP (coeficiente de extinção fotoquímico) na comparação entre 12:00 e 15:00h, tanto no setor de moita quanto no de mata não apresentaram diferenças significativas, no entanto, moita às 15:00h foi obsercado valores de qP maiores em relação a ambos horários na mata (Fig. 22A). O NPQ (coeficiente de extinção não-fotoquímicos) assim como o qP não apresentou diferenças entre 12:00 e 15:00h em ambos os setores. Porém, entre os setores foi possível observar que os valores de NPQ apresentam uma redução em moita 15:00h (Fig. 22B). A partir dos resultados obtidos é possível afirmar também que os valores de qP foram maiores do que os de NPQ em ambos os setores.



Figura 22. Análise dos processos de dissipação de energia fotoquímica (A) e não-fotoquímica (B) em plantas de *S*. *terebinthifolius* nos setores de mata e moita. Letras maiúsculas representam comparações entre setores e letras minúsculas representam comparações entre setores ao longo do dia. Histogramas seguidos das mesmas letras não apresentaram diferenças significativas ao nível de p<0,05 (Teste de Kruskal-Wallis) (n=50).
Com relação aos resultados referentes aos pigmentos, os valores de clorofila a, clorofila b, carotenóides e relação clorofila/carotenóides não apresentaram diferenças significativas entre os setores estudados (Tabela 7). No entanto, a razão clorofila a/b e antocianinas foram os únicos a apresentarem diferenças significativas ente os setores de mata e de moita, sendo que os maiores valores para estes pigmentos foram encontrados na moita (Tabela 7).

Tabela 7. Média e desvio padrão de pigmentos cloroplastídicos nos ambientes de mata e moita para os folíolos de *Schinus terebinthifolius*. Valores seguidos por um asterisco mostram diferenças significativas (p<0,05) (T Teste) (n=50).

Setor/Variavel	Clo. a (µMol/cm ⁻²)	Clo. b (µMol/cm ⁻²)	Clo. a/Clo.b (µMol/cm ⁻²)	Carot. (µMol/cm ⁻²)	Cho./Carot. (µMol/cm ⁻²)	Antocianina (µMol/cm ⁻²)
Moita	$0,023 \pm 0,004$	$0,013 \pm 0,002$	1,837 ± 0,115 *	$0,005 \pm 0,001$	7,521 ± 2,110	0,024 ± 0,010 *
Mata	$0,024 \pm 0,004$	$0,014 \pm 0,002$	$1,710 \pm 0,086$	$0{,}005\ \pm\ 0{,}001$	$7,214 \pm 1,465$	$0,012 \pm 0,008$

5. Análise de Nutrientes

A análise nutricional foi feita tanto para as folhas quanto para os ramos de *S*. *terebinthifolius*, a fim de verificar a existência de diferenças na concentração de nutrientes entre estas duas partes da planta. Os nutrientes analisados foram Carbono, Nitrogênio e Fósforo.

As concentrações dos nutrientes analisados, assim como a relação C/N, tanto para as folhas quanto para os ramos em ambos os setores estudados não apresentaram diferenças estatísticas significativas (Tabela 8).

Tabela 8. Média e desvio padrão da concentração de nutrientes (mg/g) e da relação C/N em folhas e ramos de *S. terebinthifolius* em ambientes de moita e mata. Os valores representaram folhas coletadas em 10 indivíduos em cada setor (n=10) (Mann Whitney U teste).

Setor/Variavel	Carbono	Nitrogênio	C/N	Fósforo
Moita Folhas	$481,200 \pm 12,494$	8,668 ± 1,703	57,430 ± 11,763	$1,115 \pm 0,257$
Moita Ramos	$476,000 \pm 23,302$	$3,197 \pm 0,449$	$151,\!648 \pm 24,\!240$	$0,830 \pm 0,191$
Mata Folhas	$480,000 \pm 7,280$	$7,023 \pm 2,604$	$71,107 \pm 26,295$	$1,045 \pm 0,289$
Mata Ramos	$481,200 \pm 14,539$	$4,025 \pm 0,945$	$123,374 \pm 19,728$	$0,778 \pm 0,120$

5. Discussão

Estudos sobre a forma e a estrutura das domácias têm um importante papel taxonômico, pois permite revelar variações morfológicas e anatômicas que podem contribuir para identificação de famílias e gêneros botânicos (Michelangeli, 2000; Michelangeli & Stevenson, 2004; Leroy *et al.*, 2010; Kim & Ngondya, 2010). Além disso, muitos autores vêm investigando a interação das domácias com insetos, principalmente com as formigas e os ácaros, que podem estabelecer uma relação mutualística com a planta hospedeira, conferindo proteção contra ataque de insetos herbívoros (Janzen, 1966; Fonseca, 1994; Gaume & McKey, 1998; Heil & McKey, 2003; Romero & Benson, 2005; Matos *et al.*, 2006; Ferreira *et al.*, 2008; Leroy *et al.*, 2010).

As domácias de *S. terebinthifolius* estão localizadas em duas regiões distintas do folíolo. Segundo a classificação de Barros (1961), a primeira ocorre na região de junção das nervuras secundárias com a nervura principal, e são denominadas "tufo de pêlos", devido ao grande aglomerado de pêlos nesta região. O segundo tipo de domácia está localizada na base do folíolo, junto ao pecíolo, no qual expansões laterais apresentam-se formando duas cavidades, denominada "forma de cavidade". Apesar de o autor apontar a existência de dois tipos de domácias nos folíolos na espécie em questão, apenas o segundo tipo foi encontrado e analisado no presente trabalho.

A presença de domácias na base dos folhas, como observado em *S. terebinthifolius*, pode servir como abrigo para ácaros e conferir benefícios, como proteção física contra ataque de artrópodes predadores e propiciar condições de umidade adequadas impedindo a dessecação desses organismos (O'Dowd & Willson, 1991; Romero & Benson, 2005). Ademais, ácaros podem também contribuir com as plantas, impedindo o ataque de insetos fitófagos e combatendo a proliferação de fungos patogênicos (Norton *et al.*, 2000). Neste sentido é possível sugerir que as domácias encontradas em folhas jovens de *S. terebinthifolius*, e em folhas completamente desenvolvidas, podem desempenhar um papel protetor contra ataques de organismos patogênicos ou fitófagos, através do estabelecimento de relações mutualísticas com os ácaros.

A presença de domácias apenas no 2° e 3° folíolos é uma característica constante em todas as folhas de *S. terebinthifolius*, independentemente da condição ambiental na qual a planta está inserida, o que permite afirmar que a distribuição das domácias são características

genéticas intrínsecas da espécie, e não resposta a uma variável ambiental. Resultados semelhantes a este padrão de distribuição das domácias foram observados em *Miconia tristis* e *Miconia doriana* (Melastomataceae) (Souza & Marquete, 2000), e em *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) (Larcher de Carvalho *et al.*, 2012).

Durante o processo de formação das domácias estudadas verificou-se a formação de uma concavidade voltada para a face abaxial, também observada para diversas espécies de *Ocotea* (Lauraceae) (Santos & Almeida, 1995). Esta concavidade e os constantes processos de dobramento que as domácias de *S. terebinthifolius* sofrem durante sua formação, podem ser o resultado de uma compressão dos tecidos da lâmina foliar que constituem as domácias (Santos & Almeida, 1995). Hamilton (1896 apud Larcher de Carvalho *et al.*, 2012) sugere que essa maior compressão dos tecidos da lâmina foliar é resultado de uma maior compactação das células do parênquima lacunoso. No entanto, estudos anatômicos mais detalhados serão necessários para investigar esse processo de compactação tecidual das domácias em *S. terebinthifolius*.

A presença de estômatos foi observada nas domácias de *S. terebinthifolius* sugerindo que, além de abrigar e gerir alimentos para ácaros, elas também contribuem na atividade fotossintética da planta, não corroborando com Leroy *et al.* (2008; 2010) e Larcher de Carvalho *et al.* (2012), que atribuem às domácias apenas a função de abrigar artrópodes. A presença de tricomas no interior das domácias pode atuar como defesa físicas para os ácaros, além de contribuir na alimentação desses organismos uma vez que esses tricomas podem prender pólens e esporos de fungos que são utilizados como alimento pelos ácaros (Romero & Benson, 2005).

O pecíolo, como já descrito por Metcalfe & Chalk (1988) para família Anacardiaceae, apresentam um contorno biconvexo, sistema vascular do tipo colateral com arranjo central, com canais secretores associados ao floema, camadas de colênquima angular e epiderme unisseriada.

Quanto ao cilindro vascular, Metcalfe & Chalk (1988) relata que para a espécie em estudo, o cilindro vascular é continuo, como ocorreu em folhas de moita. Porém esta estrutura quando observada em folhas de mata mostrou-se interrompido por células parenquimáticas, o que sugere que esta característica pode sofrer modificações em decorrência das condições ambientais. Esta descontinuidade do cilindro vascular pode estar relacionada aos maiores

índices de umidade que são encontrados nos ambientes de mata, no qual as células parenquimáticas podem estar auxiliando no transporte de água a curta distância (Evert, 2006), devido ao maior aporte hídrico existente nesta condição ambiental. Ademais, as células parenquimáticas estão diretamente associadas à maior eficiência no transporte de água, uma vez que pode aumentar o fluxo de massa e tornar mais eficiente a mobilização da água presente nos elementos de vasos que constituem o xilema (Carlquist, 2001).

