

ATRIBUTOS FUNCIONAIS DA FOLHA E DO LENHO DE *Byrsonima sericea* DC. (MALPIGHIACEAE) EM DUAS FITOFISIONOMIAS CONTRASTANTES DA COSTA ATLÂNTICA BRASILEIRA

**VANESSA XAVIER BARBOSA DA SILVA**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY  
RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO DE 2020

ATRIBUTOS FUNCIONAIS DA FOLHA E DO LENHO DE *Byrsonima sericea* DC. (MALPIGHIACEAE) EM DUAS FITOFISIONOMIAS CONTRASTANTES DA COSTA ATLÂNTICA BRASILEIRA

**VANESSA XAVIER BARBOSA DA SILVA**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Maura Da Cunha

Coorientadora: Profa. Dra. Ângela Pierre Vitória

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO DE 2020

## FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

S586 Silva, Vanessa Xavier Barbosa da.

ATRIBUTOS FUNCIONAIS DA FOLHA E DO LENHO DE *Byrsonima sericea* DC.  
(MALPIGHIACEAE) EM DUAS FITOFISIONOMIAS CONTRASTANTES DA COSTA ATLÂNTICA  
BRASILEIRA / Vanessa Xavier Barbosa da Silva. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2020.

88 f. : il.

Bibliografia: 63 - 88.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte  
Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biotecnologia e Biotecnologia, 2020.

Orientadora: Maura da Cunha.

1. Anatomia do lenho. 2. Ecofisiologia. 3. Mata Atlântica. 4. Morfoanatomia foliar. I.  
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

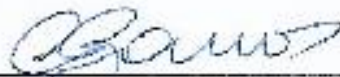
**ATRIBUTOS FUNCIONAIS DA FOLHA E DO LENHO DE *Byrsonima sericea* DC. (MALPIGHIACEAE) EM DUAS FITOFISIONOMIAS CONTRASTANTES DA COSTA ATLÂNTICA BRASILEIRA**

**VANESSA XAVIER BARBOSA DA SILVA**

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

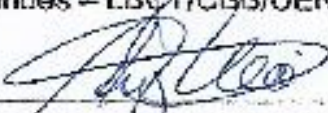
Aprovada em: 18 / 02 / 2020

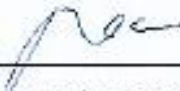
Comissão examinadora:

  
\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Cláudia Franca Barros – LBE/JBRJ (Titular Externo)

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Dr. Eliemar Campos Irini – LMGV/CCTA/UENF (Titular Interno)

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Saulo Pireda Fernandes – LBCT/CBB/UENF (Titular Interno)

  
\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Ângela Pierre Vitória – LCA/CBB/UENF (Co-orientadora)

  
\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Maura Da Cunha – LCA/CBB/UENF (Orientadora)

“O começo de todas as ciências é o espanto de as coisas serem o que são.”

(Aristóteles)

## AGRADECIMENTOS

A Deus, Único e Criador, pelo dom da vida, luz, sabedoria e por sempre me mostrar o caminho nos meus momentos mais difíceis.

Ao meu marido, Tarik, por ser o primeiro a me apoiar, a incentivar os meus sonhos, a me mostrar que as coisas são possíveis, por estar ao meu lado e cuidar de mim sempre.

Aos meus pais, Sônia e Virmondos, por me ensinarem valores e sentimentos, por serem meu refúgio e conforto nas dificuldades, me dar carinho e sustento, e por sempre me incentivarem para que eu possa conquistar os meus sonhos.

Aos meus irmãos, Patrícia, Pablo e Felipe, por sempre me dar alegria nos momentos de tristeza, por me incentivarem a persistir quando as coisas estão difíceis, e por sempre estarem comigo me fazendo sorrir.

À minha amiga Letícia, por me apoiar e me acompanhar na minha jornada, por dividir comigo as situações do meio acadêmico, me consolar nos momentos ruins e por me fazer rir quando não há mais saída, rs.

À minha orientadora, Dra. Maura Da Cunha, pela compreensão, carinho, incentivo e acima de tudo, paciência. Por sempre acreditar em mim, e por ser minha grande inspiração nessa jornada acadêmica.

Aos meus amigos, família e grupo de anatomia vegetal da UENF: Saulo, Marcos Fubá, Camilla, Glazi, Gabriel, Priscila, Neilor, Dhiego, Renata, Marcela, João, Tio Gil, Guilherme, Lara, Nicolly, ex-mauretes, & novos mauretes.

À Profa. Ângela, pela paciência, auxílio e incentivo nesta jornada.

Aos membros da banca Dr. Eliemar Campostrini, Dra. Claudia Franca Barros, Dr. Saulo Pireda Fernandes.

Aos professores, técnicos e funcionários do LBCT e LCA.

E a todas as pessoas que estiveram comigo durante esse processo, me apoiando, incentivando e colaborando para que este trabalho se tornasse possível. Muito obrigada!

## Sumário

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>10</b>
1.1 DIVERSIDADE E AMEAÇAS QUE COMPÕEM UMA FLORESTA TROPICAL BRASILEIRA.....	12
1.2 AS RESTINGAS COMO FORMAÇÕES PIONEIRAS E ASSOCIADAS À MATA ATLÂNTICA.....	13
1.3 ESTRATIFICAÇÃO E HETEROGENEIDADE DAS FLORESTAS OMBRÓFILAS DENSAS.....	14
1.4 RESPOSTAS DAS PLANTAS ÀS CONDIÇÕES AMBIENTAIS: ALTERAÇÃO NA MORFOANATOMIA E FISIOLOGIA DA FOLHA.....	16
1.5 ANATOMIA DO LENHO.....	19
1.6 A FAMÍLIA MALPIGHIACEAE JUSS., O GÊNERO <i>BYRSONIMA</i> E A ESPÉCIE <i>BYRSONIMA SERICEA</i> DC.....	20
<b>2. OBJETIVO GERAL</b> .....	<b>23</b>
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	23
<b>3. MATERIAIS &amp; MÉTODOS</b> .....	<b>24</b>
3.1 CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO .....	24
3.1.1 <i>Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Caruara</i> ....	24
3.1.2 <i>Parque Estadual da Ilha Grande</i> .....	26
3.2.3 <i>Caracterização microclimática das áreas de estudo</i> .....	28
3.2 SELEÇÃO DA ESPÉCIE E COLETA DE MATERIAL BOTÂNICO.....	28
3.3 PREPARO DE AMOSTRAS PARA MICROSCOPIA ÓPTICA.....	30
3.4 ANÁLISES ULTRAESTRUTURAIS.....	31
3.5 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS FOLHAS .....	31
3.6 MENSURAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS DAS FOLHAS .....	31
3.7 PREPARO DE AMOSTRAS DO LENHO .....	32
3.7.1 <i>Condutividade hidráulica teórica e índices de vulnerabilidade e mesomorfia</i> 33	
3.8 TROCAS GASOSAS .....	34
3.9 EMISSÃO DE FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA A .....	34
3.10 MEDIDAS DA CONCENTRAÇÃO DOS PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS .....	34
3.11 ANÁLISE ESTATÍSTICAS .....	35
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>35</b>
4.1 ATRIBUTOS MORFOANATÔMICOS E ULTRAESTRUTURAIS DA FOLHA DE <i>BYRSONIMA SERICEA</i> DC.....	35
4.2 ANÁLISES FISIOLÓGICAS .....	40
4.3 CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA DO LENHO DE <i>BYRSONIMA SERICEA</i> .....	43

4.4	ATRIBUTOS FUNCIONAIS DO LENHO E CONDUTIVIDADE HIDRÁULICA TEÓRICA (KH) .	44
4.5	ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS .....	45
<b>5.</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>49</b>
<b>6.</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>63</b>



## RESUMO

*Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) é uma espécie nativa, possui ampla distribuição e ocorre em restingas e florestas ombrófilas da Mata Atlântica. As restingas são ecossistemas que possuem baixa disponibilidade hídrica e altas irradiâncias, exigindo certos ajustes nas anatomias da folha e do lenho de algumas espécies. Do outro lado, as florestas ombrófilas não possuem período seco pronunciado, conferindo maior disponibilidade hídrica para as plantas. Entretanto, as variações na irradiância nesse ambiente podem interferir na taxa fotossintética líquida das plantas. Apesar de ser uma estrutura conservativa, o lenho também pode demonstrar influências sobre as condições ambientais. Nesse sentido, o presente trabalho visa identificar quais foram os atributos funcionais da folha e do lenho que tornaram *B. sericea* apta a co-ocorrer em ambientes tão contrastantes. Para isso, foram realizadas análises de microscopia óptica e eletrônica de transmissão, a fim de observar as características morfoanatômicas e ultraestruturais da espécie. Análises do rendimento quântico do PSII, e de trocas gasosas foram realizadas para avaliar o desempenho fotossintético das espécies. As amostras do lenho foram coletadas e processadas seguindo as recomendações do IAWA Committee. Os indivíduos na restinga apresentaram folhas mais espessas, com parênquimas paliçádico e lacunoso mais espessos, elementos de vaso numerosos e de menor calibre e pontuações inter e raio-vasculares maiores, refletindo respostas aclimatativas às condições de altas irradiâncias e de déficit hídrico. As análises fisiológicas demonstraram maiores taxas fotossintéticas e uma maior eficiência intrínseca do uso da água. As análises de fluorescência não demonstraram condições de estresse em nenhuma das áreas. Já os indivíduos na floresta, apresentaram maior área foliar, maior espessura da epiderme abaxial, maiores teores de clorofila a e b, fibras de maior diâmetro e lúmen, elementos de vaso de maior calibre e menor frequência, favorecendo uma maior condutividade hidráulica. Os resultados demonstraram que ajustes nos atributos funcionais da folha e do lenho permitiram a co-ocorrência de *Byrsonima sericea* na restinga e na floresta.

**Palavras-chave:** Anatomia do lenho, Ecofisiologia, Mata Atlântica, Morfoanatomia foliar

## ABSTRACT

*Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) is a native species, has wide distribution and occurs in restingas and pluvial forests of the Atlantic Forest. Restingas are ecosystems with low soil moisture and high irradiance, which requires certain adjustments in leaf and wood anatomies from some species. On the other hand, pluvial forests provide water availability for the plants throughout the year. However, light variations in this environment can interfere with the net photosynthetic rate of plants. Despite being a conservative structure, the wood can also demonstrate influences on environmental conditions. In this sense, the present work aims to identify which were the functional traits of leaf and wood of *B. sericea* that made this species able to co-occur in such contrasting environments. For this, optical microscopy and transmission electron analyzes were performed in order to observe the morphoanatomical and ultrastructural characteristics of the species. Analyzes of the quantum yield of PSII and gas exchange were carried out to evaluate the photosynthetic performance of the species. The wood samples were collected and processed following the recommendations of the IAWA Committee. The individuals in restinga had thicker leaves, with thicker palisade and spongy parenchyma, numerous vessel elements of smaller diameter and larger inter and vascular-ray pits, reflecting acclimation strategies for high irradiance and water deficit conditions. The physiological analyzes showed higher photosynthetic rates and greater intrinsic water use efficiency in restinga. Fluorescence analyzes did not show stress conditions in any of the areas. The individuals in the forest, on the other hand, had a larger leaf area, thicker abaxial epidermis, higher levels of chlorophyll a and b, larger diameter of the fibers and the lumen, vessel elements of a larger diameter and less frequency, favoring greater hydraulic conductivity. The results showed that adjustments in the functional traits of the leaf and the wood allowed *Byrsonima sericea* to co-occur in restinga and forest.

**Keywords:** Wood anatomy, Ecophysiology, Atlantic Forest, Leaf morphology

## 1. INTRODUÇÃO

Atualmente, segundo Beech *et al.* (2017), o Brasil é o país com a maior biodiversidade de espécies arbóreas no mundo, cerca de 8.715 espécies, além de ser o país com a maior quantidade de espécies de árvores endêmicas (4.333 espécies). Parte dessa biodiversidade é atribuída ao bioma da Mata Atlântica, o qual possui cerca de 20.000 espécies de plantas e com elevado grau de endemismo (Mittermeier *et al.*, 2011). Entretanto, cerca de 1.544 espécies de plantas no bioma estão ameaçadas e a cobertura vegetal consiste em muitas áreas fragmentadas e urbanizadas, restando apenas cerca de 28% da sua cobertura vegetal nativa (Martinelli & Moraes, 2013; Rezende *et al.*, 2018).

Devido ao elevado grau de ameaça, a Mata Atlântica é considerada uma região prioritária de conservação e está inclusa entre os principais dos 34 *hotspots* mundiais, isto é, zonas de biodiversidade que necessitam de conservação urgentes (Myers *et al.*, 2000; Rezende *et al.*, 2018). Béllard *et al.* (2014) relatam, ainda, o bioma como um dos três *hotspots* mais vulneráveis às mudanças de paisagem, como alterações climáticas, invasão de espécies exóticas e uso de terras através da urbanização. Tais classificações são atribuídas, principalmente, pela maior vulnerabilidade à extinção na qual as espécies no bioma estão atribuídas, seja pela diminuição de hábitat devido à ação antrópica ou por eventos climáticos extremos (Urban, 2015).

Nesse sentido, o histórico contínuo de pressão antrópica sob as florestas tropicais em virtude do crescimento urbano é um dos principais fatores da redução e fragmentação desses ecossistemas (Kettle & Koh, 2014). O desflorestamento acelerado da Mata Atlântica ameaça uma riqueza biológica distinta e exclusiva que suscita da diversidade de fitofisionomias associadas ao bioma, tais como as restingas (Scarano & Ceotto, 2015). Formadas através de milhares de anos por deposições sedimentares fluviais e lacustres nas planícies costeiras (Silva, 1999), as restingas abrigam uma diversidade ecológica especializada devido às características microclimáticas do ecossistema (Cerqueira, 2000; Scarano, 2002).

A temperatura elevada e a baixa disponibilidade hídrica são uns dos principais filtros ambientais que restringem o estabelecimento de algumas espécies nas restingas (Bachtold & de Melo Junior, 2015). Em contrapartida, as florestas ombrófilas possuem uma dinâmica sucessional responsável por uma grande riqueza de espécies devido ao elevado regime de chuvas bem distribuídos ao longo do ano, conferindo ao

ambiente uma estratificação de dossel (Bonnet & Queiroz, 2006; Meireles, Shepherd, Kinoshita, 2008; De Souza *et al.*, 2016). Como consequência, as espécies nesse ambiente desenvolvem respostas aclimatativas ao intenso sombreamento, otimizando a captação de luz para ser utilizada nos processos fotossintéticos (Schorn & Galvão, 2006; De Melo Júnior *et al.*, 2017).

A folha e o lenho são exemplos de órgãos das plantas, dentre outros, que também respondem às características abióticas do meio, podendo apresentar variações morfoanatômicas em diferentes microclimas (Niinemets & Kull, 1999; Marques *et al.*, 2007). Em ambientes xéricos, como as restingas, as plantas possuem folhas mais suculentas e lenho com maior quantidade de elementos de vaso para se adaptarem à escassez hídrica do ambiente (Rosado & De Mattos, 2007; Da Silva & De Melo Júnior, 2017). Além disso, pode ocorrer uma redução da condutância estomática nas folhas para prevenir a perda de água por transpiração controlando a condutividade hidráulica da planta (Sperry, 2000; Buckley, 2017). Por outro lado, em ambientes com maior disponibilidade hídrica como as florestas ombrófilas, é possível observar maior diâmetro das fibras e do lúmen, além de elementos de vaso mais largos, a fim de providenciar suporte ao xilema secundário, atributos que aumentam a eficiência do transporte de água (Sonsin *et al.*, 2012; Beeckman, 2016). Além disso, nas áreas de sub-bosque, as folhas possuem uma maior área e menor razão clorofila a / clorofila b, sendo necessário otimizar a captação de luz e absorção de energia, uma vez que a vegetação se torna mais densa nessas áreas (Taiz & Zeiger, 2013; De Melo Júnior *et al.*, 2017). Estudos sobre as respostas fotossintéticas e/ou as relações hídricas das plantas são abundantes na literatura, entretanto, associações entre as estruturas morfológicas e os efeitos da variação de disponibilidade hídrica em espécies da Mata Atlântica ainda são escassos (Pireda *et al.*, 2019; Vitória *et al.*, 2019).

A família Malpighiaceae possui ampla distribuição geográfica e ocupa uma variedade de habitats da Mata Atlântica, podendo ocorrer em ecossistemas contrastantes como as florestas ombrófilas e as restingas (Alexandrino, Sousa, Bastos, 2011; Mamede & Francener, 2015; Almeida & Mamede, 2016). Estruturas bem diversificadas estão presentes na família, como frutos alados e não-alados, inflorescências polimórficas, além de elaióforos nas bases das sépalas que servem de recompensa às abelhas polinizadoras (Anderson, 1990; Anderson, 2004; Anderson, Anderson, Davis, 2006). O segundo maior gênero da família, *Byrsonima*, é

muito conhecido na indústria alimentícia devido a algumas espécies possuírem frutos carnosos e de alto valor nutritivo (Anderson, 1990; Guimarães & Silva, 2008). Entretanto, pouco é encontrado na literatura em relação à espécie *Byrsonima sericea*. As informações se restringem a poucos estudos sobre a biologia reprodutiva, formação de galhas no caule, trabalhos fitoquímicos e aclimação da espécie sob regimes de luz distintos (Teixeira & Machado, 2000; Dos Santos & Varanda, 2007; Dunley, Freitas, Galetto, 2009; Silva *et al.*, 2010; Guimarães, Cruz, Vieira, 2014; Teixeira *et al.*, 2015; Fraige *et al.*, 2016). Além disso, a anatomia do lenho da espécie parece não ter sido descrita ainda ou registros sobre o assunto são escassos na literatura.

Desse modo, análises comparativas da folha e do lenho de *Byrsonima sericea* em ecossistemas distintos da Mata Atlântica se tornam interessantes para diferenciar respostas ambientais de características específicas do táxon, além de fornecer dados sobre a anatomia do lenho da espécie.

### **1.1 Diversidade e ameaças que compõem uma floresta tropical brasileira**

As variações microclimáticas, bem como as condições topográficas derivadas da ampla distribuição do domínio da Mata Atlântica permitiram que ocorresse a evolução de uma biota única e com muitas espécies endêmicas (Coelho *et al.*, 2017; Garraffoni, Moura, Lourenço, 2017; Colli-Silva & Pirani, 2019). Dessa forma, a distribuição da floresta em um gradiente longitudinal e altitudinal contribuiu significativamente para formação de diversas fitofisionomias (Coelho *et al.*, 2017; Caglioni *et al.*, 2018). Assim, fazem parte dessas fitofisionomias: as florestas ombrófilas (densa, aberta e mista), florestas estacionais (semidecíduais e decíduais), campos de altitude, manguezais, restingas, formações florestais e outros ecossistemas associados (Campanili & Schäffer, 2010).

O mosaico de vegetações que compõe a Mata Atlântica é responsável pela maior riqueza de angiospermas, briófitas, licófitas e fungos quando comparado a outros biomas brasileiros, como a Amazônia e o Cerrado (Costa & Peralta, 2015; Maia *et al.*, 2015; Prado *et al.*, 2015; Zappi *et al.*, 2015). Entretanto, anos de exploração contínua que datam desde o período de colonização estão reduzindo o habitat dessas espécies e isolando os 28% de remanescentes de vegetação nativa (Rezende *et al.*, 2018).

A transformação das florestas à fragmentos descontínuos interfere nas taxas de sobrevivência da fauna e da flora e altera a dinâmica dos ecossistemas. Desse modo, além de ocasionar a degradação dos solos e modificação da paisagem, a remoção da flora nativa pode reduzir fortemente a biodiversidade na região (Viana & Pinheiro, 1998; Tabarelli & Gascon, 2005; Aguilar *et al.*, 2019). Um outro ponto a ser enfatizado, no que se refere a importância das florestas tropicais, é a sua grande produção de biomassa vegetal, além de funcionarem como reserva e sequestro de carbono da atmosfera (Baccini *et al.*, 2017). Assim, a remoção da cobertura vegetal por vias antrópicas libera o carbono estocado por anos retornando à atmosfera, contrariando os planos de combate às emissões de carbono e de contenção do aquecimento global (Baccini *et al.*, 2017; Lewis *et al.*, 2019). Mais ainda, o desmatamento de florestas em estágio clímax de sucessão afeta também florestas secundárias, interferindo nos processos naturais de regeneração nessas áreas (Molin *et al.*, 2017). Desse modo, a caracterização da biodiversidade e estudos fitossociológicos prévios da flora nativa em regiões fragmentadas são de extrema importância para o desenvolvimento de medidas de conservação e manejo desses ecossistemas (Tabarelli & Gascon, 2005; Lewis *et al.*, 2019).

Conseqüentemente à degradação da Mata Atlântica, as restingas como sendo ecossistemas associados também se encontram ameaçadas devido, principalmente, à maior concentração da população brasileira no litoral do país (Rocha *et al.*, 2007; Neves *et al.*, 2017). Nesse sentido, estudos sobre a flora ocorrente nas restingas são de grande importância a fim de determinar, compreender e conservar o habitat de uma elevada biodiversidade, além de resguardar espécies possivelmente ameaçadas de extinção (Rocha *et al.*, 2007; Pimentel, Machado, Rocha, 2011).

## **1.2 As restingas como formações pioneiras e associadas à Mata Atlântica**

As restingas são caracterizadas como faixas de areia depositadas durante o período Quaternário através de processos de transgressão e regressão marinha (Cerqueira, 2000). Ao longo dos anos, os processos dessa sedimentação em direção à costa formaram faixas litorâneas de grande diversidade e riqueza florística (Cerqueira, 2000; Thomazi *et al.*, 2013). A instabilidade topográfica, devido à elevada ação de ventos e ao afogamento ocasional da zona costeira através do avanço e recuo do mar, favoreceu o surgimento de espécies pioneiras, influenciando a composição

florística presente (Cerqueira, 2000; Almeida Jr. & Zickel, 2009; Thomazi *et al.*, 2013). Além disso, o surgimento de regiões semiáridas durante o Pleistoceno como consequência da regressão do mar e de alterações climáticas também pode ter contribuído com a mudança de vegetação nessas áreas (van der Hammen, 1974). Legalmente, a vegetação das restingas é formada por comunidades vegetais edáficas que são florística e fisionomicamente distintas e estão sob influência marinha e fluvio-marinha (Conama, 2012).

Outros fatores ambientais como o substrato arenoso que desfavorece a retenção hídrica, a baixa quantidade de nutrientes no solo e as altas temperaturas, também contribuíram para a estratificação das comunidades vegetais presente nesses ecossistemas (Silva, 1999; Scarano, 2002; Barcelos *et al.*, 2012). Assim, a distribuição florística ocorre por faixas de zonação ou formações de vegetação que fornecem diferentes microclimas favoráveis para o estabelecimento das mesmas (Assumpção & Nascimento, 2000; Thomazi *et al.*, 2013). Apesar da flora diversa, os fatores abióticos das restingas restringem as espécies que conseguem se consolidar nesse ecossistema e, ainda, inserem uma pressão evolutiva às espécies sobreviventes a fim de ajustar o seu fenótipo ao meio (Bachtold & de Melo Junior, 2015; Pireda *et al.*, 2019).

As restingas possuem similaridade florística com outras áreas de restinga e diversas fitofisionomias como Florestas Ombrófilas, Cerrado e Caatinga (Assis *et al.*, 2011; Dias, Yamamoto, Castro, 2012; Todorovski *et al.*, 2015; Santos-Filho *et al.*, 2016; Lima & de Almeida Jr., 2018). No entanto, a vegetação desses ecossistemas de ocupação pioneira está sob grande pressão antrópica, uma vez que as paisagens litorâneas estão sofrendo remoção da flora nativa devido ao desenvolvimento imobiliário e alteração do substrato e habitat originais (Rocha *et al.*, 2007; Neves *et al.*, 2017). Além disso, o aumento do impacto antrópico tem influenciado no surgimento de espécies invasoras, alterando a composição de espécies nativas e chamando a atenção para a fragilidade desses ecossistemas (Rollo *et al.*, 2013).

### **1.3 Estratificação e heterogeneidade das florestas ombrófilas densas**

Além das restingas, as Florestas Ombrófilas Densas compõem um outro tipo de região fitoecológica da Mata Atlântica (Conama, 2012; IBGE, 2012). Também conhecida como Floresta Pluvial Tropical, essa região é caracterizada por um clima

tropical de elevada temperatura com médias de 25 ° C e alta precipitação, ou ausência de um período seco pronunciado (IBGE, 2012). A proximidade dessa formação com o oceano Atlântico propicia um ambiente úmido, gerando abundância de chuvas bem distribuídas ao longo do ano (Veloso, Rangel-Filho, Lima, 1991).

As florestas ombrófilas são responsáveis pela maior riqueza de espécies endêmicas da Mata Atlântica. No geral, constitui-se de espécies perenifólias, além de possuir uma grande riqueza de briófitas e pteridófitas (Stehmann *et al.*, 2009; Nadruz Coelho *et al.*, 2017). Além disso, influenciada pela variação de altitude, ocorre uma intensa estratificação da vegetação evidenciando um gradiente florístico, justificando a elevada riqueza de espécies ao longo dessas florestas (Bonnet & Queiroz, 2006; Meireles, Shepherd, Kinoshita, 2008).

A partir da caracterização do IBGE (2012), as florestas ombrófilas densas são subdivididas em cinco diferentes formações a partir do gradiente altitudinal, variando entre o nível do mar até formações acima de 1.000 metros de altura. A formação ombrófila aluvial não varia topograficamente e situa-se à beira de cursos d'água e áreas alagadas, apresentando com frequência um dossel emergente (IBGE, 2012). A formação de floresta ombrófila de terras baixas é caracterizada por ocupar, principalmente, planícies costeiras e variam conforme a latitude e faixa altimétrica que podem estar em torno de 50 até 100 metros, aproximadamente (Veloso *et al.*, 1991; IBGE, 2012). A formação submontana está situada em relevos montanhosos na faixa altimétrica entre 100 a 600 metros, enquanto a formação montana possui um dossel uniforme e está situada entre 600 e 2.000 m de altura. Por fim, a formação alto-montana, situada acima dos limites da formação montana e caracterizada por uma vegetação arbórea mesofanerofítica (Veloso *et al.*, 1991; IBGE, 2012).

A estratificação florística das florestas ombrófilas reflete o ajustamento das espécies à umidade e temperaturas elevadas, conferindo uma alta produção de necromassa no solo e agrupamentos mais heterogêneos de vegetação (Bonnet & Queiroz, 2006; Flor, dos Santos, Harter-Marques, 2017). Além disso, a agregação de indivíduos com dossel elevado, padrões da distribuição espacial nas florestas ombrófilas densas, propicia um ambiente de sombreamento às espécies de sub-bosque, aumentando o gradiente vertical da vegetação como resposta à uma busca por melhor aquisição de luz pelas plantas (Schorn & Galvão, 2006; De Melo Júnior *et al.*, 2017).



Estudos sobre as respostas das plantas aos fatores abióticos, como a luz e a disponibilidade hídrica, refletem a plasticidade fenotípica que algumas espécies possuem como forma de se ajustarem ao meio (Santos & Carleso, 1998; Cabral, Melo Júnior, Matilde-Silva, 2018). Esses estudos podem auxiliar na compreensão da dinâmica dos ecossistemas, no manejo e recuperação de áreas degradadas e servir como predição no estabelecimento das espécies face às mudanças climáticas (Da Silva Narvaes, Brena, Longhi, 2005; De Melo Júnior *et al.*, 2017; Arnold, Kruuk, Nicotra, 2019).

