



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Botânica

Nádia Sílvia Somavilla

Aspectos anatômicos, fenológicos e ecofisiológicos de
Melastomataceae em vereda e cerrado *sensu stricto*

Brasília – DF

2011



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Botânica

Aspectos anatômicos, fenológicos e ecofisiológicos de
Melastomataceae em vereda e cerrado *sensu stricto*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Botânica.

Aluna: Nádia Sílvia Somavilla

Orientadora: Prof^ª Dr^ª Dalva Graciano-Ribeiro

Brasília- DF

2011

Aspectos anatômicos, fenológicos e ecofisiológicos de Melastomataceae em
vereda e cerrado *sensu stricto*

Nádia Sílvia Somavilla

Esta Tese foi julgada adequada para obtenção do Título de Doutor e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

Banca Examinadora:

Prof^a Dr^a Dalva Graciano-Ribeiro
Presidente

Prof^a Dr^a Sílvia Rodrigues Machado
Membro Externo da Banca Examinadora

Prof^a Dr^a Maria Helena Rezende
Membro Externo da Banca Examinadora

Prof^o PhD Augusto César Franco
Membro da Banca Examinadora

Prof^a Dr^a Sueli Maria Gomes
Membro da Banca Examinadora

Prof^a Dr^a Cristiane Silva Ferreira
Membro Suplente da Banca Examinadora

Ao Antony,
pelo companheirismo,
respeito e amor.

Agradecimentos

Agradeço à orientadora, Prof^a Dr^a Dalva Graciano-Ribeiro pelos ensinamentos e orientação;

À Estação Ecológica de Águas Emendadas, em especial ao Secretário Enéas Flávio Soares Ribeiro e ao Coordenador Aylton Lopes, pelo auxílio na documentação para acesso ao local de estudo;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão da bolsa de doutoramento;

Aos funcionários do Laboratório de Anatomia Vegetal da UnB pelas dicas na confecção de lâminas e uso dos equipamentos;

Ao Prof^o PhD Augusto César Franco pelos ensinamentos e por disponibilizar os equipamentos para a coleta de dados no campo e do microscópio para registro fotográfico do material anatômico;

À Prof^a Dr^a Sílvia Rodrigues Machado por disponibilizar material e auxílio técnico na confecção das amostras para análise em microscopia eletrônica de transmissão, assim como pelo auxílio na análise das imagens no Centro de Microscopia Eletrônica da Unesp/Botucatu;

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica e Virologia da UnB, em especial à Prof^a Dr^a Sônia Nair Bão e seus alunos pelas dicas e auxílio na confecção do material para análise em ME de varredura;

À Prof^a Dr^a Sueli Maria Gomes pelas preciosas sugestões nas bancas de projeto, resultados parciais e qualificação;

À Prof^a Dr^a Cristiane Silva Ferreira pelas sugestões na banca de resultados parciais;

À PhD Vera T. Rauber Coradin pelas sugestões nas bancas de projeto e resultados parciais;

À Prof^a Dr^a Edna Scremin-Dias pelas sugestões na banca de qualificação;

Ao Prof^o Dr. Fabian Borghetti pelas sugestões na banca de projeto e pela disponibilidade do Laboratório de Termobiologia na fase inicial deste trabalho;

À Prof^a Dr^a Lourdes I. V. do Amaral pela amizade, pelos ensinamentos e pela disponibilidade do Laboratório de Bioquímica Vegetal para uso de equipamentos;

À Dr^a Suzane M. Fank de Carvalho, pela amizade, companheirismo, auxílio na edição das imagens e sugestões ao artigo;

Às graduandas companheiras de campo, especialmente à Rebla Vasconcelos, Danielle A. A. Teodoro e Carla Oliveira de Andrade, obrigada pela ajuda na coleta de material e de dados ao longo destes dois últimos anos;

Aos velhos e novos colegas e amigos do Laboratório de Anatomia Vegetal da UnB: Sílvia, Zé Geraldo, Giselle, Zanderluce, Joyce, Bruno, Maria Tereza e Jéssica pela convivência, companheirismo e amizade;

Aos amigos do Laboratório de Fisiologia Vegetal da UnB: Juliana, Willian, Marina Scalon e Izabelly pela prazerosa convivência;

Agradeço à amiga Érica Barleto pela amizade e companheirismo dentro e fora da UnB e, principalmente pelo auxílio nos campos da madrugada;

Ao amigo Davi Rodrigo Rossatto, pela apresentação à Ecofisiologia Vegetal, pelos ensinamentos, dicas e auxílio no campo;

À minha família, que mesmo de longe, sempre me incentivou e acreditou em mim;

Ao marido Antony, obrigada pela paciência, incentivo, companheirismo até nas coletas de campo, pelos ensinamentos sobre a vida; enfim, por tudo e mais um pouco.

À todos vocês,
MUITO OBRIGADO!

RESUMO

As veredas são áreas úmidas do bioma Cerrado caracterizadas pela presença da palmeira arbórea *Mauritia flexuosa* e ocorrem em vales ou áreas planas, associadas a cursos d'água e nascentes. O afloramento permanente ou sazonal e a profundidade do lençol freático influenciam a distribuição das espécies ao longo de um gradiente, caracterizando três zonas: fundo, meio e borda. Na Vereda Grande da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina/DF este gradiente vegetacional está mudando com a colonização da zona de fundo por espécies subarbustivas, em especial *Lavoisiera bergii* Cogn., *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. *M. radula* e *T. parviflora* também ocorrem no cerrado *sensu stricto* que margeia a vereda. Este estudo teve como objetivo analisar as características anatômicas dos órgãos vegetativos destas três espécies nas zonas ainda alagáveis da vereda e comparar com os indivíduos de *M. radula* e *T. parviflora* que ocorrem no cerrado *sensu stricto* adjacente. Além disso, foram analisados padrões de fenologia vegetativa e ecofisiológicos de indivíduos de *M. radula* nestes dois ambientes para verificar possíveis alterações nestes parâmetros em relação às condições de cada ambiente e sazonalidade. A análise estrutural mostrou que as três espécies desenvolvem aerênquima esquizo-lisígeno na raiz e espaços aerenquimatosos nos caules jovens. A endoderme está presente em raízes e caules primários. Com o crescimento secundário, estes órgãos desenvolvem poliderme aerenquimatosa quando imersos. Estes tecidos são constitutivos aparecendo nestes mesmos órgãos de indivíduos de *M. radula* e *T. parviflora* em solo não alagável do cerrado *sensu stricto*. As folhas destas três espécies apresentam características escleromorfas como células epidérmicas de paredes espessas, estômatos somente na face abaxial, hipoderme, esclerofilia e tricomas. *L. bergii* e *M. radula* também apresentam emergências esclerificadas. As folhas de *M. radula* e *T. parviflora* diferem quantitativamente entre os ambientes com caracterização de folhas de sol para as da vereda e de folhas de sombra para as do cerrado *sensu stricto*. Em relação à fenologia vegetativa, os indivíduos de *M. radula* apresentaram semelhança entre os ambientes na maioria dos padrões, exceto na produção e queda de ramos laterais e de folhas. Quanto aos dados ecofisiológicos os indivíduos da vereda atingiram taxas mais altas para a maioria dos parâmetros de trocas gasosas, embora somente a fotossíntese e condutância estomática mostraram diferenças significativas ($P < 0,05$) na estação chuvosa. Os indivíduos dos dois ambientes mostraram controle hídrico na estação seca em relação à estação chuvosa expresso pelos valores de

potencial hídrico menos negativos ao meio-dia na estação seca. Conclui-se, portanto, que as três espécies possuem características estruturais e, no caso da *M. radula*, também ecofisiológicas para suportar os alagamentos periódicos na zona de fundo da vereda.

Palavras-chaves: anatomia de órgãos vegetativos, poliderme aerenquimatosa, emergência foliar, fotossíntese, fenologia vegetativa e Cerrado.

ABSTRACT

The palm swamps are wetlands in the Cerrado biome characterized by the occurrence of arboreal palm *Mauritia flexuosa*. They occur in valleys or plane areas, associated to creeks and springs of water. The permanent or seasonal upwelling and the depth of the water table influence the species distribution along a gradient, featuring three zones: back, intermediate and boarder zones. In the palm swamp Vereda Grande, located in the Estação Ecológica de Águas Emendadas (protected area), Planaltina/DF, this vegetation gradient is changing with the colonization of the back zone by shrubby species, in particular *Lavoisiera bergii* Cogn., *Macaireia radula* (Bonpl.) DC. and *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. *M. radula* and *T. parviflora* also occur in the Cerrado *sensu stricto* which bounds the palm swamp. This study aimed to examine the anatomical characteristics of vegetative organs of these three species in the yet flooding areas of the palm swamp and to compare with the specimens of *M. radula* and *T. parviflora* occurring in the adjacent Cerrado *sensu stricto*. Moreover, we analyzed vegetative phenology and ecophysiological patterns of specimens of *M. radula* in these two environments to check for possible changes in these parameters in respect of each environment and seasonality. The structural analysis showed that the three species develop schizo-lysigenous aerenchyma in the root and aerenchymatous spaces in the young stems. The endoderm is present in roots and stems. With secondary growth, these organs develop aerenchymatous polyderm when immersed. These tissues are constitutive, appearing in these same bodies of specimens of *M. radula* and *T. parviflora* non-flooding soil of Cerrado *sensu stricto*. The leaf blades of these three species present scleromorphics characteristics as thick-walled epiderm cells, stoma only on the lower surface, hypoderm, sclerophylly and trichomes. *L. bergii* and *M. radula* also present emergences sclerifieds. The leaf blades of *M. radula* and *T. parviflora* differ quantitatively between environments with characterization of sun leaves for the palm swamp and shade leaves for Cerrado *sensu stricto*. In relation to the vegetative phenology, specimens of *M. radula* present similarity between the environments in most patterns, except in the production and falling of side branches and leaves. As regards the ecophysiological data the specimens of the palm swamp reached higher rates for most gas exchange parameters, although only the photosynthesis and stoma conductance showed significant differences ($P < 0.05$) in the rainy season. The specimens of both environments showed water control in dry season when compared with the rainy season as expressed by the less negative water potential at noon in the dry season. It is therefore concluded that the three

species have structural features and, in the case of *M. radula*, also ecophysiological features to support the periodic flooding in the back zone of the palm swamp.

Keywords: vegetative organs anatomy, aerenchymatous polyderm, leaf emergence, photosynthesis, vegetative phenology and Cerrado.

ÍNDICE DE FIGURAS

MATERIAL E MÉTODOS GERAL

- Figura 1. Localização da Vereda Grande na Estação Ecológica de Águas Emendadas (polígonos em destaque) com a identificação dos córregos Brejinho e Vereda Grande.....26
- Figura 2. Localização das áreas de estudo na Vereda Grande e no cerrado *sensu stricto* adjacente. A seta identifica o marco simbólico do divisor de águas.....27
- Figura 3. Áreas de estudo. A. Vista parcial da zona de fundo da vereda com representantes de *Lavoisiera bergii* Cogn. (L), *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (M) e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (T). B. Indivíduo de *M. radula* no cerrado *sensu stricto*.....28

CAPÍTULO 1

- Figura 1. *Lavoisiera bergii* Cogn. na zona de fundo da vereda. A. Vista geral. B-D. Aspecto da raiz em solo úmido (B), encharcado (C) e alagado (D). Barras: 1cm.....55
- Figura 2. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A. Indivíduo na zona de fundo da vereda. B. Detalhe de A mostrando a poliderme aerenquimatosa (seta) no caule. C. Parte da poliderme aerenquimatosa da raiz submersa com destaque para as camadas internas mais claras que as externas. D. Caule e raiz de indivíduo no cerrado *sensu stricto*. E. Fragmento da raiz de C com a poliderme (seta) sem o aspecto esponjoso. Le: lenho. Barras: 1cm.....56
- Figura 3. Secções transversais de raiz em crescimento primário. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn. C-D. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. C. Paredes anticlinais das células epidérmicas espessas. D. Células do periciclo em divisão celular (seta). E-F. *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. en: endoderme, ep: epiderme, ex: exoderme, fl: floema, pe: periciclo, xi: xilema primário, xs: xilema secundário. Asterisco: espaços intercelulares, pontas de setas: células em processo de lise celular. Sem coloração

(A,C); sudan IV (B,D); sulfato ferroso (E); dupla coloração com safranina e azul de alcian (F). Barras: 50µm.....57

Figura 4. Secções transversais do caule – vista geral. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn. A. Arestas esclerificadas (seta) e esclereídes (es). B. Esclereídes (es) na face adaxial das folhas novas e nas faces que originarão o próximo par de folhas. As arestas esclerificadas vistas em A fazem parte dos bordos foliares (seta). C. *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. com esclereídes próximo à endoderme (setas). D. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com emergências esclerificadas (setas). Dupla coloração com safranina e azul de alcian (A,C) e safranina e fast green (D). Barras: 300µm.....58

Figura 5. Secção transversal de caule primário. A. *Lavoisiera bergii* Cogn. Arestas com papilas (pa) na epiderme (ep) e esclereídes (es). B. *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. C. Detalhe do feixe vascular cortical de B (quadrado) mostrando elemento de vaso de xilema (xi). D-E. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. E. Secção longitudinal com destaque para a endoderme (en) e células do periciclo (pe) em divisão (seta). Compostos fenólicos nas células do periciclo e endoderme (conteúdo escuro). F. Feixe bicolateral de *T. parviflora* com destaque para estrias de Caspary na endoderme (en), periciclo (pe) e feixe bicolateral com floema externo (fle) e interno (fli). en: endoderme; ep: epiderme; es: esclereídes; fl: floema; fv: feixe vascular cortical; pe: periciclo, xs: xilema secundário. Barras: A-B, D-F (50µm), C (20µm).....59