A diferença no formato das células epidérmicas do pecíolo pode estar relacionada à maior ou menor eficiência na captação de luz. Segundo Gorton & Vogelmann (1996), a variação no formato das células epidérmicas podem afetar a penetração da radiação UV-A, UV-B e luz visível nas camadas de tecidos subjacentes. Alguns trabalhos vêm demonstrando que as células epidérmicas que apresentam formato de domo (convexo), como os encontrados principalmente nos pecíolos de mata, podem atuar individualmente como lente em miniaturas que focalizam a luz em pequenas áreas do mesofilo com intensidade várias vezes maior do que a do ambiente (Poulson & Vogelmann, 1990; Myers *et al.*, 1994; Vogelmann *et al.*, 1996).

Este tipo de células epidérmicas é muito comum em ambientes mais sombreados (Brodersen & Vogelmann, 2008), como por exemplo, o sub-bosque de florestas, no qual estas células epidérmicas podem auxiliar na captação de luz difusa que é comum nestes ambientes (Vogelmann *et al.*, 1996). Apesar da mata de restinga não haver a formação de um dossel propriamente dito, estes ambientes são caracterizados por apresentar vegetação arbórea e por ser sombreado, o que justifica esse formato das células epidérmicas. O que poderia justificar também esta diferença no formato das células epidérmicas do pecíolo entre mata e moita é a pressão de turgor, como em ambientes de mata a disponibilidade de água é maior, devido a maiores valores de umidade, a pressão de turgor consequentemente também será maior, e o formato das células epidérmicas em forma de lentes convexas é inevitável devido à pressão de turgor empurrar a parede dessas células para o exterior (Vogelmann *et al.*, 1996).

A medula em moita constituída por 10 camadas de células e em mata por 5 camadas de células, mostra um maior desenvolvimento desta estrutura no pecíolo de folhas de moita. Esta característica favorece o maior armazenamento de água (Mauseth, 1993; Duarte & Hayashi, 2005), o que pode ser uma característica adaptativa de *S. terebinthifolius* às condições mais secas encontradas nas formações de moita.

A presença de fibras perivasculares no pecíolo de *S. terebinthifolius* favorece a retenção de água e maior resistência ao murchamento (Oertli *et al.*, 1990; Salleo *et al.*, 1997; Rosado & de Mattos, 2007). Essa estrutura também favorece a sobrevivência das plantas a períodos secos através do aumento do potencial hídrico das folhas, que permite a manutenção da absorção de água em situação de menor disponibilidade hídrica (Niinemets, 2001).

Os cristais de oxalato de cálcio encontrados tanto no pecíolo quanto na nervura principal da lâmina foliar, e em menor quantidade no mesofilo foliar de S. terebinthifolius, podem estar relacionados à inúmeras funções na planta como, regulação do conteúdo intracelular de cálcio, proteção da planta principalmente contra herbivoria, detoxificação da planta contra altas concentrações de ácido oxálico, equilíbrio iônico das células, conferir rigidez aos tecidos de sustentação das plantas, e até mesmo atuar na captação e reflexão de luz (Franceschi & Nakata, 2005). No caso da espécie estuda, houve uma predominância de cristais de oxalato de cálcio do tipo drusa, e segundo Nakata (2003) a formação desse tipo de cristal é muito sensível às variações no nível de cálcio. Quando os níveis de cálcio são altos, o tamanho e a quantidade dos cristais de drusa aumentam rapidamente. No entanto quando o nível de cálcio diminui, o tamanho e quantidade de cristais de drusa reduzem drasticamente. Esta afirmação feita por Nakata (2003), somado aos dados apresentados por Assumpção (1998) sobre o teor de cálcio presente no solo da Restinga de Grussaí/Iquipari, no qual aponta uma maior concentração de cálcio nas áreas próximo ao mar, uma redução na região de moita, e um novo aumento no início da formação de mata, permitem explicar o motivo da maior concentração de cristais de cálcio nos pecíolos de plantas de mata.

Os testes histoquímicos feitos no pecíolo e na lâmina foliar indicaram a presença de diferentes compostos químicos, como por exemplo, compostos fenólicos, que atuam na proteção das células contra radiação ultravioleta e ajudam a manter a integridade do protoplasto sobre condições de estresse hídrico (Roshchina & Roshchina, 1993; Carvalho *et al.*, 2000). Os alcalóides também foram detectados nessas estruturas, e podem desempenhas inúmeras funções para as plantas, como fonte de reserva de nitrogênio, manutenção do equilíbrio iônico, e no caso deste trabalho os alcalóides podem desempenhar um papel importante na proteção da planta contra altos índices de radiação UV (Aniszewski *et al.*, 2001; Henrique *et al.*, 2004).

A presença de lipídios na região mais externa da parede periclinal externa (PPE) indica a presença de uma matriz de cutina, substância lipofílica, que pode atuar como uma barreira para difusão de água e solutos (Buchholz & Schönherr, 2000; Schreiber, 2005). A presença de polissacarídeo nas camadas mais interna da PPE mostrou uma estratificação da PPE tanto no pecíolo quanto na nervura, porém está mais evidente na lâmina foliar. Esta característica de estratificação da PPE também foi observada por Rabelo (2011) nas folhas de *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae).

Os canais secretores de *S. terebinthifolius* estão associados ao floema e encontram-se distribuídos em diferentes partes da planta (Metcalfe & Chalk, 1988), como por exemplo, no fruto no qual estes canais já foram caracterizado para por Machado & Carmello-Guerreiro (2001). No entanto segundo Evert (2006), os canais secretores em Anacardiaceae variam muito entre diferentes partes da planta e de espécie para espécie, justificando a necessidade de caracterização dos canais secretores das folhas de *S. terebinthifolius* a fim de verificar se existe alguma variação estrutural quando comparado aos do fruto, ou mesmo aos fatores ambientais.

Os canais secretores são definidos como sítios primários de síntese, secreção e acúmulo de importantes compostos secundários como: gomas, óleos, óleo-resina, terpenóides e carboidratos (Evert, 2006; Rodrigues *et al.*, 2011). Os testes histoquímicos realizados nesses canais por sua vez, confirmaram a presença de terpenóides e carboidratos como componentes majoritários da secreção. Estes compostos são comumente produzidos e secretados pelas células epidérmicas no interior do lúmen dos canais, porém em algumas espécies o exsudato é secretado pelas células parenquimáticas que circundam os canais (Evert, 2006). Outros autores também têm atribuído a essas células parenquimáticas o papel de produzir células que podem dar origem a epiderme secretora (Wittler & Mauseth, 1984; Rodrigues *et al.*, 2011). Células parenquimáticas foram encontradas circundando os canais secretores de *S. terebinthifolius*, porém para que se tenha certeza se estas células estão relacionadas à produção das células epidérmicas dos canais secretores se faz necessários estudos ontogenéticos para elucidação desse processo.

O epitélio secretor dos canais secretores observados nos folíolos de *S. terebinthifolius* se assemelha muito aos dos frutos, descrito por Machado & Carmello-Guerreiro (2001). Estes autores descreveram uma epiderme múltipla com uma camada de célula mais interna e duas a

três camadas mais externas de células epidérmicas ainda não especializadas, mais que posteriormente se diferenciariam em células epidérmicas secretoras especializadas. Tais características corroboram com os resultados encontrados para os canais secretores das folhas de *S. terebinthifolius* no presente trabalho

Metcalfe & Chalk (1988) descrevem para família Anacardiaceae um mesofilo dorsiventral constituído por duas camadas de parênquima paliçádico e uma ampla região de parênquima lacunoso. Também relata a presença de uma camada de células subepidérmicas localizada logo abaixo da epiderme. Esta epiderme é classificada pelo autor como unisseriada e papilosa, no entanto não foram encontradas papilas na espécie estudada. Os estômatos foram classificados como anomocíticos, podendo ocorrer em ambas às superfícies ou apenas na superfície abaxial, como observado em *S. terebinthifolius*.

Com relação aos parâmetros morfológicos, a massa foliar por unidade de área foliar (MFA) reflete o custo da construção das folhas baseada principalmente em carbono (Eamus *et al.*, 1999; Villar & Merino, 2001; Rosado & de Mattos, 2007). Maiores valores de MFA ocorrem em espécies submetidas a condições de menor disponibilidade hídrica (Wright & Cannon, 2001; Niinemets & Kull, 2003), o que segundo Abrams *et al.*, (1994) está relacionado a potenciais hídricos mais negativos, maior condutância estomática e pressão osmótica capazes de manter maiores taxas fotossintéticas.