#### **1.4 Respostas das plantas às condições ambientais: alteração na morfoanatomia e fisiologia da folha**

Alterações ambientais, seja de cunho diretamente antrópico ou climático, geram consequências amplificadas para muitas plantas no que se refere, principalmente, às características fisiológicas (Becklin *et al.*, 2016). As rápidas mudanças climáticas e/ou intensas fragmentações ou distúrbios florestais internos, exigem que as espécies se adaptem às novas condições por meio de modificações fisiológicas e morfoanatômicas; migrem ampliando a distribuição espacial por meio do aumento da capacidade reprodutiva; ou, em casos extremos, sejam completamente extirpadas (Aitken *et al.*, 2008; Anderson, 2016).

Em primeira instância, por exemplo, o aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera pode aumentar a tolerância da planta à seca por meio da diminuição da condutância estomática, permitindo uma maior eficiência do uso da água e maior investimento de carbono no lenho (Keenan *et al.*, 2013; Paudel *et al.*, 2018). Entretanto, o aumento de CO<sub>2</sub> altera simultaneamente a estrutura e capacitação do xilema, influenciando a demanda de recursos pelo ápice e raiz, aumentando, conseqüentemente, a tolerância da planta à escassez hídrica (Medeiros & Ward, 2013). Assim, tal plasticidade sob CO<sub>2</sub> elevado e escassez hídrica pode ter certos custos na alocação de recursos exigindo maiores taxas fotossintéticas, alterando o crescimento e produtividade a longo prazo (Medeiros & Ward, 2013).

Ainda que algumas espécies possuam alta plasticidade fenotípica, acompanhar as constantes transformações ambientais pode se tornar um desafio para os limites fisiológicos das mesmas (Valladares, Gianoli, Gómez, 2007). Assim, as respostas evolutivas em relação ao ambiente se tornam um importante mecanismo de

sobrevivência em cenários futuros (Valladares, Gianoli, Gómez, 2007; Becklin *et al.*, 2016). Bradshaw (1965) denotou o conceito de plasticidade fenotípica como sendo o conjunto de características que um genótipo expressa a partir de influências ambientais, desse modo, essas características podem ser tanto fisiológicas quanto morfológicas.

Poucos estudos na Mata Atlântica envolvem a junção de atributos morfoanatômicos e fisiológicos na compreensão dos ajustes das espécies às condições impostas pelo meio (Rabelo *et al.*, 2013; Pireda *et al.*, 2019; Vitória, Alves, Santiago, 2019). Como exemplo desses ajustes, as folhas são bons indicadores de modificações estruturais às condições ambientais e possui certa facilidade para a obtenção do material botânico a ser estudado (Niinemets & Kull, 1999). A presença de parênquima paliçádico com maior número de camadas, o espessamento da cutícula e de células esclerenquimáticas, a redução da área foliar e o aumento da suculência são algumas das várias estratégias foliares adquiridas pelas plantas a fim de reduzir os efeitos do estresse hídrico e da alta irradiância, típico de ambientes xeromórficos (Niinemets, 2001; De Melo Junior *et al.*, 2017; Cabral, Melo Júnior, Matilde-Silva, 2018). As restingas como ambientes com baixa retenção hídrica no solo e altas temperaturas associadas a uma maior irradiância podem apresentar plantas com tais características morfoanatômicas (Amorim & De Melo Júnior, 2017; De Melo Júnior *et al.*, 2017; Cabral, Melo Júnior, Matilde-Silva, 2018; Pireda *et al.*, 2019).

Em contrapartida, um adensamento da vegetação com diferente estratificação arbórea, como no caso das florestas ombrófilas, a captação de energia luminosa se torna um dos principais fatores abióticos que condicionam a plasticidade nas plantas (Chiamolera, Ângelo, Boeger, 2010). Devido a um maior agrupamento de espécies vegetais, a qualidade da luz que é recebida pelas plantas de sub-bosque pode ser diferente daquela recebida pela copa, isto é, uma maior quantidade de luz no espectro vermelho distante é captada (730 a 740 nm) (Franklin & Whitlam, 2018). Como resposta à diminuição da qualidade e intensidade de luz, algumas espécies sinalizam reações bioquímicas para realizar o alongamento do pecíolo através de hormônios de crescimento e, assim, alterar a morfoestrutura da planta (Vandenbussche *et al.*, 2003). Conseqüentemente, a planta investe em crescimento vertical, incrementando as fibras do xilema e em estruturas fotossintéticas, maximizando a absorvância de luz (Croce & Van Amerongen, 2014; Falcioni *et al.*, 2018). Além disso, alguns estudos demonstram que em áreas sombreadas as folhas podem se apresentar mais delgadas

e com maior área quando comparadas a ambientes ensolarados (Chiamolera, Ângelo, Boeger, 2010; Guerra *et al.*, 2015).

Além da variação dos atributos morfoanatômicos, os processos fisiológicos representam uma forma eficiente de averiguar a eficiência das reações fotoquímicas para a sobrevivência das plantas (Van Kooten & Snel, 1990; Araújo & Deminici, 2009). Desse modo, a assimilação fotossintética do carbono, a emissão da fluorescência da clorofila *a*, a quantidade de pigmentos fotossintetizantes e análises das trocas gasosas são importantes parâmetros para avaliar as influências que o meio externo exerce sobre a fisiologia das plantas (Maxwell & Johnson, 2000; Campostrini, 2001; Baker & Rosenqvist, 2004; Buckley, 2017).

Em condições de alta irradiância, por exemplo, as moléculas de clorofila se saturam rapidamente e liberam o excesso de energia através da emissão de fluorescência, evitando o dano por fotoxidação (Maxwell & Johnson, 2000). Além disso, o rendimento quântico máximo do fotossistema II (PSII) é avaliado através da razão  $F_v/F_m$  e revela estresse sob maiores quantidades de fótons de luz (Baker & Rosenqvist, 2004). Por outro lado, a taxa fotossintética de algumas espécies de sub-bosque tolerantes a um sombreamento intermediário aumenta com maiores disponibilidades de luz, associadas também a maiores condutâncias estomáticas (Delagrange *et al.*, 2004).

Os efeitos da baixa disponibilidade hídrica sobre as plantas também têm sido comumente estudados. Os parâmetros avaliados são análises do conteúdo de clorofila nas folhas, da fluorescência inicial, além do rendimento quântico máximo do fotossistema II, os quais podem refletir o grau de tolerância das plantas a essas condições (Li *et al.*, 2006). A escassez de água no solo diminui a condutância estomática, diminuindo a quantidade de  $CO_2$  nos espaços intercelulares e, conseqüentemente, reduzindo a taxa fotossintética afetando a eficiência da conversão de fotoassimilados para o crescimento da planta (Santos & Carlesso, 1998; Li *et al.*, 2006). No que se refere à condutância estomática e transpiração, as propriedades e arquitetura do lenho possui papel crucial na condutividade hidráulica da planta regulando a abertura e fechamento estomático (Sperry, 2000). Mais ainda, os atributos funcionais do lenho podem explicar boa parte da variação existente de uma mesma espécie em diferentes áreas (Meinzer *et al.*, 1995).

## 1.5 Anatomia do lenho

A anatomia do lenho reflete as condições ambientais em escala temporal, assim, a condução de água, a estocagem de nutrientes e o investimento de carbono, que dependem, empiricamente, da disponibilidade no meio, influenciam diretamente nos processos fisiológicos das plantas (Schweingruber, 2006). As células do lenho, de certa forma, podem ser consideradas multifuncionais, uma vez que vários atributos anatômicos podem estar correlacionados com mais de uma função na planta, como as traqueídes e as fibras septadas que combinam funções mecânicas com hidráulica e metabólica (Beeckman, 2016).

Dentre as várias propriedades do lenho, a densidade da madeira, a qual está fortemente relacionada às fibras, tem demonstrado diferenças significativas sob condições de pluviosidade e temperaturas distintas (Swenson & Enquist, 2007). Nas restingas, onde a temperatura é constantemente alta e a pluviosidade geralmente baixa (van der Hammen, 1974), algumas espécies desenvolvem um lenho mais denso, com fibras de parede mais espessa, elementos de vaso mais estreitos e em maior número, além de uma frequência maior de raios (Marques *et al.*, 2007). Mais ainda, algumas espécies pioneiras, as quais possuem crescimento primário acelerado, possuem uma menor densidade da madeira comparadas às espécies de crescimento lento, ainda que essa relação não seja forte para outras espécies (Chave *et al.*, 2006).

Para assegurar o transporte hidráulico e a resistência estável, os elementos de vaso diminuem de diâmetro e aumentam em número da base para o ápice, onde o potencial hídrico é menor (Anfodillo, Petit, Crivellaro, 2013; Lazzarin *et al.*, 2016). Desse modo, vasos maiores são mais eficientes na condução de água pela planta ao mesmo tempo que também são mais vulneráveis à cavitação (Hacke *et al.*, 2006). Pequenas aberturas, ou pontoações, estão presentes nos elementos de vaso e auxiliam na condução segura da água de um vaso a outro através de membranas que funcionam como válvulas e aumentam a resistência ao embolismo (Li *et al.*, 2016).

Apesar de vários trabalhos abordarem os atributos funcionais do lenho, a literatura ainda carece de estudos que quantifiquem as diferenças anatômicas das espécies como respostas aos estresses abióticos, além de estudos associando os parâmetros que estão interligados, como a morfologia e fisiologia (Maherali & DeLucia, 2000; Anderegg & Meinzer, 2015). Desse modo, as variáveis estudadas através da

anatomia do lenho são de grande importância e podem apresentar variabilidade, até mesmo, entre populações de uma mesma espécie em condições contrastantes, indicando, sobretudo, um caráter evolutivo adaptativo (Carlquist, 1975; Marques *et al.*, 2007; Da Silva & De Melo Júnior, 2017).

### **1.6 A família Malpighiaceae Juss., o gênero *Byrsonima* e a espécie *Byrsonima sericea* DC.**

Malpighiaceae engloba cerca de 75 gêneros e 1.300 espécies, dentre as quais 38 gêneros e aproximadamente 300 espécies ocorrem no Brasil (Souza & Lorenzi, 2008; Alexandrino *et al.*, 2011). Além disso, a família é reconhecida na literatura pela presença de glândulas secretoras de óleos florais, os elaióforos, nas bases das sépalas da maioria das espécies, como recompensa para insetos polinizadores (Anderson, 1990; Vogel, 1990; Anderson, Anderson, Davis, 2006). A família está presente nas regiões tropicais e subtropicais e todas as espécies constituem-se de plantas perenifólias, tendo hábitos arbustivos, arbóreos ou como lianas (Anderson, 1990). Mais ainda, a família é bastante diversificada, ocorrendo em uma variedade de habitats (Mamede & Francener, 2015; Almeida & Mamede, 2016) e, segundo Davis *et al.* (2002), é dividida em dois grandes grupos, sendo que um deles é representado pela subfamília Byrsonimoideae.

Os frutos de Malpighiaceae são um caráter taxonômico na distinção dos gêneros. Assim, gêneros de frutos não-alados exibem hábito arbustivo ou arbóreo, enquanto gêneros de frutos alados geralmente são lianas (Anderson, 1990). Gêneros inclusos na subfamília Byrsonimoideae apresentam frutos não-alados e, logo, hábitos arbustivos ou arbóreos (Lombello & Forni-Martins, 2003). Outro aspecto característico da família são os tricomas unicelulares que possuem uma porção vertical (pé) e uma porção horizontal biramificada (trabécula), ora descritos com forma de T ou Y, que são chamados tricomas malpighiáceos, apesar de não serem exclusivos da família (Anderson, 1981; Rao & Sarma, 1992). Quanto ao tipo de inflorescência, a família Malpighiaceae apresenta grande diversidade morfológica (Anderson, 1990).

Em relação ao potencial econômico, a família possui espécies de interesse nas indústrias de alimentos, farmacêutica, madeireira e ornamental (Marchesan *et al.*, 2006; De Souza, 2015; Neri-Numa *et al.*, 2018) e uma das espécies mais conhecidas no Brasil é da acerola (*Malpighia glabra* L.), cuja polpa é rica em vitamina C (Johnson,

2003; Alves *et al.*, 2009). Além do gênero *Malpighia*, um outro gênero muito comercializado na indústria alimentícia, principalmente no Norte e Nordeste do Brasil, é o gênero *Byrsonima*, popularmente conhecido como “murici” (Guimarães & Silva, 2008).

O gênero *Byrsonima* Rich. ex Kunth é considerado o segundo maior gênero da família Malpighiaceae e possui cerca de 150 espécies descritas, tendo maior distribuição na América do Sul (Anderson, 1981; The Plant List, 2013). Uma das espécies mais conhecidas do gênero é *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., que é utilizado na indústria alimentícia por conter frutos mais carnosos que outros muricis e de qualidade superior (Ferreira, 2005). Outras espécies do gênero são utilizadas na indústria madeireira para utilização na marcenaria de luxo, produção de celulose, lenha e carvão (Vasconcelos Filho, 2008; De Araújo *et al.*, 2018).

Estudos recentes do gênero *Byrsonima* têm sido realizados a respeito da biologia reprodutiva de algumas espécies (Benezar & Pessoni, 2006; Oliveira *et al.*, 2007; Mendes *et al.*, 2011), em particular, os muricis, em virtude da sua conservação como fonte de alimento e manutenção de abelhas de vida solitária, uma vez que a população destas é reduzida (De Araújo *et al.*, 2018). Entre esses trabalhos, destaca-se o de Teixeira & Machado (2000) sobre a biologia reprodutiva da espécie *Byrsonima sericea* DC., o qual enfatiza a manutenção da espécie para o equilíbrio ecológico de abelhas especializadas em coleta de óleo.

*Byrsonima sericea*, também conhecida como murici-da-mata ou murici-da-praia, é uma espécie nativa, pioneira e possui hábito arbustivo e arbóreo. Além disso, pode ser encontrada em campos rupestres, florestas ciliares, florestas ombrófilas e restingas (Mamede & Francener, 2015). Na literatura, o conteúdo sobre a espécie consiste majoritariamente de pesquisas mais recentes e que informam sobre a biologia reprodutiva, formação de galhas e trabalhos fitoquímicos (Teixeira & Machado, 2000; Dos Santos & Varanda, 2007; Dunley, Freitas, Galetto, 2009; Guimarães, Cruz, Vieira, 2014; Fraige *et al.*, 2016). Existem, também, estudos sobre a capacidade de aclimação da espécie sob regimes de luz distintos (Silva *et al.*, 2010; Teixeira *et al.*, 2015).

Ainda que tais registros estejam disponíveis, estudos sobre a anatomia do lenho de *B. sericea* são raros ou inexistentes, bem como a plasticidade da espécie em ecossistemas sob regimes de disponibilidade hídrica contrastantes. Essas informações são importantes para se distinguir singularidades específicas do táxon de

adaptações ambientais diante de condições adversas, principalmente em um cenário de mudanças climáticas e intensa fragmentação florestal (Kettle & Koh, 2014; Marques *et al.*, 2015).

Os efeitos da fragmentação florestal sobre a biodiversidade vegetal, muitas vezes são negativos e as populações de espécies nesses habitats isolados podem vir a ser extintas quando seus remanescentes diminuírem a um determinado nível (Bennet & Saunders, 2010). Mesmo em situações que a fragmentação não provoque efeitos extraordinários em algumas espécies, efeitos a longo prazo ainda devem ser considerados uma vez que podem surgir influências multitróficas e alterar a diversidade funcional de toda a comunidade (Dunley, Freitas, Galetto, 2009; Morris, 2010; Kettle & Koh, 2014). Apesar de ser uma estrutura conservativa, o lenho de algumas espécies também pode demonstrar influências sobre as condições ambientais (Campbell, Rabelo, Da Cunha, 2016; Campbell *et al.*, 2018). Essas características são parâmetros ecológicos importantes e podem refletir a capacidade de adaptação da espécie ao meio, enfatizando a necessidade de mais estudos morfoanatômicos e fisiológicos.

A partir dessas informações, foram levantadas algumas questões: *Que atributos funcionais da folha e do lenho estão envolvidos como estratégias morfoanatômicas e fisiológicas na consolidação da espécie *Byrsonima sericea* na restinga e na floresta ombrófila, sendo que tais ambientes possuem condições abióticas contrastantes?* Ressalta-se que a literatura ainda carece de estudos multidisciplinares que possibilitem a junção de análises morfoanatômicas e ecofisiológicas na compreensão da sobrevivência das espécies em meios adversos. Os atributos a serem estudados no presente trabalho poderão fornecer importantes dados sobre a consolidação de populações de *B. sericea* em ecossistemas diversificados da Mata Atlântica, um bioma já reduzido a fragmentos esparsos.

## 2. OBJETIVO GERAL

Caracterizar e analisar de forma comparativa os aspectos estruturais e ecofisiológicos da lâmina foliar e do lenho de *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) que co-ocorre na restinga e floresta ombrófila densa, a fim de compreender quais atributos funcionais estão envolvidos no estabelecimento dessa espécie nos dois ambientes contrastantes.

### 2.1 Objetivos Específicos

- Analisar como os atributos morfológicos, relacionados à massa foliar específica, suculência, densidade e área foliar das folhas responderam às variações ambientais entre a restinga e floresta ombrófila;
- Caracterizar comparativamente os aspectos anatômicos do sistema de revestimento, fundamental, e vascular das folhas de *Byrsonima sericea* nas duas áreas de estudo;
- Avaliar se as condições ambientais contrastantes entre a restinga e a floresta ombrófila influenciaram na condutância estomática (gs), taxa de transpiração (E) e na assimilação de CO<sub>2</sub> (A) nesses dois ecossistemas.
- Verificar se o rendimento quântico do PSII de *B. sericea* foi comprometido em virtude das altas irradiâncias e do déficit hídrico nas restingas.
- Determinar o conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b*, carotenoides, e calcular as razões clorofila *a/b*, e clorofila/carotenoides, com o intuito de verificar se as condições ambientais contrastantes entre a restinga e floresta ombrófila influenciaram na quantidade de pigmento fotossintéticos.
- Descrever e quantificar os tipos celulares do lenho para compreender como a espécie se ajusta às diferenças na disponibilidade hídrica das duas áreas.
- Identificar os principais atributos funcionais que permitiram a co-ocorrência da espécie na restinga e floresta ombrófila.



### **3. MATERIAIS & MÉTODOS**

#### **3.1 Caracterização das Áreas de Estudo**

##### **3.1.1 Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Caruara**

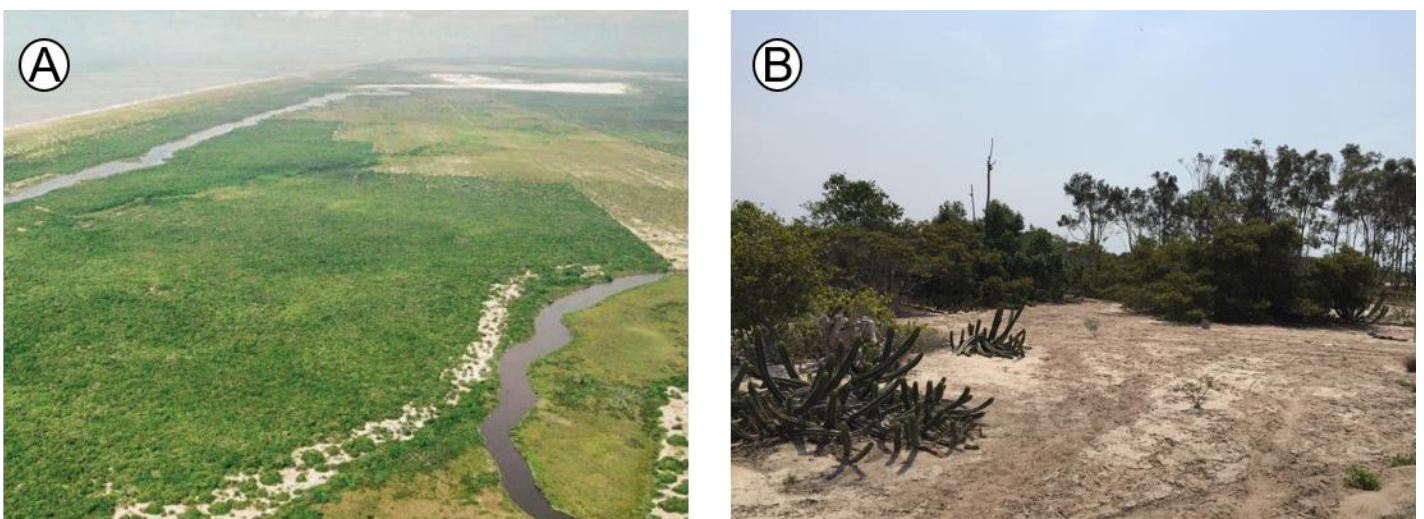
A Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Caruara (Figura 1), está localizada no município de São João da Barra, região Norte Fluminense do Estado do Rio de Janeiro (21° 72654` S e 41° 03645` W) e representa cerca de 60% das áreas de RPPNs criadas pelo estado (Freire *et al.*, 2015). A Fazenda Caruara possui vegetação de restinga em aproximadamente 4 mil hectares de extensão (Figura 2A), estabelecendo-se como a maior unidade de conservação privada de restingas do país (INEA, 2018).

O clima na região é caracterizado como tropical sub-úmido (Aw) de Köppen, com temperaturas médias variando entre 20 °C a 30 °C e precipitação pluviométrica de aproximadamente 800 a 1.200 mm (Radambrasil, 1983). Além disso, como característica climática da região, o déficit hídrico anual é de 300 a 500 mm e a umidade relativa do ar entre 75 e 80% (Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ, 2017). A RPPN Fazenda Caruara abrange parte da Bacia da Lagoa de Grussaí / Iquipari, região assentada por terrenos quaternários, com solo de origem sedimentar de areia média a fina (Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ, 2017). Ocorrem ainda os Espodosolos, os quais são solos de elevada porosidade nos horizontes superficiais, contendo baixa quantidade de nutrientes e suscetíveis à erosão (Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ, 2017).

O setor onde o material botânico foi coletado na RPPN Fazenda Caruara (Figura 2B) situa-se, aproximadamente, entre 700 e 930m de distância do mar e o tipo de vegetação, segundo proposto por Assumpção (1998), é considerado Formação Praial com Moitas, onde há cobertura de vegetação em moitas em cerca de 25% da área, aumentando gradativamente no sentido mar-interior.



**Figura 1:** Delimitação territorial da RPPN Caruara no estado do Rio de Janeiro/Brasil. Fonte: Plano de manejo RPPN Caruara.



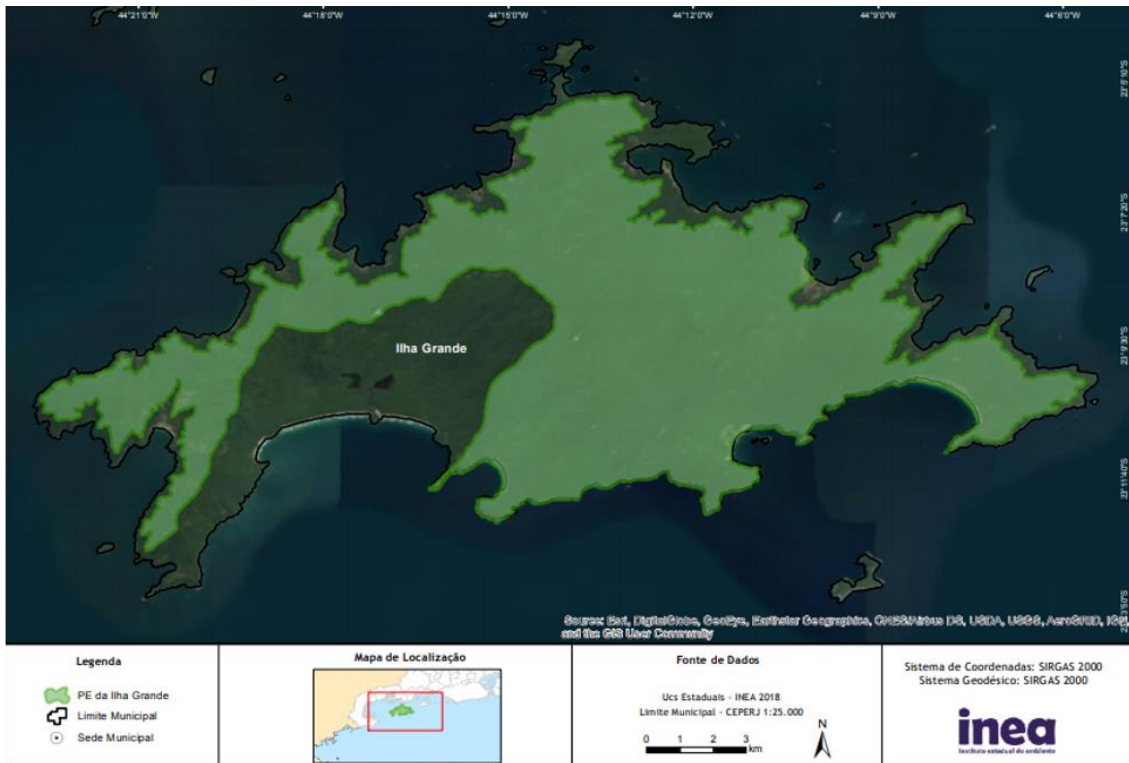
**Figura 2:** A – Vista aérea da RPPN Fazenda Caruara no município de São João da Barra/RJ. Fonte: Prumo Logística S. A. B – Setor de coleta do material botânico. Formação Praial com Moitas, segundo Assumpção, 1998. Fonte: Acervo pessoal.

### 3.1.2 Parque Estadual da Ilha Grande

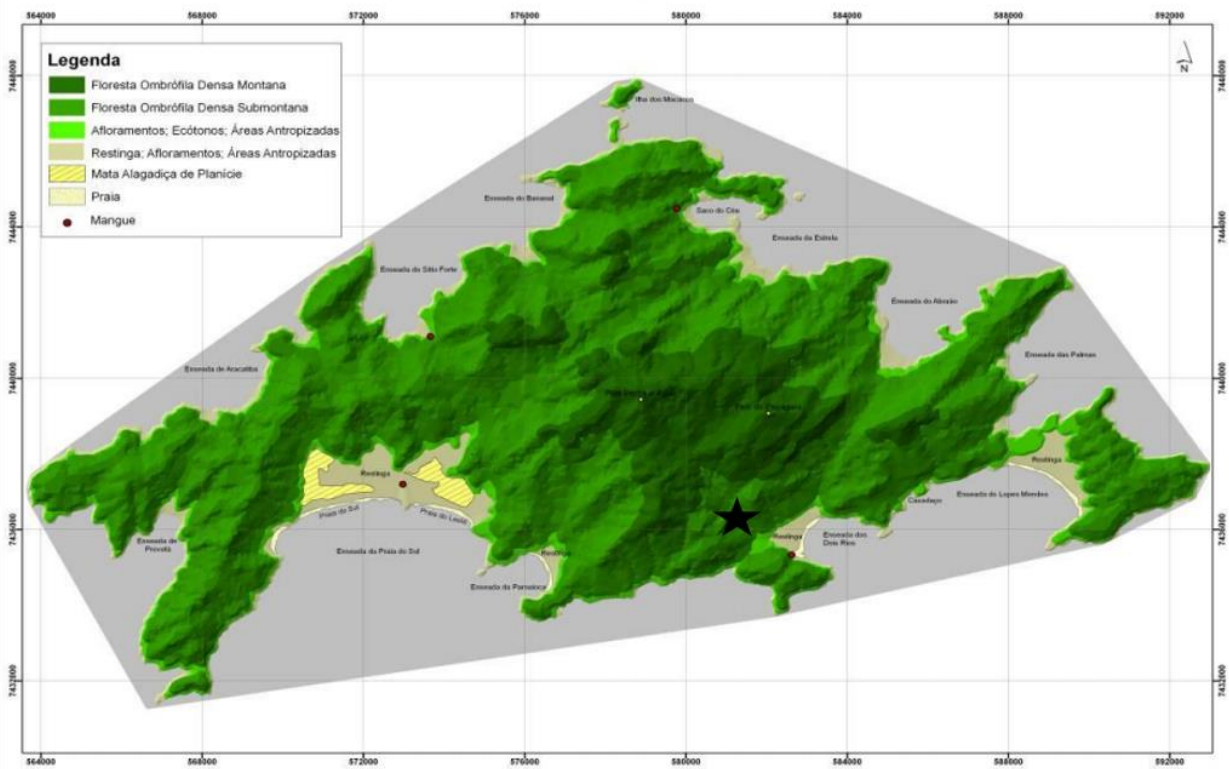
Por seus atributos ecológicos, o Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG) (Figura 3) é considerado uma Unidade de Conservação insular e faz parte da Reserva da Biosfera da Unesco desde 1993, estando sob proteção ambiental do INEA. A região possui cerca de 12.072 hectares de extensão e está localizado na Baía da Ilha Grande, ao sul do estado do Rio de Janeiro, no município de Angra dos Reis (22°50' - 23°20' S, 44°00' - 44°45' W) (INEA, 2013).