Figura 6. Secções transversais de raiz de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (A) e caule de *Lavoisiera bergii* Cogn. (B) evidenciando células do periciclo em divisão (seta). C-F. Secções transversais do caule de *M. radula* mostrando a formação da poliderme aerenquimatosa. C-D. Células do periciclo em início de divisão (seta amarela). E. Células epidérmicas, corticais e da endoderme (ponta de seta) sendo destacadas da superfície do caule. Células braciformes em expansão (seta). F. Poliderme aerenquimatosa já formada com as células braciformes (seta fina) e células não alongadas (seta grossa) intercaladas. en: endoderme, ep: epiderme, fl: floema, xs: xilema secundário. Dupla coloração com safranina e azul de alcian (A-B) e safranina e fast green (C-F). Barras: A-E (50µm), F (100µm).....60

Figura 7. Poliderme aerenquimatosa de caule e raízes coletadas na vereda. A. Feloderme (fd) em camada única e felogênio (fg) em divisão celular no caule de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. Células suberizadas (cs) e células braciiformes (cb) formadas pela atividade anterior do felogênio. B. Raiz de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com feloderme (fd) e felogênio já diferenciado em célula suberizada (cs). C-D. Microscopia eletrônica de varredura de raiz de *Lavoisiera bergii* Cogn. com camadas de células braciiformes (cb) intercaladas por camada única de células suberizadas (cs) em C e detalhe das células braciiformes onde as setas indicam pontos de adesão às células adjacentes em D. Dupla coloração com safranina e azul de alcian em A; sudan IV em B. Barras: A-B, D (50µm), C (100µm).....61

Figura 8. Microscopia eletrônica de transmissão das células da poliderme aerenquimatosa de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A. Aspecto geral mostrando a parede celular com deposição de suberina (pc) e o núcleo (nu) na célula braciiforme e deposição de compostos fenólicos (cs) na célula suberizada. B. Detalhe da célula braciiforme com mitocôndrias (mi), pequenos corpúsculos de compostos fenólicos (cf) e parede celular (pc). C. Células suberizadas com parede celular (pc) e deposição de compostos fenólicos (cf) que preenchem quase toda a célula. Barras: A, C (20µm), B (0,30µm).....62

Figura 9. Poliderme de raiz e caule. A-B. Raiz de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. coletada no cerrado *sensu stricto*. A. Córtex e epiderme sendo destacados (estrela). B. Poliderme já formada com poucas camadas de células braciiformes (cb) intercaladas por células suberizadas (cs). C-D. Caule emerso de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. na zona de fundo da vereda. C. Poliderme com camadas de células suberizadas (cs) intercaladas por células sem o alongamento braciiforme internas ao córtex e epiderme (estrela). D. Poliderme já formada com células suberizadas (cs) intercaladas por células sem alongamento (seta). fd: feloderme, fl: floema, xs: xilema secundário. Barras: 50µm.....63

CAPÍTULO 2

Figura 1. Vista adaxial e abaxial das folhas de *Lavoisiera bergii* Cogn. (A) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (B) e de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (C). Barras: 1 cm.....87

Figura 2. Formato da lâmina foliar em relação à nervura principal. A. Carinato em *Lavoisiera bergii* Cogn. com feixes esclerenquimáticos nos bordos e nervura principal (setas). B. Plicado em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com sulcos na face abaxial (seta) onde localizam-se os estômatos e emergências nas faces adaxial e abaxial (ponta de seta). C. Plano em *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. com destaque para as evaginações da epiderme na face abaxial (seta). Dupla coloração com safranina e azul de alcian (A) e safranina e fast green (B-C). Barras: 200µm.....88

Figura 3. Secção transversal da epiderme. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn. A. Projeções do protoplasto (seta) na célula epidérmica da face adaxial (sem coloração). B. Microscopia eletrônica de varredura com detalhe do espessamento diferencial na parede celular (pc). C. Face adaxial de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (dupla coloração com safranina e azul de alcian). D. Face adaxial de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (coloração: sudan III). ep: epiderme; hp: hipoderme, ponta de seta: cutícula. Barras: A-C (10µm), D (50µm).....89

Figura 4. Epiderme. A. Secção transversal da face abaxial de *Lavoisiera bergii* Cogn. mostrando estômato com cristas estomáticas (seta) e cavidade subestomática (asterisco). Coloração: sudan III. B-C. Microscopia eletrônica de varredura dos estômatos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (B) e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (C) com destaque para as cristas estomáticas (setas). D-G. Vista paradérmica. Face adaxial (D) e abaxial (E) de *L. bergii*. Face adaxial de *M. radula* (F) e de *T. parviflora* (G). Dupla coloração com safranina e azul de alcian em D-E, G e safranina em F. ep: epiderme. Barras: A-C (10µm), D-G (50µm).....90

Figura 5. Tricoma. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn. Microscopia eletrônica de varredura do bordo foliar com tricoma glandular (tg) na axila da emergência tectora (et) em A e detalhe da extremidade distal do tricoma glandular em B. C. MEV do tricoma glandular em *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. D-H. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. D. Tector unisseriado. E. Glandular com pedúnculo unisseriado geminado. F. Glandular com pedúnculo unisseriado. G. Glandular com pedúnculo bisseriado. H. Glandular bisseriado claviforme. Dupla coloração com safranina e azul de alcian em D-H. (Barras: A (100µm); B, E-H (20µm); C-D (10µm).....91

Figura 6. Mesofilo isobilateral em *Lavoisiera bergii* Cogn. (A) e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (B). A. Deposição de compostos fenólicos no floema (ponta de seta), idioblasto com drusa (dr) e estômato na face adaxial (seta fina). B. Deposição de compostos fenólicos no parênquima paliçádico (pp) da face adaxial. Na face abaxial, evaginações da epiderme com estômatos (seta) e câmaras subestomáticas (*) amplas. C. Mesofilo dorsiventral de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com esclereídes (es) da emergência tectora (et) entre a hipoderme (hp) e o parênquima paliçádico (pp). A coloração avermelhada identifica deposição de compostos fenólicos. Dupla coloração com safranina e fast green: A-C. en: endoderme; ex: extensão da endoderme; pl: parênquima lacunoso. Barras: 50µm.....92

Figura 7. Emergências em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A-B. Microscopia eletrônica de varredura mostrando as emergências tectoras (et) e glandulares (eg) em ambas as faces da lâmina foliar (A) e na face abaxial (B). C. Destaque para a base da esclereíde (es) da emergência tectora da face adaxial em contato com a extensão da endoderme (ex) e gotículas de óleo no mesofilo (seta). D. Emergência glandular da face abaxial mostrando as esclereídes (es) e o tricoma tector na lateral (seta). Dupla coloração com safranina e azul de alcian: C-D. hp: hipoderme; fv: feixe vascular; pp: parênquima paliçádico. Barras: A, C (200µm), B, D (50µm).....93

Figura 8. Nervura principal da lâmina foliar de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (A), *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (B) e *Lavoisiera bergii* Cogn. (C-D). A. Feixe biclateral e feixes anficrivais na medula (setas). B. Feixe biclateral, com compostos fenólicos no córtex, parênquima do floema e medula (conteúdo escuro). C. Feixe colateral com endoderme (en) bem definida e feixes de fibras esclerenquimáticas (fes) na projeção abaxial. Compostos fenólicos se depositam no parênquima do floema (ponta de seta). D. Detalhe do parênquima na região adaxial, com células aclorofiladas e paredes mais espessas (seta). Barras: 100µm.....94

CAPÍTULO 3

Figura 1. Dados meteorológicos de 2009 e 2010. Fonte: INMET.....103

- Figura 2. Altura do lençol freático nos três canos na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto* e a precipitação no período anterior a cada medida mensal. A linha pontilhada representa a superfície do solo.....104
- Figura 3. Porcentagem (%) de indivíduos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. apresentando ramos em alongamento (A), floridos (B), produzindo (C) e perdendo folhas (D), produzindo novos ramos A2 e A3 (E) e ramos A1, A2 e A3 morrendo (F).....107
- Figura 4. Alongamento médio mensal (\pm erro padrão) dos ramos A1 (A), A2 (B) e A3 (C) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois ambientes analisados. Valores de n são os mesmos da Tabela 1.....110
- Figura 5. Número acumulado de ramos A2 (A) e A3 (B) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. produzidos ao longo dos meses na vereda e no cerrado *sensu stricto*.....112
- Figura 6. Fases reprodutivas em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A. Inflorescência do tipo panícula composta. B. Detalhe da flor. C. Botões florais sendo formados na porção terminal do ramo. D. Ramos secos após o período reprodutivo.....113
- Figura 7. Média (\pm erro padrão, n=10) de folhas novas (coluna da esquerda) e perdidas (coluna da direita) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. ao longo dos meses de estudo na vereda e cerrado *sensu stricto*.....116
- Figura 8. Média (\pm erro padrão, n=10) da área foliar específica das plantas de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. da vereda e cerrado *sensu stricto*. Letras diferentes indicam diferença significativa entre ambiente e entre estações.....118
- Figura 9. Valores médios e erro padrão (n=10) do potencial hídrico foliar na madrugada e ao meio-dia da estação chuvosa (fevereiro) e na estação seca (julho) de 2010 em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. Letras diferentes indicam diferença significativa ($P < 0,001$) entre ambiente e tamanho de letra diferente indica diferença significativa ($P < 0,0001$) entre estações.....119

Figura 10. Sistema radicular de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. no cerrado *sensu stricto*. A. Vista de baixo com detalhe para raízes mais grossas de sustentação (seta). B. Vista de cima com detalhe para raiz grossa de sustentação (seta branca) e raízes mais finas superficiais (seta amarela). A fita métrica marca nove centímetros.....120

Figura 11. Microscopia eletrônica de varredura da lâmina foliar de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com destaque para a localização dos estômatos (seta), tricomas (tr) e emergências (em). Barra: 100µm.....125

ÍNDICE DE TABELAS

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Média (\pm erro padrão, n=10) de parâmetros anatômicos e morfológicos das espécies de Melastomataceae encontradas em diferentes ambientes. AFE: área foliar específica, MFE: massa foliar específica.....73

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Dados de alongamento mensal nos três níveis de ramos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois ambientes. Média (\pm erro padrão).....110

Tabela 2. Número e proporção de ramos novos A2 e A3 de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois ambientes. O asterisco indica diferença significativa com valor de $P < 0,05$ e entre os ambientes para cada nível de ramo.....112

Tabela 3. Número e proporção de ramos floridos e mortos nos diferentes níveis de ramos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois ambientes. O asterisco diferença significativa com $P < 0,05$ entre os ambientes para cada nível de ramo.....114

Tabela 4. Crescimento líquido relativo entre produção e morte de ramos A2 e A3 de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. por ambiente.....115

Tabela 5. Média (\pm erro padrão) de produção e queda foliar para os diferentes níveis de ramos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. na vereda e no cerrado *sensu stricto*. O asterisco indica diferença significativa ($P < 0,05$) entre os ambientes para cada nível de ramo.....115

Tabela 6. Crescimento líquido relativo entre produção e queda foliar em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. por ambiente.....117

Tabela 7. Médias (\pm erro padrão, n=10) de assimilação em base de área (A_{max}), em base de massa (A_{massa}), condutância estomática (gs), transpiração (E), respiração no escuro (Resp_{es}), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e área foliar específica (AFE) em plantas de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois períodos de análise para a vereda e cerrado *sensu stricto*. O asterisco indica diferença significativa ($P < 0,05$) entre os ambientes e as letras entre a estação chuvosa (fevereiro) e a seca (julho) para cada ambiente.....124

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	23
2	OBJETIVO GERAL.....	25
3	MATERIAL E MÉTODOS GERAL.....	25
	3. 1 Local de estudo.....	25
	3. 2 Caracterização das áreas de estudo.....	27
	3.3 Histórico das espécies em estudo na Vereda Grande.....	29
4	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30

CAPÍTULO 1 Ontogênese da poliderme e anatomia radicular e caulinar de espécies de Melastomataceae em solo alagável e não alagável

1	INTRODUÇÃO.....	34
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	36
	2.1 Preparação e análise do material vegetal.....	36
3	RESULTADOS.....	37
	3.1 Morfologia externa.....	37
	3.2 Caracterização anatômica.....	37
	3.2.1 Raiz em crescimento primário.....	37
	3.2.2 Caule em crescimento primário.....	38
	3.2.3 Ontogenia e caracterização da poliderme no crescimento secundário de raiz e caule.....	39
4	DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	41
5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	47

CAPÍTULO 2 Análise comparativa da anatomia foliar de espécies de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado *sensu stricto*

1	INTRODUÇÃO.....	65
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	66
	2.1 Preparação e análise do material vegetal.....	66
	2.2 Área foliar específica, massa foliar específica e espessura do mesofilo.....	67
	2.3 Análise estatística.....	68

3	RESULTADOS.....	68
3.1	Descrição morfológica da folha.....	68
3.1.1	<i>Lavoisiera bergii</i> Cogn.	68
3.1.2	<i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC.	68
3.1.3	<i>Trembleya parviflora</i> (D. Don) Cogn.	69
3.2	Descrição anatômica da lâmina foliar.....	69
3.2.1	Epiderme.....	69
3.2.2	Mesofilo.....	70
3.2.3	Emergências.....	70
3.2.4	Nervura principal.....	71
3.2.5	Inclusões celulares.....	72
3.3	Dados quantitativos.....	72
4	DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	73
5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	78

CAPÍTULO 3 Respostas fenológicas e ecofisiológicas de *Macairea radula* (Bonpl.) DC.
(Melastomataceae) à sazonalidade na zona de fundo de vereda e no cerrado
sensu stricto

1	INTRODUÇÃO.....	96
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	99
2.1	Dados meteorológicos e altura do lençol freático.....	99
2.2	Dados fenológicos.....	100
2.3	Trocas gasosas e área foliar específica.....	101
2.4	Potencial hídrico.....	102
2.5	Análise estatística.....	102
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	103
3.1	Dados meteorológicos.....	103
3.2	Altura do lençol freático.....	104
3.3	Padrões de comportamento fenológico na vereda e no cerrado <i>sensu stricto</i>	105
3.4	Dados quantitativos.....	109
3.4.1	Alongamento dos ramos.....	109
3.4.2	Produção de ramos.....	111
3.4.3	Floração e mortalidade de ramos.....	112
3.4.4	Produção e queda de folhas.....	115

3.5	Área foliar específica, potencial hídrico foliar e trocas gasosas.....	117
3.5.1	Área foliar específica.....	117
3.5.2	Potencial hídrico.....	118
3.5.3	Trocas gasosas.....	121
4	CONCLUSÕES.....	126
5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	127
5	CONCLUSÕES GERAIS.....	135
	ANEXOS.....	136

"A natureza dá a cada época e estação algumas belezas peculiares; e da manhã até a noite, como do berço ao túmulo, nada mais é que uma sucessão de mudanças tão gentis e suaves que quase não conseguimos perceber os seus progressos."