Oguchi e colaboradores (2005) ressaltam que valores de MFA também podem variar em função de disponibilidade de luz, no qual espécies mantidas sobre condições de altas luminosidades tentem a apresentar maiores valores para MFA, o que justifica os altos índices de MFA encontrados nas moitas. Desde modo, os valores inferiores de MFA em ambientes de mata podem ser explicados através da relação estabelecida por Hanba *et al.* (2002) e Oguchi *et al.* (2003; 2005), entre MFA e a espessura foliar. Segundo esses autores, plantas mantidas sobre baixa irradiação, ao investirem na construção de folhas mais espessas, teriam uma grande gasto energético, além de comprometer a resistência mecânica e a flexibilidade da parede celular dessas folhas, o que tornaria essas mais vulneráveis ao ataque de patógenos e a ação de ventos fortes (Keller, 1993; Sommer-Knudsen *et al.*, 1998; Oguchi *et al.*, 2005).

A suculência (SUC) e a espessura (ESP) foliar são características morfológicas intimamente ligadas (Rosado & de Mattos, 2007), que representam respostas adaptativas das plantas às condições de alta luminosidade e escassez hídrica (Lamont & Lamont, 2000;

Niinemets, 2001; Schwinning & Ehleringer, 2001). Segundo Lambers *et al.* (1998), um maior número de camadas de parênquima paliçádico e lacunoso, de células subepidérmicas ou epiderme pluriestratificada ocorrem com frequência em plantas mais espessas e mais suculentas, podendo atuar como fontes alternativas de armazenamento de água para serem utilizadas durante períodos mais secos pelas plantas que estão submetidas a ambientes mais secos (Lamont & Lamont, 2000; Rosado & de Mattos, 2007), como as Restingas. Os valores mais elevados de SUC e ESP encontrados em ambientes de moita podem ser justificados pelos dados apresentados anteriormente. Como as moitas estão mais suscetíveis a altos índices de radiação e a condição ambiental mais seca, o desenvolvimento de folíolos mais suculentos e mais espessos podem ser respostas adaptativas das plantas à essas condições ambientais.

O maior desenvolvimento do parênquima paliçádico e lacunoso encontrados nos folíolos de moita está de acordo com dados encontrados para SUC e ESP para o mesmo setor, o que afirma ainda mais a aclimatação dessas plantas às condições de alta luminosidade e ambientes mais secos nas quais são submetidas nos perfis de moita.

A resposta adaptativa das plantas aos altos índices de luminosidade muitas das vezes está relacionada ao maior desenvolvimento do parênquima paliçádico (Vogelmann *et al.*, 1996), uma vez que o formato tubular dessas células facilita uma penetração mais eficiente da luz, principalmente da luz direta do sol (luz colimada) nas folhas (Vogelmann & Martin, 1993; Brodersen & Vogelmann, 2007). O ajuste da espessura e da geometria das células do paliçádico pode atuar no controle da distribuição interna da luz, maximizando assim a absorção de luz e aumentando a fixação de carbono. Outro papel importante do espessamento do parênquima paliçádico está relacionado à fotoproteção da planta, uma vez que esses tecidos podem atuar na dissipação da luz excedente na forma de calor, o que torna viável a sobrevivência de plantas à ambientes altamente iluminados, onde o super aquecimento e as altas taxas de transpiração poderiam provocar danos à planta (Gates, 1980).

A densidade foliolar apesar de não apresentar diferenças significativas entre mata e moita, os valores elevados para este parâmetro em ambos os setores podem estar relacionados à esclerificação dessas folhas. Deste modo, o aumento de fibras e esclereídes favorece a retenção de água (Salleo *et al.*, 1997) e confere maior resistência às células ao murchamento (Oertli *et al.*, 1990), permitindo que a planta sobreviva em ambientes com menor disponibilidade hídrica (Niinemets, 2001), como as Restingas, onde a disponibilidade de água

se dá em pulsos, devido à baixa retenção de água pelo solo (Assumpção, 1998; Schwinning & Ehleringer, 2001). Portanto, essa maior esclerofilia dos folíolos de *S. terebinthifolius* em ambos os setores pode estar relacionado a capacidade de sobreviver em ambientes áridos. Outro fator que pode justificar essa maior esclerofilia dos folíolos da espécie em questão é a proteção contra herbivoria (Turner, 1994), no entanto, para que se possa chegar a essa conclusão serão necessários mais estudos sobre o índice de vulnerabilidade dessas plantas ao ataque de herbívoros.

A maior área foliolar em folhas de mata indica uma estratégia da planta para compensar a menor disponibilidade de luz nesse ambiente. Ou seja, uma maior expansão dos folíolos pode proporcionar uma maior superfície de interação com os raios luminosos (Costa *et al.*, 2007), aproveitando-os assim para maximizar processos fisiológicos relacionado ao seu crescimento e desenvolvimento (Campos & Uchida, 2002), como por exemplo processos fotossintetizantes. Segundo dados mostrados por Rabelo *et al.* (2013), a espécie de *Metrodorea brevifolia* (Rutaceae) investe na construção de tecidos fotossintetizantes e como consequência apresenta altos valores de área foliar. Os folíolos de moita por sua vez, apresentaram áreas foliolares menores para minimizar os efeitos da perda de água por transpiração e danos causados pelo superaquecimento (Gates, 1980; James & Bell, 2001)

A superfície adaxial mais espessa em folíolos de moita pode ser um reflexo da exposição à altas irradiações (Rôças *et al.*, 1997; 2001). Rabelo *et al.* (2012) mostraram que a espessura da superfície adaxial, quando comparadas entre ambientes muito e pouco iluminado, pode variar em decorrência da quantidade de luz. Outra característica estrutural que se mostrou mais desenvolvida em folhas de moita foi a camada de células subepidérmicas, que segundo Apezzato-da-Gloria & Carmello Garcia (2006) são comuns em folhas mais suculentas, como é o caso dos folíolos de moita, e esta estrutura estaria relacionada na armazenagem de água. Em *S. terebinthifolius* sugere-se também que a camada subepidérmica pode estar contribuindo na dissipação na forma de calor da luz excedente. Estas características atribuídas à camada subepidérmica permitem justificar o seu maior espessamento nos folíolos de moita.

Com relação à espessura da cutícula, apenas a superfície abaxial apresentou diferença, sendo esta mais espessa nos folíolos de moita. O maior espessamento da cutícula está relacionado principalmente a respostas a altas incidências de luz (Cutter, 1986). Segundo

Pyykko (1966), a cutícula tende a ser mais espessa em ambientes mais secos, como é o caso das Restingas. Esta estrutura tem o papel de minimizar a perda de água pela redução da transpiração (Schonherr & Riederer, 1989; Gunning e Steer, 1996). Pallardy & Rhoads (1993) sugerem que esta estrutura permita uma maior conservação da água nas plantas quando os estômatos estão fechados, sugeririndo também que o maior espessamento da cutícula abaxial juntamente com o fechamento estomático possa atuar no controle de perda de água.

Apesar da cutícula da face adaxial não apresentar diferenças em sua espessura, uma maior ornamentação dessa cutícula foi observada em folíolos de moita, no qual esta característica pode estar diretamente relacionada à arquitetura dos depósitos de cera e sua quantidade depositada por unidade de área foliar (Welker & Furuya, 1994). Como a área foliolar é menor nos folíolos de moita, a quantidade de cera depositada por unidade de área nos folíolos de moita é maior do que em folíolos de mata, o que pode justificar a maior ornamentação dessas estruturas na moita. Resultados similares foram encontrados por Paiva *et al.* (2003) nas folhas de *Tradescantia pallida* (Commelinaceae), e por Upadhyaya & Furness (1994) em *Tragopogon dubius* e *T. pratensis* (Asteraceae).

A maior estriação observada nas paredes periclinais externas (PPE) dos folíolos de moita pode estar relacionada à redução da incidência de luz (Jäger *et al.*, 2010) e a proteção contra altos índices de radiação ultravioleta, no qual esta rugosidade da PPE pode estar atuando no espalhamento dessa luz (Holmes & Keiller, 2002). Tais características foram observadas por Rabelo (2011) para parede periclinal externa de *M. brevifolia* (Rutaceae) e em *S. terebinthifolius* em uma Mata Estacional Semidecidual.

Com relação ao tamanho e formato das células epidérmicas é possível sugerir que estas características podem ser influenciadas pelas condições ambientais, como a maior disponibilidade de luz (Araujo & Mendonça, 1998; Alquini *et al.*, 2003), o que permite explicar o maior tamanho dessas células em folíolos de mata, com o aumento dessas células a área superficial de absorção de luz se torna maior e facilitar assim uma captação mais eficiente de luz em locais onde a disponibilidade este recurso é reduzido (Bone *et al.*, 1985).

A morfogênese dos estômatos pode ser influenciada por inúmeros fatores ambientais, tais como condições de seca (Elias, 1995), altas temperaturas, altos índices de radiação UV-B (Daí *et al.*, 1995), altas concentração de CO_2 atmosférico (Schluter *et al.*, 2003), e altos índices de luminosidade (Gay & Hurd, 1975; Schluter *et al.*, 2003). Gay & Hurd (1975)

mostraram que plantas de tomates mantidas sobre baixa luminosidade apresentaram uma menor densidade estomática, enquanto nas plantas mantidas sob condições de maior luminosidade a densidade estomática aumentou significativamente. Estes resultados permitem explicar a maior densidade estomática em folíolos de moita, uma vez que disponibilidade de luz neste ambiente é significativamente maior do que em ambientes de mata. Esta maior densidade de estômatos em folhas de sol pode favorecer uma maior difusão de CO_2 e consequentemente aumentar a capacidade fotossintética (Woodward & Bazzaz, 1988; Woodward & Kelly, 1995; Lacke *et al.*, 2001; Schluter *et al.*, 2003).