O clima é considerado tropical úmido (Af) de Köppen, com temperatura média anual variando entre 20 e 26° C (Bastos & Callado, 2010; INEA, 2013). O índice de pluviosidade é superior a 2.242 mm nas baixadas próximas ao nível do mar, sendo janeiro o mês mais chuvoso e julho o mais seco (Bastos & Callado, 2010; INEA, 2013). A média anual da umidade relativa do ar é de 82% e não possui variações significativas ao longo do ano (Bastos & Callado, 2010). No PEIG podem ser encontrados solos classificados em Latossolo vermelho-amarelo alítico, cambissolo e afloramentos rochosos (INEA, 2013).

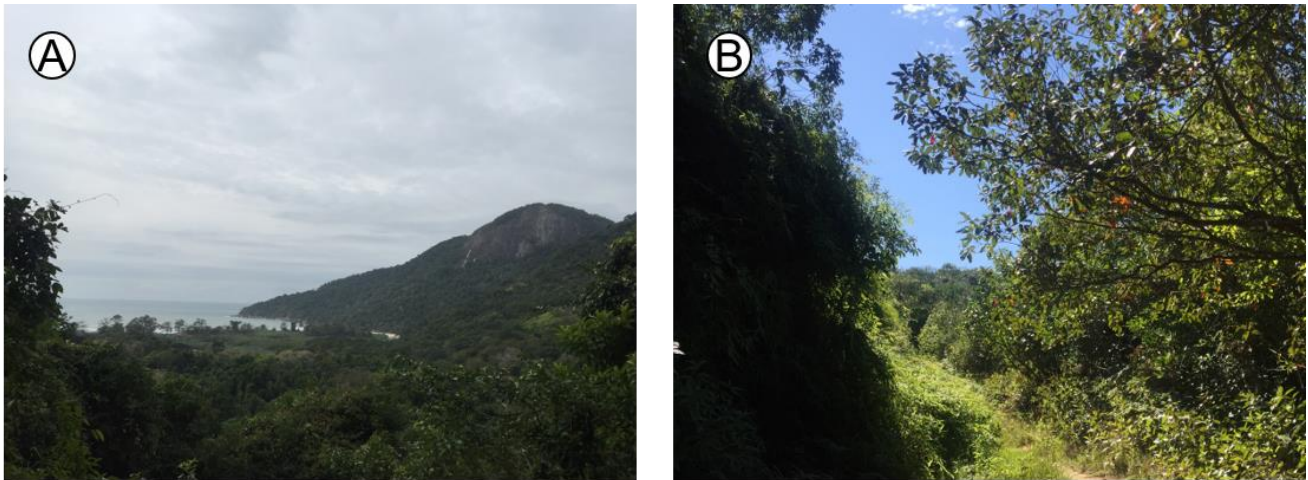
É importante ressaltar que o PEIG, se trata de uma área insular e, portanto, possui um dos maiores fragmentos de Mata Atlântica do estado do Rio de Janeiro (Cogliatti-Carvalho & Rocha, 2001). A vegetação no PEIG forma um mosaico de formações secundárias, dentre elas, a floresta ombrófila densa de terras baixas (INEA, 2013), na qual o material botânico foi coletado (Figuras 4 e 5B). A face sul da ilha é voltada para o oceano Atlântico (Figura 5A), enquanto a face norte é voltada para o continente, ambas separadas por uma cadeia de montanhas de aproximadamente 1.000 m de altitude (Gama *et al.*, 2009).



**Figura 3:** Delimitação territorial do Parque Estadual da Ilha Grande, município de Angra dos Reis, RJ. Fonte: INEA. Asterisco indica setor de coleta do material botânico



**Figura 4:** Mapa de limites fitofisionômicos da Ilha Grande. Asterisco indica setor de coleta do material botânico. Fonte: Bastos & Callado, 2010.



**Figura 5:** A – Vista da face sul do Parque Estadual da Ilha Grande/RJ. B – Setor de coleta do material botânico.  
Fonte: Acervo pessoal.

### 3.2.3 Caracterização microclimática das áreas de estudo

As determinações dos parâmetros microclimáticos foram feitas mediante medições em vinte pontos distintos, com distância média de 2 metros de um ponto ao outro e ao redor dos cinco indivíduos. As leituras dos parâmetros foram realizadas no inverno e nos horários de 8h e 12h nas duas áreas. A partir dos dados obtidos foi realizada uma média absoluta de cada parâmetro microclimático e em cada setor (Tabela 1). As medições de temperatura e umidade foram realizadas com um termohigrômetro (HT-30, Instrutherm, Brazil), enquanto as medidas de irradiância foram feitas com um radiômetro (LI-250A, Li-Cor Inc., USA).

**Tabela 1.** Características microclimáticas dos ecossistemas de Restinga e Floresta

Características microclimáticas	Restinga		Floresta	
	8h	12h	8h	12h
Irradiância média ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	841,5	1331,6	205,6	384,7
Temperatura ( $^{\circ} \text{C}$ )	29,8	32,6	23,8	28,6
Umidade (%)	49,5	43,3	63,8	47,4

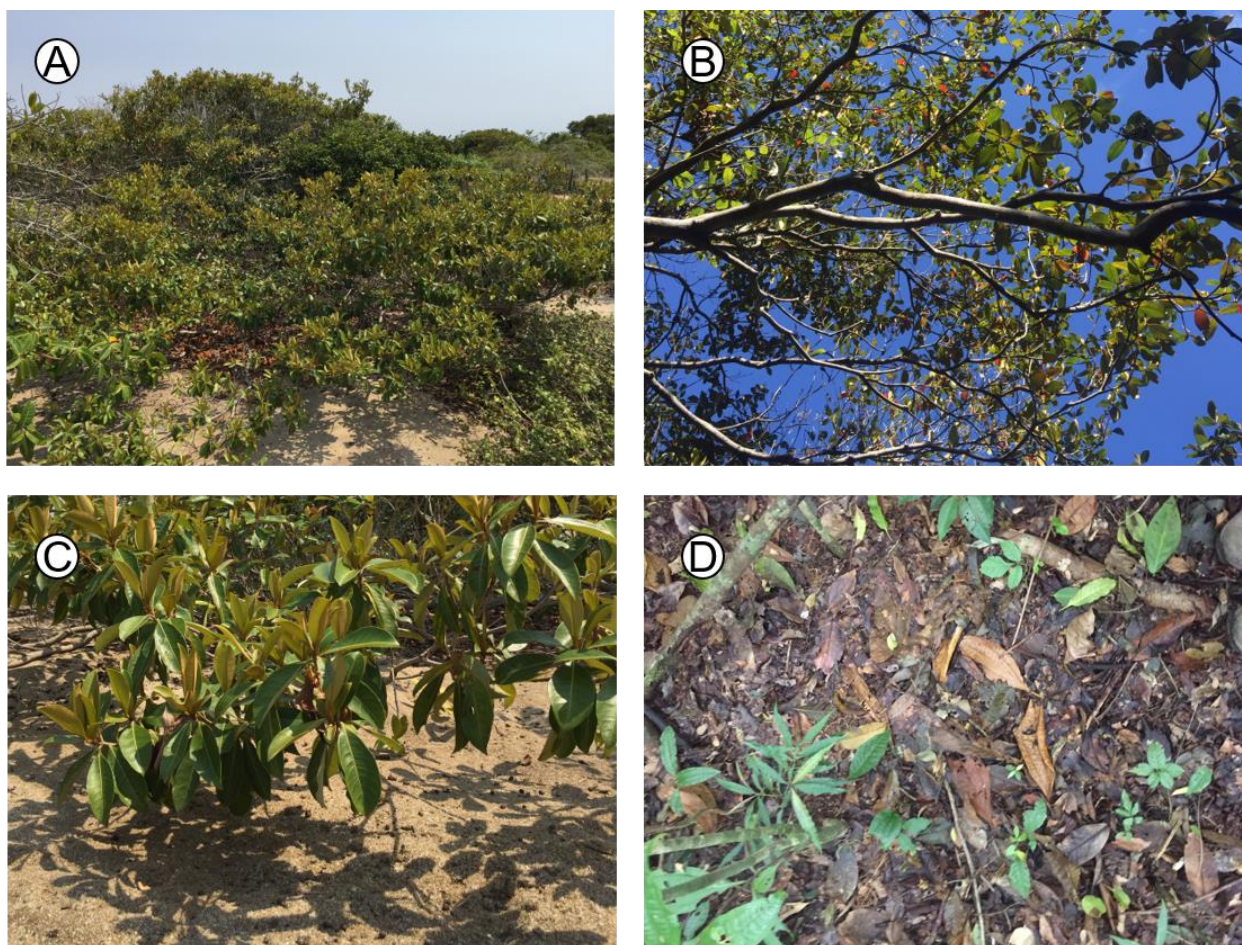
### 3.2 Seleção da espécie e coleta de material botânico

A escolha do material botânico foi realizada a partir de análises comparativas dos levantamentos florísticos na RPPN Fazenda Caruara (Acervo da Empresa Prumo Logística) e no Parque Estadual da Ilha Grande (Bastos & Callado, 2010). A espécie

*Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) foi selecionada pela co-ocorrência e abundância nas duas regiões (Figura 6). Todas as análises e coletas foram realizadas na estação seca (julho) de 2018.

Para realização das análises morfoanatômicas e ecofisiológicas, foram selecionadas em cada perfil fitofisionômico, restinga e floresta ombrófila de terras baixas, cinco folhas completamente expandidas de cinco indivíduos de *Byrsonima sericea*, baseando-se na integridade foliar e na ausência de sinais de senescência.

Para análise da anatomia do lenho foram selecionados, em cada área, cinco indivíduos da espécie *Byrsonima sericea* DC. As amostras foram obtidas, por método não destrutivo, utilizando a sonda de Pressler (Figura 7) a uma distância de aproximadamente 1,30 m do solo nos espécimes de porte arbóreo ou através de discos de ramos secundários obtidos com auxílio de facão nos espécimes de porte arbustivo. Para esta análise, foi considerado arbustivos os indivíduos com ramificações do caule desde a região próxima ao solo.



**Figura 6:** A e B – Indivíduos de *Byrsonima sericea* DC. C e D – Substrato onde os indivíduos são encontrados. A e C – Restinga; B e D – Floresta Ombrófila. Fonte: Acervo pessoal.



**Figura 7:** Extração do corpo de prova através da sonda de Pressler. Fonte: Acervo pessoal.

### **3.3 Preparo de amostras para microscopia óptica**

Fragmentos da lâmina foliar foram fixados em uma solução aquosa de glutaraldeído 2,5 %, formaldeído 4,0 % e tampão cacodilato de Sódio 0,05 M, em pH 7,2 e lavados neste mesmo tampão. Posteriormente, os fragmentos foram pós-fixados em uma solução aquosa de tetróxido de Ósmio 1 %, no mesmo tampão por 2h, lavados no mesmo tampão e desidratados em uma série crescente de acetona. Após a desidratação, os fragmentos foram infiltrados com resina epóxi (Epon®). 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  $\mu\text{m}$  de espessura com o auxílio de faca de diamante (Diatome®). Essas secções foram coradas com azul de Toluidina 1% por 1 min. Posteriormente, as lâminas foram seladas com Entellan® (Merck) e observadas em microscopia de campo claro (Axioplan, ZEISS, Germany). As imagens foram capturadas utilizando-se a câmera Moticam Pro 282B, Hong Kong, acoplada ao microscópio.

### **3.4 Análises ultraestruturais**

O material foi embebido e emblocado como descrito para microscopia óptica. Com o auxílio do ultramicrótomo e faca de diamante, foram obtidos cortes ultrafinos com, aproximadamente, 70 nm de espessura. Estes cortes foram coletados em grades de cobre de 300 mesh. Os cortes foram contrastados com acetato de uranila 5,0 %, por 40 minutos, e citrato de chumbo, por 5 minutos. O material foi observado e documentado utilizando o microscópio eletrônico de transmissão (Jeol JEM 1400 Plus), a uma aceleração de voltagem de 80 kV.

### **3.5 Características morfológicas das folhas**

Cinco folhas completamente expandidas foram coletadas de cinco indivíduos nas duas áreas de estudo (n = 50 folhas) para mensuração dos parâmetros morfológicos. Discos foliares de 0,5 cm de diâmetro foram retirados em cada uma das folhas e submetidos à hidratação em água destilada por 24 horas. Posteriormente, a massa saturada foi medida em uma balança digital (AY220, Shimadzu). 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 suculência da folha (SUC) ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ), que é o resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos utilizados, e a massa foliar específica (MFE) ( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ) que é a razão entre a massa seca dos discos por sua área (Kluge & Ting, 1978). Para determinar a área foliar (AF) ( $\text{cm}^2$ ), as folhas foram escaneadas e mensuradas usando o sistema de processamento digital Image J.

### **3.6 Mensuração das características anatômicas das folhas**

Foram selecionadas para cortes à mão livre cinco folhas de cinco indivíduos em cada área (n = 50) para medir a espessura dos seguintes tecidos: epidermes e cutículas adaxiais e abaxiais, parênquimas paliçádico e lacunoso e o mesofilo da folha. Os fragmentos do terço médio foram observados usando um microscópio de campo claro (Axioplan, ZEISS, Germany) e fotografados utilizando-se a câmera digital ColorView Soft Imaging System, acoplada ao microscópio. As imagens obtidas foram analisadas pelo software Cell<sup>^</sup>F (Multi-fluorescence and Imaging Software).



Para esta análise, foram capturadas cinco imagens por folha e as mensurações realizadas em três campos por imagem, e analisadas através do sistema digital Image Pro-Plus. A epiderme foi dissociada de acordo com o método de Franklin (Franklin, 1945) para determinar a densidade ( $\text{mm}^2$ ), comprimento ( $\mu\text{m}$ ), largura ( $\mu\text{m}$ ) e área ( $\mu\text{m}$ ) dos estômatos.

### **3.7 Preparo de amostras do lenho**

A partir das amostras de madeira, foram confeccionados os corpos de prova da espécie *Byrsonima sericea* nas duas áreas (Coradin & Muniz, 1991). Os corpos de prova foram seccionados no micrótomo rotativo manual Leica RM2235 (Leica Byosystems, USA), nos planos transversal e longitudinal (radial e tangencial), obtendo-se cortes com espessura média de 20  $\mu\text{m}$ . O material seccionado foi clarificado em hipoclorito de sódio 50%, desidratado em série etílica ascendente (Johansen, 1940) e submetido à dupla coloração por safranina hidroalcoólica e azul de Astra (Bukastch, 1972). Posteriormente, os cortes foram submersos em xilol e montados em lâminas permanentes, empregando-se a resina sintética Entellan® (Burger & Richter, 1991). Para a obtenção do macerado, os corpos de prova do lenho de cada espécie foram submetidos à solução de Franklin (Kraus & Arduin, 1997), e colocados em estufa a 60 °C até o material clarificar. Após esse procedimento, o material foi corado com safranina aquosa, e montado em lâminas semipermanentes com solução aquosa de glicerina.

Para as análises quantitativas foram confeccionadas 15 lâminas por indivíduos ( $n = 15 \times 5$ ) em cada área de estudo. Todas as descrições, contagens e mensurações celulares do lenho obedeceram às normas do IAWA Committee (1989). As lâminas permanentes foram analisadas em microscópio óptico de campo claro (Axioplan, ZEISS, Germany), com captura de imagem por câmera digital ColorView Soft Imaging System, acoplada ao microscópio. As imagens foram utilizadas para as descrições qualitativas e análise quantitativa, efetuadas com o software Image-Pro Plus.

A partir desses processamentos foram avaliados os seguintes atributos funcionais do lenho: 1. Secção transversal: frequência de vasos por  $\text{mm}^2$ , diâmetro tangencial e radial dos vasos, e área do lúmen dos vasos; 2. Secção longitudinal tangencial: frequência de parênquima radial por  $\text{mm}^2$ , comprimento e largura dos parênquimas radiais, pontoações intervasculares; 3. Secção longitudinal radial:

pontoações raio-vasculares; 4. Macerado: comprimento dos vasos, comprimento, diâmetro, lúmen, espessura da parede, e pontoações das fibras. Foram realizadas 25 medições para cada parâmetro. Para reconhecer a relação exercida pelo ambiente sobre os caracteres anatômicos do lenho, foram calculados os índices de vulnerabilidade (IV) e mesomorfia (IM) segundo as fórmulas descritas por Carlquist (2001).

### 3.7.1 Condutividade hidráulica teórica e índices de vulnerabilidade e mesomorfia

A condutividade hidráulica teórica ( $K_h$ ) foi calculada de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille (Sterck *et al.*, 2008) pela seguinte equação:

$$K_h = (\pi p_w / 128 \eta) \cdot DV \cdot Dh^4$$

onde  $K_h$  é a condutividade hidráulica teórica ( $\text{kg m MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ );  $p_w$  é a densidade da água a 20 ° C ( $998,2 \text{ kg/m}^{-3}$ ),  $\eta$  é a viscosidade da água a 20 ° C ( $1,002 \times 10^{-3} \text{ Pa s}$ ),  $DV$  é a densidade de vasos ( $\text{vasos/mm}^2$ ) e  $Dh$  é o diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado (mm).

O diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado ( $Dh$ ) foi calculado através da seguinte equação:

$$Dh = (\sum d^4 / N)^{0,25}$$

onde  $d$  é o diâmetro equivalente dos vasos (mm) e  $N$  o número de vasos mensurados.

Como os vasos vistos em secção transversal não são círculos perfeitos, utilizamos a área do lúmen dos vasos para calcular o diâmetro equivalente dos vasos ( $De$ ) (Scholz *et al.*, 2013) utilizando a seguinte equação:

$$De = \sqrt{4A \cdot \pi}$$

onde  $A$  é a área do lúmen dos vasos. A área dos vasos foi mensurada em 25 vasos por indivíduo amostrado.

Para calcular os índices de vulnerabilidade (IV) e mesomorfia (IM), foram utilizadas as seguintes equações descritas por Carlquist (2001):

$$IV = \frac{\text{diâmetro tangencial dos vasos}}{\text{frequência dos vasos}}$$

$$IM = IV \times \text{Comprimento dos elementos de vaso}$$

$$IM = IV \times \text{Comprimento dos elementos de vaso}$$

### 3.8 Trocas gasosas

Para as análises de trocas gasosas, cinco folhas completamente expandidas foram selecionadas de cada um dos cinco indivíduos da espécie na restinga e na floresta, um total de  $n = 50$  folhas. As análises foram realizadas às 8h e 12h utilizando-se um analisador de gás infravermelho portátil (LCpro-SD, ADC BioScientific Ltd., UK) com câmara de controle de irradiância a  $2.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As condições ambientais foram utilizadas ao invés de temperatura e umidade controladas. O  $\text{CO}_2$  foi capturado diretamente do ambiente, aproximadamente a 2 metros de altura acima da superfície da folha, com o auxílio de uma sonda de ar. Os parâmetros avaliados foram: taxa fotossintética líquida ( $A \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), taxa de transpiração ( $E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e condutância estomática ( $gs \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

### 3.9 Emissão de fluorescência da clorofila *a*

A emissão de fluorescência da clorofila *a* foi mensurada nas mesmas folhas selecionadas para as análises de trocas gasosas com o auxílio de um fluorímetro portátil FMS2 (Hansatech, UK) nos horários de 8h e 12h. Para isso, as folhas foram adaptadas ao escuro por 30 minutos, expostas à uma baixa intensidade de luz vermelha (aproximadamente  $6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a 660nm), seguida pela exposição à luz branca actínica de alta intensidade ( $10.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), aplicada por 0,8 segundos, (Genty, Briantais, Baker, 1989; Van Kooten & Snel, 1990). Assim, foram analisados o rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ), a razão  $F_v/F_0$ , os *quenchings* fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ) e a taxa de transporte de elétrons (ETR).

### 3.10 Medidas da Concentração dos Pigmentos Fotossintéticos

Discos do limbo foliar com 0,5 cm de diâmetro foram retirados das mesmas folhas usadas para as análises da emissão de fluorescência da clorofila *a*. Os discos foliares foram imersos em Tubo Falcon contendo 5,0 ml de solvente orgânico (Dimetilsulfóxido – DMSO) e mantidos no escuro com papel alumínio por cinco dias. Posteriormente, foram realizadas as leituras em espectrofotômetro (TCC-240A, Shimadzu, Japan) nas absorvâncias de 480, 649 e 665nm. Os cálculos para a

determinação das concentrações de clorofila *a* e *b* e carotenoides, e as razões clorofila *a*/clorofila *b* e clorofila total/carotenoides, estão de acordo com o procedimento descrito por Wellburn (1994):

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

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

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

### 3.11 Análise Estatísticas

Para verificação da normalidade dos dados, foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) quando  $n < 30$  e o teste de Kolmogorov-Smirnov (Hollander & Wolfe, 1973) para  $n > 30$ . A homogeneidade dos dados foi testada pelo teste de Levene (Zar, 2010). Para avaliar a significância das diferenças entre as médias foi utilizado o Teste-T (Zar, 2010), quando em análises aos pares, e ANOVA, seguido pelo teste de Tukey ( $p < 0.05$ ) (Tukey, 1953) quando em análises múltiplas. As análises do teste de média foram feitas com o software Statistica7 (StatSoft, 1993). A análise dos componentes principais (PCA) foi baseada em comparações de características quantitativas da folha entre espécies e áreas estudadas (Ludwing & Reynolds, 1988), e realizadas com o programa Past, Version 2.16 – Paleontological Statistics (Hammer *et al.*, 2001).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Atributos morfoanatômicos e ultraestruturais da folha de *Byrsonima sericea* DC.

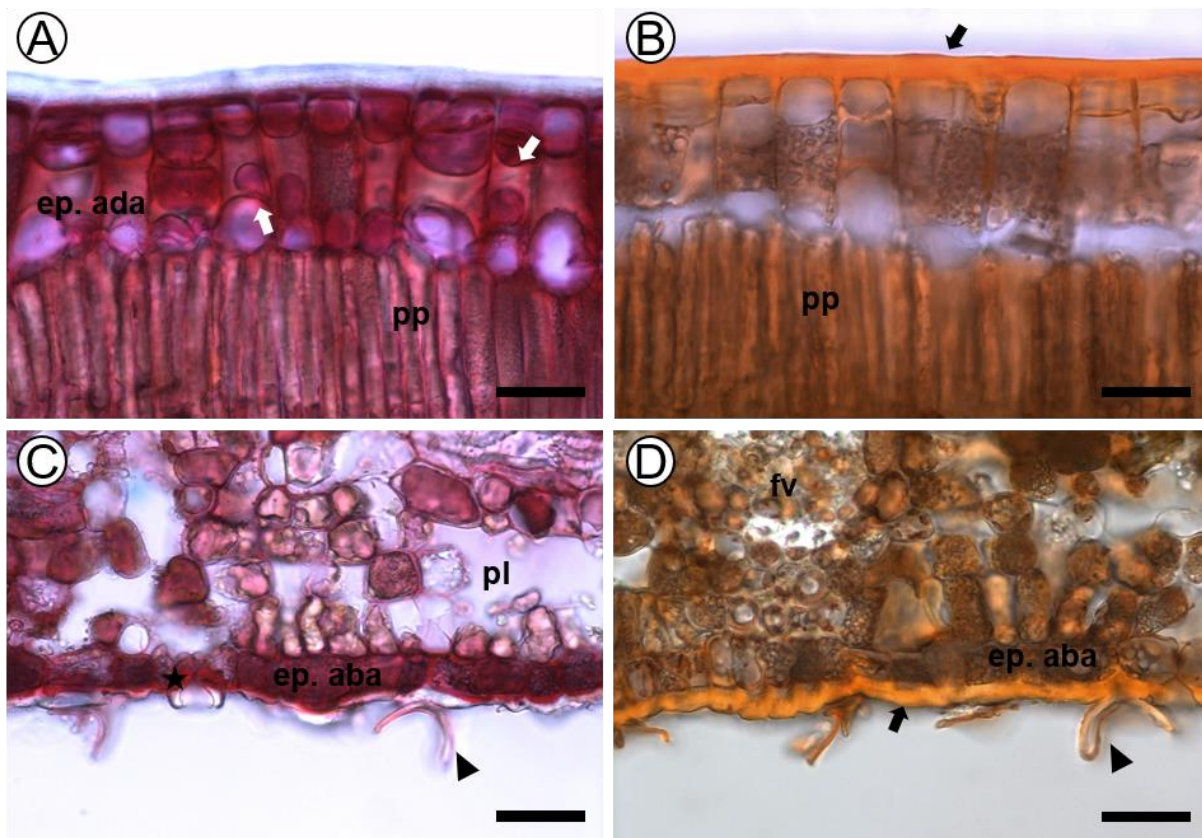
Para a caracterização anatômica da folha, a restinga será referida como RES e a floresta como FLO.