Charles Dickens

“Não basta dar os passos que nos devem levar um dia ao objetivo, cada passo deve ser ele próprio um objetivo em si mesmo, ao mesmo tempo que nos leva para diante.”

Johann Goethe

1 INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro em extensão, com cerca de 207 milhões de hectares e ocupa cerca de 24% do território nacional (Embrapa Cerrados, 2009). Por ocupar o Planalto Central do Brasil, exerce papel fundamental na distribuição de águas no país pois contribui para a produção hídrica de seis das oito grandes bacias brasileiras (Lima e Silva, 2008).

Associadas a esta hidrografia estão as consideradas áreas úmidas do Cerrado como matas ciliares, matas de galeria, campos úmidos e veredas (Ribeiro e Walter, 2008).

Matas de galeria, campos úmidos e veredas podem representar um processo sucessional, tanto no espaço quanto no tempo. A ocorrência de buritizeiros isolados em matas de galeria alagáveis, sem indivíduos jovens nas imediações, pode ser considerada como uma evidência de transformação da vereda numa formação florestal (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2004).

As veredas são caracterizadas pela presença da palmeira arbórea *Mauritia flexuosa* em meio a agrupamentos mais ou menos densos de espécies arbustivo-herbáceas (Ribeiro e Walter, 2008). Os solos encontrados neste tipo de formação são os hidromórficos (Glei pouco húmico ou Glei húmico) mal drenados ou muito mal drenados (Reatto *et al.*, 1998; Araújo *et al.*, 2002; Guimarães *et al.*, 2002).

Topograficamente, as veredas geralmente estão localizadas em vales ou áreas planas, acompanhando linhas de drenagem mal definidas, sendo também comuns numa posição intermediária do terreno, próximas às nascentes, ou na borda de matas de galeria (Ribeiro e Walter, 2008). Araújo *et al.* (2002) propõem uma zonação na vereda delimitando zonas de fundo, meio e borda de acordo com a altura do lençol freático e estrato vegetativo. Na zona de borda, o solo tem melhor drenagem e pode conter arvoretas e arbustos mais adensados, na zona de meio o solo é medianamente úmido e a vegetação é tipicamente campestre e na zona de fundo o solo é saturado com água, podendo permanecer alagado durante todo o ano, com cobertura brejosa onde ocorrem os buritis e ilhas de vegetação mais densa com pequenos arbustos e arvoretas.

A composição florística varia em cada uma destas zonas e postula-se que seja determinada pela capacidade das espécies de tolerarem o alagamento periódico (Araújo *et al.*, 2002; Meirelles *et al.*, 2004; Oliveira, 2005; Costa, 2007). A periodicidade do alagamento é

determinada pela sazonalidade pluviométrica, característica do cerrado. Segundo Ferreira (2003) o sistema de abastecimento do aquífero que alimenta a vereda depende das águas superficiais vinculadas às precipitações anuais na região. No entanto, essa vinculação entre percolação e precipitação torna esse sistema extremamente frágil e dependente, e mudanças na quantidade de chuvas ou distribuição das mesmas afeta a dinâmica deste alagamento.

Além disso, a urbanização no entorno dessas áreas e a utilização dos recursos hídricos vinculadas a elas intensificam as mudanças no regime hídrico com conseqüências para a flora e fauna locais (Eiten, 2001; Guimarães *et al.*, 2002; Meirelles *et al.*, 2004).

Estudos em veredas no Triângulo Mineiro e em Goiás vem mostrando as conseqüências destas alterações no meio físico como estrutura do solo e qualidade da água (Ferreira, 2003; Ramos *et al.*, 2006; Sousa, 2009), microclimático (Serafini Júnior, 2010) e florístico (Guimarães *et al.*, 2002).

No Distrito Federal, a interferência antrópica nas veredas ainda carece de estudos mais aprofundados, mas levantamentos florísticos realizados na Vereda Grande da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESEC-AE, Planaltina/ DF) destacam as modificações nos padrões de zonação com a invasão de espécies nativas arbóreas e arbustivas, atribuídas ao rebaixamento do lençol freático como conseqüência da instalação de diques de drenagem, construção de estradas e uso da água para agricultura no entorno (Silva-Júnior e Felfili, 1996; Eiten, 2001; Meirelles *et al.*, 2004; Barbosa-Silva, 2007; Costa, 2007).

Analisando estes levantamentos, é possível identificar que indivíduos subarbustivos de *Lavoisiera bergii* Cogn., *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. estão colonizando as zonas mais internas da vereda, antes formadas somente por estrato herbáceo.

Estas espécies pertencem à Melastomataceae, uma das principais famílias encontradas no Cerrado brasileiro, com aproximadamente 32 gêneros e 500 espécies dispersas em ambientes diversificados nas fitofisionomias deste Bioma (Mendonça *et al.*, 2008). Ocorrem desde solos bem drenados até locais com encharcamento periódico ou permanentemente alagados. Espécies pioneiras são comuns nesta família e algumas características ampliam seu potencial invasor a exemplo das sementes pequenas dispersas pelo vento, crescimento rápido e reprodução assexuada (Baruch *et al.*, 2000). Apesar desta família ser bem representativa em solos alagadiços (Araújo *et al.*, 2002; Mendonça *et al.*, 2008, Barbosa-Silva, 2007) poucos

são os estudos anatômicos dos órgãos vegetativos em espécies desta família com destaque para os trabalhos de Sousa (1997) e Milanez (2007). Estudos ecofisiológicos e fenológicos relacionados à presença de representantes desta família em solos saturados não são encontrados na literatura.

Indivíduos de *M. radula* e *T. parviflora* também ocorrem no cerrado *sensu stricto* que margeia a vereda, mostrando amplitude de distribuição destas espécies. A presença destas espécies nestas duas diferentes fitofisionomias é um indicativo de que as mesmas apresentam características estruturais e fisiológicas que lhes permite sobreviver em solos alagáveis e não alagáveis.

2 OBJETIVO GERAL

O objetivo geral deste trabalho é estudar os aspectos anatômicos, ecofisiológicos e fenológicos das três espécies de Melastomataceae em seus locais de ocorrência, seja no solo alagável da vereda ou no solo seco do cerrado *sensu stricto*.

3 MATERIAL E MÉTODOS GERAL

3.1 Local de estudo

A Estação Ecológica de Águas Emendadas - ESEC-AE (Fig. 1) é uma Unidade de Conservação (UC) localizada na cidade de Planaltina, a noroeste do Distrito Federal (entre 15°32' e 15°38'S e entre 47°33' e 47°37'W). Foi criada primeiramente como Reserva Ecológica em 1968 e elevada a condição de Estação Ecológica em 1988 com 10.547,21 ha (Albuquerque, 2008). O clima é tropical do tipo Aw pela classificação de Köppen com temperaturas inferiores a 18°C nos meses mais frios e secos, chegando a valores superiores a 22°C nos meses mais quentes e úmidos. Aproximadamente 90% da precipitação ocorre de outubro a março/abril (Maia e Baptista, 2008), conferindo a sazonalidade característica da região centro-oeste do Brasil.

A vegetação predominante na ESEC-AE é a de cerrado *sensu stricto* seguida de vegetação de campo e veredas, com ocorrência em menor escala de matas de galeria, cerrado denso e floresta estacional ou mata seca (Felfili *et al.*, 2008).

Destaque é dado às sete veredas nesta UC por causa do tamanho, da grande quantidade de nascentes associadas a elas, além da importância ecológica e beleza (Munhoz e Ribeiro, 2008). Destas, a Vereda Grande é a maior na UC e também no Distrito Federal com aproximadamente 6 Km de extensão.

A Vereda Grande é formada por dois córregos que dispersam para lados opostos (Fig. 2), fenômeno que dá nome à Unidade de Conservação. As águas do Córrego Vereda Grande fluem para o norte em direção à Bacia Hidrográfica Tocantins/Araguaia, enquanto que as águas do Córrego Brejinho fluem em direção ao sul, para a Bacia Hidrográfica do Rio Paraná (Carvalho, 2008).



Figura 1. Localização da Vereda Grande na Estação Ecológica de Águas Emendadas (polígonos em destaque) com a identificação dos córregos Brejinho e Vereda Grande.



Figura 2. Localização das áreas de estudo na Vereda Grande e no cerrado *sensu stricto* adjacente. A seta identifica o marco simbólico do divisor de águas.

3.2 Caracterização das áreas de estudo

Na zona de fundo da vereda, o estrato é graminoso com indivíduos subarbustivos, em especial de *Macairea radula*, *Lavoisiera bergii* e *Trembleya parviflora* (Fig. 3A, Anexo 1). As margens da vereda apresentam estrato arbustivo dominado por *T. parviflora* seguido de um cerrado *sensu stricto* (Munhoz e Ribeiro, 2008). O cerrado *sensu stricto* se caracteriza pela presença de árvores baixas, inclinadas, tortuosas, com ramificações irregulares e retorcidas sobre solos bem drenados (Ribeiro e Walter, 1998). O gradiente de vegetação, desde a zona de fundo da vereda até o cerrado *sensu stricto*, representa a aclividade no relevo e a variação na altura do lençol freático (Barbosa-Silva, 2007; Costa, 2007). Os indivíduos adultos de *M. radula* e *T. parviflora* no cerrado *sensu stricto* (Fig. 3B) são mais desenvolvidos que os indivíduos da vereda, chegando a alturas de 1,60 a 3,5 metros, enquanto os indivíduos adultos das três espécies alcançam alturas de 0,5 a 1,5 metro na vereda.



Figura 3. Áreas de estudo. A. Vista parcial da zona de fundo da vereda com representantes de *Lavoisiera bergii* Cogn. (L), *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (M) e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (T). B. Indivíduo de *M. radula* no cerrado *sensu stricto*.

3.3 Histórico das espécies em estudo na Vereda Grande

Para melhor compreender a dinâmica de distribuição das espécies de Melastomataceae estudadas, segue-se um breve histórico de ocorrência das mesmas nas zonas da vereda.

Nos trabalhos de Meirelles *et al.* (2002; 2004) referentes ao levantamento realizado em 1998 na mesma área que consta deste estudo nenhuma das três espécies encontrava-se na área alagada da zona de fundo da vereda. Porém *L. bergii* e *T. parviflora* foram citadas nas zonas de meio e borda, inclusive com formação de um estrato arbóreo-arbustivo de *Trembleya parviflora* contínuo na interface borda da vereda e cerrado *sensu stricto*, mas não citam a ocorrência de *Macairea radula* em nenhum destes locais.

Mais tarde, no levantamento florístico realizado por Barbosa-Silva (2007) entre os anos de 2005 e 2006, as três espécies foram citadas nas zonas de borda, meio e fundo da vereda. No entanto, as três espécies apresentaram um grande número de indivíduos mortos, principalmente nas áreas onde o lençol freático ficou mais tempo exposto no período chuvoso.

Entre 2007 e 2009, com o início do presente estudo e a coleta de espécies vegetais para a análise anatômica, indivíduos das três espécies foram encontrados nas zonas de fundo da vereda. No entanto, *M. radula* foi a espécie que alcançou o maior espectro de distribuição entre as três zonas da vereda e o cerrado *sensu stricto* com indivíduos vivos e em florescimento. *L. bergii* e *T. parviflora* formam adensamentos nas zonas de borda e meio, mas são mais restritas na zona de fundo, com muitos indivíduos mortos e pequenos indivíduos jovens. Neste período de coleta não foram registrados indivíduos mortos de *M. radula* nas zonas de borda, meio e fundo da vereda.

4 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBUQUERQUE, L.G. 2008. Criação da Unidade de Conservação. In: FONSECA, F.O. (Org.). **Águas Emendadas**. Brasília: Seduma.

BARBOSA-SILVA, D. 2007. **Distribuição de espécies de Melastomataceae Juss. ao longo de um gradiente em três fitofisionomias do bioma Cerrado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina-DF**. Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade de Brasília. Brasília/DF.

BARUCH, Z; PATTISON, R. R. e GOLDSTEIN, G. 2000. Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian islands. **International Journal of Plant Science** 161(1): 107-118.

EMBRAPA CERRADOS. 2009. **O Ambiente**. Disponível em: www.cpac.embrapa.br. Acesso em 08 de março de 2011.

FELFILI, J.M.; SILVA JÚNIOR, M.C.; MENDONÇA, R.C.; FAGG, C.W.; FILGUEIRAS, T.S. e MECENAS, V.V. 2008. Fitofisionomias e flora. In: **Águas Emendadas**. FONSECA, F.O. (Org.). Brasília: Seduma.