Com relação às análises ecofisiológicas, a razão Fv/Fm refere-se ao rendimento quântico máximo do PSII (Baker & Rosenqvst, 2004). Esta variável é uma boa indicação se algum tipo de alteração durante o processo fotossintético ocorreu, uma vez que a redução dos valores de Fv/Fm indica uma redução da eficiência fotossintética do PSII provocada por algum dano na maquinaria fotossintética (Krause & Weiss, 1991). Bolhàr-Nordenkampf *et al.* (1989) sugerem que quando uma planta não apresenta nenhum dano ao seu aparelho fotossintético, os valores de Fv/Fm devem variar entre 0,75 e 0,85. A redução nos valores de Fv/Fm é um bom indicador de que está ocorrendo fotoinibição resultante de danos que podem ser provocados por inúmeros fatores ambientais tais como seca, frio, salinidade e luminosidade excessiva (Reigosa & Weiss, 2001). Segundo Björkman & Demming, (1987), os altos índices de luminosidade podem provocar o declínio da razão Fv/Fm, resultado de danos fotoinibitórios nos centros de reação do PSII. No entanto, os valores de Fv/Fm obtidos no presente trabalho, não indicaram nenhum tipo de estresse fotoquímicos, uma vez que os valores apresentaram uma variação entre 0,87 a 0,84, o que permite sugerir que as plantas estão bem aclimatadas às condições ambientais as quais estão submetidas.

A razão Fv/F0, assim como Fv/Fm, também faz referência ao rendimento quântico do PSII, no entanto, este parâmetro é caracterizado por refletir mais precisamente as mudanças fotoquímicas que a razão Fv/Fm (Paiva *et al.*, 2009). Segundo Roháček (2002), os valores determinados para Fv/F0 em plantas sadias variam entre 4 e 6, o que permite afirmar que as plantas analisadas não apresentaram estado de estresse fotoquímico, uma vez que os valores variaram entre 5,55 e 6,74. Resultado semelhante foi obtidos por Silva *et al.* (2010) em plantas de *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) expostas a altos e baixos índices de luminosidade. Este resultado juntamente como os obtidos de Fv/Fm confirmam o perfeito estado fisiológico dessas plantas no ambiente na qual estão inseridas.

A razão Fm/F0 está diretamente relacionada ao potencial hídrico das folhas e, sob condições de estresse hídrico severos, pode ser reduzida para valores próximos a 1, na qual não ocorre a produção de Fv (Fv = Fm – F0) (Reigosa & Weiss, 2001). A utilização deste parâmetro é um bom indicador para verificar se as plantas de *S. terebinthifolius*, que estão expostas à alta luminosidade, estão sofrendo algum tipo de déficit hídrico, e se este fator está influenciando no rendimento fotoquímico da planta. Inúmeros autores vêm estabelecendo esta relação entre o déficit hídrico e o rendimento fotoquímico (Pastenes *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2006; Zhou *et al.*, 2007; Lage-Pinto *et al.*, 2008). Lage *et al.* (2012) mostraram que plantas de *Xylopia sericea* (Annonaceae) expostas diretamente à alta luminosidade apresentam uma redução nos valores de Fm/F0, principalmente durante o período mais seco. Contudo, os resultados obtidos no presente trabalho mostraram que os valores de Fm/F0 não indicaram estado de estresse hídrico nas plantas de ambos os setores, uma vez que seus valores variaram de 7,74 a 6,55.

O "quenching fotoquímico" (qP) corresponde a porção de centro de reação abertos do PSII, o que representa a capacidade fotoquímica desse fotossistema, e reflete a dissipação da energia para a redução do NADP (Santos *et al.*, 2011). O "quenching não-fotoquímico" (NPQ) por sua vez, é um mecanismo de fotoproteção da planta contra altos índices de luminosidade, no qual o excesso de energia não-fotoquímica é dissipado na forma de calor (Maxwell & Johnson, 2000). Os valores encontrados de qP no presente trabalho foram maiores do que os de NQP em ambos os setores. Alguns autores têm relacionado os altos valores de qP a uma maior taxa de transferência de elétrons do complexo antena para o PSII ou a redução de processos relacionados à extinção não fotoquímica (NQP) (Chaloub *et al.*, 2010; Maxwell & Johnson, 2000). Esta característica é um bom indicador de que as plantas de *S. terebinthifolius* independentemente do setor ou horário estudado, apresentam um ótimo estado fisiológico, uma vez que grande parte da luz está sendo direcionada para os processos fotoquímicos.

Os menores valores de NPQ pode ser o resultado da não ativação dessa via de dissipação de energia, o que torna possível afirmar que as plantas investiram em outras formas para dissipação da energia excedente, não dependendo apenas dos papeis dos carotenóides (ciclo das xantofilas). Os maiores espessamentos dos folíolos de moita, observados em *S. terebinthifoius*, podem ter contribuído significativamente para a dissipação do excesso de luz na forma de calor (Gates, 1980; Larcher, 2000). O maior conteúdo de antocianinas e fenóis,

observados no presente trabalho, também podem ter contribuído na fotoproteção dessas plantas, uma vez que estes pigmentos podem atuar na manutenção da integridade das membranas celulares, através da captura de radicais livres, e na proteção da planta contra a fotoinibição, na qual atuam na preservação da maquinaria fotossintética (Gould *et al.*, 1995; Gabrielska *et al.*, 1999; Feild *et al.*, 2001, Paiva *et al.*, 2003).

Por fim, com relação à análise nutricional das folhas e ramos de *S. terebinthifolius*, nenhuma diferença significativa foi observada para os nutrientes analisados, o que sugere que o investimento da planta na construção de tecidos mais desenvolvidos e a manutenção da sua atividade fotossintética não necessitam de um maior aporte nutricional. Porém, é possível observar que mesmo não havendo diferenças significativas, a quantidade dos nutrientes avaliados foi maior nas folhas do que nos ramos, com a exceção da relação C/N. Segundo Malanova *et al.* (2002) os nutrientes podem ser constantemente repartidos entre folhas, ramos e flores dependendo da necessidade nutricional de cada uma dessas partes.

Apesar dos resultados não apontarem diferenças entre as concentrações de nitrogênio entre as folhas de moita e mata, é comum que folhas expostas a altos índices de luminosidade tenham uma maior conteúdo de nitrogênio, uma vez que este elemento será empregado na síntese de enzimas fotossintéticas (Björkman 1981; Murchie & Horton, 1997). Oguchi *et al.* (2003) mostraram que a maior parte do nitrogênio das folhas é direcionado à síntese da Rubisco, principalmente em folhas expostas a alta luminosidade.

A relação C/N é um bom indicador para prever a disponibilidade de nitrogênio no solo durante a decomposição de material vegetal (Nicolardot *et al.*, 2001). Materiais com valores de C/N entre 25 e 30 apresentam equilíbrio entre os processos de mineralização e imobilização (Allison, 1966). Os valores encontrados no presente trabalho são significativamente maiores do proposto por Allison (1966), o que sugere que a liberação de nitrogênio durante a decomposição das folhas e ramos de *S. terebinthifolius* para o solo é muito baixa. Para Aerts & De Caluwe (1997), a boa qualidade química de um tecido vegetal é caracterizado pela alta concentração de nitrogênio e a baixa razão C/N, o que, consequentemente, favorece os processos de decomposição e liberação de nitrogênio no solo (Palm *et al.*, 2001).

Neste sentido, os altos valores de C/N e baixos de nitrogênios encontrados podem estar relacionados aos baixos teores nutricionais do solo das restingas de Grussaí/Iquipari,

como mostrado por Assumpção (1998). Moraes *et al.* (1998) relatam que as restingas são caracterizadas por apresentar uma menor disponibilidade de nutrientes no solo quando comparadas a outros ecossistemas. Portanto, seria impróprio afirmar que *S. terebinthifolius* não apresenta grande potencial para aplicação em programas de enriquecimento do solo, uma vez que os altos valores C/N podem estar ligados a características intrínsecas do solo.

A partir dos resultados obtidos, é possível afirmar que as plantas de *S. terebinthifolius* investiram principalmente em aspectos estruturais para se adaptar as condições ambientas nas quais estão inseridas, uma vez que os parâmetros ecofisiológicos não apontaram nenhuma alteração fisiológica entre as plantas de mata e moita.