**Epiderme:** Face adaxial – apresenta uma espessa camada de cutícula (Figura 8A e 8B); é biestratificada não contínua e as células possuem formato plano-convexo, podendo ainda ter formato tabular (Figura 8A e 8B); apresenta paredes anticlinais retas na face adaxial (Figuras 9A e 9B). Face abaxial – a epiderme é unisseriada e apresenta células de formato arredondado a irregular (Figuras 8C e 8D); apresenta tricomas ramificados em forma de Y ou T (raros) (Figuras 8C e 8D); estômatos

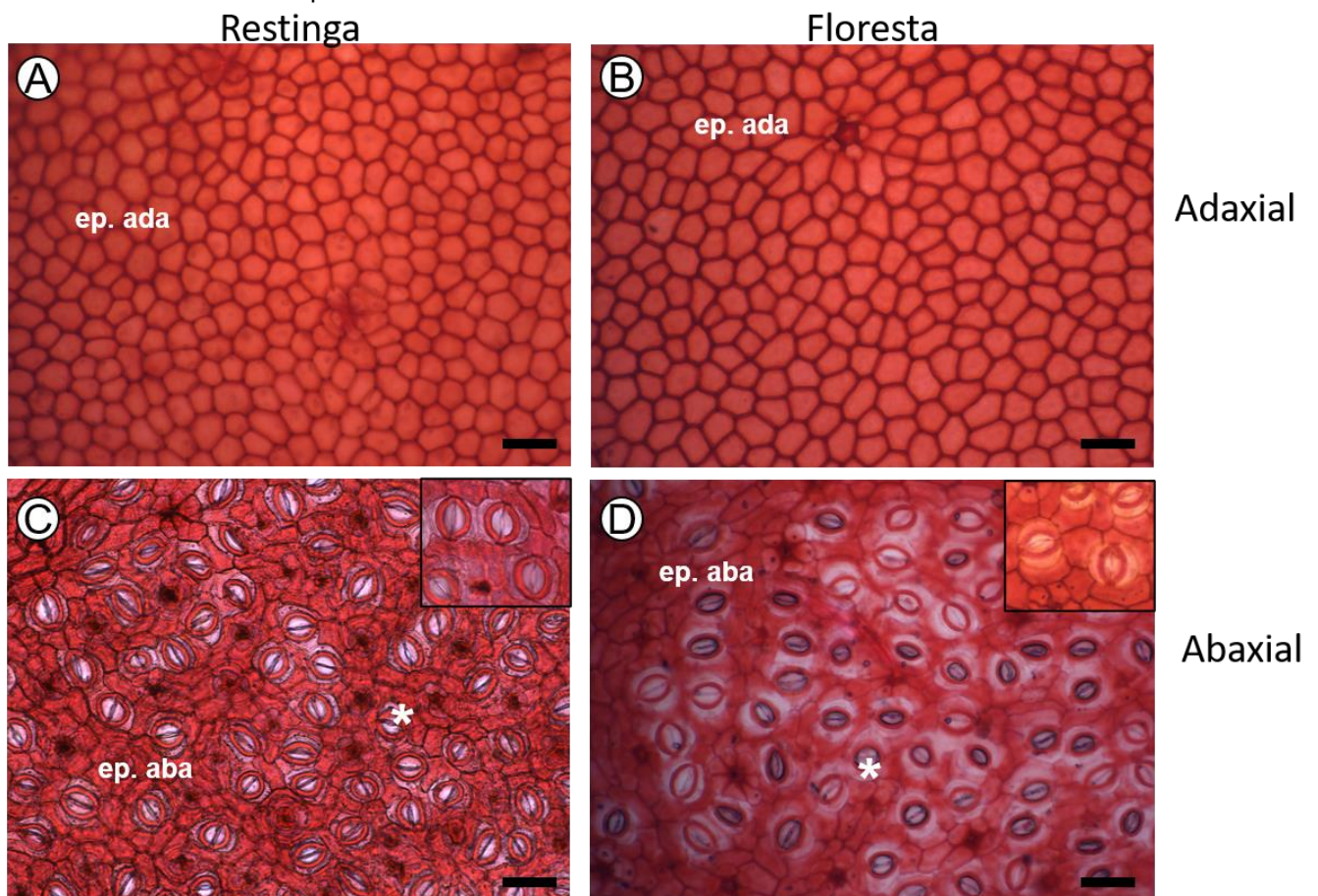
paracíticos com células-guarda no mesmo nível das células epidérmicas (Figuras 9C e 9D); apresenta criptas estomáticas em torno do átrio externo ao ostíolo (Figura 8C); cutícula abaxial espessa (Figuras 8C e 8D). Os testes histoquímicos realizados com Vermelho de Rutênio e Sudan IV revelaram a presença de mucilagem nas células epidérmicas e lipídeos nas cutículas, respectivamente (Figuras 8A-8D).

**Mesofilo:** Dorsiventral; apresenta feixes vasculares do tipo colateral envoltos por uma bainha de células parenquimáticas e fibras associadas ao floema (Figura 10A e 10B); Parênquima paliçádico – apresenta células de formato tubular e justapostas (Figuras 10C e 10D), sendo mais alongadas na RES; apresenta de uma a três camadas na RES, sendo a terceira camada de menor tamanho (Figura 10C); na FLO apresenta de uma a duas camadas (Figura 10D). Lacunoso – células de formato arredondado; apresenta de quatro a cinco camadas, podendo chegar até seis camadas na RES (Figura 10E) e cinco na FLO (Figura 10F); maior quantidade de espaços intercelulares na FLO que na RES (Figura 10E e 10F); apresenta cristais de oxalato de cálcio do tipo drusa (Figuras 10C-10F).

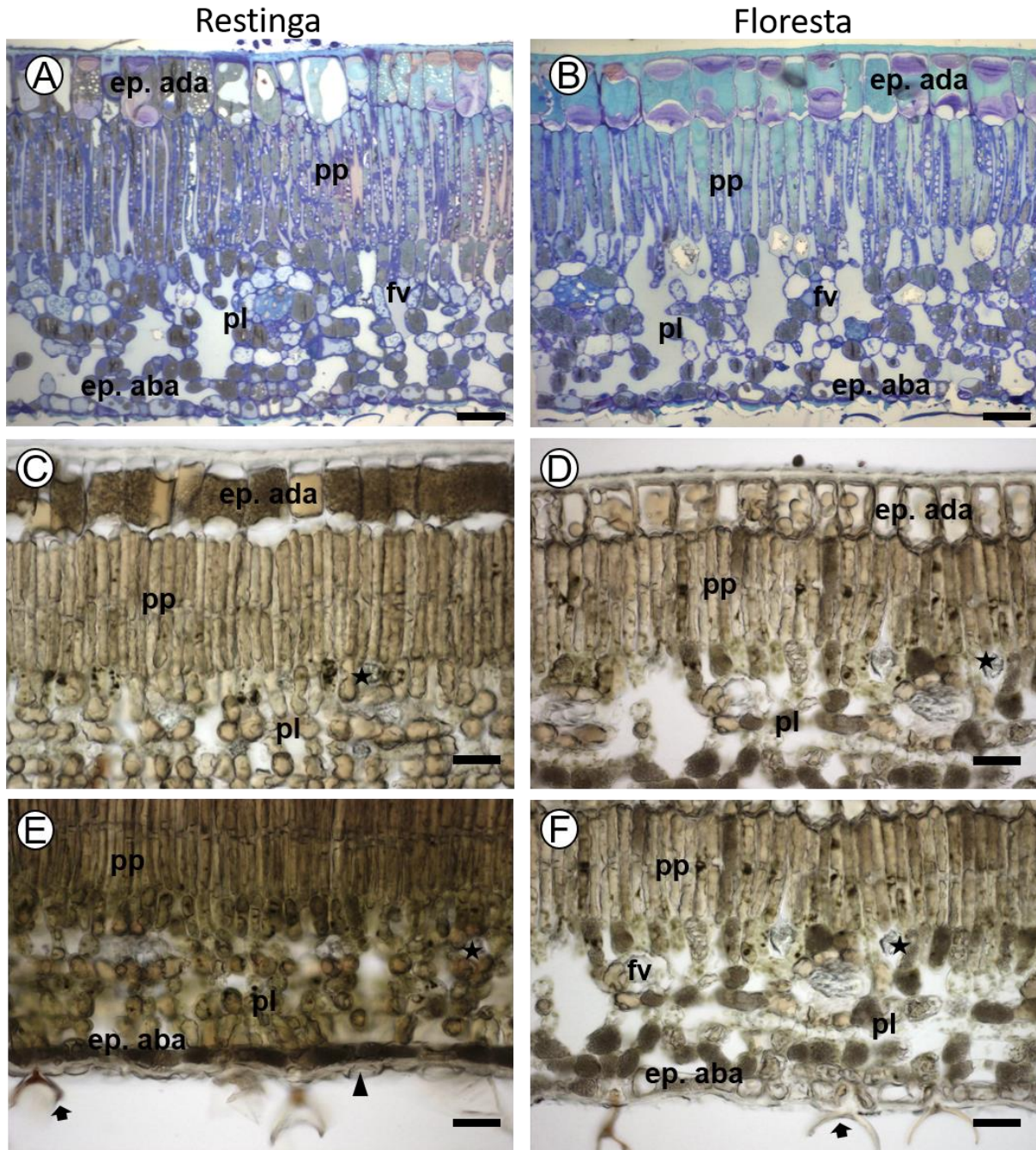
Através da microscopia de transmissão foi possível observar cloroplastos de formato elíptico na restinga (Figura 11A) e formato oval na floresta (Figura 11B). Além disso, na restinga, os tilacoides se apresentam menos compactados e com granas reduzidas (Figura 11C). Já na floresta, é possível observar um maior empilhamento das granas (11D). Nos dois ambientes, é possível verificar a presença de grãos de amido, com maiores tamanhos na floresta (Figura 11B) e gotas de óleo, em maiores quantidades na restinga (Figura 11A).



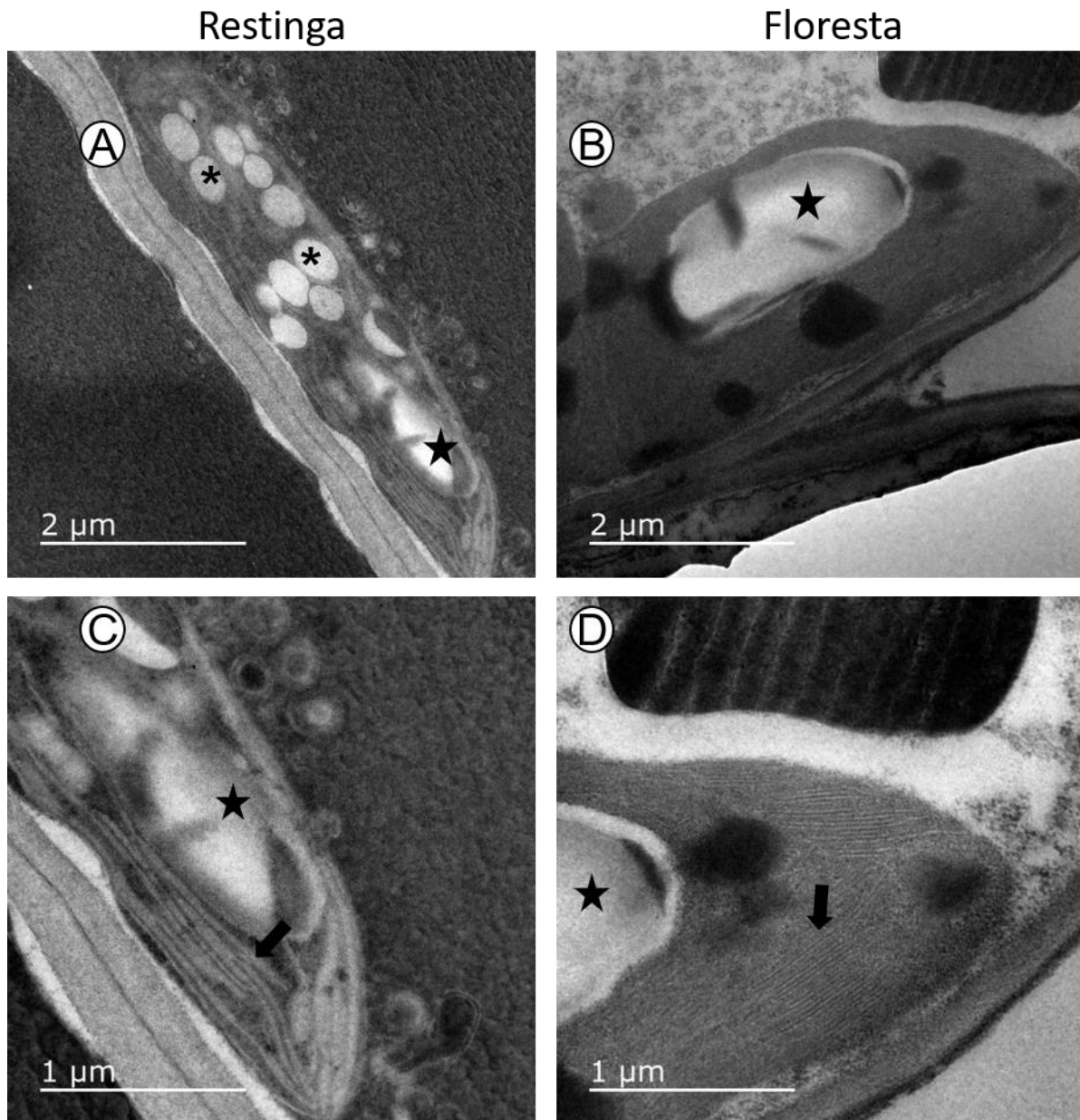
**Figura 8:** Características anatômicas da epiderme e cutícula da folha de *Byrsonima sericea* observadas em microscopia óptica. A – epiderme adaxial biestratificada contínua (setas brancas); B – camada espessa de cutícula na face adaxial (seta preta); C – camada epidérmica abaxial unisseriada; D – camada lipídica na face abaxial (seta preta). A e C: coradas com Vermelho de Rutênio; B e D: coradas com Sudan IV. ep. ada – epiderme adaxial; ep. aba – epiderme abaxial; pp – parênquima paliçádico; pl – parênquima lacunoso; fv – feixe vascular. Cabeça das setas indicam presença de tricomas ramificados em forma de T ou Y; estrela indica cripta estomática. Barras: A à D: 20 µm.



**Figura 9:** Epidermes da folha de *Byrsonima sericea* observadas em microscopia óptica. Epidermes de *B. sericea* na restinga (A e C) e na floresta (B e D); Detalhe das faces adaxiais (A e B); Detalhe das faces abaxiais (C e D). ep. ada – epiderme adaxial; ep. aba – epiderme abaxial. Asteriscos indicam estômatos; inserções de aumento indicam estômatos paracíticos. Barras: A à D: 50 µm.



**Figura 10:** Características anatômicas da folha de *Byrsonima sericea* observadas em microscopia óptica. Lâmina foliar de *B. sericea* na restinga (A, C e E) e na floresta (B, D, e F); Detalhe das epidermes adaxiais (C e D); Detalhe das epidermes abaxiais (E e F). ep. ada – epiderme adaxial; ep. aba – epiderme abaxial; pp – parênquima paliçádico; pl – parênquima lacunoso; fv – feixe vascular. Setas indicam presença de tricomas ramificados em forma de T ou Y; cabeça da seta indica estômato com cripta estomática; estrelas indicam presença de cristais de oxalato de cálcio. Barras: A e B: 100  $\mu$ m; C à F: 50  $\mu$ m.



**Figura 11:** Cloroplastos nas folhas de *Byrsonima sericea* na restinga e na floresta observadas em microscopia eletrônica de transmissão. A e C – Restinga; B e D – Floresta. A e B – Ultraestrutura e forma dos cloroplastos. C e D – Detalhe da ultraestrutura dos cloroplastos evidenciando a organização dos tilacoides (setas pretas). Asteriscos indicam gotas de óleo; estrelas indicam grãos de amido. Barras: A e B – 2  $\mu\text{m}$ ; C e D – 1  $\mu\text{m}$ .

Através das análises quantitativas, todos atributos morfoanatômicos das folhas de *B. sericea* apresentaram diferenças significativas entre as duas áreas, exceto a largura dos estômatos (Tabela 2). Na floresta, foi possível observar folhas de maior área, maior suculência e maior espessura da epiderme abaxial. As folhas na restinga apresentaram maiores espessuras das cutículas adaxial e abaxial, maior espessura da epiderme adaxial, maior comprimento dos parênquimas paliçádico e lacunoso, resultando em uma maior espessura da lâmina foliar. Além disso, a restinga



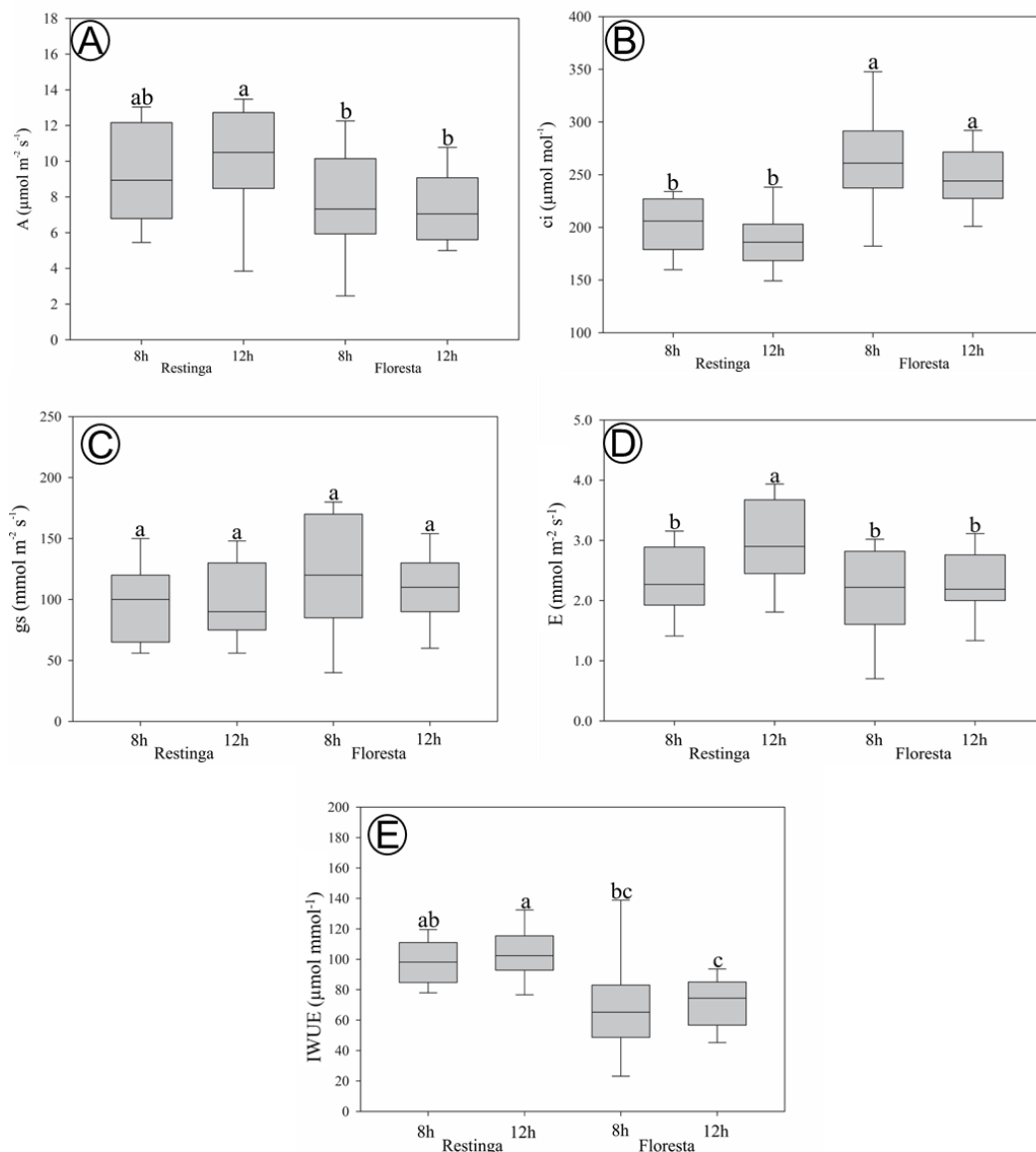
apresentou, ainda, maior densidade, comprimento e área dos estômatos, além de maior massa foliar específica e maior densidade foliar (Tabela 2).

**Tabela 2.** Valores médios ( $\pm$  desvio-padrão) dos atributos morfoanatômicos da espécie *Byrsonima sericea* na restinga e na floresta. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os ecossistemas de restinga e floresta (*T-test*,  $p \leq 0.05$ ).

Atributos		<i>Byrsonima sericea</i>	
		Restinga	Floresta
Morfologia	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	15.07 $\pm$ 3.82	<b>21.63 <math>\pm</math> 3.43*</b>
	Suculência (g m <sup>-2</sup> )	104.66 $\pm$ 19.93	<b>117.50 <math>\pm</math> 13.68*</b>
	MFA (g m <sup>-2</sup> )	<b>58.08 <math>\pm</math> 6.50*</b>	52.07 $\pm$ 4.52
	Densidade (g mm <sup>-3</sup> )	<b>0.19 <math>\pm</math> 0.04*</b>	0.16 $\pm$ 0.02
Anatomia	Lâmina foliar ( $\mu$ m)	<b>335.86 <math>\pm</math> 37.10*</b>	309.26 $\pm$ 49.96
	Parênq. paliçádico ( $\mu$ m)	<b>118.29 <math>\pm</math> 22.77*</b>	99.93 $\pm$ 26.38
	Parênq. lacunoso ( $\mu$ m)	<b>131.12 <math>\pm</math> 29.60*</b>	122.54 $\pm$ 25.94
	Epiderme adaxial ( $\mu$ m)	<b>68.79 <math>\pm</math> 9.82*</b>	57.21 $\pm$ 42.92
	Cutícula adaxial ( $\mu$ m)	<b>8.25 <math>\pm</math> 1.55*</b>	5.78 $\pm$ 1.15
	Epiderme abaxial ( $\mu$ m)	14.86 $\pm$ 3.55	<b>22.07 <math>\pm</math> 7.46*</b>
	Cutícula abaxial ( $\mu$ m)	<b>7.94 <math>\pm</math> 1.58*</b>	5.76 $\pm$ 1.81
	Dens. estomática (mm <sup>-2</sup> )	<b>64.76 <math>\pm</math> 5.27*</b>	53.60 $\pm$ 9.10
	Comp. dos estômatos ( $\mu$ m)	<b>14.33 <math>\pm</math> 0.93*</b>	13.58 $\pm$ 0.82
	Larg. dos estômatos ( $\mu$ m)	10.01 $\pm$ 1.12	9.62 $\pm$ 0.63
Área dos estômatos ( $\mu$ m <sup>2</sup> )	<b>114.50 <math>\pm</math> 12.20*</b>	106.75 $\pm$ 10.59	

## 4.2 Análises fisiológicas

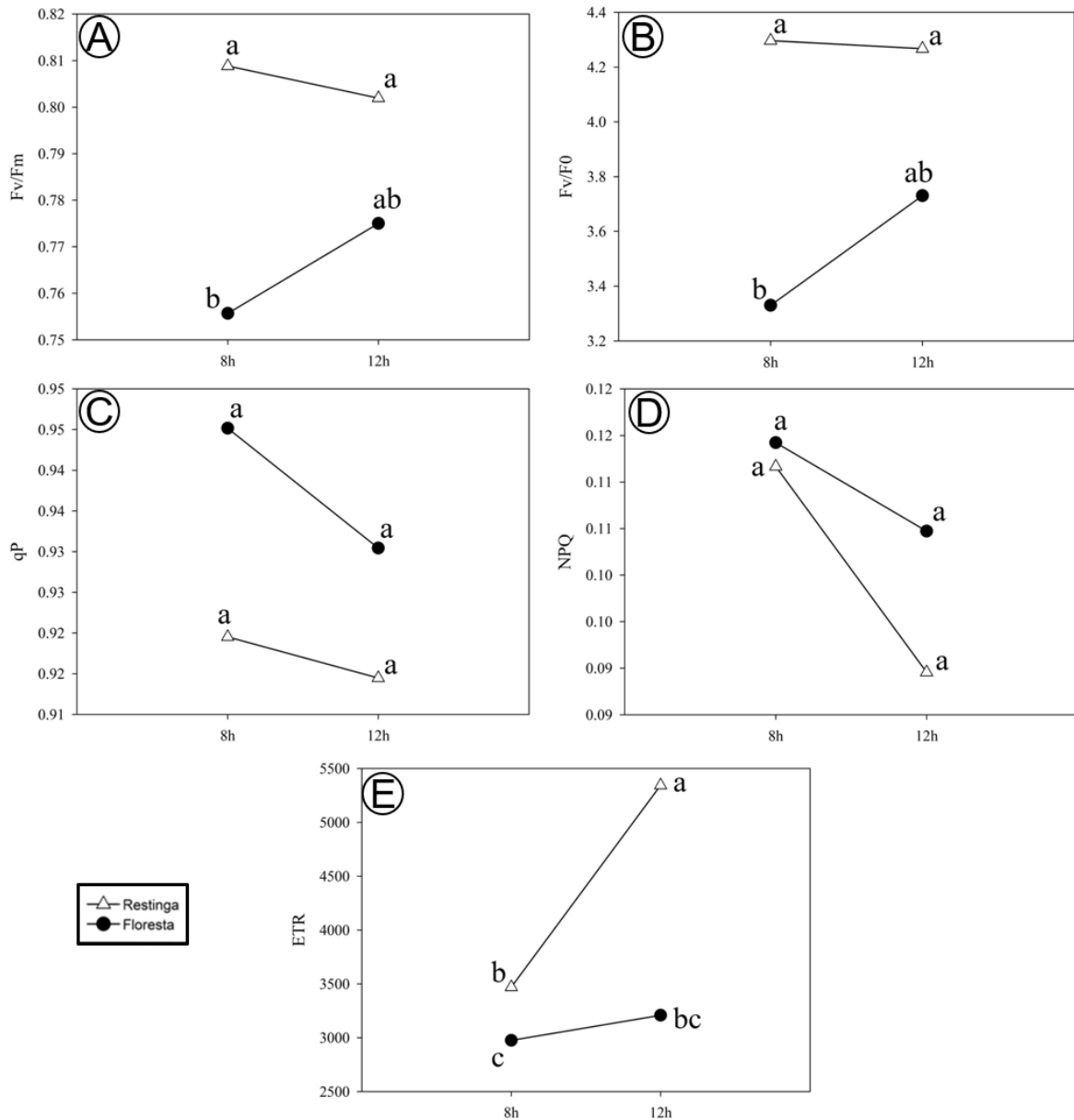
Os parâmetros de trocas gasosas apresentaram diferenças significativas entre as duas áreas (Figura 12). A taxa fotossintética líquida ( $A \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) não teve diferenças significativas entre as áreas, exceto no período das 12h na restinga, quando ocorre um aumento de fotossíntese (Figura 12A). Esse aumento é acompanhado por uma maior taxa de transpiração ( $E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Figura 12D) e maior eficiência intrínseca do uso da água (IWUE  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ) (Figura 12E) às 12h na restinga. Em contrapartida, no horário de 12h foi observada uma menor IWUE na floresta (12E). Além disso, as folhas na floresta tiveram maiores concentrações de CO<sub>2</sub> no mesofilo ( $c_i \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) que a restinga, não ocorrendo diferenças significativas entre horários nas duas áreas (Figura 12B). A condutância estomática não teve diferenças significativas entre as áreas ou entre horários (Figura 12C).



**Figura 12:** Box plots representando os valores medianos das análises das trocas gasosas realizadas às 8h e 12h nas duas áreas. A – Taxa fotossintética líquida ( $A \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). B – Concentração interna de carbono ( $C_i \mu\text{mol mol}^{-1}$ ). Condutância estomática ( $g_s \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). D – Taxa de transpiração ( $E \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). E – Eficiência intrínseca do uso da água ( $IWUE \mu\text{mol mmol}^{-1}$ ). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre a restinga e a floresta. (Teste de Tukey,  $p \leq 0.05$ ).

A partir das análises dos parâmetros de emissão de fluorescência da clorofila a, observou-se um maior rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ) na restinga, não havendo diferença entre horários (Figura 13A). Além disso, o menor rendimento foi observado na floresta no período das 8h (Figura 13A). O rendimento quântico variável do PSII ( $F_v/F_0$ ), teve os mesmos resultados obtidos para  $F_v/F_m$ , não indicando, portanto, maiores diferenças. Não foram observadas diferenças significativas entre áreas ou entre horários para os *quenchings* fotoquímico (qP) (Figura 13C) e não-

fotoquímico (NPQ) (Figura 13D). Entretanto, as folhas da restinga tiveram maior taxa de transporte de elétrons (ETR) no período da tarde, às 12h, enquanto as folhas da floresta tiveram menor ETR no período da manhã, às 8h (Figura 13E).