FERREIRA, I. M. 2003. **O afogar das veredas**: uma análise comparativa espacial e temporal das veredas do Chapadão de Catalão (GO). Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro.

GUIMARÃES, A.J.M.; ARAÚJO, G.M. e CORRÊA, G.F. 2002. Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma vereda em Uberlândia, MG. **Acta Botanica Brasilica** 16: 317-329.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. 2004. **Reserva Ecológica do IBGE**: ambiente e plantas vasculares. Série Estudos e pesquisas. Informação geográfica n. 3. Rio de Janeiro: IBGE.

LIMA, J.E.F.W. e SILVA, E.M. 2008. Recursos hídricos do Bioma Cerrado: importância e situação. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. e RIBEIRO, J.F.(Eds). **Cerrado**: ambiente e flora. Planaltina: EMBRAPA – CPAC. p. 89-106.

MEIRELLES, M.L.; OLIVEIRA, R.C. de; VIVALDI, L.J.; REATTO, A.; CORREA, J.R. 2002. **Espécies do estrato herbáceo e a altura do lençol freático em Áreas Úmidas do Cerrado (Planaltina, DF)**. Planaltina,DF: Embrapa Cerrados.

MEIRELLES, M. L.; GUIMARÃES, A. J. M.; OLIVEIRA, R. C. de; ARAÚJO, G. M. de; RIBEIRO, J. F. 2004. Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: AGUIAR, L. M. S.; CAMARGO, A. J. A. (Ed.). **Cerrado: ecologia e caracterização**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados.

MILANEZ, C.R.D. 2007. **Estudos anatômicos e ultra-estruturais em Melastomataceae do Cerrado**. Tese de Doutorado em Botânica. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. Botucatu/SP.

MUNHOZ, C. B. R e RIBEIRO, J. F. 2008. Veredas. In: **Águas Emendadas**. FONSECA, F.O. (Org.). Brasília: Seduma.

OLIVEIRA, G. C. 2005. **Perfil florístico e distribuição das espécies vegetais, em relação ao gradiente de umidade do solo, em seis veredas no Triângulo Mineiro**. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia/MG.

RAMOS, M.V.V; CURI, N; MOTTA, P.E.F.; VITORINO, A.C.T.; FERREIRA, M.M. e SILVA, M.L.N. 2006. Veredas do Triângulo Mineiro: solos, água e uso. **Ciência e Agrotecnologia 30**: 283-293.

REATTO, A.; CORREIA, J. R.; SPERA, S. T. 1998. Solos do Bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.(Eds). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina: EMBRAPA – CPAC.

RIBEIRO, J.F. e WALTER, B.M.T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. e RIBEIRO, J.F.(Eds). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina: EMBRAPA – CPAC. p. 151-212.

SERAFINI JÚNIOR, S. 2010. **O microclima de uma vereda degradada: estudo de caso no Parque Estadual Veredas do Peruaçu, MG**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. Departamento de Geografia. São Paulo/SP.

SILVA JÚNIOR e M. C.; FELFILI, J. M. 1996. **A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas**. Brasília, DF: Instituto de Ecologia e Meio Ambiente do Distrito Federal.

SOUSA, H. C. de. 1997. **Estudo comparativo de adaptações anatômicas em órgãos vegetativos de espécies de *Lavoisiera* DC. (Melastomataceae) da Serra do Cipó, MG**. Tese de Doutorado em Botânica. Universidade de São Paulo. São Paulo/SP.

SOUSA, R.F. 2009. **Atributos químicos e textura do solo em veredas conservadas e antropizadas no bioma Cerrado**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Goiás. Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos. Goiânia/GO.

Capítulo 1

Ontogênese da poliderme e anatomia radicular e caulinar de espécies de Melastomataceae em solo alagável e não alagável

1 INTRODUÇÃO

A maior dificuldade para plantas sujeitas à submersão é suportar a deficiência de oxigênio na água e no solo submerso, como também o excesso de fitotoxinas liberadas pelos processos anaeróbicos nas raízes e na microbiota adjacente (Joly e Crawford, 1982; Vartapetian e Jackson, 1997; Bona e Morretes, 2003). A deficiência de oxigênio nestes solos deve-se ao desequilíbrio entre a baixa difusão de gases na água, comparada com o ar, e a velocidade com que o oxigênio é consumido por microorganismos e raízes (Ponnamperuma, 1984).

O transporte interno do oxigênio é uma característica normal tanto para espécies de ambientes alagados quanto de ambientes não alagados; no entanto, os dois grupos diferem no nível de porosidade, em especial do sistema radicular (Armstrong, 1979; Justin e Armstrong, 1987). Esta porosidade se deve à presença de espaços intercelulares mais amplos que caracterizam um tecido primário denominado aerênquima (Esau, 1976). Em raízes, o aerênquima normalmente se forma no córtex, enquanto que em caules (incluindo rizomas) pode ocorrer no córtex e medula (Armstrong, 1979).

Estes espaços, ou lacunas, preenchidos por gases interconectam-se longitudinalmente fornecendo um caminho de baixa resistência que facilita a difusão interna desses gases a grandes distâncias, ao longo dos órgãos da planta (Armstrong *et al.*, 1994; Colmer, 2003a; Voesebeck *et al.*, 2006).

O aerênquima pode ser classificado de acordo com a origem dos espaços intercelulares em esquizógeno, quando ocorre a separação das paredes celulares, ou lisígeno, quando as células colapsam e há ruptura da parede celular (Esau, 1976; Armstrong, 1979). Estudos mais detalhados, levando em consideração a orientação do colapsamento das células e a disposição das lacunas, propuseram tipos e denominações procurando identificar grupos de espécies como graminácea, ciperácea, *Rumex* e *Apium* (Smirnoff e Crawford, 1983; Justin e Armstrong, 1987). No entanto, a maioria dos trabalhos utiliza a classificação inicial acrescentando a orientação do colapsamento como, por exemplo, em Campbell e Drew (1983), Laan *et al.* (1989), Longstreth e Borkhsenius (2000); Visser *et al.* (2000), entre outros.

Seago *et al.* (2005) após uma compilação de vários trabalhos conjuntamente com suas análises, identificaram um tipo de aerênquima esquizógeno denominado favo de mel como

sendo característico de angiospermas basais aquáticas e de monocotiledôneas basais. Embora ele possa aparecer também nas eudicotiledôneas, os autores concluíram que este é o tipo mais basal de aerênquima, sendo sua presença fundamental para o sucesso das primeiras plantas com flores habitarem locais de solos saturados.

Os mecanismos envolvidos na formação dos diferentes tipos de aerênquima primário são bem conhecidos em relação ao aerênquima lisígeno, mas muito pouco se sabe sobre a regulação bioquímica e molecular na diferenciação do aerênquima esquizógeno (Campbell e Drew, 1983; Jackson e Armstrong, 1999; Drew *et al.*, 2000; Evans, 2003; Voeseneck *et al.*, 2006).

Algumas espécies apresentam a formação de outro tipo de tecido lacunar em caules e raízes submersos, que difere na origem e tipos celulares em relação ao aerênquima primário. De acordo com Metcalfe (1983), este tecido tem origem no felogênio e caracteriza-se por apresentar dois tipos celulares, sendo encontrado em plantas de mangue, em *Ludwigia repens* (Onagraceae), *Sesbania aculeata*, *Neptunia oleracea* e *Phaseolus* (Fabaceae) quando submetidas ao alagamento.

A capacidade das plantas em desenvolver um sistema de aeração, seja de origem primária ou secundária, em resposta à saturação hídrica do solo caracteriza e seleciona as espécies em tolerantes e não tolerantes ao alagamento (Smirnoff e Crawford, 1983; Justin e Armstrong, 1987; Lann *et al.*, 1989; He *et al.*, 1999). Fatores como profundidade, duração e frequência do alagamento podem influenciar o nível de tolerância das espécies e, dessa forma, determinar a composição da comunidade vegetal (Casanova e Brock, 2000), assim como a distribuição das espécies em gradientes de altura do lençol freático (Costa, 2007).

As espécies de Melastomataceae que fazem parte deste estudo ocorrem nas zonas alagáveis da vereda e no solo não alagável do cerrado *sensu stricto*. É provável, portanto, que essas espécies tenham a capacidade de desenvolver tecido aerenquimatoso, o que lhes permitiria adentrar nas zonas alagáveis da vereda.

Este trabalho teve por objetivo analisar a anatomia de raiz e caule de *Lavoisiera bergii* Cogn., *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn., com ênfase na ontogenia e caracterização da poliderme na zona alagada de fundo da vereda e comparar com as características anatômicas dos indivíduos de *M. radula* e *T. parviflora* que ocorrem em solo não alagado no cerrado *sensu stricto*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Preparação e análise do material vegetal

Amostras de raízes e caules em estágio primário e secundário de crescimento foram coletadas em cinco indivíduos adultos de cada uma das três espécies na zona de fundo da vereda e em cinco indivíduos adultos de *M. radula* e de *T. parviflora* no cerrado *sensu stricto*. O material coletado foi fixado em Formaldeído 37%-Ácido acético P.A-Álcool etílico 50% - FAA 50 (1:1:18) (Johansen, 1940). Algumas amostras deste material foram seccionadas com auxílio de micrótomo do tipo Ranvier e coradas com solução aquosa de safranina e azul de alcian (Kraus e Arduin, 1997). Amostras fixadas também foram desidratadas em série etanólica e solidificadas em historesina Leica[®] conforme especificações do fabricante, seccionadas (5-10 µm) transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo Leica RM 2145 e coradas com azul de toluidina 0,05% (O'Brien *et al.*, 1964).

Para a análise ontogênica da poliderme, plântulas foram coletadas nos dois ambientes e fragmentos seqüenciais do ápice até a base dos caules e raízes foram fixados em FAA 50 e inclusos em parafina (Johansen, 1940). As secções transversais seriadas foram coradas com safranina e fast green (Johansen, 1940).

As lâminas permanentes e semi-permanentes obtidas pelos processos acima foram montadas em verniz vitral incolor 500[®] (Paiva *et al.*, 2006).

Parte do material fixado e amostras frescas foram submetidas a testes histoquímicos com cloreto férrico 10% (Johansen, 1940) e solução de formalina/sulfato ferroso (Schneider, 1977) para evidenciar compostos fenólicos, sudan III (Sass, 1951) e sudan IV (Gerlach, 1984) para deposições lipídicas e floroglucinol acidificado (Sass, 1951) para lignina.

A análise destas preparações foi feita em microscópio ótico Olympus CX31 com câmera digital Olympus C-7070 acoplada.

Para análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV), pedaços de raízes e caules nos dois estágios de crescimento foram fixados com solução de glutaraldeído 2,5% com tampão fosfato 0,1M (pH 7,2-7,4), pós-fixados em tetróxido de ósmio, desidratados em série acetônica, secados ao ponto crítico e cobertos com ouro (Souza 1998), analisados e fotografados em microscópio eletrônico de varredura modelo JEOL JSM 7001F a 15 KV.

Para a análise em microscopia eletrônica de transmissão, partes da casca de raízes coletadas em solo alagado foram colocadas no mesmo fixador usado para MEV, pós-fixadas em tetróxido de ósmio (1% em tampão fosfato 0.1 M, pH 7.2) e processadas segundo métodos usuais para emblocamento em resina Araldite. As secções ultra-finas foram contrastadas com solução saturada de acetato de uranila e citrato de chumbo e examinadas em microscópio de transmissão CM 100 Philips. Os métodos de preparo e a análise do material seguiram as especificações do Centro de Microscopia Eletrônica da UNESP/Botucatu.

3 RESULTADOS

3.1 Morfologia externa

Os indivíduos de *Lavoisiera bergii*, *Macairea radula* e *Trembleya parviflora* que se desenvolvem na vereda apresentam uma casca esponjosa e esbranquiçada, disposta em camadas na base do caule e raízes submersas (Fig. 1A-D, 2A-C). Com o rebaixamento do lençol freático no período da seca, esta casca esponjosa fica exposta e adquire aspecto ressecado e folioso, facilmente destacável. No próximo período chuvoso, novas camadas são formadas e a parte esbranquiçada é repostada. Os indivíduos de *Macairea radula* (Fig. 2D-E) e *Trembleya parviflora* encontrados no cerrado *sensu stricto* que margeia a vereda não apresentam esta casca esponjosa.

3.2 Caracterização anatômica

3.2.1 Raiz em crescimento primário

A epiderme é uniestratificada nas três espécies, as células apresentam espessamento diferencial na parede periclinal externa e parte das paredes anticlinais (Fig. 3A-E). Em *M. radula*, as paredes anticlinais apresentam maior espessamento que nas demais espécies (Fig. 3C). A cutícula é mais delgada que a parede periclinal externa.

Adjacente à epiderme, a exoderme apresenta células mais ou menos alongadas em sentido radial em *M. radula* e células de tamanhos irregulares em *L. bergii* e *T. parviflora*. As paredes celulares são delgadas e os testes histoquímicos foram positivos para suberina e

negativo para lignina. A exoderme substitui a epiderme em raízes mais desenvolvidas (Fig. 3A, D-F).

Divisão celular, expansão celular e dissolução da lamela média são os processos que antecedem a formação dos espaços intercelulares logo abaixo da exoderme (Fig. 3A, C, E). O colapsamento e lise de algumas destas células contribuem para o aumento destes espaços intercelulares, caracterizando o aerênquima esquizo-lisígeno que preenche a maior parte do córtex (Fig. 3B, D, F) nas três espécies.