6. Conclusão

- A presença de domácias em forma de cavidade em folhas de Schinus terebinthifolius foi observada em folhas jovens até folhas completamente expandidas, e ocorrem apenas no 2° e 3° nó foliolar. Seu desenvolvimento se dá a partir de processos de dobramento das projeções aladas do pecíolo, sendo classificados em quatro estágios de desenvolvimento: estagio inicial, estágio intermediário inicial, estágio intermediário tardio e estágio de completo desenvolvimento.
- As folhas de Schinus terebinthifolius apresentam capacidade de adaptação estrutural em resposta às condições microclimáticas contrastante dos dois setores estudados, como exemplo: a forma das paredes papilosas do pecíolo; maior espessamento da lâmina foliar; e descontinuidade do feixe vascular em folhas de moita.
- Os canais secretores de Schinus terebinthifolius formam uma rede de ductos que permite a intercomunicação dos canais, e os componentes majoritários da secreção são alcalóides e mucilagem.
- A presença de compostos químicos como fenol, alcalóides e antocianinas presentes nos folíolos, pecíolo e nervura, pode estar atuando na proteção da planta contra os altos índices de luminosidade.
- As plantas de Schinus terebinthifolius apresentam uma ampla capacidade de ajustar seus aspectos morfo-anatômicos em decorrência das variações do regime de luminosidade entre os dois setores estudados.
- As análises ecofisiológicas não indicaram condições de estresse, e mostram um desempenho fotossintético similar entre os dois setores.
- Através dos resultados obtidos sugere-se que as plantas de moita investiram principalmente nos aspectos estruturais para se adaptar às condições de alta luminosidade, o que justifica a maior densidade de *Schinus terebinthifolius* na moita, onde esta espécie desempenha um papel importante como facilitador para o desenvolvimento de outras espécies.

7. 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.

Aerts, R., De Caluwe, H., 1997. Nutritional and plantmediated controls on leaf litter decomposition of Carex species. *Ecology* 78: 244–260.

Aerts, R. & Chapin III, F.S., 2000. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Reevaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecologica Res*earch 30: 2-67.

Allison, F.E., 1966. The fate of nitrogen applied to soils. Adv. Agron. 18: 219-258.

Anderson, J.M., 1986. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology* 37: 93–136.

Aniszewski, T., Ciesiolka, D., Gulewicz, K., 2001. Equilibrium between basic nitrogen compounds in lupin seeds with differentiated alkaloid content. *Phytochemistry* 57: 43-50.

Allen, S.E., 1989. Chemical Analysis of Ecological Materials. 2nd. Blackwell Scientific Publications. London.

Alpert, P. & Simms. E., 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285–297.

Alquini, Y., Bona, C., Boeger, M.R.T., Costa, C.G., Barros, C.F., 2003. Epiderme. In: Glória, B.A., Guerreiro, S.M.C. (Eds.). Anatomia Vegetal. UFV, Viçosa. p 87-107.

Anderson, J.M., 1986. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology* 37: 93–136.

Anderson, J.M. & Osmond, C.B., 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. In *Photoinhibition* (eds D.J. Kyle, C.B. Osmond & C.J. Arntzen). Elsevier. Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. 1-38p.

Appezzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro., 2006. Anatomia Vegetal. 2º Ed. UFV.

Araujo, D.S.D. de & Henriques, R.P.B., 1984. Análise florística das restingas do Estado do Rio de Janeiro. In: L. D. Lacerda; D. S. D. Araujo; R. Cerqueira; B. Turcq (Eds.) Restingas: Origem, Estrutura e Processos. CEUFF, Niterói. 159-194p.

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

Araujo, M.G.P., Mendonça, M.S., 1998. Escleromorfismo foliar de *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth. (Leguminosae-Papilionoideae) em três campinas da Amazônia Central. *Acta Amazonica* 28: 353-371.

Araujo, D.S.D. de & Peixoto, A.L., 1975. Renovação da comunidade vegetal de restinga após uma queimada. In: Anais do XXVI Congresso Nacional de Botânica. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 1-18p.

Araujo, D.S.D. de. Scarano, F.R., Sá, C.F. de., Kurtz, B.C. Zaluar, H.L.T., Montezuma, R.C.M. & Oliveira, R.C.de., 1998. Comunidades Vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. In: F. A. Esteves (Ed.) Ecologia das Lagoas Costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé, RJ. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 39-62p.

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.A.N & 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 Brasilica* 14: 301-315.

Baker, N.R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 89-113.

Baker, N.R., Rosenqvst, E., 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, 55: 1607-1621.

Bastos, E.O., Perazzolo M., Baptista, J.M.R., 1993. Variação do número de estômatos e micropêlos em *Paspalum vaginatum* SW. em relação às condições abióticas numa marisma do estuário da Lagoa dos Patos, Rs-Brasil. *Acta Bot. Bras.* 6: 105-117.

Barros, M.A.A., 1961. Domácias nas Angiospermas - Variações na Forma e na Localização. *Anais da E.S.A. Luiz de Queiroz* 132-146p.

Berlyn, G.P. & Miksche, J,P., 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State Univ. Press 326 pp.

Björkman O., **1981**. Responses to different quantum flux densities. In *Encyclopedia of Plant Physiology I* New Series (eds O.L. Lange, C.B. Osmond & H. Ziegler), Springer-Verlag, Berlin, Germany 57-107p.

Björkman, O., Demming, B., 1987. Photon yield of O2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 k among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 61-66.

Bolhàr-Nordenkampf, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., 1989. Chlorophyll fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology* 3: 497-514.

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

Brodersen, C.R. & Vogelmann, T.C., 2007. Do Epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light? *American Journal of Botany* 94: 1061-1066.

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* 24: 1408-1412.

Bowles, D.J. 1990. Defense related proteins in higher plants. *Biochemistry* 59: 837-907.

Boysen-Jensen P., 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Verlag von Gustav Fischer, Jena, Germany.

Buchholz, A., Schonherr, J., 2000. Thermodynamic analysis of diffusion of non-electrolytes across plant cuticles in the presence and absence of the plasticiser tributyl phosphate. *Planta* 212: 103–111.

Bukatsch, F., 1972. Bemerkungen zur Doppelfarbung: Astrablau-Safranin. Mikrokosmos 61: 255.

Campos, M.A.S., Uchida, T., 2002. Influência do sombreamento no crescimento de mudas de três espécies amazônicas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37: 281-288.

Carlquist, S., 2001. Comparative Wood Anatomi. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects do Dicotyledon Wood. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Carvalho, J. C. T., Gosmann, G., Schenkel, E. P., 2000. Compostos fenólicos simples e heterosídicos. In: SIMÕES, C. M. O. et al. (Eds.). Farmacognosia: da planta ao medicamento. Florianópolis: Universidade Federal do Rio Grande do Sul., 451-469p.

Carvalho, P.E.R., 1994. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA - SPI, Brasilia, Brasil, 640 pp.

Carvalho, F.A., Nascimento, M.T., Braga, J.M.A., Rodrigues, P.J.F.P., 2006. Estrutura da comunidade arbórea da floresta Atlântica de baixada periodicamente inundada na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57: 503-518.

Ceruks, M., Romoff, P., Fávero, O.A. & Lago, J.H.G., 2007. Constituíntes Fenólicos Polares de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). *Química Nova* 30: 597-599.

Chaloub, R.M., Reinert, F., Nassar, C.A.G., Fleury, B.G., Mantuano, D.G., Larkum, A.W.D., 2010. Photosynthetic properties of three Brazilian seaweeds. *Rev. Bras. Bot.* 33: 371-374.

Chamberlain, C. J., 1932. Methods in plant histology. 5^a. ed. Chigaco, The University of Chicago Press., 416p.

Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., Lee, D.W. & Fetcher, N., 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: S.S. Mulkey.; R.L. Chazdon. & A.P. Smith. Tropical forest plant ecophysiology. New York, Chapman & Hall. 643p.

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.

Correia, S.J., David, J.P., David, J.M., 2006. Metabólitos secundários de espécies secundários Anacardiaceae. *Química Nova* 29: 1287-1300.

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.

Costa, C.S.B., Seeliger, U. & Cordazzo, C.V., 1984. Aspectos da ecologia populacional do *Panicum racemosum* (Spreng) nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. In: L. D. Lacerda; D. S. D. Araujo; R. Cerqueira; B. Turcq (Eds.) Restingas: Origem, Estrutura e Processos. CEUFF, Niterói. 395-411p.

Crönquist, A., 1981. Na integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New Yourk, USA, 519p.

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

Daí, Q., Peng, S., Chavez, A., Vergara, B.S., 1995. Effects of UVB radiation on stomatal density and opening in rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany* 76: 65-70.

David, R. & Carde, J.P., 1964. Coloration différentielle des inclusions lipidiques et terpéniques des pseudophylles du *Pin maritime* au moyen du réactif nadi. Comptes Rendus Hebdomadaires dês Séances de l'Académie dês Sciences Paris, 258: 1338-1340.

De Wit, P.J. 2007. How plants recognize pathogens and defend themselves. *Cellular and Molecular Life Science*, In Press.

Dickison, W. C., 2000. Integrative plant antomy. San Diego. Harcourt Academic Press. 533p.

Duarte, M.R., Hayashi, S.S., 2005. Estudo anatômico de folha e caule de Pereskia aculeata Mill. (Cactaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia Brazilian Journal of Pharmacognosy* 15: 103-109.