**Figura 13:** Gráfico representando os valores médios das análises de fluorescência realizadas às 8h e 12h nas duas áreas. A – Rendimento quântico máximo do PSII ( $F_v/F_m$ ). B – Rendimento quântico variável do PSII ( $F_v/F_0$ ). C – *Quenching* fotoquímico ( $qP$ ). D – *Quenching* não-fotoquímico ( $NPQ$ ). E – Taxa de transporte de elétrons ( $ETR$ ). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre a restinga e a floresta. (Teste de Tukey,  $p \leq 0.05$ ).

Com relação às análises de pigmentos fotossintéticos, as folhas na floresta tiveram maiores concentrações de clorofila *a* e *b*, além de uma maior razão de clorofila/carotenoides. Já as folhas na restinga, tiveram maior razão clorofila *a*/clorofila

*b*, enquanto a concentração de carotenoides não teve diferenças significativas entre as áreas (Tabela 3).

**Tabela 3.** Valores médios ( $\pm$  desvio-padrão) dos pigmentos fotossintéticos na restinga e na floresta. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os ecossistemas de restinga e floresta (*T-test*,  $p \leq 0.05$ ).

Pigmentos	<i>Byrsonima sericea</i>	
	Restinga	Floresta
Clorofila <i>a</i> ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	0.0159 $\pm$ 0.0039	<b>0.0214 <math>\pm</math> 0.0052*</b>
Clorofila <i>b</i> ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	0.0116 $\pm$ 0.0024	<b>0.0162 <math>\pm</math> 0.0031*</b>
Carotenoides ( $\mu\text{mol m}^{-2}$ )	0.0073 $\pm$ 0.0011	0.0075 $\pm$ 0.0009
Cloro <i>a/b</i>	<b>1.340 <math>\pm</math> 0.081*</b>	1.287 $\pm$ 0.088
Cloro <i>l</i> /caroten	5.371 $\pm$ 0.071	<b>7.210 <math>\pm</math> 1.312*</b>

#### 4.3 Caracterização anatômica do lenho de *Byrsonima sericea* DC.

Para a caracterização anatômica do lenho, a restinga será referida como RES e a floresta como FLO.

**Camadas de crescimento:** indistintas ou ausentes.

**Elementos de vaso:** porosidade difusa; 18/mm<sup>2</sup> (RES) e 13/mm<sup>2</sup> (FLO) (Tabela 4); solitários, em arranjos radiais 2-6 (raro) e em cachos de 4-6 (raro) elementos; seção de contorno circular a oval (Figuras 14A e 14B); comprimento médio de 713  $\mu\text{m}$  (RES) e 831  $\mu\text{m}$  (FLO), diâmetro tangencial médio de 140  $\mu\text{m}$  (RES) e 193  $\mu\text{m}$  (FLO) e radial de 105  $\mu\text{m}$  (RES) a 152  $\mu\text{m}$  (FLO), paredes com cerca de 4  $\mu\text{m}$  (RES) a 5  $\mu\text{m}$  (FLO) de espessura (Tabela 4); placas de perfuração simples; presença de apêndices em ambas as extremidades (Figuras 15A e 15B); pontoações intervasculares (Figura 15E) guarnecidas e diminutas de 3  $\mu\text{m}$  na (RES) e 2  $\mu\text{m}$  (FLO), alternas, areoladas, formato circular a oval; pontoações raio-vasculares semelhantes às intervasculares (Figura 15F).

**Fibras:** classificadas principalmente como fibrotraqueídes, podem ser septadas e não septadas, com comprimento médio de 1625  $\mu\text{m}$  (RES) e 1538  $\mu\text{m}$  (FLO) (Figuras 15C e 15D), diâmetro médio de 33  $\mu\text{m}$  (RES) e 37  $\mu\text{m}$  (FLO), lúmen de 20  $\mu\text{m}$  (RES) e 23  $\mu\text{m}$  (FLO), e pontoações de 5  $\mu\text{m}$  (RES) e 4  $\mu\text{m}$  (FLO) (Figura 15D); além de paredes de delgadas a espessas.

**Parênquima axial:** paratraqueal e apotraqueal escasso ou ausente (Figuras 14A à 14D).

**Raios:** cerca de  $7/\text{mm}^2$  (RES) e  $6/\text{mm}^2$  (FLO), uniseriados e multiseriados (2-10 células de largura); heterogêneos, integrados por células procumbentes na região central e células eretas e quadradas nas margens (Figuras 14E e 14F); comprimento médio de  $528\ \mu\text{m}$  (RES) e  $558\ \mu\text{m}$  (FLO) e largura média de  $73\ \mu\text{m}$  (RES) e  $60\ \mu\text{m}$  (FLO); células do raio com perfurações (Figura 14E).

#### 4.4 Atributos funcionais do lenho e condutividade hidráulica teórica (Kh)

Todas as variáveis do lenho tiveram diferenças significativas entre as áreas, exceto a espessura da parede das fibras (Tabela 4). Os elementos de vaso dos indivíduos na restinga tiveram maior frequência quando comparados aos indivíduos na floresta. Entretanto, na floresta, os elementos de vaso tiveram maior comprimento, maiores diâmetros tangencial e radial, maior área do lúmen e maior espessura da parede. Além disso, as fibras na floresta tiveram maior diâmetro e lúmen, enquanto o comprimento foi maior nos indivíduos na restinga. As pontoações intervasculares e raio-vasculares, bem como as pontoações das fibras, tiveram maior comprimento nos indivíduos na restinga. O parênquima radial teve maior comprimento nos indivíduos na floresta, enquanto a frequência e a largura dos raios foram maiores na restinga (Tabela 4).

A densidade do lenho de *Byrsonima sericea* não demonstrou diferenças significativas entre a restinga e a floresta, apresentando valores com média de  $0.56\text{g}/\text{cm}^3$  (Tabela 4).

A condutividade hidráulica teórica (Kh) teve diferenças significativas entre as áreas, sendo muito maior nos indivíduos na floresta (Tabela 4). Os índices de vulnerabilidade e mesomorfia também tiveram maiores valores para os indivíduos na floresta quando comparados aos indivíduos na restinga (Tabela 4).

**Tabela 4.** Valores médios ( $\pm$  desvio-padrão) dos atributos funcionais do lenho de *Byrsonima sericea* nos ecossistemas de restinga e floresta. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os ecossistemas de restinga e floresta. (*T-test*,  $p \leq 0.05$ ).

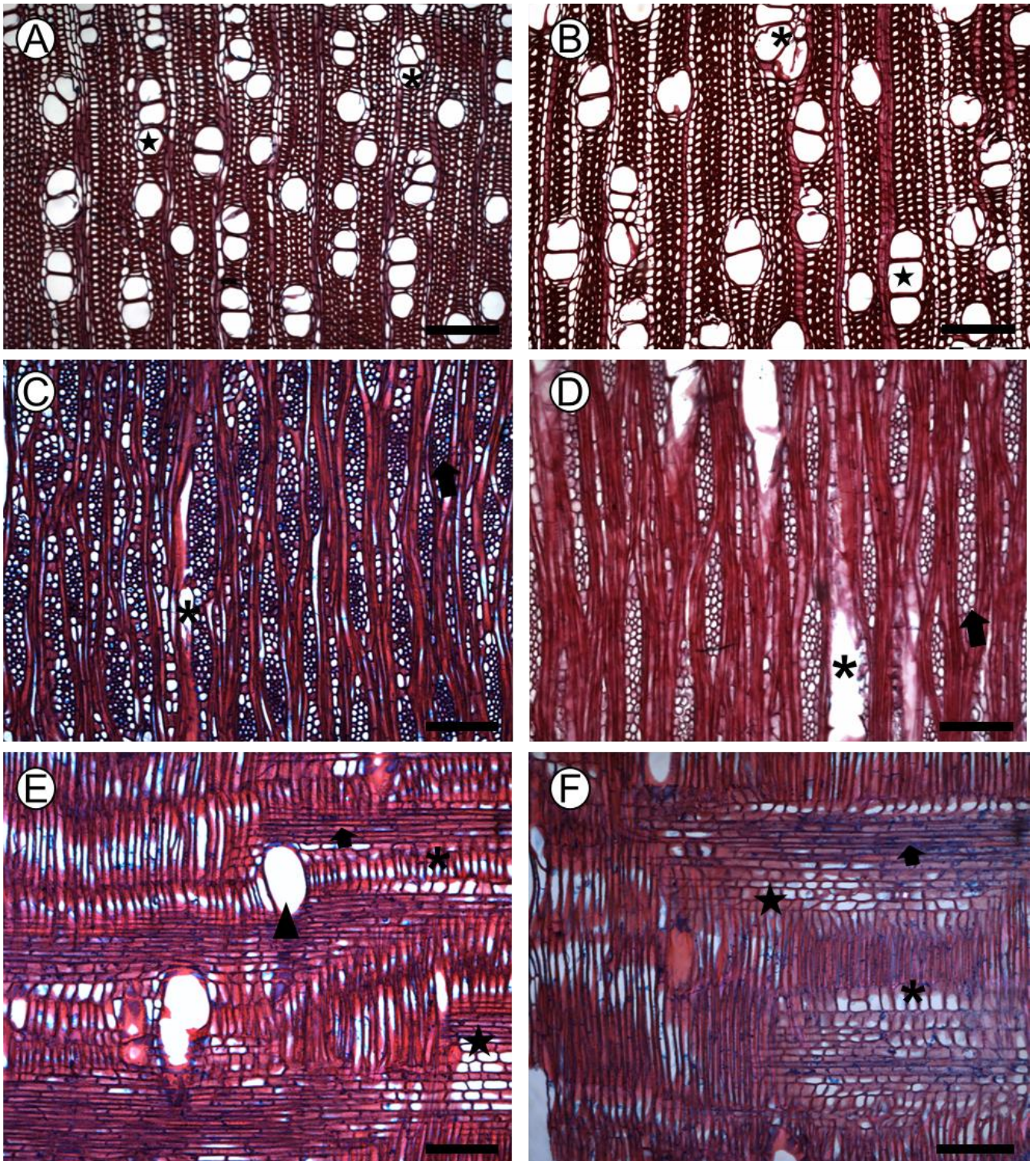
Atributos	<i>Byrsonima sericea</i>	
	Restinga	Floresta
<b>Elementos de vaso</b>		
Frequência (vasos mm <sup>2</sup> )	<b>18.60 <math>\pm</math> 4.79*</b>	13.66 $\pm$ 3.96
Comprimento ( $\mu$ m)	713.62 $\pm$ 137.47	<b>831.93 <math>\pm</math> 181.20*</b>
Diâmetro tangencial ( $\mu$ m)	140.56 $\pm$ 19.14	<b>193.30 <math>\pm</math> 54.49*</b>
Diâmetro radial ( $\mu$ m)	105.17 $\pm$ 15.07	<b>152.71 <math>\pm</math> 53.78*</b>
Área do lúmen ( $\mu$ m <sup>2</sup> )	11801.29 $\pm$ 2618.44	<b>26769.32 <math>\pm</math> 17497.35*</b>
Espessura da parede ( $\mu$ m)	4.84 $\pm$ 0.84	<b>5.25 <math>\pm</math> 0.73*</b>
<b>Pontoações</b>		
Intervascular ( $\mu$ m)	<b>2.79 <math>\pm</math> 0.33*</b>	2.44 $\pm$ 0.38
Raio-vascular ( $\mu$ m)	<b>3.15 <math>\pm</math> 0.35*</b>	2.47 $\pm$ 0.30
<b>Fibras</b>		
Diâmetro ( $\mu$ m)	33.15 $\pm$ 6.36	<b>37.00 <math>\pm</math> 6.81*</b>
Lúmen ( $\mu$ m)	20.81 $\pm$ 5.66	<b>23.72 <math>\pm</math> 6.09*</b>
Comprimento ( $\mu$ m)	<b>1625.73 <math>\pm</math> 180.22*</b>	1538.27 $\pm$ 181.92
Espessura da parede ( $\mu$ m)	6.02 $\pm$ 1.39	6.20 $\pm$ 1.01
Pontoações ( $\mu$ m)	<b>5.81 <math>\pm</math> 0.99*</b>	4.57 $\pm$ 0.83
<b>Parênquima radial</b>		
Frequência (raios mm <sup>2</sup> )	<b>6.91 <math>\pm</math> 1.20*</b>	6.46 $\pm$ 1.11
Comprimento ( $\mu$ m)	528.37 $\pm$ 93.03	<b>558.63 <math>\pm</math> 91.08*</b>
Largura ( $\mu$ m)	<b>73.85 <math>\pm</math> 13.95*</b>	60.03 $\pm$ 11.29
<b>Hidráulica</b>		
<i>Kh</i> (kg m s <sup>-1</sup> MPa <sup>-1</sup> )	1.48 x 10 <sup>25</sup> $\pm$ 2.62 x 10 <sup>25</sup>	<b>2.68 x 10<sup>27</sup> <math>\pm</math> 4.94 x 10<sup>27</sup>*</b>
<b>Densidade (g/cm<sup>3</sup>)</b>	0.55	0.58
<b>Vulnerabilidade</b>	8.14	15.76
<b>Mesomorfia</b>	5784.61	12735.51

#### 4.5 Análise de componentes principais

A análise dos componentes principais (PCA) explicou 76% da variação total do conjunto de dados. Assim, 60,07% foi explicado pelo primeiro componente principal (PC1), e 16,65% pelo segundo (PC2), separando em dois grupos a partir da heterogeneidade dos ambientes (Figura 15). PC1 foi influenciado pela epiderme adaxial (Ada ep), cutícula adaxial (Ada cut), cutícula abaxial (Aba cut), densidade estomática (Sto den), pontoações raio-vasculares (Ray-vasc), comprimento do parênquima radial (Lengt ray), eficiência intrínseca do uso da água (IWUE) e taxa da cadeia transportadora de elétrons (ETR). PC2 foi influenciado pelo parênquima lacunoso (Spon), epiderme abaxial (Aba ep), área foliar (LA), clorofila *a* (Chlo *a*), clorofila *b* (Chlo *b*), razão clorofila/carotenoides (Chlo/Carot), concentração de CO<sub>2</sub> no interior do mesófilo (ci), área do lúmen dos elementos de vaso (Lum vessel), espessura da parede dos elementos de vaso (Wall vessel) e condutividade hidráulica teórica (*Kh*) (Tabela 5).

## Restinga

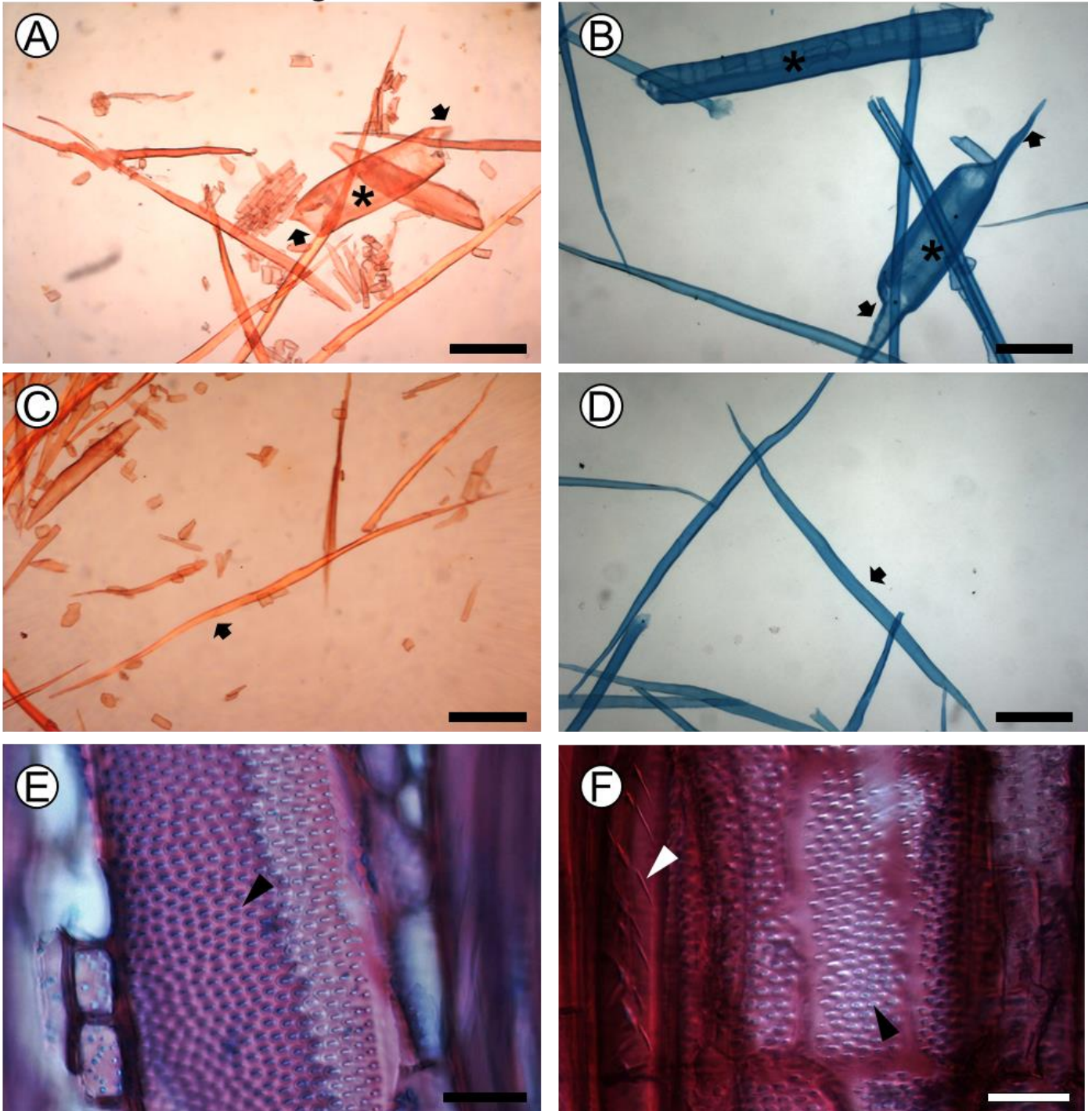
## Floresta



**Figura 14:** Anatomia do lenho de *Byrsonima sericea* na restinga (A, C e E) e floresta (B, D e F). A e B – Secção transversal, arranjo radial (estrela), cachos (asterisco); C e D – Secção longitudinal tangencial, parênquima radial (seta), elementos de vaso (asterisco); E e F – Secção longitudinal radial, compostos de células procumbentes (seta), retas (asterisco) e quadradas (estrela), perfurações nas células dos raios (cabeça da seta). Barras: A à F: 200  $\mu$ m.

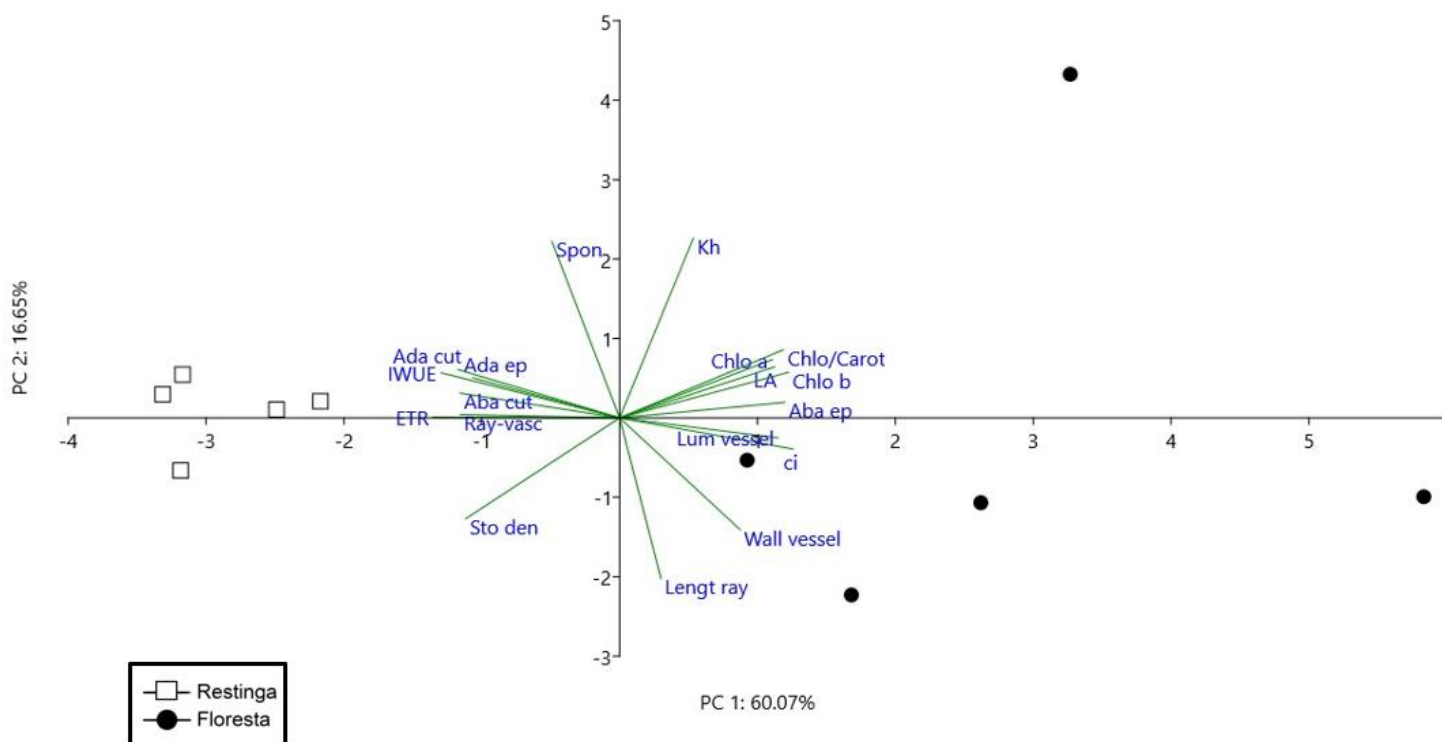
## Restinga

## Floresta



**Figura 15:** Anatomia do lenho de *Byrsonima sericea* na restinga (A, C e E) e floresta (B, D e F). A e B –Macerado mostrando elementos de vaso (asterisco) e apêndices nas extremidades dos vasos (seta); C e D – Macerado mostrando fibrotraqueídes (seta); E – Pontoações intervasculares areoladas (cabeça da seta preta); F – Pontoações raio-vasculares (cabeça da seta preta) e pontoações das fibras (cabeça da seta branca). Barras: A à D: 200  $\mu$ m; E e F: 20  $\mu$ m.





**Figura 15:** Análise de componentes principais (PCA) da espécie *Byrsonima sericea* na restinga (quadrados) e na floresta (círculos). Ada cut – cutícula adaxial; Ada ep – epiderme adaxial; Aba cut – cutícula abaxial; Aba ep – epiderme abaxial; Spon – parênquima lacunoso; Sto den – densidade estomática; LA – área foliar; Ray-vasc – pontoações raios vasculares; Lum vessel – área do lúmen dos elementos de vaso; Wall vessel – espessura da parede dos elementos de vaso; Lengt ray – Comprimento do parênquima radial; Kh – condutividade hidráulica teórica; IWUE – eficiência intrínseca do uso da água; ETR – taxa de transporte de elétrons; ci – concentração interna de carbono; Chlo a – clorofila a; Chlo b – clorofila b; Chlo/Carot – razão clorofila/carotenoides.

**Tabela 5.** Porcentagem de variância de cada componente principal (PC) e proporção de contribuição de cada atributo em cada componente principal. Em negrito estão destacados os atributos que mais contribuem para a formação de cada componente.

	PC 1	PC 2
<b>% variância</b>	60,07	16,65
Spon	0,4214	<b>0,7771</b>
Ada ep	<b>0,7619</b>	0,1152
Ada cut	<b>0,8206</b>	0,2412
Aba ep	-0,8564	<b>0,0311</b>
Aba cut	<b>0,8518</b>	0,0403
Sto den	<b>0,7425</b>	-0,4432
LA	-0,7674	<b>0,3854</b>
Chlo a	-0,7290	<b>0,3291</b>
Chlo b	-0,8319	<b>0,2758</b>
Chlo/Carot	-0,7873	<b>0,3451</b>
ci	-0,9025	<b>0,0334</b>
IWUE	<b>0,9127</b>	0,1043
ETR	<b>0,9817</b>	-0,1409
Lum vessel	-0,7934	<b>0,0994</b>
Wall vessel	-0,7063	<b>-0,3463</b>
Ray-vasc	<b>0,8593</b>	0,0170
Lengt ray	<b>-0,2889</b>	-0,8031
Kh	-0,3157	<b>0,8334</b>

## 5. Discussão

Apesar da grande representatividade e larga distribuição, a família Malpighiaceae possui morfologias muito diversificadas, tornando complexo estudos filogenéticos e taxonômicos (Araújo *et al.*, 2010; Davis & Anderson, 2010). Entretanto, a anatomia da folha pode constituir uma ferramenta importante para a taxonomia da família, tornando possível a identificação e classificação de alguns gêneros e espécies (Araújo *et al.*, 2010), bem como representar estratégias adaptativas como respostas às condições ambientais.

A presença de uma cutícula espessa nas duas faces, estômatos com cristas cuticulares na face abaxial, é característica comum do gênero *Byrsonima*, como foi encontrado em algumas espécies do gênero por Araújo *et al.* (2010), Silva (2013) e Ferreira *et al.* (2015). A camada lipídica e hidrofóbica na superfície, previne a entrada de moléculas tóxicas aquíferas nas células da epiderme (Javelle *et al.*, 2011), além de funcionar como barreira física efetiva, evitando o ataque de patógenos (Ziv *et al.*, 2018). Além disso, a composição lipídica da cutícula pode ser delimitada por fatores genéticos, durante o processo de desenvolvimento ou, por condições ambientais, como estresse hídrico, a fim de evitar a desidratação (Macková *et al.*, 2013; Bourgault *et al.*, 2019). Já na cutícula abaxial, a formação de uma camada úmida limítrofe, criada pelos poros estomáticos, além das cristas estomáticas, gera uma maior permeabilidade da cutícula à água quando comparada à cutícula adaxial em folhas hipoestomáticas (Karbulková *et al.*, 2008). Desse modo, durante o estresse hídrico, os estômatos se fecham e a transpiração da planta ocorre, principalmente, pela cutícula, sendo essencial a regulação da permeabilidade nessa estrutura (Kerstiens, 1996).

Adicionalmente, Magalhães (2011) encontrou maiores espessuras da cutícula adaxial em indivíduos de *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. em ambientes de maior irradiância. A cutícula também possui papel fundamental na proteção térmica das folhas, atenuando a absorvância de radiação UV-B proveniente do espectro solar (Krauss, Markstädter, Riederer, 1997). No presente estudo, as maiores espessuras das cutículas adaxial e abaxial foram observadas nos indivíduos presentes na restinga quando comparados aos da floresta, o que reforça o papel fotoprotetor dessa estrutura sob maior irradiância e na resistência à perda de água em ambientes mais secos (Pireda *et al.*, 2019).

A epiderme adaxial biestratificada não contínua, juntamente com uma camada unisseriada de epiderme abaxial, também podem ser encontradas em algumas espécies do gênero *Byrsonima*, como *B. coccolobifolia* Kunth, *B. crassifolia* (L.) Kunth, *B. verbascifolia* (L.) DC. (Ferreira *et al.*, 2015; Santana, 2018) e *B. lancifolia* (Araújo *et al.*, 2010). A camada epidérmica adaxial contendo mucilagem, substância hidrocoloide com capacidade de se ligar às moléculas de água, está presente em muitas espécies de ambientes xéricos (Lyshede, 1977; Clifford *et al.*, 2002; Holanda *et al.*, 2019). Nas células da epiderme, a mucilagem é depositada como uma camada fina entre a parede celular e a membrana plasmática, formando fibras gelatinosas na presença de água (Barker & Gerritsen, 1992). Desse modo, a epiderme contendo mucilagem forma uma goma que, combinada com o amido, age tamponando as flutuações do potencial osmótico dentro das células durante períodos secos, remobilizando solutos e absorvendo água para manter a turgidez das células (Clifford *et al.*, 2002; Boaneres *et al.*, 2018).