Na parte interna do córtex, a endoderme apresenta células com paredes suberizadas e, na maioria destas células, ocorre depósito de compostos fenólicos (coloração mais escura nas Fig. 3C, E). Divisões anticlinais nas células permitem que a endoderme acompanhe o aumento em circunferência da raiz (Fig. 3F).

O periciclo é formado por uma ou mais camadas de células de paredes finas (Fig. 3A-B, F). Em *M. radula* (Fig. 3C) a raiz é tetraarca, porém, nas outras duas espécies não foi possível delimitar pólos no xilema primário, mesmo em cortes feitos no ápice radicular.

A caracterização anatômica das raízes de *M. radula* e *T. parviflora* não apresentou diferenças estruturais entre os indivíduos coletados na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto*, com a formação de aerênquima primário em ambos os ambientes.

3.2.2 Caule em crescimento primário

O caule primário de *L. bergii* é quadrangular com as arestas em projeção e esclerificadas. Na região cortical, as faces voltadas para a inserção das folhas apresentam esclereídes agrupadas, localizadas logo abaixo da epiderme (Fig. 4A). Estas faces com esclereídes alternam-se na sequência dos entrenós, pois a filotaxia é oposta cruzada e as arestas esclerificadas do caule farão parte do bordo foliar (Fig. 4B) nas folhas sésseis. Em *T. parviflora* o caule também é quadrangular, as arestas não são esclerificadas e as esclereídes ocorrem isoladas ou em grupos, geralmente na parte mediana do córtex e junto à endoderme (Fig. 4C). *M. radula* tem caule primário com formato mais arredondado e emergências esclerificadas glandulares (descritas no próximo capítulo) conferem um aspecto hirsuto à superfície do caule (Fig. 4D).

A epiderme nas três espécies é uniestratificada e as células têm paredes periclinais externas levemente espessas, recoberta por cutícula delgada. Algumas células epidérmicas nas arestas de *L. bergii* apresentam pequenas papilas com depósito de compostos fenólicos (Fig. 5A). A epiderme em *T. parviflora* apresenta tricomas com pedúnculo unisseriado multicelular e cabeça glandular multicelular (Fig. 5B).

A região cortical em *L. bergii* e *T. parviflora* (Fig. 5A-B) apresenta espaços intercelulares esquizógenos mais amplos que os encontrados em *M. radula* (Fig. 5D). As três espécies possuem feixes vasculares corticais (Fig. 5C-D), e no caso de *L. bergii* e *T. parviflora*, estes feixes localizam-se principalmente junto às arestas (Fig. 4A, 5B).

A endoderme possui células de paredes suberizadas nas três espécies (Fig. 5A-B, 5D-F), sendo que em *M. radula*, a deposição de suberina é maior ao longo das paredes periclinais (Fig. 5C-D). Nessa espécie, a endoderme dos feixes vasculares corticais tem o mesmo aspecto da que circunda o cilindro vascular (Fig. 5D). Compostos fenólicos são comuns na endoderme das 3 espécies.

O periciclo apresenta uma a duas camadas de células parenquimáticas circundando o sistema vascular, o qual é formado por feixes vasculares bicollaterais (Fig. 5F) nas três espécies.

A medula de *L. bergii* pode apresentar células de paredes lignificadas na parte central (Fig. 4A). *T. parviflora* tem medula parenquimática (Fig. 4C) e *M. radula* apresenta feixes anficrivais menores dispersos na medula parenquimática.

3.2.3 Ontogenia e caracterização da poliderme no crescimento secundário de raiz e caule

O crescimento secundário inicia com a origem do câmbio vascular muito próximo aos ápices (45-60 mm do ápice radicular e 10-20 mm do ápice caulinar). Nas raízes, as derivadas do câmbio vascular diferenciam-se rapidamente em floema e xilema secundários, dificultando a identificação das células cambiais, enquanto que nos caules é possível identificar as camadas de células cambiais e derivadas. A formação do felogênio ou câmbio da casca ocorre a uma distância de \pm 60 a 80 mm do ápice radicular e de 30 a 50 mm do ápice caulinar.

As células do periciclo começam a se dividir na raiz (Fig. 6A) e no caule (Fig. 6B) dando origem ao felogênio ou câmbio da casca. As células derivadas do felogênio se

diferenciam externamente em dois tipos celulares, dispostos em lamelas concêntricas (Fig. 6C-F) que se intercalam centrifugamente. Internamente, o felogênio dá origem a uma camada de feloderme composta por células de paredes finas (Fig. 7A), podendo ou não conter compostos fenólicos.

Um dos tipos celulares formado externamente pelo felogênio tem formato quadrado ou retangular e a deposição de suberina na parede ficou evidente com o uso dos reagentes sudan III e IV (Fig. 7B). Essas células são justapostas lateralmente formando uma fita contínua (Fig. 6F, 7C) e, geralmente, acumulam compostos fenólicos.

O outro tipo de célula é alongada e de formato braciforme, com maior alongamento no sentido radial (Fig. 7B-D). Em geral, as células braciformes se dispõem em mais de uma camada, deixando grandes espaços entre elas, e são intercaladas pela camada única de células não alongadas (Fig. 6F, 7C).

A análise através da microscopia eletrônica de transmissão revelou que as células braciformes são células vivas com núcleo (Fig. 8A) e mitocôndrias (Fig. 8B). Além disso, esta análise permitiu verificar a deposição de suberina na parede celular e pequenos acúmulos de compostos fenólicos (Fig. 8B). No entanto, quando utilizamos os reagentes específicos para estas substâncias, as mesmas não são evidenciadas pela microscopia ótica (Fig. 7B). As células quadradas ou retangulares apresentam deposição de compostos fenólicos que preenchem praticamente toda a célula impossibilitando a identificação de estruturas e organelas (Fig. 8C).

Ao conjunto descrito acima denominamos poliderme aerenquimatosa e sua formação é espiralada ao redor do órgão. Este tecido confere o aspecto esponjoso e esbranquiçado às raízes e caules submersos (Fig. 1C-D, 2 A-C).

Em algumas amostras de raiz e caule das três espécies as células do felogênio diferenciaram-se rapidamente e formaram as células da poliderme sem a identificação de derivadas (Fig. 7B, 9B, 9D). Não foi possível fazer relação com período sazonal, pois este comportamento foi observado em material coletado nas duas estações (seca e chuvosa).

Nas raízes em crescimento secundário dos indivíduos de *M. radula* (Fig. 9A-B) e *T. parviflora* coletados no cerrado *sensu stricto*, a poliderme aerenquimatosa é formada pelo felogênio, porém o número de lamelas com células braciformes e espaços intercelulares é muito limitado (Fig. 9B), não apresentando o aspecto esponjoso citado acima.

Os caules emersos, independente do ambiente, também formam poliderme e a casca das três espécies é foliosa. No entanto, as células de paredes finas têm formato retangular, em geral formam camada única, sem alongamento, e são intercaladas pelas células suberizadas (Fig. 9C-D).

4 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A análise das raízes e caules das três espécies de Melastomataceae estudadas revela que as características anatômicas como epiderme com células de paredes espessas, presença de exoderme, aerênquima cortical no sistema radicular primário, além da formação da poliderme aerenquimatosa podem ter contribuído para o avanço das mesmas em direção à zona mais alagada da vereda.

Em geral, as paredes das células epidérmicas e a cutícula das raízes em crescimento primário são delgadas (Esau, 1976; Fahn, 1982). No entanto, nas espécies analisadas as paredes periclinais externas e parte das anticlinais apresentaram espessamento. Este espessamento pode fornecer proteção contra as condições adversas próximas à superfície da raiz em solos saturados (Ponnamperuma, 1984). Com a desestruturação de parte da epiderme, a exoderme passa a desempenhar a função de proteção, como também observado em espécies de *Bacopa* (Bona e Morretes, 2003).

As raízes em crescimento primário das três espécies analisadas apresentaram exoderme formada por uma camada compacta de células com deposição de suberina na parede celular. Uma das funções desempenhadas pela exoderme é diminuir a perda radial de gases para a rizosfera, em especial, o oxigênio (Armstrong, 1979; Justin e Armstrong, 1987; Armstrong *et al.*, 1994; Armstrong *et al.*, 2000; Visser *et al.*, 2000). A formação e expansão dos espaços intercelulares no tecido aerenquimatoso e o conseqüente acúmulo de gases nestas lacunas, aumentam a pressão no interior da raiz (Jackson e Armstrong, 1999; Colmer, 2003a). Esta pressão interna intensifica a difusão dos gases no sentido longitudinal, em direção à região meristemática, e no sentido radial, em direção à rizosfera (Jackson e Drew, 1984; Armstrong *et al.*, 2000; Colmer, 2003b).

Analisando a composição da parede celular da exoderme de 160 espécies vegetais, Perumalla *et al.* (1990) identificaram a suberina como único componente em 98 espécies (61,25%). O restante das espécies apresentava uma combinação de suberina e lignina. Devido

às características químicas dos tipos de polímeros que fazem parte de suas estruturas, a suberina desempenha de forma mais eficiente o papel de barreira para o transporte apoplástico, enquanto que a lignina é considerada como reforço da parede celular para o suporte mecânico (Schreiber *et al.*, 1999). Baseado nestes dados e na composição da parede da exoderme nas Melastomataceae analisadas, a provável função deste tecido seria a de permeabilidade seletiva e proteção contra a perda radial de gases, pois os testes histoquímicos não revelaram a presença de lignina na parede celular.

No início da formação do aerênquima no córtex radicular das espécies analisadas, a separação e aumento celular resultam na formação de espaços intercelulares. Os mecanismos que controlam este evento durante a formação do aerênquima esquizógeno são pouco conhecidos (Evans, 2003; Seago *et al.*, 2005). No entanto, informações sobre a separação celular que ocorre nos processos de abscisão e deiscência de folhas e frutos já estudados (Roberts *et al.*, 2000) podem servir de modelo para novas pesquisas sobre a formação do aerênquima esquizógeno.

Os espaços intercelulares aumentam de tamanho devido ao colapsamento seguido do rompimento das paredes celulares de algumas células corticais, caracterizando lisigenia. Este tipo de formação dos espaços intercelulares envolve a morte programada de células corticais (Drew *et al.*, 2000; Schussler e Longstreth, 2000; Evans, 2003). As células do córtex que permanecem intactas mantêm a conexão simplástica do estelo com as regiões adjacentes (Jackson e Armstrong, 1999). Estudos demonstraram que a lise celular na formação do aerênquima é claramente induzida pelo aumento endógeno de concentrações de etileno, desencadeado tanto por deficiência de oxigênio como de nutrientes no solo (Drew *et al.*, 1979; Campbell e Drew, 1983; Jackson *et al.*, 1985; Drew *et al.*, 1989; Drew *et al.*, 2000; Colli, 2004). A destruição celular para formar os espaços intercelulares promove não somente um caminho interno para a transferência de oxigênio, mas também reduz simultaneamente o número de células vivas que consomem o oxigênio, uma característica que pode ser vantajosa em ambientes com baixos níveis deste gás (Drew *et al.*, 2000), como os solos alagáveis da vereda.

A presença de aerênquima esquizo-lisígeno nas raízes do solo não saturado indica que o mesmo é constitutivo nas três espécies, como também observado por Smirnoff e Crawford (1983) em espécies de *Eriophorum*, por Laan *et al.* (1989) para espécies de *Rumex* e por He *et al.* (1999) para espécies de *Ranunculus*.

Nos caules de *L. bergii* e *T. parviflora*, os espaços intercelulares são de origem esquizógena. Tipos diferentes de aerênquima primário em órgãos vegetativos imersos e emersos também foram descritos em *Sagittaria lancifolia*, que apresenta aerênquima com espaços de origem lisígena nas raízes e de origem esquizógena no pecíolo (Schussler e Longstreth, 1996). A presença destes espaços intercelulares no caule em crescimento primário provavelmente fornece um caminho para o fluxo de gases entre a parte aérea e as raízes. Este fluxo é importante para a planta, pois faz circular o oxigênio fotossintetizado e atmosférico para a respiração celular nas partes imersas, assim como possibilita a difusão do excesso de gás carbônico resultante da respiração e outros gases tóxicos para serem dispersos através da parte aérea (Jackson e Armstrong, 1999; Voesebeck *et al.*, 2006).

No crescimento secundário das raízes e caules imersos de *L. bergii*, *M. radula* e *T. parviflora* na vereda, o sistema de aeração primário é substituído pela poliderme aerenquimatosa. A periderme desses órgãos emersos, e no cerrado *sensu stricto*, também se caracteriza como poliderme formada pelo felogênio, o qual tem origem nas células do periciclo. Porém, esta poliderme é mais compacta, com poucas ou nenhuma camada de células alongadas.

O termo poliderme identifica o tecido constituído por camadas de células suberizadas intercaladas por células não suberizadas, formadas pelo felogênio e considerado um tipo especial de periderme (Metcalf, 1979; Evert, 2006). Quando estes órgãos crescem em condições de submersão, este tipo de periderme pode apresentar lacunas e assemelhar-se a um aerênquima.

A poliderme também foi descrita para outras espécies de Melastomataceae (Sousa, 1997; Milanez, 2007) e Myrtaceae (Tippet e O'Brien, 1976; Angyalossy-Alfonso, 1987; Mejía *et al.*, 2003). Em Lythraceae (Stevens *et al.*, 1997; Stevens *et al.*, 2002; Little e Stockey, 2003, 2006), as características e a organização das células no tecido adulto são semelhantes à poliderme aerenquimatosa descrita nas Melastomataceae deste estudo, porém, os autores denominam o tecido de felema aerenquimatoso ou lacunoso.