Eamus, D., Myers, B., Duff, G., Williams, R., 1999. A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian savanna species of differing leaf life-span. *Photosynthetica* 36: 575-586.

Elias, P., 1995. Stomata density and size of apple tree growing irrigated and non-irrigated conditions. *Biologia* 50 115-118.

Episten, E. & Bloom, A.J., 2005. Mineral nutritions of plants: principles and perspectives. Sunderland: Sinauer associates. 400p.

Esau, K., 1965. Plant Anatomy, 2nd edn. John Wiley & Sons Inc, New York, USA.

Esteves, F.A., 1998. Lagoa Imboassica: Impactos Antrópicos, propostas mitigadoras e sua importância para a pesquisa ecológica. In: ESTEVES, F. De A.; Ecologia das lagoas costeiras do Parque nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé(RJ), Rio de Janeiro. 401- 429p.

Evans, J.R. & Loreto, F., 2000. Acquisition and diffusion of CO2 in higher plant leaves. In *Photosynthesis: Physiology and Metabolism* (eds R.C. Leegood, T.D. Sharkey & S. von Caemmerer. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 321-351p.

Evert, R.F. 2006. Esau's Plant anatomy : meristems, cells, and tissues of the plant body : their structure, function, and development / 3rd ed. Wiley-Interscience – USA.

Falkenberg, D.B., 1999. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, sul do Brasil. Florianópolis: Insula 28: 1-30p.

Fahn, A., 1990. Plant anatomy. Pergamon Press, Oxford, UK.

Feild, T.S., Lee, D.W., Holbrook, N.M., 2001. Why Leaves Turn Red in Autumn. The Role of Anthocyanins in Senescing Leaves of Red-Osier Dogwood. *Plant Physiology* 127: 566-574.

Ferreira, J.A.M., Eshuis, B., Janssen, A., Sabelis, M.W., 2008. Domatia reduce larval cannibalism in predatory mites. *Ecological Entomology* 33: 374–379.

Ferreti, A.R., Kageyama, P.Y., Arboez, G. de F., Santos, J.D. dos., Barros, M., Lorza, R.F., Oliveira, C. de., 1995. Classificação das espécies arbóreas em grupos ecológicos para revegetação com nativas no estado de São Paulo. *Florestar Estatístico* 3: 2-6.

Fleig, M., 1987. Anacardiaceae. Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul. Boletim do Instituto de Biociências 18:77p.

Fleig, M. & Klein, R.M., 1989. Anacardiáceas. Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí, Brasil, 64p.

Fonseca, C.R., 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* 82: 833 – 842.

Franceschi, V.R. & Nakata, P.A., 2005. Calcium Oxalate in Plants: Formation and Function. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 56: 41-71.

Freire, M.S.B., 1990. Levantamento florístico do Parque Estadual das Dunas de Natal, *Acta Botanica Brasilica* 4: 41-59.

Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. 2010. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica.

Furr. M., Mahlberg, P.G., 1981. Histochemical analysis of lacticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. *J Nat Prod* 44: 153-159.

Gabrielska, J., 1999. Anthocyanin extracts with antioxidant and radical scavenging effect. Zeitschrift fur naturforschung C-A *Journal of Biosciences* 54: 319-324.

Ganter, P. & Jollés, G., 1969. Histochimie normale et pathologique. Paris: Gauthier –Villars 1: 1904-1969.

Garnier, E., Laurent, G., Bellman, A., Debain, S., Berthelier, P., Ducout, B., Roumet, C., Navas, M.L., 2001. Consistency of species ordenação based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69-83.

Gates, D.M. 1980. Biophysical ecology. Springer-Verlag, New York, USA, Heidelberg, Berlin, Germany, 611p.

Gay, A.P. & Hurd, R.G., 1975. The influence of light on stomataldensity in the tomato. New Phytol. 75: 37-46.

Gaume, L. & McKey, D., 1998. Protection against herbivores of the myrmecophyte Leonardoxa africana (Baill.) Aubre`v. T3 by its principal ant inhabitant Aphomomyrmex afer Emery. *Comptes Rendus de l'Acade mie des Sciences* 321: 593 – 601.

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 and Biophysica Acta* 990: 87-92.

Gerlach, D. 1984. Botanishe Mikrotechnik. Stuttgart, Georg Thieme Verlag, 311p.

Glynn, P., Fraser, C., Gillian, A. 2003. Foliar salt tolerance of Acer genotypes using chlorophyll fluorescence. *Journal of Arboriculture* 29: 61-65.

Gong, Y., Rao, L., Yu, D., 2013. Abiotic Stress in Plants. *Agricultural Chemistry*. Capitulo 6. p. 113.

Gorton, H.L., Vogelmann, T.C., 1996. Effects of Epidermal Cell Shape and Pigmentation on Optical Properties of *Antirrhinum* Petals at Visible and Ultraviolet Wavelengths. *Plant Physiol* 11: 879-8238.

Gould K.S., Kuhn, D., Lee, D., Oberbauer, S.F. 1995. Why leaves are sometimes red. *Nature* 378: 241-242.

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H. et al. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.

Gunning, B.E.S., Steer, M.W., 1996. Plant Cell Biology: structure and function. USA, Jones and Bartlett Publishers. 134p.

Hanba, Y.T., Kogami, H., Terashima, I., 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. *Plant Cell and Environment* 25: 1021–1030.

Hay, J.D., Henriques, R.P.B. & Lima, D.M., 1981. Quantitative comparisons of dune and foredune vegetation in restinga ecosystems in the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 41: 55-662.

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.

Heil, M., McKey, D., 2003. Protective ant – plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 425 – 453.

Heywood, V.H., 1985. Flowering plants of the world, 2nd ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

Hikosaka, K., 2005. Leaf Canopy as a Dynamic System: Ecophysiology and Optimality in Leaf Turnover. *Annals of Botany* 95: 521–533.

Hikosaka K. & Terashima I., 1996. Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequence in sun and shade plants. *Functional Ecology* 10: 335–343.

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.

Holloway, P.J., 1982. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. In: Cutler DF, Alvin KL and Price CE (eds.). The plant cuticle. Academic Press, London, UK. pp 1-32.

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 Environ* 25: 85-93.

Holt, N.E., Zigmantas, D., Valkunas, L., Xiao-Ping, L., Niyogi, K.K, Fleming, G.R.,
2005. Carotenoid Cation Formation and the Regulation of Photosynthetic Light Harvesting. *Science* 307 433:435.

James, S.A., Bell, D.T., 2001. Leaf morphological and anatomical characteristics of heteroblastic *Eucalyptus globosus* ssp. globosus (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany* 49: 259-269.

Janzen, D.H., 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249 – 275.

Johansen, D. A., 1940. Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill Book Co. Inc., 523p.

Joly, C.A., Leitão Filho, H.F. & Silva, S.M., 1991. O Patrimônio Florístico. *In* Mata Atlântica (I.G. Câmara, coord.). Index/Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo. 97-125p.

Kageyama, P., Gandara, F.B., 2000. Revegetação de áreas ciliares. *In:* Rodrigues, R.R., Leitão Filho, H. de F. (eds): Matas ciliares: conservação e recuperação. Editora Universidade de São Paulo-USP, São Paulo, Brasil, 1-40p.

Keller, B., 1993. Structural cell-wall proteins. *Plant Physiology* 101: 1127–1130.

Kim, B-G. & Ngondya, I.B., 2010. Taxonomic Importance of Leaf Domatia of the Five Species of the Genus *Cornus* in Korea. *Journal of Agriculture & Life Science* 44: 79-82.

Kluge, M. & Ting, I.P., 1978. Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation. Berlin, Springer-Verlag.

Kolmogorov, M., Hollander, D.A. Wolfe, 1973. "Nonparametric statistical methods" Wiley.

Krause, G.H & Weis, E., 1991. Chlorophyll Fluorescence and Photosynthesis: The Basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Bioi.* 42: 313-49.

Kruskal, W.H., Wallis, W.A., 1952. Use of ranks in one-criterion varianceanalysis. J Amer Statist Assoc 47: 583–621.

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.

Lacerda, L.D. & Hay, J.D., 1982. Habitat of *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) in coastal sand dunes of Maricá, Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 30: 171-173.

Lage-Pinto, F., Bernini, E., Oliveira, J.G., Vitória, A.P., 2012. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. *Braz. J. Plant Physiol* 24: 95-106.

Lage-Pinto, F., Oliveira, J.G., Da Cunha, M., Souza, C.M.M., Rezende, C.E., Azevedo, R.A., Vitória, A.P., 2008. Chlorophyll a fluorescence and ultrastructural changes in

chloroplast of water hyacinth as indicators of environmental stress. *Environmental and Experimental Botany* 64: 307–313.

Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L., 1998. Plant Physiological Ecology. Berlim, Springer-Verlag.

Lamego, A.R.O., 1946. Homem e a Restinga. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro.

Lamego, A.R.O., 1974. O Homem e a Restinga. 2a ed. Editora Lidador, Rio de Janeiro.