Dentre outros fatores que afetam o tamanho do parênquima paliçádico, a luz colimada incidente sobre a folha pode interferir no formato dessas células em virtude da maior otimização de absorção de luz (Vogelman, Nishio, Smith, 1996). Nesse sentido, o posicionamento vertical, a justaposição e o formato tubular das células paliçádicas favorecem a absorção de parte da luz pelos cloroplastos nessa região (Oguchi *et al.*, 2018). Como consequência, o gradiente de luz que chega ao parênquima lacunoso, é atenuado. Entretanto, cloroplastos presentes em camadas mais internas do mesofilo, possuem maior capacidade de absorção da radiação solar quando comparados àqueles próximos à superfície adaxial (Terashima *et al.*, 2016; Kume, 2017). Além disso, as células de formato circular e a maior quantidade de espaços intercelulares no parênquima lacunoso, funcionam como uma câmara de espelhos que refletem e refratam a luz pelo mesofilo, retornando ao parênquima paliçádico e otimizando a absorção de energia (Vogelman, Nishio, Smith, 1996).

O aumento do percurso da luz no interior da folha é chamado de efeito “détour” e é influenciado, principalmente, pelo formato das células do mesofilo (Terashima *et al.*, 2016; Oguchi *et al.*, 2018). Assim, a maior espessura e o maior alongamento de parênquima paliçádico, como observado na restinga, permitem uma maior capacidade de canalização da alta irradiância no interior do mesofilo, favorecendo o efeito “détour”, além de uma maior disponibilização de fótons de luz que possam ser absorvidos pelos cloroplastos (Terashima *et al.*, 2016; Kume, 2017). Em conjunto, as

células do parênquima lacunoso apresentam de duas a três vezes mais concentrações de pigmentos que camadas próximas à face adaxial e maior coeficiente de absorção que o parênquima paliçádico (Kume, 2017). Desse modo, as maiores espessuras de parênquimas paliçádico e lacunoso, encontradas na restinga, são atributos anatômicos que otimizam a captação e absorção de luz em virtude da elevada irradiância encontrada nessas áreas (Pireda *et al.*, 2019; 2020 *in press*).

Os cristais de oxalato de cálcio do tipo drusa presentes no parênquima lacunoso e encontrados em maiores quantidades na restinga, estão associados a uma maior reflexão de luz no interior do mesofilo. Em condições de maior irradiância, o acúmulo desses cristais consegue direcionar o excesso de luz do parênquima paliçádico para o parênquima lacunoso, diminuindo danos no aparato fotossintético (Golob *et al.*, 2018). Além disso, a decomposição dos cristais de oxalato de cálcio fornece grandes fontes de dióxido de carbono para a planta em condições de estresse hídrico, uma vez que os estômatos se fecham, limitando o fluxo de CO<sub>2</sub> para o mesofilo (Tooulakou *et al.*, 2016).

A menor espessura da epiderme abaxial encontrada nos indivíduos na restinga, pode ser associada a uma maior tensão mecânica provocada pelo aumento da espessura do parênquima lacunoso. Estudos relatam que durante o desenvolvimento das folhas, a divisão das células epidérmicas acompanha a divisão de células subjacentes, isto é, células do mesofilo, possivelmente influenciadas pela arquitetura e tensão mecânica gerada pela expansão celular (Javele *et al.*, 2011). Além disso, a área da epiderme abaxial a qual é alocada para os estômatos depende, principalmente, do tamanho das células estomáticas e da densidade estomática (De Boer *et al.*, 2016). Assim, o espaço disponível na epiderme para os estômatos reflete um “*trade-off*” entre aumentar a condutância estomática, a qual é influenciada pela anatomia e fechamento estomático, ao custo de aumentar a área disponibilizada para os estômatos na epiderme (De Boer *et al.*, 2016; Sack & Buckley, 2016). Desse modo, a diminuição da espessura das células epidérmicas abaxiais na restinga, juntamente com a tensão provocada pelo espessamento do parênquima lacunoso, pode ter origem no desenvolvimento da folha, a fim de obter uma maior alocação para os estômatos nessa área. Esses resultados são confirmados pela maior densidade estomática encontrada nos indivíduos na restinga.

Estômatos paracíticos também foram encontrados em *Byrsonima coccolobifolia*, *B. crascifolia*, *B. verbascifolia*, *B. basiloba* e *B. lancifolia* (Araújo *et al.*,

2010; Ferreira *et al.*, 2015; Santana, 2018), confirmando ser uma característica do gênero. A variação de tamanho e densidade estomática pode ser devido a fatores genéticos (Camargo & Marengo, 2011), ou influenciada por fatores ambientais como luz, CO<sub>2</sub>, umidade e escassez hídrica (Casson & Hetherington, 2010). Em plantas de ambientes xéricos, a maior densidade estomática permite o fluxo de CO<sub>2</sub> para dentro do mesófilo, diminuindo o tempo de abertura dos poros e, conseqüentemente, diminuindo a transpiração (Woodward & Kelly, 1995; Vialet-Chabrand *et al.*, 2017; Pireda *et al.*, 2019). Respostas rápidas de abertura e fechamento estomático geralmente estão atribuídas a um menor tamanho dos estômatos (Lawson & Blatt, 2014), contrariando os resultados obtidos para os indivíduos na restinga. Ainda, o maior comprimento dos estômatos na restinga resultou em uma maior área estomática comparada aos indivíduos na floresta. Diferenças no comprimento das células-guarda entre indivíduos da mesma espécie crescendo sobre diferentes circunstâncias refletem respostas plásticas em relação ao ambiente (Jordan *et al.*, 2015). Porém, uma maior densidade estomática nas folhas de ambientes secos requer um rápido transporte de água pela planta e, conseqüentemente, um aumento da densidade de venação para suportar a alta demanda evaporativa (Brodribb *et al.*, 2013). No desenvolvimento da folha, a coordenação entre o tamanho das células da epiderme e tamanho dos estômatos pode ser mediado, também, por mudanças evolutivas e, assim, depender do tamanho do genoma da espécie (Brodribb *et al.*, 2013). Assim, estudos mais aprofundados sobre as relações de crescimento celular e os padrões genéticos de cada espécie são necessários a fim de se compreender melhor os resultados.

Os tricomas ramificados em forma de Y ou T encontrados em *Byrsonima sericea* são estruturas comuns na família Malpighiaceae (Rao & Sarma, 1992), sendo encontrados, também, em outras espécies do gênero (Araújo *et al.* 2010; Ferreira *et al.*, 2015; Santana, 2018). Os tricomas constituem-se de apêndices na camada epidérmica (Javele *et al.*, 2011) e funcionam como barreiras físicas contra a radiação UV-B, previnem a perda de água por vias apoplásticas e diminuem a transpiração através do aumento da camada de ar limítrofe na folha (Bickford, 2016), sendo um importante recurso em ambientes xéricos como a restinga.

Os maiores valores encontrados para as cutículas adaxial e abaxial, epiderme adaxial, parênquimas paliçádico e lacunoso nos indivíduos na restinga deste estudo, contribuíram para o maior espessamento da lâmina foliar nessa área. Alterações no

padrão da divisão celular pode diminuir a quantidade de espaços intercelulares no mesofilo, através do aumento do número de células, promovendo uma maior densidade foliar (DEN) (Lehmeier *et al.*, 2017), como observado nos indivíduos da restinga. Logo, a maior densidade nas folhas nessa área está relacionada a células menores e em maior número, gerando uma compactação dentro do mesofilo, diminuindo os espaços intercelulares e forçando células do parênquima próximas aos estômatos para rápida assimilação de CO<sub>2</sub> (Pequero-Pina *et al.*, 2017). Do mesmo modo, a massa foliar por unidade de área (MFA) representa o investimento de carbono na estruturação da folha (Niinemets & Kull, 2003) e, assim, pode estar relacionada a maiores camadas de parênquima e maiores densidades de massa celular (John *et al.*, 2017). Espécies que passam por períodos de baixa disponibilidade hídrica geralmente possuem maior massa foliar por unidade de área e maior densidade na folha (Enrique *et al.*, 2016), como observado nos indivíduos na restinga.

Entretanto, plantas que estão sob estresse hídrico diminuem a pressão de turgor nas células diminuindo a expansão celular (Basu *et al.*, 2016). Com a mesma quantidade de massa seca em uma porção menor da folha, a compactação da célula e a densidade foliar aumentam (Witkowski & Lamont, 1991; Pireda *et al.*, 2019). Assim, algumas plantas possuem a capacidade de manter baixas concentrações de água na célula, mantendo o turgor através da osmorregulação (Basu *et al.*, 2016). Essa osmorregulação geralmente ocorre através do ajuste osmótico e alteração da elasticidade da parede celular, a qual a mucilagem tem grande influência (Clifford *et al.*, 2002; Boaneres *et al.*, 2018). Tal circunstância pode ter contribuído para a maior diferença de suculência (SUC) encontrada na floresta, uma vez que essa variável é o resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca dividida pela área dos discos utilizados (Kluge & Ting, 1978).

A maior área foliar (AF) encontrada na floresta pode ser atribuída a uma maior alocação em biomassa aérea, a partir de uma maior disponibilidade de nitrogênio nas folhas, resultando em maior síntese de proteínas fotossintéticas (Wright, Reich, Westoby, 2001). O nitrogênio é componente essencial da Rubisco, enzima responsável pela assimilação de CO<sub>2</sub> nas plantas, tendo papel fundamental na manutenção dos processos fotossintéticos (Evans & Clarke, 2019). Entretanto, uma vez que as taxas fotossintéticas alcançam um ótimo, a alocação desse nutriente é disponibilizada para outros compartimentos da planta (Ghimire *et al.*, 2017). Por outro lado, a aquisição desses recursos para o tamanho e adensamento das folhas parece

estar envolvida diretamente com a arquitetura da planta (Smith, Sperry, Adler, 2017). Embora o formato da parte aérea tenha uma tendência a mudar durante a história de vida, o ambiente pode influenciar a busca por uma “arquitetura ótima” (Smith *et al.*, 2014). Desse modo, galhos maiores podem favorecer a construção de folhas maiores, aumentando a distribuição de forma mais esparsa, interceptando eficientemente a luz, e, ao mesmo tempo, evitando o auto sombreamento (Duursma *et al.*, 2012). Assim, a maior área foliar encontrada na floresta reflete uma estratégia de maior interceptação de luz quando comparado aos indivíduos na restinga, devido às limitações de irradiância na floresta.

Tendo em vista esses ajustes, a anatomia do mesofilo na restinga foi fundamental para otimizar os processos fisiológicos nos indivíduos de *B. sericea*.

A maior densidade estomática dos indivíduos na restinga permitiu um maior fluxo de CO<sub>2</sub> para o interior do mesofilo (Sack & Buckley, 2016), diminuindo a condutância estomática (*g<sub>s</sub>*), o que nivelou as taxas de *g<sub>s</sub>* próximas às da floresta. Ainda sim, seria esperado que a maior densidade na restinga limitasse a assimilação de CO<sub>2</sub> pela Rubisco, devido à uma diminuição de espaços intercelulares e espessamento do parênquima (Terashima *et al.*, 2011; Han *et al.*, 2018). Entretanto, o maior número de camadas de células do parênquima lacunoso também aumentou a maior quantidade de cloroplastos e Rubisco por área no mesofilo (Flexas *et al.*, 2014), diminuindo a concentração de CO<sub>2</sub> interno (*c*) através da carboxilação. Flexas *et al.* (2014) considerou que uma maior massa foliar, aumenta a resistência do fluxo de CO<sub>2</sub> no mesofilo, mas pode ser compensada por uma maior velocidade de carboxilação da Rubisco, atingindo taxas fotossintéticas (*A*) semelhantes ou maiores às plantas em ambientes méxicos, como foi observado. Rabelo *et al.* (2013) encontrou resultados similares para indivíduos de *Actinostemon verticillatus* aclimatados a clareiras.

A análise ultraestrutural revelou cloroplastos mais alongados e dispostos ao longo da parede celular nos indivíduos na restinga. Esse alongamento e disposição na célula é devido a uma maior organização dos cloroplastos para aumentar a superfície de difusão do CO<sub>2</sub>, uma vez que a difusão ocorre de forma lenta (Oguchi, Hikosaka, Hirose, 2003). Além disso, cloroplastos adaptados a altas irradiâncias, apresentam baixa quantidade de grana e poucos tilacoides por grana (Lichtenthaler *et al.*, 1982). Essas características estão de acordo com o que foi encontrado nos indivíduos na restinga. Adicionalmente, como produto da assimilação fotossintética do

carbono, algumas plantas acumulam carboidratos, como grãos de amido, no interior dos cloroplastos que, por sua vez, são remobilizados durante à noite para o crescimento da planta (Gibon *et al.*, 2004). Sendo assim, as maiores concentrações de grãos de amido encontradas nos cloroplastos na floresta podem estar atribuídas a um maior investimento de gasto energético para o crescimento da planta nessa área.

A maior transpiração ( $E$ ) na restinga no período da tarde (às 12h), é atribuída a um maior déficit de pressão de vapor no ambiente em virtude do aumento de temperatura (Sinclair *et al.*, 2017). Em ambientes onde a temperatura é elevada e há ocorrência de ventos mais fortes, a umidade relativa do ar muitas vezes se torna baixa, ocasionando um aumento da transpiração da folha (Drake *et al.* 1970). Assim, os estômatos se abrem para permitir o resfriamento do mesófilo, resultando no aumento da transpiração nesse período (Gates, 1968; Urban *et al.*, 2017). Do mesmo modo, a eficiência intrínseca do uso da água (IWUE) reflete a razão entre a maior quantidade de CO<sub>2</sub> assimilado e a condutância estomática, a qual deve estar associada a respostas estomáticas eficientes para um aumento efetivo da fotossíntese (Lawson & Violet-Chabrand, 2019). Assim, a maior velocidade de assimilação de *ci* pela Rubisco resultou em uma maior IWUE na restinga.

As análises do rendimento quântico máximo do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) não indicaram diferenças significativas entre os horários na restinga. Entretanto, foi observada uma certa diferença entre as áreas, com a floresta apresentando valores menores para a razão  $F_v/F_m$ . Tal parâmetro é utilizado sobre diferentes condições abióticas como medidor de estresse da planta, sobretudo, da performance fotossintética, considerando valores ótimos entre 0,75 e 0,83, aproximadamente (Maxwell & Johnson, 2000; Lichtenthaler, Buschmann, Knapp, 2005). A variável  $F_m$ , ou seja, a fluorescência máxima, está associada ao número máximo de centros de reações fechados ou reduzidos a partir de uma fonte de saturação de luz. Já a variável  $F_v$ , a fluorescência variável, representa a diferença entre a fluorescência máxima e a mínima (Maxwell & Johnson, 2000; Baker, 2008). Logo, a razão entre essas duas variáveis representa o potencial máximo do fotossistema II (PSII) se todos os centros de reação estivessem abertos (Maxwell & Johnson, 2000; Baker, 2008).

Desse modo, qualquer flutuação na intensidade de luz, para mais ou para menos, pode afetar o rendimento quântico do PSII e alterar a capacidade fotossintética da planta (Meravi & Prajapati, 2018; Khalid *et al.*, 2019). Nesse contexto, alguns estudos demonstram que, apesar de incomum, é possível que o maior



sombreamento das plantas possa afetar negativamente a capacidade fotossintética, reduzir a taxa de transporte de elétrons e os valores de  $F_v/F_m$  (Feng *et al.*, 2019; Khalid *et al.*, 2019). Por ser uma espécie pioneira, *B. sericea* se adapta eficientemente sob alta irradiância, caracterizando a espécie como heliófita (Silva *et al.*, 2010). Quando a diferença entre horários é comparada, observa-se um leve aumento do rendimento quântico do PSII no período da tarde na floresta, quando ocorre maiores níveis de irradiância. Do mesmo modo, os maiores valores encontrados para a taxa de transporte de elétrons (ETR) no período da tarde, reforçam a eficiência fotoquímica sob maiores condições de luz. Os mesmos resultados foram encontrados em relação à variável  $F_v/F_0$ , a qual representa um parâmetro mais sensível em relação à  $F_v/F_m$  e exibe valores de maior magnitude (Lichtenthaler *et al.*, 2005).

Em relação aos *quenchings* fotoquímico (qP) e não-fotoquímico (NPQ), não houve diferenças significativas entre horários e entre áreas. A extinção da fluorescência da clorofila é denominada de *quenching* e o qP se refere a fração de centros de reação do PSII abertos, quantificando a capacidade fotoquímica do PSII (Müller, Li, Niyogi, 2011). Em relação ao NPQ, essa variável representa a dissipação do excesso de energia na forma de calor no complexo-antena (Müller, Li, Niyogi, 2011). Alguns estudos documentam a diminuição de fotossíntese e dos *quenchings* sob baixas intensidades de luz e menores temperaturas (Bertamini *et al.*, 2007; Fu *et al.*, 2011). Quando a quantidade de carbono disponível supera a demanda de luz, a atividade da Rubisco diminui para regular esse balanço (Bertamini *et al.*, 2007). Desse modo, a ausência de diferenças significativas entre horários e ambientes demonstra que a espécie tem mecanismos eficientes na dissipação de energia e direcionamento dos processos fotoquímicos, sob elevada e baixa luminosidade.

Os maiores valores encontrados para as concentrações de clorofilas *a* e *b* na floresta são atribuídos a um maior investimento em pigmentos fotossintetizantes para a captação de energia sob baixa luminosidade (Martins *et al.*, 2010). A energia interceptada na folha aumenta de acordo com o aumento da capacidade de absorvência dos cloroplastos, que por sua vez, depende das concentrações de pigmentos na folha (Kume, 2017). A maior espessura da lâmina foliar, por exemplo, pode provocar uma diminuição de fótons de luz para os cloroplastos no interior do mesófilo, os quais possuem um “ótimo” de absorção maior que os da superfície, devido à maior pigmentação (Terashima *et al.*, 2016). Ao mesmo tempo, a maior razão clorofila *a* / clorofila *b* (Chl *a/b*) encontrada na restinga é devido às baixas quantidades

de clorofila *b* onde os níveis de irradiância são mais elevados, uma vez que esse pigmento absorve a radiação direta e complementar às clorofilas *a*, estando associados ao complexo coletor de luz do PS II (Kume, Akitsu, Nasahara, 2018).

Apesar de não ter diferenças significativas entre as concentrações de carotenoides nos dois ambientes, a razão clorofila/ carotenoides apresentou valores maiores para a floresta, possivelmente devido a maior concentração de clorofilas nesse ambiente. As reações de conversão das violaxantinas em anteroxantinas e zeaxantinas possuem importante papel na proteção das membranas fotossintéticas contra estresse fotooxidativo (Müller, Li, Niyogi, 2001). Além de auxiliar na dissipação do excesso de luz, os carotenoides possuem papel fundamental na estruturação dos tilacoides, sendo responsáveis pela integridade das membranas em condições ambientais estressantes (Havaux, 1998). Alterações no conteúdo de carotenoides e redução da razão clorofila *a*/clorofila *b* também podem refletir mudanças na composição dessas membranas (Haldimann, Fracheboud, Stamp, 1995).

As variações na anatomia do lenho e a função hidráulica nas plantas podem ser influenciadas por fatores genéticos e/ou por condições ambientais (Anderegg & Meinzer, 2015). Como exemplo, os elementos de vaso com porosidade difusa, em arranjos radiais, solitários ou em cachos, placas de perfuração simples, além de células do raio com perfurações, são características comumente encontradas na família Malpighiaceae e no gênero *Byrsonima* (*Insidewood database*; Watson & Dallwitz, 1992; Léon & Williams, 2006).

A disposição dos elementos de vasos, sendo agrupados, em cachos ou em arranjos radiais, auxiliam na condução de água oferecendo rotas alternativas, em caso de um ou mais vasos estarem incapacitados, o que aumenta a segurança do transporte de água (Carlquist, 1984). Também associadas a uma maior segurança hidráulica, as pontoações guarnecidas possibilitam a diminuição da cavitação através de estruturas lignificadas no seu interior (Dickison, 2000; Jansen *et al.*, 2003; Costa *et al.*, 2006). Adicionalmente, placas de perfuração simples, encontradas em *B. sericea*, auxiliam na diminuição da resistência do fluxo de água (Jansen & Nardini, 2014) e, conseqüentemente, aumentam a eficiência do transporte de grandes volumes por unidade de tempo (Barros *et al.*, 2006; Campbell, Rabelo, Cunha, 2016). Uma outra característica encontrada no gênero, são as células perfuradas do raio, as quais conectam dois segmentos de vaso em lados opostos em raios heterogêneos (Nagai, Ohtani, Fukuzawa, 1994). Essas perfurações são maiores que as células do raio,

ocorrendo isoladas, em duplas ou em grupos e podem estar associadas ao transporte de água de curta distância (Sonsin, Marcati, Machado, 2008; Campbell, Rabelo, Cunha, 2016).

A presença de apêndices em ambas extremidades foram características observadas na espécie *B. sericea*. Léon & Williams (2006) descreveram a anatomia da madeira para algumas espécies do gênero *Byrsonima* mas não registraram a presença dessas estruturas. Essa característica pode ser importante para a distinção taxonômica. Marques *et al.* (2015) registrou a presença de apêndices em ambas as extremidades dos elementos de vaso em todas as espécies de *Psychotria* L. (Rubiaceae) estudados, o que enfatiza a importância dessa descrição para caráter taxonômico. No entanto, é possível sugerir que esses apêndices podem ajudar no encaixe mais adequado entre elementos de vasos adjacentes (Evert, 2013), contribuindo para uma melhor conexão das placas de perfuração, e conseqüentemente para o transporte longitudinal de água (Pireda, 2019).

Os atributos funcionais do lenho de *B. sericea* demonstraram ajustes anatômicos significativos para as duas áreas. A maior frequência de elementos de vaso encontrada nos indivíduos na restinga, associada a um menor diâmetro e menor comprimento, refletem uma maior segurança hidráulica em virtude da baixa disponibilidade hídrica na restinga (Marques *et al.*, 2015; Campbell, Rabelo, Cunha, 2016; Jacobsen *et al.*, 2018). Marques *et al.* (2012) encontraram resultados semelhantes para indivíduos de *Eugenia uniflora* L. em restinga. O aumento do déficit de pressão de vapor durante o dia, força uma maior transpiração da planta, conseqüentemente, ocorrendo mudanças do fluxo de água no xilema. Durante a noite, quando as temperaturas são mais amenas, esse fluxo é reduzido (Hölttä *et al.*, 2009; Meinzer *et al.*, 2009). Assim, a capacidade de tamponamento à essas flutuações podem se tornar estratégias essenciais para diminuir o embolismo (Meinzer *et al.*, 2009).

Por outro lado, os elementos de vaso mais compridos, de maior diâmetro e espessura encontrados na floresta refletem a possibilidade de transportar maiores volumes de água de forma mais eficiente, devido a maior disponibilidade hídrica encontrada no ambiente (Poorter *et al.*, 2010). A arquitetura hidráulica da planta é fundamental nesse sentido. No caso de florestas, espécies com baixa resistência ao sombreamento investem em crescimento, e a condutividade no xilema pode ser influenciada pela maior ramificação, estrutura e área foliar durante o período de vida

da planta (Smith *et al.*, 2014). Entretanto, o investimento em maior eficiência na condutividade hidráulica através de vasos mais compridos e de maior calibre podem ter menor segurança, sendo mais vulneráveis à cavitação (Rungwattana & Hietz, 2018).

A maior espessura das pontoações inter e raio-vasculares encontradas nos indivíduos na restinga, podem refletir um maior investimento em transporte lateral de água (Halis *et al.*, 2019), às custas de um *trade-off* entre eficiência e segurança, uma vez que pontoações maiores deixam a planta mais propensa à cavitação (Li *et al.*, 2019). Além disso, as membranas das pontoações podem permitir o transporte de água sob pressões negativas através da produção de microbolhas que evitariam a formação de bolhas maiores e, assim, prevenir a embolia dos vasos (Kaack *et al.*, 2019). Entretanto, ainda ocorrem divergências na literatura quanto à real função dessas estruturas.

O maior comprimento das fibras encontrado nos indivíduos da restinga é devido a um maior ajuste de resistência ao embolismo, prevenindo vasos vizinhos de sofrerem “implosão”, devido ao constante retorno de fluxo nos vasos ao longo do dia (Jacobsen *et al.*, 2005). Além disso, esse tipo de fibra confere força e rigidez à matriz do lenho (Lachenbruch & McCulloh, 2014). Por outro lado, as fibras com maiores diâmetros e maior lúmen encontradas nos indivíduos na floresta podem ser reflexos dos maiores elementos de vaso encontrados nessa área, devido a tendências similares de estruturação dos tecidos (De Micco *et al.*, 2016). Essas tendências ocorrem através da integração do tamanho e arquitetura da árvore, consequentemente, ajustando a performance mecânica da planta (Beeckman, 2016).

Durante o desenvolvimento dos tecidos na planta, algumas mudanças na funcionalidade das estruturas podem ocorrer, tais como a substituição do parênquima axial por fibras septadas (Wheeler, Baas, Rodgers, 2007). A presença de fibras septadas foi observada em *B. sericea* e o parênquima axial se apresenta como paratraqueal e apotraqueal escasso ou ausente. Léon & Williams (2006) também registraram parênquima paratraqueal escasso para algumas espécies de *Byrsonima*, sugerindo a possibilidade de ser um caráter taxonômico no gênero.

O parênquima radial pode ter diversas funções como, estocagem e transporte de carboidratos não-estruturais, defesa contra patógenos, acúmulo de água e minerais, entre outros (Morris, Jansen, Arber, 2016). Sob altas irradiâncias e escassez hídrica, a estocagem de nutrientes e acúmulo de água em períodos secos podem se

tornar vantagens para as espécies. Além disso, o parênquima também está relacionado com o transporte de água e nutrientes (Carlquist, 2001), o que pode ter resultado em maiores frequências e larguras nos indivíduos na restinga. Existem ainda outras funções relatadas para o parênquima, como o reparo do embolismo nos vasos, comunicação entre xilema e floema, transporte radial, conexão das vias simplásticas e apoplásticas e biomecânica (Beeckman, 2016). Assim, os maiores comprimentos de parênquima radial encontrados na floresta podem estar relacionados a um aumento de força de tensão (Burget & Eckstein, 2001), uma vez que os indivíduos na floresta apresentam hábito arbóreo.

A densidade da madeira está relacionada à espessura da parede das fibras e, ambas as características, não apresentaram diferenças significativas entre as áreas para *B. sericea*. Esses resultados corroboram com outras espécies pioneiras, as quais geralmente possuem menor densidade da madeira, em troca de um crescimento radial acelerado (Chave *et al.*, 2006).

Os maiores valores de condutividade hidráulica teórica ( $K_h$ ) encontrados na floresta estão atribuídos a um maior diâmetro dos elementos de vaso nessa área. Esse parâmetro é calculado a partir de características da anatomia do xilema, e os resultados são relacionados positivamente com a área foliar e a condutividade específica da folha (Santiago *et al.*, 2004). Desse modo, em detrimento do crescimento radial dos indivíduos na floresta para maior aquisição de luz, um maior fluxo de irrigação de ramos mais altos é favorecido pela disponibilidade de água (Smith *et al.*, 2014). Já na restinga, os vasos possuem menor calibre e são mais numerosos, constituindo uma estratégia através da regulação do fluxo de água em situações que esse componente é escasso (Barotto *et al.*, 2017).