Schenck em 1889 descreveu pela primeira vez o tecido lacunar de origem secundária em Onagraceae (Arber, 1920) e o identificou como aerênquima. No entanto, baseado nas descrições e ilustrações reproduzidas em Arber (1920) e Metcalf (1983), é possível verificar que o felogênio origina somente camadas de células de formato braciiforme com alongamento radial, as quais não são intercaladas por células suberizadas. Este tipo de aerênquima com

origem no felogênio também foi descrito em *Ludwigia octovalvis* (Angeles, 1992), outra Onagraceae. Nesta espécie, a periderme dos órgãos não submetidos ao alagamento apresenta somente células suberizadas em camadas compactas no felema, diferente da poliderme nos órgãos emersos das Melastomataceae deste estudo, que mantém os dois tipos celulares, com e sem deposição de suberina.

Em *Lepstospermum* (Myrtaceae) o sistema de aeração no crescimento secundário de raízes imersas apresenta diferenças com relação aos descritos anteriormente. Neste caso, as células suberizadas em camada única são identificadas como felogênios sequenciais que se originam de células do floema secundário, intercaladas por células alongadas (Cook *et al.*, 1980). O alongamento radial ocorre nas paredes anticlinais conferindo formato retangular às células não suberizadas, diferente do formato braciforme observado nas espécies de Melastomataceae, Lythraceae e Onagraceae. A casca destas raízes se caracteriza, portanto, como um ritidoma.

A análise ontogênica da poliderme nas Melastomataceae deste estudo não revelou atividade meristemática nas células de formato quadrado a retangular com depósito de suberina. Quando um novo felogênio é formado pela feloderme, ele permanece como camada única junto a esta, até se diferenciar nos dois tipos celulares (Fig. 7A).

Em espécies de Leguminosae (Shimamura *et al.*, 2003; Shiba e Daimon, 2003), o felogênio também se origina do periciclo, mas as células que se diferenciam do meristema secundário têm formato retangular no sentido radial, não formam camadas concêntricas e não são intercaladas por células suberizadas. Este tecido foi identificado como aerênquima secundário.

Estas descrições nos permitem verificar que existem variações estruturais do tecido lacunoso de origem secundária nas espécies de diferentes famílias botânicas. Contudo, é importante salientar a semelhança descritiva para as espécies de Melastomataceae e Lythraceae, podendo ser caracterizado como poliderme arenquimatosa devido à presença dos dois tipos celulares, diferente de representantes das outras famílias estudadas, as quais não apresentam células suberizadas.

Analisando as células alongadas que delimitam as lacunas, podemos perceber diferenças no alongamento, adquirindo formato braciforme nas Melastomataceae estudadas, nas Lythraceae e Onagraceae, mas não em *Leptospermum* (Myrtaceae) e nas espécies de

Leguminosae. Além disso, nos tecidos com células braciiformes, as camadas parecem mais distinguíveis do que naqueles que não apresentam este formato (Tippet e O'Brien, 1976; Cook *et al.*, 1980; Angyalossy-Alfonso, 1987; Sousa, 1997; Stevens *et al.*, 1997; Mejía *et al.*, 2003; Shimamura *et al.*, 2003; Shiba e Daimon, 2003; Little e Stockey, 2003, 2006; Milanez, 2007).

Células com formato braciiforme também foram encontradas em raízes pneumatóforas de *Ludwigia peploides* - Onagraceae (Ellmore, 1981) e raízes de *Luffa cylindrica* - Cucurbitaceae submetidas ao alagamento (Shimamura *et al.*, 2007). Porém, diferente das anteriores, estas células são de origem primária. Nestes dois casos, as células parenquimáticas do córtex formam protuberâncias na parede periclinal externa que se alongam radialmente, adquirindo o formato de T invertido, semelhante às células braciiformes encontradas no tecido lacunoso secundário das Melastomataceae deste estudo.

Este tipo de alongação celular assemelha-se ao crescimento apical nas células que desenvolvem o tubo polínico e os pêlos radiculares (Taiz e Zeiger, 2009). De forma geral, o processo de alongamento celular é regulado pelos hormônios auxina (Hoson e Nevins, 1989; Campanoni e Nick, 2005) e etileno (Lehman *et al.*, 1996), cuja produção e transporte são alterados quando as plantas são submetidas à condição de hipoxia (Reid e Bradford, 1984).

A presença deste tipo de alongamento celular em diferentes grupos vegetais pode ser, portanto, uma resposta convergente às alterações hormonais na condição de hipoxia. Novos estudos taxonômicos e filogenéticos, considerando este estado de caráter, poderiam fornecer informações relevantes sobre a história evolutiva desta característica nos grupos vegetais.

De acordo com Evert (2006) o aspecto lamelar revelado pela microscopia eletrônica de transmissão nas paredes das células braciiformes (Fig. 8A-B) identifica a deposição de suberina. No entanto, a coloração com reagentes histoquímicos comumente usados para identificar esta substância (sudan III e sudan IV) foi negativa, provavelmente porque a quantidade de suberina depositada na parede celular não foi detectável pela microscopia ótica.

A deposição de suberina na parede das células braciiformes pode ser uma estratégia para evitar a perda de água das células para as câmaras aeríferas do tecido e proteger o tecido do ataque microbiano, funcionando como uma barreira isolante (Evert, 2006).

Baseado nas análises realizadas neste estudo e nos dados da literatura é possível concluir que:

- as espécies de Melastomataceae estudadas têm a capacidade de formar diferentes tipos de tecido lacunar nos diferentes órgãos e estádios de desenvolvimento de forma constitutiva, o que pode ter sido vantajoso para estas espécies colonizarem os solos alagáveis da zona de fundo da vereda;
- a definição do termo poliderme aerenquimatosa parece ser a mais adequada para o tipo de periderme formada nas partes submersas das Melastomataceae estudadas, evitando confusões com outros tecidos lacunosos formados à partir do felogênio;
- embora outras espécies possam formar tecido lacunar no crescimento secundário, a origem e a atividade do felogênio varia entre os grupos vegetais, com maior similaridade entre as famílias Melastomataceae e Lythraceae;
- o alongamento nas células com formato braciiformes, resultando nos espaços intercelulares, é semelhante em algumas espécies, principalmente em Myrtales (Lythraceae, Melastomataceae e Onagraceae) e é desencadeada por diferentes processos: diferenciação de células adultas no tecido primário e do felogênio.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANGELES, G. 1992. The periderm of flooded e non-flooded *Ludwigia octovalvis* (Onagraceae). **IAWA Bull 13**: 195-200.

ANGYALOSSY-ALFONSO, V. 1987. **Caracterização anatômica da casca das principais espécies de *Eucalyptus* L' Hérit cultivadas no Brasil**. Tese de Doutorado em Botânica. Universidade de São Paulo. São Paulo.

ARAÚJO, G.M., BARBOSA, A.A.A., ARANTES, A.A. e AMARAL, A. F. 2002. Composição florística de veredas no município de Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica 25**: 475-493.

ARBER, A.R. 1920. **Water plants: a study of aquatic angiosperms**. Cambridge University Press., Cambridge.

ARMSTRONG, W. 1979. Aeration in higher plants. In: WOOLHOUSE, H.W. (Ed.) **Advances in Botanical Research**. vol. 7, Academic Press, London, pp .225-332.

ARMSTRONG, W.; BRELE, R. e JACKSON, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica 43**: 307-358.

ARMSTRONG, W., COUSINS, D., ARMSTRONG, J., TURNER, D.W. e BECKETT, P.M. 2000. Oxygen distribution in wetle plant roots e permeability barriers to gas-exchange with the rhizosphere: a microelectrode e modeling study with *Phragmites australis*. **Annals of Botany 86**: 687-703.

BARBOSA-SILVA, D. 2007. **Distribuição de espécies de Melastomataceae Juss. ao longo de um gradiente em três fitofisionomias do bioma Cerrado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina-DF**. Dissertação de Mestrado em Botânica, Universidade de Brasília, Brasília/Distrito Federal.

BARUCH, Z., PATTISON, R.R. e GOLDSTEIN, G. 2000. Responses to light e water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian isles. **International Journal of Plant Science 161**: 107-118.

BONA, C. e MORRETES, B.L. 2003. Anatomia das raízes de *Bacopa salzmanii* (Benth.) Wettst. ex Edmull e *Bacopa monnierioides* (Cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambientes aquáticos e terrestres. **Acta Botanica Brasilica 17**:155-170.

- CAMPANONI, P. e NICK, P. 2005. Auxin-dependent cell division e cell elongation. 1-naphthaleneacetic acid e 2,4-dichlorophenoxyacetic acid activate different pathways. **Plant Physiology** **137**: 939-948.
- CAMPBELL, R. e DREW, M.C. 1983. Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to oxygen shortage. **Planta** **157**: 350-357.
- CASANOVA, M.T. e BROCK, M.A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? **Plant Ecology** **147**: 237-250.
- COLLI, S. 2004. Etileno. In: KERBAUY, G.B. **Fisiologia vegetal**. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, pp. 308-332.
- COLMER, T.D. 2003a. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration e radial oxygen loss from roots. **Plant, Cell and Environmental** **26**: 17-36.
- COLMER, T.D. 2003b. Aerenchyma e a inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration in uple, paddy e deeper-water Rice (*Oryza sativa* L.) **Annals of Botany** **91**: 301-309.
- COOK, J.M., MARK, A.F. e SHORE, B.F. 1980. Responses of *Leptospermum scoparium* e *L. ericoides* (Myrtaceae) to waterlogging. **New Zealand Journal of Botany** **18**: 233-246.
- COSTA, A.F. da. 2007. **Zonação no gradiente vegetacional Cerrado Típico-Campo Sujo-Vereda na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Brasília-DF**. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília/Distrito Federal.
- DREW, M.C., JACKSON, M.B. e GIFFARD, S. 1979. Ethylene-promoted adventitious rooting e development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptative responses to flooding in *Zea mays*. **Planta** **147**: 83-88.
- DREW, M. C.; HE, C. J.; MORGAN, P. W. 1989. Decreased ethylene biosynthesis, e induction of aerenchyma, by nitrogen-or phosphate-starvation in adventitious roots of *Zea mays* L. **Plant Physiology** **91**: 266-271.
- DREW, M.C., HE, C.J. e MORGAN, P.W. 2000. Programmed cell death e aerenchyma formation in roots. **Trends in Plant Science** **5**: 123-127.

- EITEN, G. 2001. **Vegetação natural do Distrito Federal**. SEBRAE, Brasília.
- ELLMORE, G.S. 1981. Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae): structure e gas content of mature roots. **American Journal of Botany** **68**: 557-568.
- ESAU, K. 1976. **Anatomia das plantas com sementes**. Edgard-Blücher, São Paulo.
- EVANS, D.E. 2003. Aerenchyma formation. **New Phytologist** **161**: 35-49.
- EVERT, R.F. 2006. **Esau's plant anatomy: meristems, cells e tissues of the plant body - their structure, function, e development**. 3ed. John Wiley & Sons, New Jersey.
- FAHN, A. 1982. **Plant anatomy**. Pergamon Press, Oxford.
- GERLACH, D. 1984. **Botanische mikrotechnik**. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- GUIMARÃES, A.J.M., ARAÚJO, G.M. e CORRÊA, G.F. 2002. Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma vereda em Uberlândia, MG. **Acta Botanica Brasilica** **16**: 317-329.
- HE, J.B., BÖGEMANN, G.M., VAN DE STEEG, H.M., RIJNDERS, J.G.H.M., VOESENEK, L.A.C.J. e BLOM, C.W.P.M. 1999. Survival tactics of *Ranunculus* species in river floodplains. **Oecologia** **118**: 1-8.
- HOROWITZ, C. e JESUS, F. 2008. Estação Ecológica de Águas Emendadas. In: FONSECA, F.O. (Ed.). **Águas Emendadas**. Seduma, Brasília, pp. 45-54.
- HOSON, T. e NEVINS, D.J. 1989. β -D-glucan antibodies inhibit auxin-induced cell elongation e changes in the cell wall of *Zea* coleoptile segments. **Plant Physiology** **90**: 1353-1358.
- JACKSON, M.B. e DREW, M.C. 1984. Effects of flooding on growth e metabolism of herbaceous plants. In: KOZLOWSKI, T.T. **Flooding and plant growing**. Academic Press., California, pp. 47-128.
- JACKSON, M.B., FENNING, T.M., DREW, M.C. e SAKER, L.R. 1985. Stimulation of ethylene production e gas-space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. by small partial pressures of oxygen. **Planta** **165**: 486-492.

- JACKSON, M.B. e ARMSTRONG, W. 1999. Formation of aerenchyma e the processes of plant ventilation in relation to soil flooding e submergence. **Plant Biology** 1: 274-287.
- JOHANSEN, D. A. 1940. **Plant Microtechnique**. Mc Graw Hill Book, New York.
- JOLY, C.A. e CRAWFORD, R.M.M. 1982. Variation in tolerance e metabolic responses to flooding in some tropical trees. **Journal of Experimental Botany** 33: 799-809.
- JUSTIN, S.H.F.W. e ARMSTRONG, W. 1987. The anatomical characteristics of roots e plant response to soil flooding. **New Phytologist** 106: 465-495.
- KAWASE, M. e WHITMOYER, R.E. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. **American Journal of Botany** 67: 18-22.
- KRAUS, J.E. e ARDUIM, M. 1997. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. EDUR, Seropédica.
- LAAN, P., BERREVOETS, M.J., LYTHER, S., ARMSTRONG, W. e BLOM, C.W.P. 1989. Root morphology e aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. **Journal of Ecology** 77: 693-703.
- LEHMAN, A., BLACK, R. e ECKER, J.R. 1996. HOOKLESS1, an ethylene response gene, is required for differential cell elongation in the *Arabidopsis* hypocotyl. **Cell** 85: 183-194.
- LITTLE, S.A. e STOCHEY, R.A. 2003. Vegetative growth of *Decodon allenbyensis* (Lythraceae) from the Middle Eocene Princeton chert with anatomical comparisons to *Decodon verticillatus*. **International Journal of Plant Science** 164: 453-469.
- LITTLE, S. A. STOCHEY, R. A. 2006. Morphogenesis of the specialized peridermal tissues in *Decodon allenbyensis* from the Middle Eocene Princeton chert. **IAWA Journal** 27: 73-87.
- LONGSTRETH, D.J. e BORKHSENIUS, O.N. 2000. Root cell ultrastructure in developing aerenchyma tissue of three wetland species. **Annals of Botany** 86: 641-646.
- MAIA, J.M.F. e BAPTISTA, G.M. de M. 2008. Clima. In: FONSECA, F.O. (Ed.) **Águas Emendadas**. Seduma, Brasília, pp. 101-109.
- MEIRELLES, M.L., OLIVEIRA, R.C., VIVALDI, L.J., REATTO, A. e CORREA, J.R. 2002. **Espécies do estrato herbáceo e a altura do lençol freático em Áreas Úmidas do Cerrado (Planaltina, DF)**. Embrapa Cerrados, Planaltina.