Lamont, B. & Lamont, H., 2000. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. *Physiologia Plantarum* 110: 64-71.

Larcher, W., 2000. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima. 531 p.

Larcher de Carvalho, L., Boeger, M.R., Brito, A.F., Goldenberg, R. 2012. Morfologia das domácias foliares de *Miconia sellowiana* Naudin (Melastomataceae). *Biotemas* 25: 1-9.

Leakey, A.D.B., Ainsworth, E.A., Bernacchi, C.J., Rogers, A., Long, S.P., Ort, D.R., 2009. Elevated CO 2 effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* 60: 2859–2876.

Leroy, C., Jauneau, A., Quilichini, A., Dejean, A., Orivel, J., 2010. Comparative Structure and Ontogeny of the Foliar Domatia in Three Neotropical Myrmecophytes. *American Journal of Botany* 97: 557–565.

Leroy, C., Jauneau, A., Quilichini, A., Dejean, A., Orivel, J., 2008. Comparison between the Anatomical and Morphological Structure of Leaf Blades and Foliar Domatia in the Antplant Hirtella physophora (Chrysobalanaceae). *Annals of Botany* 101: 501–507.

Lenzi, M. & Orth, A.I., 2004a. Caracterização funcional do sistema reprodutivo da aroeiravermelha (*Schinus terebinthifolius* Raddi), em Florianópolis-SC, Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura* 26: 198-201.

Lenzi, M. & Orth, A.I., 2004b. Fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), em restinga da Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas* 17: 67-89.

Lorenzi, H. & Souza, V.C., 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. v.1. SãoPaulo, Ed. Plantarum.

Luz, C.L.S., 2011. Anacardiaceae R. Br. Na Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Dissertação (Mestrado em Botânica) – São Paulo – Instituto de Biociência da Universidade de São Paulo – USP.

Machado, S.R. & Carmello-Guerreiro, S.M., 2001. Estrutura e Desenvolvimento de Canais Secretores em Frutos de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). *Acta Botânica Brasilica* 15: 12-18

Malavolta, E., Favarin, J.L., Malavolta, M., Cabral, C.P., Heinrichs, R.H., Silveira, J.S.M., 2002. Repartição de nutrientes nos ramos, folhas e flores do cafeeiro. *Pesq. Agropec. Bras., Brasília* 37: 1017-1022.

Mancinelli, A.L. 1990. Interaction between Light Quality and Light Quantity in the Photoregulation of Anthocyanin Production. *Plant Physiol* 92: 1191-1195.

Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a test of whether one of two randomvariables is stochastically larger than the other. Ann Math Statist 18:50–60.

Marschner, H., 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.

Martínez, J.M., Nancy Alonso González, A.N. & Badell, B.J. 1996. Actividad Antimicrobiana del *Schinus terebenthifolius* Raddi (COPAL). Revista Cubana de Plantas Medicinais 1: 37-39.

Martins, S.E., Rossi, L., Paulo de Salles Penteado Sampaio, P.S.P & Magenta, M.A.G.
2007. Caracterização florística de comunidades vegetais de restinga em Bertioga, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 249-274.

Matos, C.H.C., Pallini, A., Bellini, L.L., de Freitas, R.C.P., 2006. Domácias e seu papel na defesa das plantas. *Ciência Rural, Santa Maria* 36: 1021-1026.

Mauseth, J.D. 1993. Water-stroring and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany* 72: 81-89.

Maxwell, K. & Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll Fluorescence – a pratical guide. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Bioi.* 42: 313-49.

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

Metcalfe, 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.

McGill, R., Tukey, J.W., Larsen, W.A., 1978. Variations of box plot. Amer Statist 32: 12–16.

Medina, E., Garcia, V., Cuevas, E., 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: Relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of upper Rio Negro region. *Biotropica* 22: 51-64.

Menezes, L.F.T. de & Araujo, D.S.D de., 1999. Estru-tura de duas formações vegetais do cordão exter-no da Restinga de Marambaia, RJ. *Acta Botanica Brasilica* 13: 223-235.

Michelangeli, F.A., 2000. A cladistic analysis of the genus Tococa (Melastomataceae) based on morphological data. *Systematic Botany* 25: 211 – 234.

Michelangeli, FA., Stevenson, D.W., 2004. Comparative morphology, anatomy and development of ant-domatia in Neotropical Melastomataceae. International Congress of Botany, August 2004, Snowbird, Utah.

Morellato, L.P.C., Haddad, C.F.B., 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest Biotropica 32: 786-792.

Moraes, R.M.de., Delitti, W.B.C., Rinaldi, M.C.S.R., Rebelo, C.F., (1998). Ciclagem mineral em mata atlântica de encostas e mata sobre resting, Ilha do Cardoso-SP; nutrients na serapilheira acumulada. *Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros*. São Paulo, ACIESP 2: 71-77.

Mouget, J., Tremblin, G., 2002. Suitability of the fluorescence monitoring system (FMS, Hansatech) for measurement of photosynthetic characteristics in algae. *Aquatic Botany* 74: 219-231.

Murchie, E.H. & Horton, P,. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant Cell and Environment* 20, 438–448.

Murray-Smith, C., Brummitt, N.A., Oliveira Filho, A.T., Bachman, S., Moat, J., Lughadha, E.M., Lucas, E.J., 2009. *Conservation Biology* 23: 151-163.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B & Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

Myers, D.A., Vogelmann, T.C., Bornman, J.F., 1994. Epidermal focusing and effects on light utilization in *Oxalis acetosella*. *Physiol Plant* 91: 651-656.

Nakata, P.A., 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science* 164: 901-909.

Nicolardot, B., Recous, S. & Mary, B., (2001). Simulation of C and N mineralisation during crop residue decomposition: A simple dynamic model based on the C/N ratio of the residues. *Plant Soil* 228: 83-103.

Niinemets, Ü. & Kull, K., 2003. Leaf structure vs. nutrient relationship vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. *Acta Oecologica* 24: 209-219.

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

Nobel, P.S., 1977. Internal leaf area and CO2 resistance: Photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. *Physiologia Plantarum* 40: 137–144.

Noguchi, K., Sonoike, K., Terashima, I., 1996. Acclimation of respiratory properties of leaves of *Spinacia oleracea* L., a sun species, and of *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don., a shade species, to changes in growth irradiance. *Plant and Cell Physiology* 37: 377–384.

Norton, A.P., English-Loeb, G., Gadoury, D., Seem, R.C., 2000. Mycophagous mites and foliar pathogens: leaf domatia mediate tritrophic interactions in grapes. *Ecology* 81:490-499.

Nunes, J.A.A., 1998. Caracterização estrutural fisionômica e florística da vegetação de restinga do complexo lagunas Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ. Dissertação (Mestrado em Biociências e Biotecnologia) – Campos dos Goytacazes – Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF.

O'Dowd, D.J. & Willson, M.F., 1991. Associations between mites and leaf domatia. *Trends Ecol Evol* 6: 179-182.

Oertli, J.J., Lips, S.H., Agami, M. 1990. The strenght of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. *Acta Oecologica* 11: 281-289.

Oguchi, R., Hikosaka, K., Hiura, T., Hirose, T., 2006. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia* 149: 571–582.

Oguchi, R., Hikosaka, K. & Hirose, T., 2005. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. Plant, Cell and Environment 28: 916–927.

Oguchi, R., Hikosaka, R., Hirose, T., 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant Cell and Environment* 26: 505–512.

Paiva, L.B., de Oliveira, J.G., Azevedo, R.A., Ribeiro, D.R., da Silva, M.G., Vitória, A.P.,
2009. Ecophysiological responses of water hyacinth exposed to Cr³⁺ and Cr⁶⁺. Environmental and Experimental Botany 65: 403–409.

Paiva, E.A.S., Isaias, R.M.S., Vale, F.H.A., Queiroz, C.G.S., 2003. The Influence of Light Intensity on Anatomical Structure and Pigment Contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) Leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46: 617-624.

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

Palm, C.A., Gachengo, C.N., Delve, R.J., Cadisch, G., Killer, K.E., 2001. Organic Inputs for Soil Fertility Management in Tropical Agro ecosystems: Application of um Organic Resource Database, Agriculture, *Ecosystems & Environment* 83:27 42.

Pastenes, C., Pimentel, P., Lillo, J., 2005. Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *J. Exp. Bot.* 56: 425-433.

Pell, S.K., Mitchell, J.D., Miller, A.J., Lobova, T.A., 2011. Anacardiaceae. In K. Kubitzki (Ed.) The families and genera of vascular plants. X. Flowering plants. Eudicots. Sapindales, Curcubitales, Myrtales. Springer, Berlin 7-50p.

Pearcy, R.W., 1990. Sunflecks and Photosynthesis in Plant Canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41: 421-453.

Pereira, O.J., 1990. Caracterização fitofisionômica da restinga de Setiba - Guarapari/ES. In Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira (S. Watanabe, coord.). Aciesp, São Paulo, 3: 207-219.

Pfadenhauer, J., 1978. Contribuição ao conhecimento da vegetação e de suas condições de crescimento nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Biologia 38: 827-836.