O índice de vulnerabilidade demonstra a predisposição dos indivíduos de sofrerem embolismo e corresponde à razão do diâmetro pela frequência de vasos (Carlquist, 2001). Indivíduos com valores menores que 1 são considerados menos propensos à cavitação (Carlquist, 1977, 2001). Desse modo, apesar dos indivíduos de *B. sericea* na restinga apresentarem maior quantidade de elementos de vaso de menor calibre, o valor do índice de vulnerabilidade ainda se apresentou grande, sendo maior que 1. Quando a comparação é feita entre áreas, os indivíduos na floresta são ainda mais vulneráveis à cavitação que os indivíduos na restinga, o que pode estar relacionado aos maiores valores de  $K_h$  nessa área.

Do mesmo modo, o índice de mesomorfia corresponde ao índice de vulnerabilidade multiplicado pelo comprimento dos vasos, sendo que vasos mais curtos são mais resistentes ao colapso e à deformação (Carlquist, 1977, 2001). Valores acima de 200 consideram as plantas como mesomórficas. Como observado, a espécie apresentou valores altos do índice nas duas áreas, sendo que os indivíduos na floresta apresentaram maior vulnerabilidade e mesomorfia. Desse modo, atributos como elementos de vaso mais curtos, menores índices de vulnerabilidade e de mesomorfia, como foi observado na restinga, tem uma maior resistência à cavitação (Carlquist, 1966, 1975, 1977), sugerindo uma estratégia da espécie ao ambiente de baixa disponibilidade hídrica.

Por fim, através da análise de componentes principais (PCA) foi possível observar que os atributos da folha e do lenho de *B. sericea* permitiu a distinção de dois grupos, entre a restinga e a floresta. Esses atributos estão diretamente relacionados às condições de irradiância e disponibilidade hídrica contrastantes entre as áreas de estudo. Assim, esses resultados comprovam que a junção de características morfoanatômicas e fisiológicas da folha e do lenho podem modular a plasticidade fenotípica nos indivíduos de *B. sericea* sob diferentes circunstâncias ambientais.

## 6. Conclusão

- As condições de escassez hídrica e elevada irradiância na restinga influenciou no espessamento de camadas do parênquima paliçádico e lacunoso, epiderme adaxial e cutículas adaxial e abaxial, promovendo uma maior lâmina com maior densidade e massa foliar.
- Esse espessamento resultou em uma maior taxa fotossintética líquida sob condutâncias estomáticas similares ao que foi encontrado nos indivíduos na floresta, além de resultar em uma maior eficiência intrínseca do uso da água. Além disso, as condições ambientais na restinga não afetou negativamente os processos fotossintéticos da planta, uma vez que foi verificado um ótimo rendimento quântico do PSII, além de uma maior eficiência fotoquímica demonstrada pela taxa de transporte de elétrons.
- Do outro lado, na floresta, o adensamento da vegetação pode ter influenciado em um maior investimento na área foliar, otimizando a interceptação de luz para

realização da fotossíntese. Consequentemente, maiores quantidades de pigmentos foram sintetizados para a estruturação das folhas nessa área.

- Além disso, os indivíduos na floresta investiram em uma maior eficiência do transporte hidráulico pela planta, ainda que tenham aumentado a vulnerabilidade à cavitação. Isso só foi possível graças a anatomia do xilema, caracterizada por elementos de vaso mais largos e em menor número, de paredes mais espessas e fibras de maior diâmetro e lúmen, dando suporte à uma maior condutividade hidráulica.
- Assim, é possível concluir que *Byrsonima sericea* DC. possui capacidade de aclimação em ambientes contrastantes e, os atributos funcionais da folha e do lenho apresentados acima, foram essenciais para o êxito na consolidação da espécie na restinga e na floresta.

## 6. Referências bibliográficas

- Aguilar, R., Cristóbal-Pérez, E. J., Balvino-Olvera, F. J., de Jesús Aguilar-Aguilar, M., Aguirre-Acosta, N., Ashworth, L., Lobo, J. A., Martén-Rodríguez, S., Fuchs, E. J., Sanchez-Montoya, G., Bernardello, G. & Quesada, M. **(2019)**. Habitat fragmentation reduces plant progeny quality: a global synthesis. *Ecology letters*, 22, 1163-1173.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. **(2008)**. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary applications*, 1(1), 95-111.
- Alexandrino, V. H. D., Sousa, J. D. S. D., & Bastos, M. D. N. D. C. **(2011)**. Estudo taxonômico da família Malpighiaceae Juss. das restingas de Algodal/Maiandeuá, Maracanã, Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, 6(3), 335-347.
- Almeida Jr, E. D., & Zickel, C. S. **(2009)**. Fisionomia psamófila-reptante: riqueza e composição de espécies na praia da Pipa, Rio Grande do Norte, Brasil. *Pesquisas, Botânica*, 60(1), 289-299.
- Almeida, R. F. D., & Mamede, M. C. H. **(2016)**. Sinopse de Malpighiaceae no Estado do Espírito Santo, Brasil: *Stigmaphyllon* A. Juss. *Hoehnea*, 43(4), 601-633.
- Alves, R. E., Bezerra, M. A., de Miranda, F. R., & Silva, H. **(2009)**. Acerola. *Embrapa Agroindústria Tropical-Capítulo em livro científico (ALICE)*.
- Amorim, M. W., & de Melo Júnior, J. C. F. **(2017)**. Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. *Rodriguésia*, 68(2).
- Anderegg, W. R., & Meinzer, F. C. **(2015)**. Wood anatomy and plant hydraulics in a changing climate. In: Functional and ecological xylem anatomy. *Springer, Cham*, 235-253.
- Anderson, J. T. **(2016)**. Plant fitness in a rapidly changing world. *New Phytologist*, 210(1), 81-87.
- Anderson, W. R. **(1981)**. The botany of the Guayana Highland Part XI. Malpighiaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 32, 21-305.



- Anderson, W. R. **(1990)**. The origin of the Malpighiaceae-the evidence from morphology. *Webapps. Isa. umich. edu.*, 17.
- Anderson, W. R. **(2004)**. Malpighiaceae (Malpighia family). Flowering plants of the neotropics. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 229-232.
- Anderson, W. R., Anderson, C., & Davis, C. C. **(2006)**. Malpighiaceae. University of Michigan. Ann Arbor. Disponível em: <http://herbarium.isa.umich.edu/malpigh/index.html> (Acesso: outubro de 2019).
- Anfodillo T, Petit G & Crivellaro A. **(2013)**. Axial conduit widening in woody species: A still neglected anatomical pattern. *IAWA J.*, 34, 352–364.
- Araújo, J. S., Azevedo, A. A., Silva, L. C., & Meira, R. M. S. A. **(2010)**. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution*, 286(1-2), 117-131.
- Araújo, S. A. C. & Deminicus, B. B. **(2009)**. Fotoinibição da fotossíntese. *Revista Brasileira de Biociências*, 7(4), 463-472.
- Arnold, P. A., Kruuk, L. E., & Nicotra, A. B. **(2019)**. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist*, 222, 1235-1241.
- Assis, M. A., Prata, E. M. B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P. V., Martins, F. R., Santos, F. A. M., Tamashiro, J. Y., Alves, L. F., Vieira, S. A., Piccolo, M. C., Martins, S. C., Camargo, P. B., Carmo, J. B., Simões, E., Martinelli, L. A. & Joly, C. A. **(2011)**. Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. *Biota Neotropica*, 11(2), 83-101.
- Assumpção, J. **(1998)**. Caracterização estrutural, florística e fisionômica da vegetação de restinga do complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ. Dissertação de Mestrado. *Universidade Estadual do Norte Fluminense*, Campos dos Goytacazes.
- Assumpção, J., & Nascimento, M. T. **(2000)**. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta botanica brasílica*, 14(3), 301-315.
- Baccini, A., Walker, W., Carvalho, L., Farina, M., Sulla-Menashe, D., & Houghton, R. A. **(2017)**. Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science*, 358(6360), 230-234.

- Bachtold, B. A., & de Melo Junior, J. C. F. (2015). Plasticidade morfológica de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) em duas formações de restinga no sul do Brasil. *Acta Biológica Catarinense*, 2(2), 21-32.
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 89-113.
- Baker, N. R., & Rosenqvist, E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of experimental botany*, 55(403), 1607-1621.
- Barcelos, M. E., Rigquete, J. R., Silva, L. T., & Ferreira Junior, P. F. (2012). Uma visão panorâmica sobre os solos das restingas e seu papel na definição de comunidades vegetais nas planícies costeiras do sudeste do Brasil. *Natureza*, 10, 71-76.
- Barker, M. E., & Gerritsen, A. F. (1992). The development of mucilage cells in *Hibiscus schizopetalus*. *Acta Botanica Neerlandica*, 41(1), 31-42.
- Barotto, A.J., Monteoliva, S., Gyenge, J., Martínez-Meier, A., Moreno, K., Tesón, N., Fernández, M.E. (2017). Wood density and anatomy of three *Eucalyptus* species: implications for hydraulic conductivity. *Forest Systems*, 26(1), e010.
- Barros, C. F., Marcon-Ferreira, M. L., Callado, C. H., Lima, H. R. P., da Cunha, M., Marquete, O., & Costa, C. G. (2006). Tendências ecológicas na anatomia da madeira de espécies da comunidade arbórea da Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 443-460.
- Bastos, M. & Callado, C. (2010). O Ambiente da Ilha Grande. Rio de Janeiro: UERJ/CEADS. 562.
- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A. (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5.
- Becklin, K. M., Anderson, J. T., Gerhart, L. M., Wadgyman, S. M., Wessinger, C. A., & Ward, J. K. (2016). Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. *Plant physiology*, 172(2), 635-649.
- Beech, E., Rivers, M., Oldfield, S., & Smith, P. P. (2017). GlobalTreeSearch: The first complete global database of tree species and country distributions. *Journal of Sustainable Forestry*, 36(5), 454-489.

- Beeckman, H. **(2016)**. Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA journal*, 37(2), 127-151.
- Béllard, C., Leclerc, C., Leroy, B., Bakkenes, M., Veloz, S., Thuiller, W., Courchamp, F. **(2014)**. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Glob Ecol Biogeogr*, 23, 1376–1386.
- Benezar, R. M. C., & Pessoni, L. A. **(2006)**. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta amazonica*, 36(2), 159-168.
- Bennett, A. F., & Saunders, D. A. **(2010)**. Habitat fragmentation and landscape change. *Conservation biology for all*, 93, 1544-1550.
- Bertamini, M., Zulini, L., Muthuchelian, K., & Nedunchezian, N. **(2007)**. Low night temperature effects on photosynthetic performance on two grapevine genotypes. *Biologia Plantarum*, 51(2), 381–385.
- Bickford, C. P. **(2016)**. Ecophysiology of leaf trichomes. *Functional Plant Biology*, 43(9), 807-814.
- Boaneres, D., Isaias, R. R. M. S., de Sousa, H. C., & Kozovits, A. R. **(2018)**. Strategies of leaf water uptake based on anatomical traits. *Plant Biology*, 20(5), 848-856.
- Bonnet, A., & Queiroz, M. D. **(2006)**. Estratificação vertical de bromélias epifíticas em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. *Revista brasileira de Botânica*, 29(2), 217-228.
- Bourgault, R., Matschi, S., Vasquez, M., Qiao, P., Sonntag, A., Charlebois, C., Mohammadi, M., Scanlon, M. J., Smith, L. G. & Molina, I. **(2019)**. Constructing functional cuticles: analysis of relationships between cuticle lipid composition, ultrastructure and water barrier function in developing adult maize leaves. *Annals of botany*, 125(1), 79-91.
- Bradshaw, A. D. **(1965)**. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In: *Advances in genetics*. Academic Press, 13, 115-155.
- Brodribb, T. J., Jordan, G. J., & Carpenter, R. J. **(2013)**. Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution. *New Phytologist*, 199(2), 559-570.

- Buckley, T.N. (2017). "Modeling stomatal conductance". *Plant physiology*, 174(2), 572-582.
- Bukastch, F. (1972). Bemerkungen Zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos*, 61, 1-255.
- Burger, L.M. & Richter, H.G. (1991). Anatomia da Madeira. Nobel, São Paulo, 154.
- Burgert, I. & Eckstein, D. (2001). The tensile strength of isolated wood rays of beech, *Fagus sylvatica* L. and its significance for the biomechanics of living trees. *Trees*, 15, 168–170.
- Cabral, R. D. C., Melo Junior, J. C. F. D., & Matilde-Silva, M. (2018). Foliar morphoanatomical plasticity of *Smilax campestris* (Smilacaceae) in an environmental gradient of restinga, Santa Catarina State, Brazil. *Hoehnea*, 45(2), 173-183.
- Caglioni, E., Uhlmann, A., Ribas Curcio, G., Ribeiro Ramos, M., Bonnet, A., & Ricardo Junckes, A. (2018). Altitude e solos determinam variações abruptas da vegetação em gradiente altitudinal de Mata Atlântica. *Rodriguésia*, 69(4), 2055-2068.
- Camargo, M. A. B., & Marengo, R. A. (2011). Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 41(2), 205-212.
- Campanili, M., & Schäffer, W. B. (2010). Mata Atlântica: manual de adequação ambiental. MMA/SBF, Biodiversidade 574(35), 96.
- Campbell, G., Mielke, M. S., Rabelo, G. R., & Da Cunha, M. (2018). Key anatomical attributes for occurrence of *Psychotria schlechtendaliana* (Müll. Arg.) Müll. Arg. (Rubiaceae) in different successional stages of a tropical moist forest. *Flora*, 246, 33-41.
- Campbell, G., Rabelo, G. R., & Cunha, M. D. (2016). Ecological significance of wood anatomy of *Alseis pickelii* Pilg. & Schmale (Rubiaceae) in a tropical dry forest. *Acta Botanica Brasilica*, 30(1), 124-130.

Campostrini, E. **(2001)**. Fluorescência da clorofila *a*: considerações teóricas e aplicações práticas. Rio de Janeiro: *UENF*, [http://www.uenf.br/Uenf/Downloads/CENTRO\\_CCTA\\_1629\\_1112121492.pdf](http://www.uenf.br/Uenf/Downloads/CENTRO_CCTA_1629_1112121492.pdf) (Acesso: setembro de 2019).

Carlquist S. **(1975)**. Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley, *University of California Press*, 259.

Carlquist, S. **(1966)**. Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 6(2), 25-44.

Carlquist, S. **(1977)**. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887–896.

Carlquist, S. **(1984)**. Vessel grouping in dicotyledon wood. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 10(4), 505-525.

Carlquist, S. **(2001)**. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. 2nd ed. Berlin, *Springer Verlag*.

Casson, S.A. & Hetherington, A.M. **(2010)**. Environmental regulation of stomatal development. *Curr. Opin. Plant Biol*, 13, 90–95.

Cerqueira, R. **(2000)**. Biogeografia das restingas. *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*, 1, 65-75.

Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H. T., & Webb, C. O. **(2006)**. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications*, 16(6), 2356-2367.

Chiamolera, L. D. B., Ângelo, A. C., & Boeger, M. R. **(2010)**. Resposta morfoanatômica da folha de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae) implantado em duas áreas com diferentes graus de sucessão às margens do Reservatório Iraí–PR. *Biotemas*, 23(2), 1-11.

Clifford, S. C., Arndt, S. K., Popp, M., & Jones, H. G. **(2002)**. Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stress. *Journal of Experimental Botany*, 53(366), 131-138.

- Coelho, M. A. N., Baumgratz, J. F. A., Lobão, A. Q., Sylvestre, L. D. S., Trovó, M., & Silva, L. A. E. D. **(2017)**. Flora of Rio de Janeiro state: an overview of Atlantic Forest diversity. *Rodriguésia*, 68(1), 1-11.
- Cogliatti-Carvalho, L. & Rocha, C.F.D. **(2001)**. Spatial distribution and preferential substrate of *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(4), 389-394.
- Colli-Silva, M., & Pirani, J. R. **(2019)**. Biogeographic patterns of Galipeinae (Galipeeae, Rutaceae) in Brazil: Species richness and endemism at different latitudes of the Atlantic Forest “hotspot”. *Flora*, 251, 77-87.
- Conama, Conselho Nacional do Meio Ambiente. **(2012)**. Resoluções do Conama: Resoluções vigentes publicadas entre setembro de 1984 e janeiro de 2012. *Ministério do Meio Ambiente*. Governo Federal Brasil.
- Coradin, V.T.R. & Muñiz, G.M.B. **(1991)**. Normas de Procedimentos em Estudos de Anatomia de Madeira: I. Angiospermae. II. Gimnospermae. *LPF*, 15, 1-19.
- Costa, C. G., Callado, C. H., Coradin, V. T. R., Carmello-Guerreiro, S. M. **(2006)**. Xilema. In: Apezato-Da-Glória B, Carmello-Guerreiro SM. (eds.). *Anatomia Vegetal*. 2nd. edn. Viçosa, Editora UFV.
- Costa, D. P., & Peralta, D. F. **(2015)**. Bryophytes diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4), 1063-1071.
- Croce, R., & Van Amerongen, H. **(2014)**. Natural strategies for photosynthetic light harvesting. *Nature chemical biology*, 10(7), 492.
- Da Silva Narvaes, I., Brena, D. A., & Longhi, S. J. **(2005)**. Estrutura da regeneração natural em Floresta Ombrófila Mista na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS. *Ciência Florestal*, 15(4), 331-342.
- Da Silva, M. M., & De Melo Júnior, J. C. F. **(2017)**. Plasticidade da folha e lenho de cinco espécies lenhosas em duas áreas de restinga no Sul do Brasil. *Iheringia. Série Botânica*, 72(2), 173-180.

- Davis, C. C., & Anderson, W. R. **(2010)**. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany*, 97(12), 2031-2048.
- Davis, C. C., Bell, C. D., Mathews, S., & Donoghue, M. J. **(2002)**. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(10), 6833-6837.
- De Araújo, R. R., Santos, E., Farias, D., de Lemos, E. E. P., & Alves, R. **(2018)**. *Byrsonima crassifolia* e *B. verbascifolia*: murici. Embrapa Agroindústria Tropical- Capítulo em livro técnico (*INFOTECA-E*), Brasília, MMA, 137-146.
- De Boer, H. J., Price, C. A., Wagner-Cremer, F., Dekker, S. C., Franks, P. J., & Veneklaas, E. J. **(2016)**. Optimal allocation of leaf epidermal area for gas exchange. *New Phytologist*, 210(4), 1219-1228.
- De Melo Júnior, J. C. F., Silva, M. M. D., Amorim, M. W., & Tussolini, E. G. R. **(2017)**. Structural adaptations of seven shade shrubs in species of Tropical Rain Forest. *Hoehnea*, 44(2), 193-201.
- De Micco, V., Battipaglia, G., Balzano, A., Cherubini, P., & Aronne, G. **(2016)**. Are wood fibres as sensitive to environmental conditions as vessels in tree rings with intra-annual density fluctuations (IADFs) in Mediterranean species? *Trees*, 30(3), 971-983.
- De Souza, L. F. **(2015)**. Flora das microrregiões Quirinópolis e Sudoeste Goiano, com potencial econômico (Goiás, Brasil). *Acta Biológica Paranaense*, 44, 1-4.
- De Souza, T. F., Marcon, A. K., Salami, B., Chini, C. C., Mendes, A. R., Carvalho, A. F., Missio, F. de F., Pscheidt, F., Guidini, A. L., Dornelles, R. da S., Silva, A. C. & Higuchi, P. **(2016)**. Composição florístico-estrutural ao longo de um gradiente de borda em fragmento de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana em Santa Catarina. *Ciência Florestal*, 26(1), 123-134.
- Delagrange, S., Messier, C., Lechowicz, M. J., & Dizengremel, P. **(2004)**. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree physiology*, 24(7), 775-784.

Dias, A. C. A., Yamamoto, K., & Castro, M. M. **(2012)**. Anatomia foliar de cinco espécies de *Polygala* de restinga e cerrado. *Rodriguésia*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 63(2), 395-404.

Dickison, W. C. **(2000)**. Integrative plant anatomy. Academic press.

Dos Santos, C. S., & Varanda, E. M. **(2007)**. Estudo Morfológico das Galhas Foliares de *Byrsonima sericea* DC.(Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biociências*, 5(S1), 735-737.

Drake, B.G., Raschke, K. & Salisbury, F.B. **(1970)**. Temperature and transpiration resistances of *Xanthium* leaves as affected by air temperature, humidity, and wind speed. *Plant Physiology*, 46(2), pp.324-330.

Dunley, B. S., Freitas, L., & Galetto, L. **(2009)**. Reproduction of *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) in restinga fragmented habitats in Southeastern Brazil. *Biotropica*, 41(6), 692-699.

Duursma, R.A., Falster, D.S., Valladares, F., Sterck, F.J., Pearcy, R.W., Lusk, C.H., Sendall, K.M., Nordenstahl, M., Houter, N.C., Atwell, B.J. and Kelly, N., **(2012)**. Light interception efficiency explained by two simple variables: a test using a diversity of small-to medium-sized woody plants. *New Phytologist*, 193(2), 397-408.

Enrique, G., Olmo, M., Poorter, H., Ubersa, J. L., & Villar, R. **(2016)**. Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PloS one*, 11(2).

Evans, J. R., & Clarke, V. C. **(2019)**. The nitrogen cost of photosynthesis. *Journal of experimental botany*, 70(1), 7-15.

Evert, R. F. **(2013)**. Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. 3th ed. *Blücher Ltda*.

Falcioni, R., Moriwaki, T., de Oliveira, D. M., Andreotti, G. C., de Souza, L. A., Dos Santos, W. D., Bonato, C. M. & Antunes, W. C. **(2018)**. Increased gibberellins and light levels promotes cell wall thickness and enhance lignin deposition in xylem fibers. *Frontiers in plant science*, 9, 1391.



- Feng, L., Raza, M. A., Li, Z., Chen, Y., Khalid, M. H. B., Du, J., ... & Zhang, Z. **(2019)**. The influence of light intensity and leaf movement on photosynthesis characteristics and carbon balance of soybean. *Frontiers in plant science*, 9, 1952.
- Ferreira, C. S., Carmo, W. S. D., Ribeiro, D. G., Oliveira, J. M. F. D., Melo, R. B. D., & Franco, A. C. **(2015)**. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amazonica*, 45(4), 337–346.
- Ferreira, M. **(2005)**. Murici (*Byrsonima crassifolia* (L.) Rich.). Embrapa Rondônia-Fôlder/Folheto/Cartilha (*INFOTECA-E*), Porto Velho.
- Flexas J, Díaz-Espejo A, Gago J, Gallé A, Galmés J, Gulías J, Medrano H. **(2014)**. Photosynthetic limitations in Mediterranean plants: a review. *Environmental and Experimental Botany*, 103: 12–23.
- Flor, I. C., dos Santos, R., & Harter-Marques, B. **(2017)**. Litterfall at different successional stages in a tropical rain forest in southern Brazil. *Ciência e Natura*, 39(3), 494-502.
- Fraige, K., Dametto, A. C., Zeraik, M. L., Saraiva, A. C., de Medeiros, A. I., Lopes, N. P., Castro-Gamboa, I., da Silva, D. H. S., Bolzani, V. S. **(2016)**. Chemical profiling of *Byrsonima* species by HPLC-DAD-MS/MS and the evaluation of antioxidant, anti-inflammatory and cytotoxic activities. *Planta Medica*, 82(S 01), P61.
- Franklin, G. L. **(1945)**. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155(3924), 51-51.
- Franklin, K. A., & Whitelam, G. C. **(2018)**. Red: far-red ratio perception and shade avoidance. *Annual Plant Reviews online*, 211-234.
- Freire, M. G. M., Mussi-Dias, V., de Siqueira, G. M. B., do Nascimento, D. F. **(2015)**. O Tempo e a Restinga. Campos dos Goytacazes, RJ: M. G. M. Freire, 349.
- Fu, X.-J., Maimaiti, A. S., Mou, H.-M., Yang, Q., & Liu, G.-J. **(2011)**. Hexanoic acid 2-(diethylamino)ethyl ester enhances chilling tolerance in strawberry seedlings by impact on photosynthesis and antioxidants. *Biologia Plantarum*, 55(4), 793–796.
- Gama, S. V. G., Silva, L. G. A. E., Salgado C. M. **(2009)**. Geologia, relevo e solos. In: O ambiente da Ilha Grande (M.P. Bastos & C.H. Callado, eds.). Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 93-146.

- Garraffoni, A. R., Moura, F. R., & Lourenco, A. P. **(2017)**. Areas of endemism in the Atlantic Forest: quantitative biogeography insights from orchid bees (Apidae: *Euglossini*). *Apidologie*, 48(4), 513-522.
- Gates, D. M. **(1968)**. Transpiration and leaf temperature. *Annual Review of Plant Physiology*, 19(1), 211-238.
- 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.
- Ghimire, B., Riley, W. J., Koven, C. D., Kattge, J., Rogers, A., Reich, P. B., & Wright, I. J. **(2017)**. A global trait-based approach to estimate leaf nitrogen functional allocation from observations. *Ecological Applications*, 27(5), 1421–1434.
- Gibon, Y., Bläsing, O. E., Palacios-Rojas, N., Pankovic, D., Hendriks, J. H. M., Fisahn, J., Höhne, M., Günther, M. & Stitt, M. **(2004)**. Adjustment of diurnal starch turnover to short days: depletion of sugar during the night leads to a temporary inhibition of carbohydrate utilization, accumulation of sugars and post-translational activation of ADP-glucose pyrophosphorylase in the following light period. *Plant Journal*, 39: 847–862.
- Golob, A., Stibilj, V., Nečemer, M., Kump, P., Kreft, I., Hočevár, A., ... Germ, M. **(2018)**. Calcium oxalate druses affect leaf optical properties in selenium-treated *Fagopyrum tataricum*. *Journal of Photochemistry and Photobiology, B: Biology*, 180, 51–55.
- Guerra, A., Gonçalves, L. G., da Silva Santos, L., & Medri, C. **(2015)**. Morfoanatomia de folhas de sol e de sombra de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.) Mattos (Bignoniaceae). *SaBios-Revista de Saúde e Biologia*, 10(1), 59-71.
- Guimarães, A. L. A., Cruz, S. M. S., & Vieira, A. C. M. **(2014)**. Structure of floral galls of *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) induced by *Bruggmanniella byrsonimae* (Cecidomyiidae, Diptera) and their effects on host plants. *Plant Biology*, 16(2), 467-475.
- Guimarães, M. M., & Silva, M. S. **(2008)**. Valor nutricional e características químicas e físicas de frutos de murici-passa (*Byrsonima verbascifolia*). *Ciência e Tecnologia de Alimentos*, 28(4), 817-821.

- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. **(2006)**. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26, 689-701.
- Haldimann, P., Fracheboud, Y., & Stamp, P. **(1995)**. Carotenoid composition in *Zea mays* developed at sub-optimal temperature and different light intensities. *Physiologia Plantarum*, 95(3), 409–414.
- Halis, Y., Benhaddya, M. L., Bensaha, H., & Senoussi, M. M. **(2019)**. How do newly matured vessels start conducting water? The significance of lateral pathways for connecting newly matured vessels to the transpiration stream. *Tree physiology*, 39(4), 641-649.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. **(2001)**. PAST: Paleontological Statistics.
- Han, J., Lei, Z., Flexas, J., Zhang, Y., Carriquí, M., Zhang, W., & Zhang, Y. **(2018)**. Mesophyll conductance in cotton bracts: anatomically determined internal CO<sub>2</sub> diffusion constraints on photosynthesis. *Journal of experimental botany*, 69(22), 5433-5443.
- Havaux, M. **(1998)**. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science*, 3(4), 147–151.
- Holanda, A. E. R., Souza, B. C., Carvalho, E. C. D., Oliveira, R. S., Martins, F. R., Muniz, C. R., ... & Soares, A. A. **(2019)**. How do leaf wetting events affect gas exchange and leaf lifespan of plants from seasonally dry tropical vegetation? *Plant Biology*, 21(6), 1097-1109.
- Hollander, M., Wolfe, D.A. **(1973)**. Nonparametric statistical methods, *New York*: John Wiley & Sons, Inc.
- Hölttä, T., Cochard, H., Nikinmaa, E., Mencuccini, M. **(2009)**. Capacitive effect of cavitation in xylem conduits: results from a dynamic model. *Plant Cell Environment*, 32, 10–21.
- IAWA Committee. **(1989)**. List of Microscopic Feature of Hardwood Identification. *IAWA Bulletin*, 10(3), 219-332.
- IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **(2012)**. Manual Técnico da Vegetação Brasileira: Sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejos de coleções botânicas, procedimentos para

mapeamentos. *IBGE*, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 2a ed. Rio de Janeiro, 276.

INEA, Instituto Estadual do Ambiente. **(2018)**. Programa Estadual de Reservas Particulares do Patrimônio Natural - RPPNs: 10 anos de apoio à conservação da biodiversidade / Instituto Estadual do Ambiente; organização: Roberta Guagliardi, Rio de Janeiro, 320.

INEA. Instituto Estadual do Ambiente. **(2013)**. Parque Estadual da Ilha Grande: plano de manejo (fase 2)/resumo executivo. Instituto Estadual do Ambiente. Rio de Janeiro: INEA. <<http://www.inea.rj.gov.br/wp-content/uploads/2019/01/PEIG-RM.pdf>> Acesso: outubro de 2019.

InsideWood database. Wheeler, E.A. **(2011)**. InsideWood - a web resource for hardwood anatomy. *IAWA Journal*, 32 (2),199-211.

Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Pratt, R. B., Paddock, W. A., & Davis, S. D. **(2005)**. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant physiology*, 139(1), 546-556.

Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Venturas, M. D., & Hacke, U. G. **(2018)**. Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. *IAWA Journal*, 1(aop), 1-S4.

Jansen S, Nardini A. **(2014)**. From systematic to ecological wood anatomy and finally plant hydraulics: are we making progress in understanding xylem. *New Phytologist*, 203, 2012–2015.

Jansen, S., Baas, P., Gasson, P., & Smets, E. **(2003)**. Vestured pits: do they promote safer water transport? *International Journal of Plant Sciences*, 164(3), 405-413.

Javelle, M., Vernoud, V., Rogowsky, P. M., & Ingram, G. C. **(2011)**. Epidermis: the formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytologist*, 189(1), 17-39.

Johansen, D.A. **(1940)**. Plant microtechnique. *McGraw-Hill Book Company*, Inc: London, 530.

John, G. P., Scoffoni, C., Buckley, T. N., Villar, R., Poorter, H., & Sack, L. **(2017)**. The anatomical and compositional basis of leaf mass per area. *Ecology Letters*, 20(4), 412-425.

- Johnson, P. D. **(2003)**. Acerola (*Malpighia glabra* L., *M. puniceifolia* L., *M. emarginata* DC): agriculture, production and nutrition. *World review of nutrition and dietetics*, 91, 67-75.
- Jordan, G. J., Carpenter, R. J., Koutoulis, A., Price, A., & Brodribb, T. J. **(2015)**. Environmental adaptation in stomatal size independent of the effects of genome size. *New Phytologist*, 205(2), 608-617.
- Kaack, L., Altaner, C. M., Carmesin, C., Diaz, A., Holler, M., Kranz, C., ... & Weber, M. **(2019)**. Function and three-dimensional structure of intervessel pit membranes in angiosperms: a review. *IAWA Journal*, 40(4), 673-702.
- Karbulková, J., Schreiber, L., Macek, P., & Šantrůček, J. **(2008)**. Differences between water permeability of astomatous and stomatous cuticular membranes: effects of air humidity in two species of contrasting drought-resistance strategy. *Journal of experimental botany*, 59(14), 3987-3995.
- Keenan, T. F., Hollinger, D. Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J. W., Schmid, H. P., & Richardson, A. D. **(2013)**. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, 499(7458), 324.
- Kerstiens, G. (1996). Cuticular water permeability and its physiological significance. *Journal of Experimental Botany*, 47(12), 1813-1832.
- Kettle, C. J., & Koh, L. P. (eds.) **(2014)**. Global forest fragmentation. CABI International, Wallingford, UK.
- Khalid, M., Raza, M., Yu, H., Sun, F., Zhang, Y., Lu, F., ... & Li, W. C. **(2019)**. Effect of shade treatments on morphology, photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of soybeans (*Glycine max* L. Merr.). *Applied Ecology and Environmental Research*, 17(2), 2551-2569.
- Kluge, M. & Ting, I.P. **(1978)**. Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation. Berlin, Springer-Verlag.
- Kraus, J. E., & Arduin, M. **(1997)**. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. *Seropédica: Edur*. 198.
- Krauss, P., Markstädter, C., & Riederer, M. **(1997)**. Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species. *Plant, Cell & Environment*, 20(8), 1079-1085.

Kume, A. **(2017)**. Importance of the green color, absorption gradient, and spectral absorption of chloroplasts for the radiative energy balance of leaves. *Journal of plant research*, 130(3), 501-514.

Kume, A., Akitsu, T., & Nasahara, K. N. **(2018)**. Why is chlorophyll b only used in light-harvesting systems? *Journal of Plant research*, 131(6), 961-972.

Lachenbruch, B., & McCulloh, K. A. **(2014)**. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist*, 204(4), 747-764.

Lawson, T., & Blatt, M. R. **(2014)**. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant physiology*, 164(4), 1556-1570.

Lawson, T., & Vialet-Chabrand, S. **(2019)**. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist*, 221(1), 93-98.

Lazzarin M, Crivellaro A, Williams CB, Dawson TE, Mozzi G & Anfodillo T. **(2016)**. Tracheid and pit anatomy vary in tandem in a tall *Sequoiadendron giganteum* tree. *IAWA J.*, 37, 172–185.

Lehmeier, C., Pajor, R., Lundgren, M. R., Mathers, A., Sloan, J., Bauch, M., Mitchell, A., Bellasio, C., Green, A., Bouyer, D., Schnittger, A. **(2017)**. Cell density and airspace patterning in the leaf can be manipulated to increase leaf photosynthetic capacity. *The Plant Journal*, 92(6):981-94.

León, H., & Williams, J. **(2006)**. Anatomía de la madera de 17 especies de la familia Malpighiaceae Juss. *Acta Científica Venezolana*, 57(2), 49-58.

Lewis, S. L., Wheeler, C. E., Mitchard, E. T., & Koch, A. **(2019)**. Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon. *Nature*, 568, 25-28.

Li, R. H., Guo, P. G., Michael, B., Stefania, G., & Salvatore, C. **(2006)**. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China*, 5(10), 751-757.

Li, S., Hao, G. Y., Niinemets, Ü., Harley, P. C., Wanke, S., Lens, F., ... & Cao, K. F. **(2019)**. The effects of intervessel pit characteristics on xylem hydraulic efficiency and photosynthesis in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species. *Physiologia plantarum*, 167(4), 661-675.

- Li, S., Lens, F., Espino, S., Karimi, Z., Klepsch, M., Schenk, H. J., ... & Jansen, S. **(2016)**. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *Iawa Journal*, 37(2), 152-171.
- Lichtenthaler, H. K., Buschmann, C., & Knapp, M. **(2005)**. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio R Fd of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica*, 43(3), 379-393.
- Lichtenthaler, H. K., Kuhn, G., Prenzel, U., Buschmann, C., & Meier, D. **(1982)**. Adaptation of Chloroplast-Ultrastructure and of Chlorophyll- Protein Levels to High-Light and Low-Light Growth Conditions. *Zeitschrift Für Naturforschung C*, 37(5-6), 464-475.
- Lima, G. P., & de Almeida Jr, E. B. **(2018)**. Diversidade e similaridade florística de uma restinga ecotonal no Maranhão, Nordeste do Brasil. *Interciencia*, 43(4), 275-282.
- Lombello, R. A., & Forni-Martins, E. R. **(2003)**. Malpighiaceae: correlations between habit, fruit type and basic chromosome number. *Acta Botanica Brasilica*, 17(2), 171-178.
- Ludwing, J.A., Reynolds, J.F. **(1988)**. Statistical ecology a primer on method sand computing. John Wiley and Sons, *New York*.
- Lyshede, O. B. **(1977)**. Studies on the mucilaginous cells in the leaf of *Spartocytisus filipes* WB. *Planta*, 133(3), 255-260.
- Macková, J., Vašková, M., Macek, P., Hronková, M., Schreiber, L., & Šantrůček, J. **(2013)**. Plant response to drought stress simulated by ABA application: changes in chemical composition of cuticular waxes. *Environmental and Experimental Botany*, 86, 70-75.
- Magalhães, A. F. **(2011)**. Efeito da heterogeneidade ambiental em populações naturais de duas espécies arbóreas congênicas e suas implicações para o manejo e conservação da vegetação ripária. Minas Gerais, *UFMG*.
- Maherali, H., & DeLucia, E. H. **(2000)**. Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates. *Tree Physiology*, 20(13), 859-867.

- Maia, L. C., Carvalho Júnior, A. A. D., Cavalcanti, L. D. H., Gugliotta, A. D. M., Drechsler-Santos, E. R., Santiago, A. L. D. A., ... & Soares, A. M. D. S. **(2015)**. Diversity of Brazilian fungi. *Rodriguésia*, 66(4), 1033-1045.
- Mamede, M. C. H., Francener, A. **(2015)**. *Byrsonima* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB8845> (Acesso: outubro de 2019).
- Marchesan, R., de Mattos, P. P., Savarez, G. K., & Salis, S. M. **(2006)**. Caracterização física, química e anatômica da madeira *Byrsonima orbignyana*. *Embrapa Florestas*.
- Marques, J. B., Callado, C. H., Rabelo, G. R., Silva Neto, S. J. D., & Cunha, M. D. **(2015)**. Comparative wood anatomy of species of *Psychotria* L. (Rubiaceae) in Atlantic Rainforest remnants of Rio de Janeiro State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 29(3), 433-444.
- Marques, P. A., Araújo, G. U. C., Barros, C. F., & Callado, C. H. **(2007)**. Anatomia do lenho de três espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae) de mata e restinga. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(supl 1), 801-803.
- Marques, P. A., Callado, C. H., Barros, C. F., & Costa, C. G. **(2012)**. Variação intraespecífica do lenho de *Eugenia uniflora* L. em duas diferentes fitofisionomias do complexo vegetacional atlântico. *Floresta e Ambiente*, 19(4), 483-496.
- Martinelli, G., & Moraes, M. A. **(2013)**. Livro vermelho da flora do Brasil. Centro Nacional de Conservação da Flora, Rio de Janeiro.
- Martins, J. R., Alvarenga, A. A. D., Castro, E. M. D., Silva, A. P. O. D., & Alves, E. **(2010)**. Teores de pigmentos fotossintéticos e estrutura de cloroplastos de Alfavaca-cravo cultivadas sob malhas coloridas. *Ciência Rural*, 40(1), 64-69.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. **(2000)**. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), 659-668.
- Medeiros, J. S., & Ward, J. K. **(2013)**. Increasing atmospheric [CO<sub>2</sub>] from glacial to future concentrations affects drought tolerance via impacts on leaves, xylem and their integrated function. *New Phytologist*, 199(3), 738-748.
- Meinzer, F. C., Goldstein, G., Jackson, P., Holbrook, N. M., Gutierrez, M. V., & Cavelier, J. **(1995)**. Environmental and physiological regulation of transpiration in



tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia*, 101(4), 514-522.

Meinzer, F. C., Johnson, D. M., Lachenbruch, B., McCulloh, K. A., & Woodruff, D. R. **(2009)**. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*, 23(5), 922-930.

Meiros, L. D., Shepherd, G. J., & Kinoshita, L. S. **(2008)**. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Brazilian Journal of Botany*, 31(4), 559-574.

Mendes, F. N., Rêgo, M. M. C., & de Albuquerque, P. M. C. **(2011)**. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota neotropica*, 11(4), 103-115.

Meravi, N., & Prajapati, S. K. **(2018)**. Temporal variation in chlorophyll fluorescence of different tree species. *Biological Rhythm Research*, 1-7.

Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. **(2011)**. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: *Biodiversity hotspots*. Springer, Berlin, Heidelberg. 3-22.

Molin, P. G., Gergel, S. E., Soares-Filho, B. S., & Ferraz, S. F. **(2017)**. Spatial determinants of Atlantic Forest loss and recovery in Brazil. *Landscape ecology*, 32(4), 857-870.

Morris, H., Jansen, S. & Arber, A. **(2016)**. Opinion paper – Secondary xylem parenchyma – from classical terminology to functional traits. *IAWA J.* 37: 1–15.

Morris, R. J. **(2010)**. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1558), 3709-3718.

Müller, P., Li, X. P., & Niyogi, K. K. **(2001)**. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant physiology*, 125(4), 1558-1566.

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

- Nadruz Coelho, M. A., Baumgratz, J. F. A., Quintella Lobão, A., da Silva Sylvestre, L., Trovó, M., & da Silva, L. A. E. (2017). Flora do estado do Rio de Janeiro: avanços no conhecimento da diversidade. *Rodriguésia*, 68(1), 001-011.
- Nagai, S., J. Ohtani & K.Fukuzawa. (1994). SEM observations on perforated ray cells. *IAWA Journal*, 15: 293–300.
- Neri-Numa, I. A., Sancho, R. A. S., Pereira, A. P. A., & Pastore, G. M. (2018). Small Brazilian wild fruits: Nutrients, bioactive compounds, health-promotion properties and commercial interest. *Food research international*, 103, 345-360.
- Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Valente, A. S., Bueno, M. L., Eisenlohr, P. V., Fontes, M. A. L., Miranda, P. L. S., Moreira, S. N., Rezende, V. L., Saiter, F. Z & Oliveira-Filho, A. T. (2017). Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Diversity and Distributions*, 23(8), 898-909.
- Niinemets, Ü. & Kull, O. (1999). Biomass investment in leaf lamina versus lamina support in relation to growth irradiance and leaf size in temperate deciduous trees. *Tree physiology*, 19(6), 349-358.
- Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2), pp.453-469.
- Niinemets, Ü., & Kull, K. (2003). Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. *Acta Oecologica*, 24(4), 209-219.
- Oguchi, R., Hikosaka, K., & Hirose, T. (2003). Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell & Environment*, 26(4), 505-512.
- Oguchi, R., Onoda, Y., Terashima, I., & Tholen, D. (2018). Leaf Anatomy and Function. In: *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis*. Springer, Cham, 97-139.
- Oliveira, M. I. B., Polido, C. D. A., Costa, L. C., & Fava, W. S. (2007). Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1), 756-758.
- Paudel, I., Halpern, M., Wagner, Y., Raveh, E., Yermiyahu, U., Hoch, G., & Klein, T. (2018). Elevated CO<sub>2</sub> compensates for drought effects in lemon saplings via stomatal

downregulation, increased soil moisture, and increased wood carbon storage. *Environmental and experimental botany*, 148(2018), 117-127.

Peguero-Pina, J. J., Sisó, S., Flexas, J., Galmés, J., García-Nogales, A., Niinemets, Ü., Sancho-Knapik, D., Saz, M. Á., Gil-Pelegrín, E. **(2017)**. Cell-level anatomical characteristics explain high mesophyll conductance and photosynthetic capacity in sclerophyllous Mediterranean oaks. *New Phytologist*, 214(2):585-96.

Pimentel, R. R., Machado, S. R., & Rocha, J. F. **(2011)**. Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. *Rodriguésia*, 62(2), 253-262.

Pireda, D. **(2019)**. Atributos funcionais da folha e do lenho de espécies vegetais co-ocorrentes em ecossistemas de Restinga e Floresta Estacional Semidecidual. Tese de doutorado, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes.

Pireda, S., Oliveira, D. S., Borges, N. L., Ferreira, G. A., Barroso, L. M., Simioni, P., Vitória, A. P. & Da Cunha, M. **(2019)**. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. *Environmental and Experimental Botany*, 164(2019), 190-202.

Plano de Manejo RPPN Caruara – São João da Barra/RJ. **(2017)**. Porto do Açú, IPF *Soluções Florestais*. Caderno 1. <[https://portodoacu.com.br/wp-content/uploads/2019/07/Plano-de-Manejo-Caruara\\_Caderno-1.pdf](https://portodoacu.com.br/wp-content/uploads/2019/07/Plano-de-Manejo-Caruara_Caderno-1.pdf)> Acesso: outubro de 2019.

Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., & Sass-Klaassen, U. **(2010)**. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481-492.

Prado, J., Sylvestre, L. D. S., Labiak, P. H., Windisch, P. G., Salino, A., Barros, I. C., Hirai, R. Y., Almeida, T. E., Santiago, A. C. P., Kieling-Rubio, M. A., Pereira, A. F. N., Ollgard, B., Ramos, C. G. V., Mickel, J. T., Dittrich, V. A. O., Mynssen, C. M., Schwartzburd, P. B., Condack, J. P. S., Pereira, J. B. S., Matos, F. B. **(2015)**. Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4), 1073-1083.

Rabelo, G. R., Vitória, Â. P., da Silva, M. V., Cruz, R. A., Pinho, E. I., Ribeiro, D. R., Freitas, A. V. & Da Cunha, M. **(2013)**. Structural and ecophysiological adaptations to forest gaps. *Trees*, 27(1), 259-272.

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

Rao, S. R. S., & Sarma, V. **(1992)**. Morphology of 2-armed trichomes in relation to taxonomy: Malpighiales. *Feddes Repertorium*, 103(7-8), 559-565.

Rezende, C. L., Scarano, F. R., Assad, E. D., Joly, C. A., Metzger, J. P., Strassburg, B. B. N., Tabarelli, M., Fonseca, G. A., Mittermeier, R. A. **(2018)**. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in ecology and conservation*, 16(4), 208-214.

Rocha, C.F.D., Bergallo, H.G., Van Sluys, M., Alves, M.A.S. & Jamel, C.E. **(2007)**. The remnants of restinga habitats in the Brazilian Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil: habitat loss and risk of disappearance. *Brazilian Journal of Biology*, 67(2), 263-273.

Rollo, T.C., Magenta, M.A.G., Nakasato, M.V., Giordano, F. & Lapo, C.A. **(2013)**. Vegetação de Restinga em Ilha Comprida: Condições de Conservação e Estudo Comparativo com outras Áreas de Proteção Ambiental do Estado de São Paulo – Brasil. *BioScience*, 2(1), 52-65.

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 botânica brasílica*, 21, 741-752.

Rungwattana, K., & Hietz, P. **(2018)**. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Functional Ecology*, 32(2), 260-272.

Sack, L., & Buckley, T. N. **(2016)**. The developmental basis of stomatal density and flux. *Plant Physiology*, 171(4), 2358-2363.

- Santana, M. M. **(2018)**. Morfoanatomia dos elaióforos e folhas de *Byrsonima Cocolobifolia* Kunth e *Byrsonima Verbascifolia* (L.) DC. (malpighiaceae), ocorrentes em três áreas de cerrado stricto sensu. Porto Nacional, *UFT*.
- Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., & Jones, T. **(2004)**. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140(4), 543-550.
- Santos, R. F., & Carlesso, R. **(1998)**. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 2(3), 287-294.
- Santos-Filho, F. S., de Almeida Jr, E. B., Bezerra, L. F. M., Lima, L. F. & Zickel, C. S. **(2016)**. Magnoliophyta, restinga vegetation, state of Ceará, Brazil. *Check List*, 7(4), 478-485.
- Scarano, F. R., & Ceotto, P. **(2015)**. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation*, 24(9), 2319-2331.
- Scarano, F.R. **(2002)**. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90(4), 517-524.
- Schorn, L. A., & Galvão, F. **(2006)**. Dinâmica da regeneração natural em três estágios sucessionais de uma floresta ombrófila densa em Blumenau, SC. *Floresta*, 36(1).
- Schweingruber, F. H. **(2006)**. Wood structure and environment. Berlin Heidelberg, New York, NY, USA: *Springer-Verlag*.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*. 52, 591–611.
- Silva, A. S., Oliveira, J. G., Cunha, M. D., & Vitória, A. P. **(2010)**. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 22(4), 245-254.
- Silva, D.S. **(2013)**. Anatomia da folha e dos elaióforos de três espécies de *Byrsonima* (Malpighiaceae) ocorrentes no cerrado. Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional.

Silva, S. M. **(1999)**. Diagnóstico das restingas no Brasil. In: Avaliação e ações prioritárias para a conservação da zona costeira e marinha. *Fundação Bio Rio*, Porto Seguro.

Sinclair, T. R., Devi, J., Shekoofa, A., Choudhary, S., Sadok, W., Vadez, V., Riar, M., Rufty, T. **(2017)**. Limited-transpiration response to high vapor pressure deficit in crop species. *Plant Science*, 260, 109-118.

Smith, D. D., Sperry, J. S., & Adler, F. R. **(2017)**. Convergence in leaf size versus twig leaf area scaling: do plants optimize leaf area partitioning? *Annals of Botany*, 119(3), 447-456.

Smith, D. D., Sperry, J. S., Enquist, B. J., Savage, V. M., McCulloh, K. A., & Bentley, L. P. **(2014)**. Deviation from symmetrically self-similar branching in trees predicts altered hydraulics, mechanics, light interception and metabolic scaling. *New Phytologist*, 201(1), 217-229.

Sonsin, J. O., Gasson, P. E., Barros, C. F., & Marcati, C. R. **(2012)**. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado ss and adjacent gallery forest). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170(2), 257-276.

Sonsin, J. O., Marcati, C. R., & Machado, S. R. **(2008)**. Perforated Ray Cells in the Wood of Roots and Branches of Cerrado Species from Brazil. *IAWA Journal*, 29(3), 291–299.

Souza, V. C. & H. Lorenzi. **(2008)**. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II: 1-704. Instituto Plantarum, Nova Odessa.

Sperry, J. S. **(2000)**. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and forest meteorology*, 104(1), 13-23.

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

Stehmann, J. R, Forzza, R. C., Salino, A., Sobral, M., da Costa, D. P., & Kamino, L. H. Y. **(2009)**. Plantas da floresta Atlântica. Rio de Janeiro: *Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, 516.

- Sterck, F. J., Zweifel, R., Sass-Klaassen, U., & Chowdhury, Q. (2008). Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). *Tree Physiology*, 28(4), 529-536.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American journal of botany*, 94(3), 451-459.
- Tabarelli, M., & Gascon, C. (2005). Lessons from fragmentation research: improving management and policy guidelines for biodiversity conservation. *Conservation Biology*, 19(3), 734-739.
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2013). Fisiologia vegetal. 5a ed. Porto Alegre, *Artmed*. 223 – 224.
- Teixeira, L. D. G., & Machado, I. C. (2000). Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 14(3), 347-357.
- Teixeira, M. C., de Oliveira Vieira, T., de Almeida, T. C. M., & Vitória, A. P. (2015). Photoinhibition in Atlantic forest native species: short-term acclimative responses to high irradiance. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 27(3-4), 183-189.
- Terashima, I., Hanba, Y. T., Tholen, D., & Niinemets, Ü. (2011). Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant physiology*, 155(1), 108-116.
- Terashima, I., Ooeda, H., Fujita, T., Oguchi, R. (2016). Light environment within a leaf. II. Progress in the past one-third century. *J Plant Res*, 129, 353–363.
- The Plant List. (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org> (Acesso: outubro de 2019).
- Thomazi, R. D., Rocha, R. T., Oliveira, M. V., Bruno, A. S., & Silva, A. G. (2013). Um panorama da vegetação das restingas do Espírito Santo no contexto do litoral brasileiro. *Natureza on line*, 11(1), 1-6.
- Todorovski, E. C., Jr, J. C. F. M., Amorim, M. W., & Silva, M. M. (2015). Potencial plástico de *Nectandra oppositifolia* Nees. (Lauraceae) em fisionomias de floresta ombrófila densa e restinga. *Natureza on line*, 13(2), 70-76.
- Tooulakou, G., Giannopoulos, A., Nikolopoulos, D., Bresta, P., Dotsika, E., Orkoula, M. G., Kontoyannis, C. G., Fasseas, C., Liakopoulos, G., Klapa, M. I. & Karabourniotis,

- G. (2016). Reevaluation of the plant “gemstones”: calcium oxalate crystals sustain photosynthesis under drought conditions. *Plant signaling & behavior*, 11(9), 00111.
- Urban, J., Ingwers, M. W., McGuire, M. A., & Teskey, R. O. (2017). Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. *Journal of Experimental Botany*, 68(7), 1757-1767.
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234), 571-573.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New phytologist*, 176(4), 749-763.
- van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1(1), 3-26.
- Van Kooten, O. & Snel, J.F. (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis research*, 25(3), 147-150.
- Vandenbussche, F., Vriezen, W. H., Smalle, J., Laarhoven, L. J., Harren, F. J., & Van Der Straeten, D. (2003). Ethylene and auxin control the *Arabidopsis* response to decreased light intensity. *Plant Physiology*, 133(2), 517-527.
- Vasconcelos Filho, S. C. (2008). Caracterização anatômica e histoquímica de folhas, calogênese e fitoquímica de calos de murici (*Byrsonima verbacifolia* (L.) Rich, exJuss.). Doctoral dissertation, Dissertação (mestrado) Viçosa, MG, 70p.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., & Lima, J. C. A. (1991). Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. *IBGE*. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. Rio de Janeiro, 124.
- Violet-Chabrand, S. R., Matthews, J. S., McAusland, L., Blatt, M. R., Griffiths, H., & Lawson, T. (2017). Temporal dynamics of stomatal behavior: modeling and implications for photosynthesis and water use. *Plant physiology*, 174(2), 603-613.
- Viana, V. M., & Pinheiro, L. A. F. V. (1998). Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. *Série técnica IPEF*, 12(32), 25-42.



- Vitória, A. P., Alves, L. F., & Santiago, L. S. (2019). Atlantic forest and leaf traits: an overview. *Trees*, 1-13.
- Vogel, S. (1990). History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55, 130-142.
- Vogelman, T. C., Nishio, J. N., & Smith, W. K. (1996). Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science*, 1(2), 65-70.
- Watson, L., & Dallwitz, M. J. (1992). The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification and information retrieval. Disponível em: <<https://www.delta-intkey.com/angio/www/malpighi.htm>> Acesso: dezembro de 2019.
- Wellburn, A.R. (1994). The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of plant physiology*, 144(3), 307-313.
- Wheeler, E. A., Baas, P. & Rodgers, S. (2007). Variations in dicot wood anatomy: A global analysis based on the InsideWood database. *IAWA J.* 28: 229–258.
- Witkowski, E. T. F., & Lamont, B. B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88(4), 486–493.
- Woodward, F. I., & Kelly, C. K. (1995). The influence of CO<sub>2</sub> concentration on stomatal density. *New phytologist*, 131(3), 311-327.
- Wright, I. J., Reich, P. B., & Westoby, M. (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15(4), 423-434.
- Zappi, D. C., Filardi, F. L. R., Leitman, P., Souza, V. C., Walter, B. M., Pirani, J. R., ... & Forzza, R. C. (2015). Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4), 1085-1113.
- Zar, J.H. (2010). Biostatistical Analysis. third ed. Prentice Hall, *New Jersey*.
- Ziv, C., Zhao, Z., Gao, Y. G., & Xia, Y. (2018). Multifunctional roles of plant cuticle during plant-pathogen interactions. *Frontiers in plant science*, 9, 1088.