MEIRELLES, M.L., GUIMARÃES, A.J.M., OLIVEIRA, R.C., ARAÚJO, G.M. e RIBEIRO, J.F. 2004. Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: AGUIAR, L.M.S. e CAMARGO, A.J.A. (Eds.). **Cerrado: ecologia e caracterização**. Embrapa Cerrados, Planaltina, pp. 41-68.

MEJÍA, J.J.A., SORIANO, E.C., ORTIZ, D.T., e DEL PRADO VERA, I.C. 2003. Efecto del declinamiento del guayabo em la anatomia de rama y raiz de *Psidium guayava* L. **Revista Mexicana de Fitopatología** **21**: 309-315.

MENDONÇA, R.C., FELFILI, J.M., WALTER, B.M.T., SILVA-JÚNIOR, M.C., REZENDE, A.V., FILGUEIRAS, T.S., NOGUEIRA, P.E. e FAGG, C.W. 2008. Flora vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In: Sano, S.M., ALMEIDA, S.P. e RIBEIRO, J.F. (Eds.) **Cerrado: ecologia e flora**. v.2. Embrapa Cerrados, Brasília, pp. 421-1181.

METCLAFE, C.R. 1979. The stem. In: METCALFE, C.R. e CHALK, L. (Eds.). **Anatomy of the dicotyledons: systematic anatomy of the leaf e stem**. v.1. Clarendon Press, Oxford, pp. 166-180.

METCLAFE, C.R. 1983. Ecological anatomy e morphology general survey. In: METCALFE, C.R. e CHALK, L. (Eds.). **Anatomy of the dicotyledons: wood structure e conclusion of the general introduction**. v.2. Clarendon Press, Oxford, pp. 126-152.

MILANEZ, C.R.D. 2007. **Estudos anatômicos e ultra-estruturais em Melastomataceae de Cerrado. Tese de Doutorado em Botânica**. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. Botucatu/São Paulo.

MUNHOZ, C.B.R. e RIBEIRO, J.F. 2008. Veredas. In: **Águas Emendadas**. FONSECA, F.O. (Ed.). Seduma, Brasília, pp. 156-162.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma** **59**: 368-373.

OLIVEIRA, G.C. de. 2005. **Perfil florístico e distribuição das espécies vegetais, em relação ao gradiente de umidade do solo, em seis veredas no Triângulo Mineiro**. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade de Uberlândia. Uberlândia/Minas Gerais.

PAIVA, J.G.A., FANK-DE-CARVALHO, S.M., MAGALHÃES, M.P. e GRACIANO-RIBEIRO, D. 2006. Verniz vitral incolor 500: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. **Acta Botanica Brasilica** **20**: 257-264.

PERUMALLA, C.J., PETERSON, C.A. e ENSTONE, D.E. 1990. A survey of angiosperm species to detect hypodermal Casparian bands. I. Roots with a uniseriate hypodermis e epidermis. **Botanical Journal of the Linnean Society** **103**: 93-112.

PONNAMPERUMA, F. N. 1984. Effects of flooding on soils. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). **Flooding and plant growing**. Academic Press, California, pp. 09-45.

REATTO, A., CORREIA, J.R. e SPERA, S.T. 1998. Solos do Bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: SANO, S.M. e ALMEIDA, S.P. (Eds). **Cerrado: ambiente e flora**. EMBRAPA – CPAC, Planaltina, pp. 47-86.

REID, D.M. e BRADFORD, K.J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). **Flooding and plant growing**. Academic Press, California, pp. 195-219.

RIBEIRO, J.F. e WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S.M. e ALMEIDA, S.P.(Eds). **Cerrado: ambiente e flora**. EMBRAPA – CPAC, Planaltina, pp. 89-166.

ROBERTS, J.A., WHITELAW, C.A.; GONZALEZ-CARRANZA, Z.H. e MCMANUS, M.T. 2000. Cell separation processes in plants: models, mechanisms e manipulation. **Annals of Botany** **86**: 223-235.

SASS, J.E. 1951. **Botanical microtechnique**. State College, Iowa.

SCHNEIDER, H. 1977. Indicator hosts for pear decline: symptomatology, histopathology, e distribution of mycoplasma-like organisms in leaf veins. **Phytopathology** **67**: 592-601.

SCHREIBER, L., HARTMANN, K., SKRABS, M. e ZEIER, J. 1999. Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal e hypodermal cell walls. **Journal of Experimental Botany** **50**: 1267-1280.

SCHUSSLER, E.E. e LONGSTRETH, D.J. 1996. Aerenchyma develops by cell lysis in roots e cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae). **American Journal of Botany** **83**: 1266-1273.

SCHUSSLER, E.E. e LONGSTRETH, D.J. 2000. Changes in cell structure during the formation of root aerenchyma in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae). **American Journal of Botany** **87**: 12–19.

SEAGO, J.L., MARSH, L.C., STEVENS, K.I., SOUKUP, A., VOTRUBOVÁ, O. e ENSTONE, D.E. 2005. A Re-examination of the root cortex in wetle flowering plants with respect to aerenchyma. **Annals of Botany** **96**: 565-579.

SHIBA, H. e DAIMON, H. 2003. Histological observation of secondary aerenchyma formed immediately after flooding in *Sesbania cannabina* e *S. rostrata*. **Plant and Soil** **255**: 209-215.

SHIMAMURA, S., MOCHIZUKI, T., NADA, Y. e FUKUYAMA, M. 2003. Formation e function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots e nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. **Plant and Soil** **251**: 351–359.

SHIMAMURA, S., YOSHIDA, S. e MOCHIZUKI, T. 2007. Cortical aerenchyma formation in hypocotyl e adventitious roots of *Luffa cylindrica* subjected to soil flooding. **Annals of Botany** **100**: 1431–1439.

SMIRNOFF, N. e CRAWFORD, R.M.M. 1983. Variation in the structure e response to flooding of root aerenchyma in some wetle plants. **Annals of Botany** **51**: 237-249.

SOUSA, H. C. 1997. **Estudo comparativo de adaptações anatômicas em órgãos vegetativos de espécies de *Lavoisiera* DC. (Melastomataceae) da Serra do Cipó, MG.** Tese de Doutorado em Botânica. Universidade de São Paulo. São Paulo/São Paulo.

SOUZA, W. 1998. **Técnicas de microscopia eletrônica aplicadas às Ciências Biológicas.** Rio de Janeiro: SBME.

STEVENS, K.J., PETERSON, R.L. e STEPHENSON, G.R. 1997. Morphological e anatomical responses of *Lythrum salicaria* L. (purple loosestrife) to an imposed water gradient. **International Journal of Plant Science** **158**: 172-183.

STEVENS, K.J., PETERSON, R.L. e READER, R.J. 2002. The aerenchymatous phellem of *Lythrum salicaria* L.: a pathway for gas transport e its role in flood tolerance. **Annals of Botany** **89**: 621-625.

TAIZ, L. e ZEIGER, E. 2009. **Fisiologia Vegetal.** Artmed, Porto Alegre.

TIPPETT, J.T. e O'BRIEN, T.P. 1976. The structure of Eucalypt roots. **Australian Journal of Botany** **24**: 619–632.

VARTAPETIAN, B.B. e JACKSON, M.B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. **Annals of Botany** **79**: 3-20.

VISSER, E.J.W., COLMER, T.D., BLOM, P.M. e VOESENEK, L.A.C.J. 2000. Changes in growth, porosity, e radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- e dicotyledonous wetle species with contrasting types of aerenchyma. **Plant, Cell and Environmental** **23**: 1237-1245.

VOESENECK, L.A.C.J., COLMER, T.D., PIERICK, R., MILLENAAR, F.F. e PEETERS, A.J.M. 2006. How plants cope with complete submergence. **New Phytologist** **170**: 213-226.



Figura 1. *Lavoisiera bergii* Cogn. na zona de fundo da vereda. A. Vista geral. B-D. Aspecto da raiz em solo úmido (B), encharcado (C) e alagado (D). Barras: 1cm.



Figura 2. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A. Indivíduo na zona de fundo da vereda. B. Detalhe de A mostrando a poliderme aerenquimatosa (seta) no caule. C. Parte da poliderme aerenquimatosa da raiz submersa com destaque para as camadas internas mais claras que as externas. D. Caule e raiz de indivíduo no cerrado *sensu stricto*. E. Fragmento da raiz de C com a poliderme (seta) sem o aspecto esponjoso. Le: lenho. Barras: 1cm.

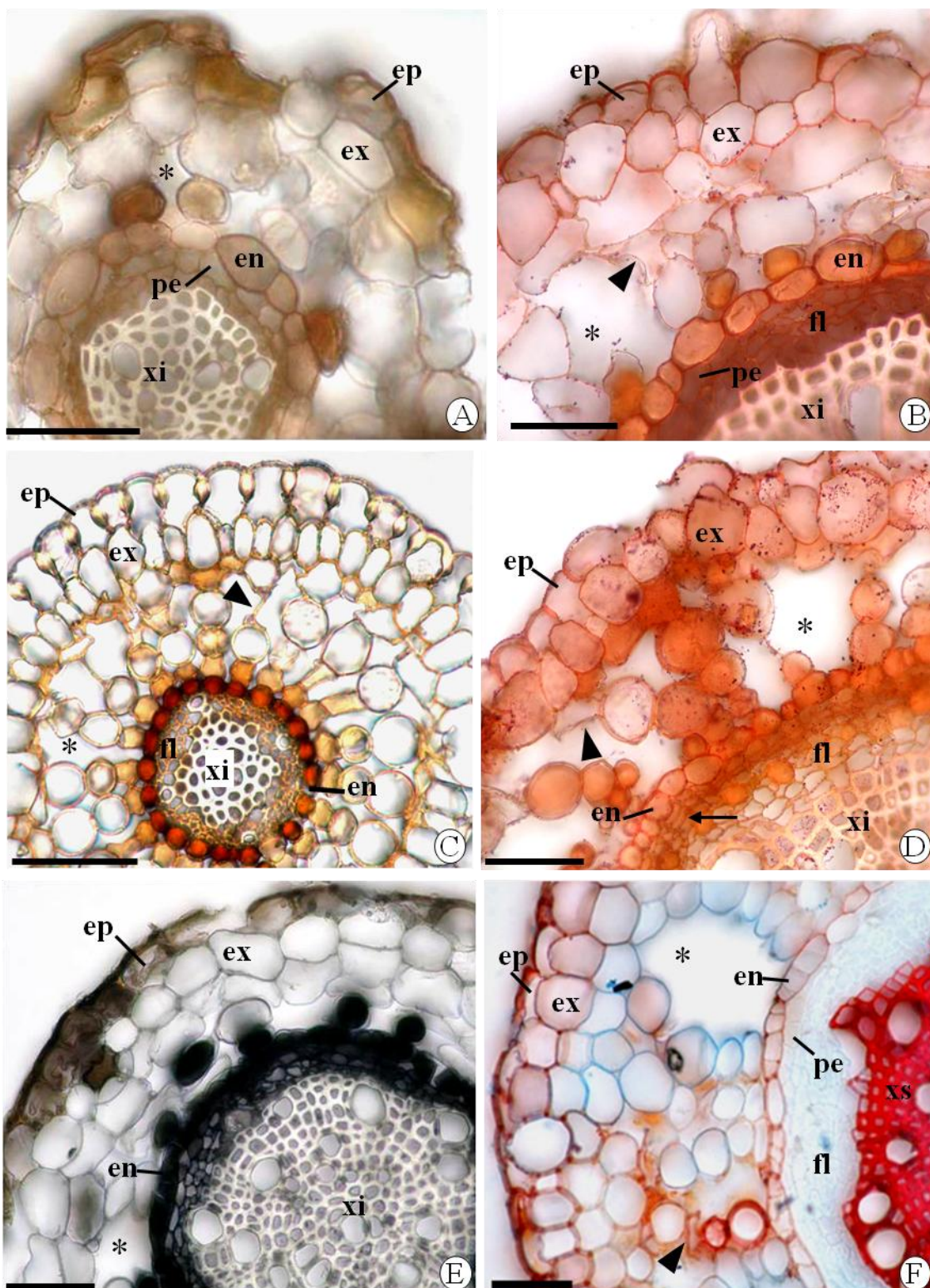


Figura 3. Secções transversais de raiz em crescimento primário. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn. C-D. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. C. Paredes anticlinais das células epidérmicas espessas. D. Células do periciclo em divisão celular (seta). E-F. *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. en: endoderme, ep: epiderme, ex: exoderme, fl: floema, pe: periciclo, xi: xilema primário, xs: xilema secundário. Asterisco: espaços intercelulares, pontas de setas: células em processo de lise celular. Sem coloração (A,C); sudan IV (B,D); sulfato ferroso (E); dupla coloração com safranina e azul de alcian (F). Barras: 50µm.