Pigliucci, M., Whitton, J., Schlichting, C.D., 1995. Reaction norms of Arabidopsis. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *J. evol. Biol.* 8: 421-438.

Poulson, M.E. & Vogelmann, T.C., 1990. Epidermal focussing and effects upon photosynthetic light-harvesting in leaves of *Oxalis. Plant Cell Environ* 13: 803-811.

Portal Conservation International. http://www.conservation.org/ Acessado em 22 de agosto de 2013.

Portal Flickr. http://www.flickr.com/photos/restingas/page9/ Acessado em 24 de agosto de 2013.

Portal SOS Mata Atlântica. http://www.sosmatatlantica.org.br/ Acessado em 22 de agosto de 2013.

Pyykko, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian erophytic plants. *Annales Botanici Fennice* 3: 453-622.

Quinet, A., Callado, H.C., Barros, C.F., Lima, H.C., Braga, J.M., Lima, M.P.M., Guedes-Bruni, R.R., Drumond, R.M.A.P., Silva Neto, S.J., Pessoa, S.V.A., 2000. Mata Atlântica, 500 anos. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, (CR-ROM).

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.

Reys, M.M. do C., 1997. Manuscritos de Manoel Martinz do Couto Reys, 1785. Arquivo Público do Estado do Rio de Janeiro.

Ribeiro, R.V., Souza, G.M., Oliveira, R.F., Machado, E.C., 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 149-161.

Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., Pigliucci, M., 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9: 981–993.

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.

Roche, P., Díaz-Burlinson, M., Gachet, S., 2004. Congruency analysis of species ordenação based on leaf traits: which traits are the more reliable. *Plant Ecology* 174: 37-48.

Roháček, K., 2002. Chorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships. Photosynthetica 40:13-29.

Roshchina, V. V. & Roshchina V. D., 1993. The excretory function of higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

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.

Rôças, G., Scarano, F.R., Barros, C.F., 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Tress* 11: 469-473.

Rodrigues, T.M., dos Santos, D.C., Machado, S.R., 2011. The role of the parenchyma sheath and PCD during the development of oil cavities in *Pterodon pubescens* (Leguminosae-Papilionoideae). *Comptes Rendus Biologies* 334: 535-543.

Romero, G.Q. & Benson, W.W., 2005. Biotic interactions of mites, plants and leaf domatia. *Current Opinion in Plant Biology* 2005 8: 436–440.

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.

Sabbi, L.De B., Ângelo, A.C., Boeger, M.R., (2010). Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de Schinus terebinthifolius Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. Iheringia, Sér. Bot., Porto Alegre, 65 171-181p.

Sage, F.R. & Pearcy, R.W. 1987. The Nitrogen Use Efficiency of C3 and C4 Plants. *Plant Physiol* 84: 959-963.

Salleo, S., Nardini, A., Gullo, M.A.L., 1997. Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought? *New Phytologist* 135: 603-612.

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.

Santos, M. & Almeida, S.L., 1995. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico das domácias em espécies de *Ocotea* aubl. (Lauraceae) da região sul do Brasil. *Insula Florianópolis* 24: 73-97.

Santos, A.C.A., Rossato, M., Serafini, L.A., Bueno, M., Crippa, L.B., Sartori, V.C., Dellacassa, E., Moyna, P., 2010. Efeito fungicida dos óleos essenciais de Schinus molle L. e Schinus terebinthifolius Raddi, Anacardiaceae, do Rio Grande do Sul. Revista Brasileira de Farmacognosia, *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 20: 154-159.

Scarano, F.R., 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain forest. *Annals of Botany* 90: 517–524.

Scheiner, S.M., 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:35-68.

Schlichting, C.D., 1986. The evolution phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.

Schluter, U., Mushak, M., Berger, D., Altmann, T., 2003. Photosyntetic performance of an Arabidopsis mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. *Journal of Experimental Botany* 54: 867-874.

Schonherr, J., Riederer, M., 1989. Foliar Penetration and Accumulation of Organic Chemicals in Plant Cuticles. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* 108: 1-70.

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

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

Shewry, P.R., Lucas, J.A., 1997. Plant proteins that confer resistance to pests and pathogens. Advances In Botanical Research Incorporating Advances In Plant Pathology 26: 135-192.

Silva, M.M.P., Vasquez, H.M., Bressan-Smith, R., da Silva, J.F.C., Erbesdobler, E.D., Junior, P.S.C.A., 2006. Eficiência fotoquímica de gramíneas forrageiras tropicais submetidas à deficiência hídrica. *Revista Brasileira de Zootecnia* 35: 67-74.

Silva, A.S., Oliveira, J.G., Da Cunha, M., Vitória, A.P., 2010. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in Byrsonima sericea DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. Braz. J. Plant Physiol 22: 245-254.

Soares, A.M.S. & Machado, O.L.T., 2000. Defesa de plantas: Sinalização química e espécies reativas de oxigênio. *Revista Trópica – Ciências Agrárias e Biológicas* 1-9p.

Sommer-Knudsen, J., Bacic, A., Clarke, A.E., 1998. Hydroxypro-line-rich plant glycoproteins. *Phytochemistry* 47: 483–497.

Souza, R.C.O.S.de. & Marquete, O., 2000. *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. *Rodriguésia* 51: 133-142.

Stearns, A.D., 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscence* 39:436-445.

Strauss-Debenedetti, S. & Berlyn, G.P., 1994. Leaf anatomical responses to light in life tropical Moraceae of different successional status. *American Journal Botany* 81: 1582-1591.

Suguio, 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.

Suzuki, M.S., 1997. Abertura da Barra na Lagoa de Grussaí, São João da Barra, RJ: Aspectos hidroquímicos, dinâmica da comunidade fitoplanctônica e metabolismo. Tese (Doutorado em Biociências e Biotecnologia) – Campos dos Goytacazes – Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF.

Taiz, L., Zeiger, E., 2013. Fisiologia vegetal. 5^a 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 CO2-concentration mechanism in C4photosynthesis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 102, 16898–16903

Terashima, I., Miyazawa, S.I., Hanba, Y.T., 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO2 diffusion in the leaf. *Journal of* Plant Research 114: 93–105.

Terashima, I. & Hikosaka K., 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell and Environment* 18: 1111–1128.

Terashima, I. & Saeki, T., 1985. A New Model for Leaf Photosynthesis Incorporating the Gradients of Light Environment and of Photosynthetic Properties of Chloroplasts within a Leaf. *Ann Bot*. 56: 489-499.

Turner, I.M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? Functional Ecology 8: 669-675.

Upadhyaya, M.K. & Furness, N.H. 1994. Influence of intensity and water stress on leaf surface characteristics of *Cynoglossum officinale*, Centaurea spp. and *Tragopogon* spp. *Can. J. Botany* 72: 1379-1386.

Van Kooten, O. & Snel, J.F.H., 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* 25: 147-150.

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.

Villar, R., Merino, J., 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213-226.

Vogelmann, T.C., Bornman, J.F., Yates, D.M., 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. Physiol Plant (in press).

Vogelmann, T.C & Martin, G., 1993. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant Cell Environment* 16: 65-72.

Yano, S. & Terashima, I., 2004. Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. *Plant Cell and Environment* 27: 781–793.

Yano, S. & Terashima, I., 2001. Separate Localization of Light Signal Perception for Sun or Shade Type Chloroplast and Palisade Tissue Differentiation in *Chenopodium album. Plant Cell Physiology* 42: 1303-1310.
Yin G., Liqun R., Diqiu Yu., 2013. Abiotic Stress in Plants. Agricultural Chemistry 6: 1:40.

Waechter, J.L., 1990. Comunidades vegetais das restingas do Rio Grande do Sul. 11 Simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura,função e manejo. ACIESP. v.3, p.223-48. (Publicação ACIESP, 71-3).

Welker, O.A. & Furuya, S. 1994. Surface structure of leaves in heat tolerant plants. J. Agron. Crop. Sci 173: 279-288.

Wellburn, A.R., 1994. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well astotalcarotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307-313.

Wied-Neuwied, M., 1996. Viagem ao Brasil. São Paulo: Itatiaia. 2º Série, 156-546p.

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

Wittler, G.H. & Mauseth, J.D., 1984. Schizogeny and Ultrastructure of Developing Latex Ducts in *Mammillaria guerreronis* (Cactaceae). *Amer. J. Bot.* 71: 1128-1138.

Woodward, F.I. & BAZZAZ, F.A., 1988. The Responses of Stomatal Density to CO2 Partial Pressure. *Journal of Experimental Botany* 39: 1771-1781.

Woodward, F.L. & Kelly, C.K. 1995. The influence of CO2 concentration on stomatal density. *New Phytol* 131: 311-327.

Wright, I.J., Cannon, K., 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology* 15: 351-359.

Wright, I.J., Westoby, M., Reich, P.B., 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90: 534-453.

Zar, J.H., 1996. Biostatistical Analysis. 3rd. edn. Prentice Hall, New Jersey.

Zhou, Y., Lam, H.M., Zhang, J., 2007. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. *J. Exp. Bot.* 58: 1207-1217.