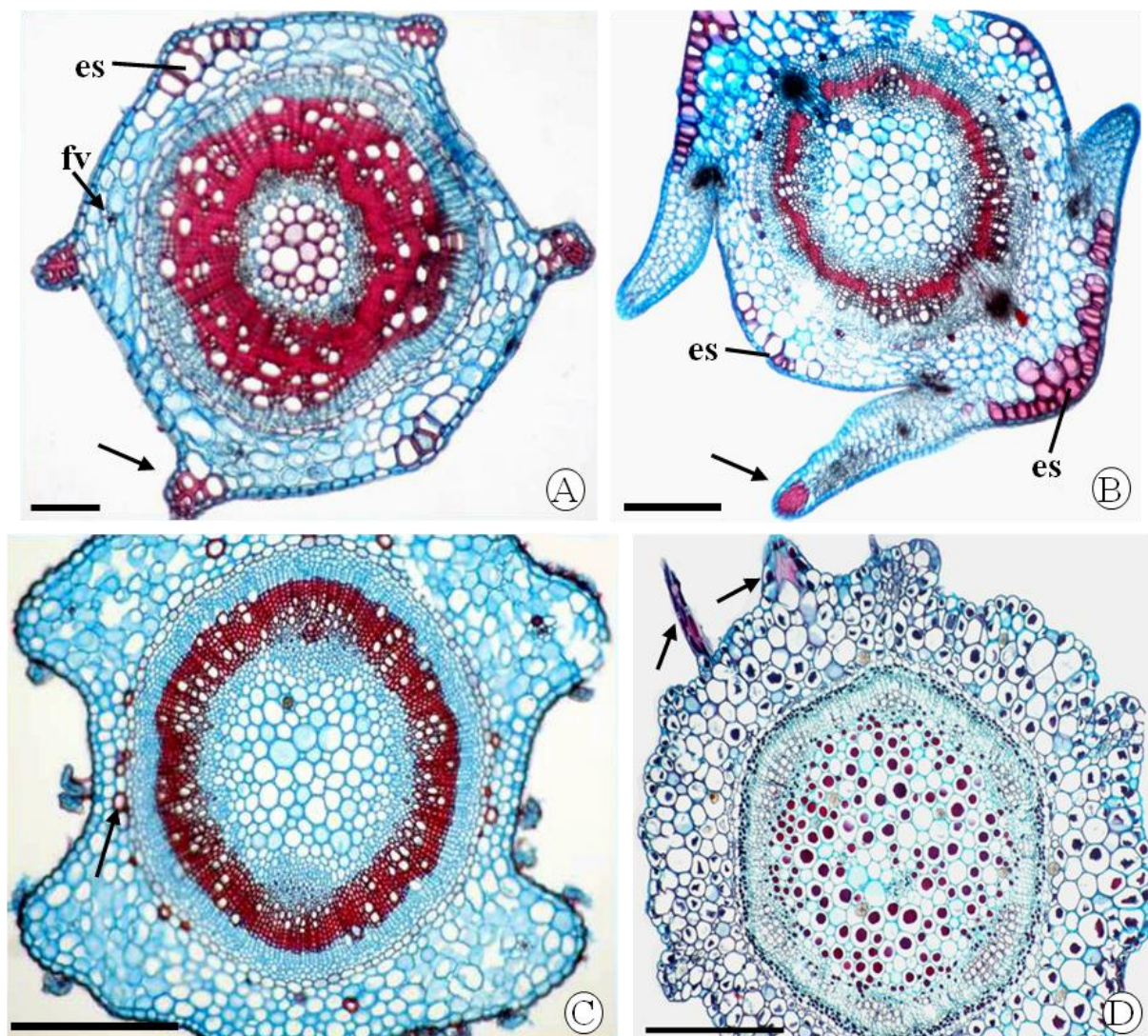


Figura 4. Secções transversais do caule – vista geral. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn. A. Arestas esclerificadas (seta) e esclereídes (es). B. Esclereídes (es) na face adaxial das folhas novas e nas faces que originarão o próximo par de folhas. As arestas esclerificadas vistas em A fazem parte dos bordos foliares (seta). C. *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. com esclereídes próximo à endoderme (setas). D. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com emergências esclerificadas (setas). Dupla coloração com safranina e azul de alcian (A,C) e safranina e fast green (D). Barras: 300 μ m.

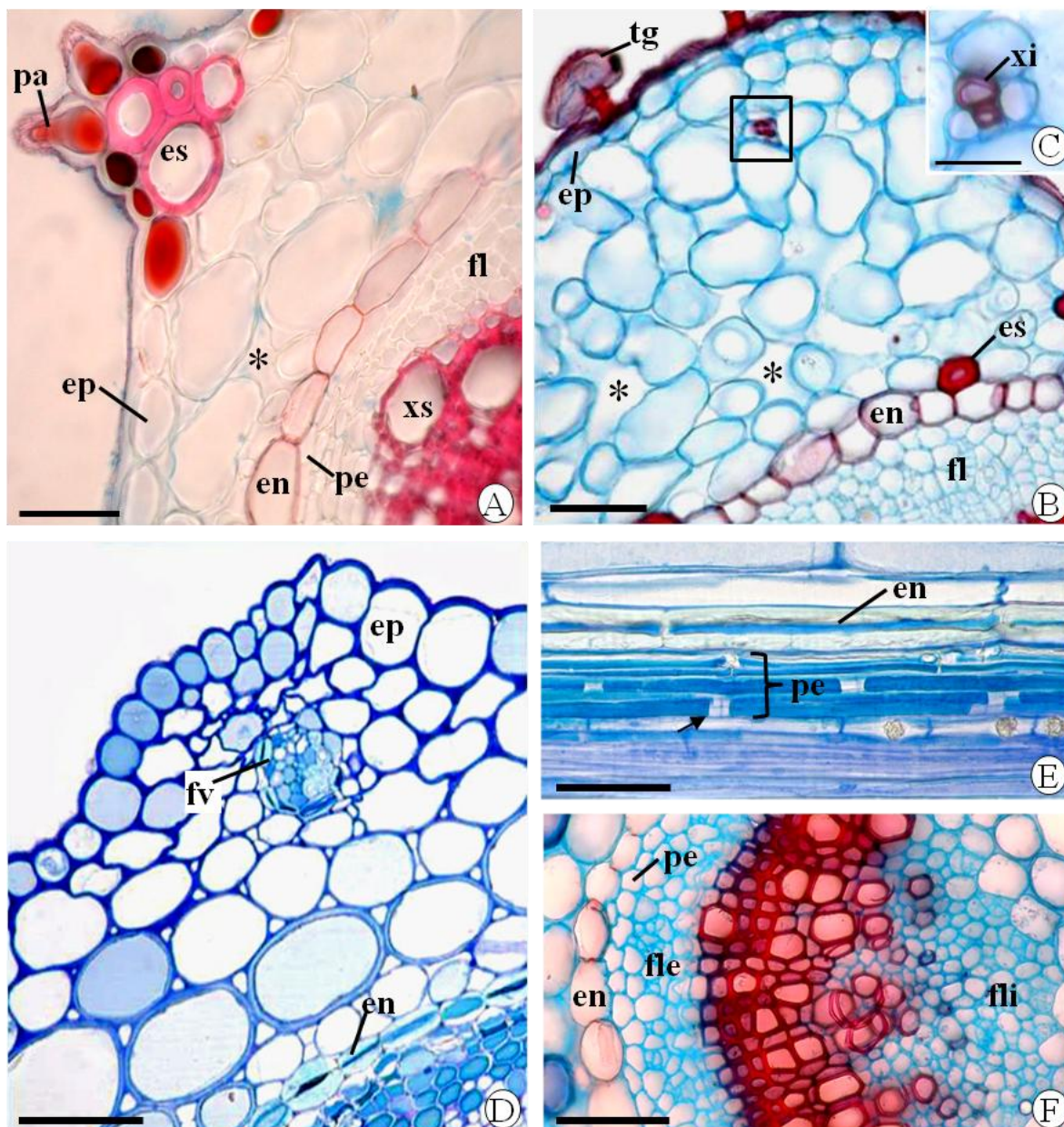


Figura 5. Secção transversal de caule primário. A. *Lavoisiera bergii* Cogn. Arestas com papilas (pa) na epiderme (ep) e esclereídes (es). B. *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. C. Detalhe do feixe vascular cortical de B (quadrado) mostrando elemento de vaso de xilema (xi). D-E. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. E. Secção longitudinal com destaque para a endoderme (en) e células do periciclo (pe) em divisão (seta). Compostos fenólicos nas células do periciclo e endoderme (conteúdo escuro). F. Feixe bicolateral de *T. parviflora* com destaque para estrias de Caspary na endoderme (en), periciclo (pe) e feixe bicolateral com floema externo (fle) e interno (fli). en: endoderme; ep: epiderme; es: esclereídes; fl: floema; fv: feixe vascular cortical; pe: periciclo, xs: xilema secundário. Barras: A-B, D-F (50µm), C (20µm).

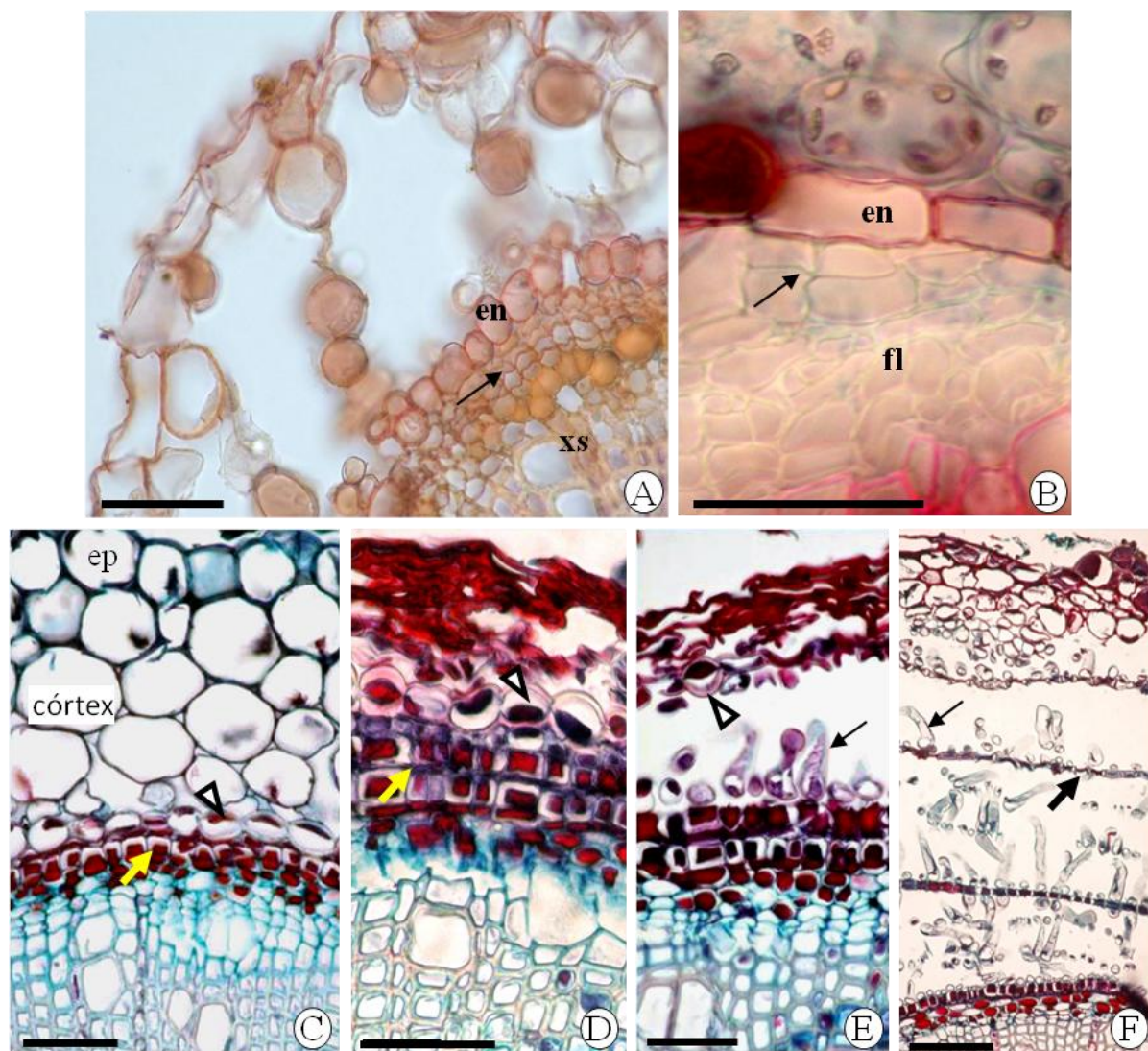


Figura 6. Secções transversais de raiz de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (A) e caule de *Lavoisiera bergii* Cogn. (B) evidenciando células do periciclo em divisão (seta). C-F. Secções transversais do caule de *M. radula* mostrando a formação da poliderme aerenquimatosa. C-D. Células do periciclo em início de divisão (seta amarela). E. Células epidérmicas, corticais e da endoderme (ponta de seta) sendo destacadas da superfície do caule. Células braciformes em expansão (seta). F. Poliderme aerenquimatosa já formada com as células braciformes (seta fina) e células não alongadas (seta grossa) intercaladas. en: endoderme, ep: epiderme, fl: floema, xs: xilema secundário. Dupla coloração com safranina e azul de alcian (A-B) e safranina e fast green (C-F). Barras: A-E (50 μ m), F (100 μ m).

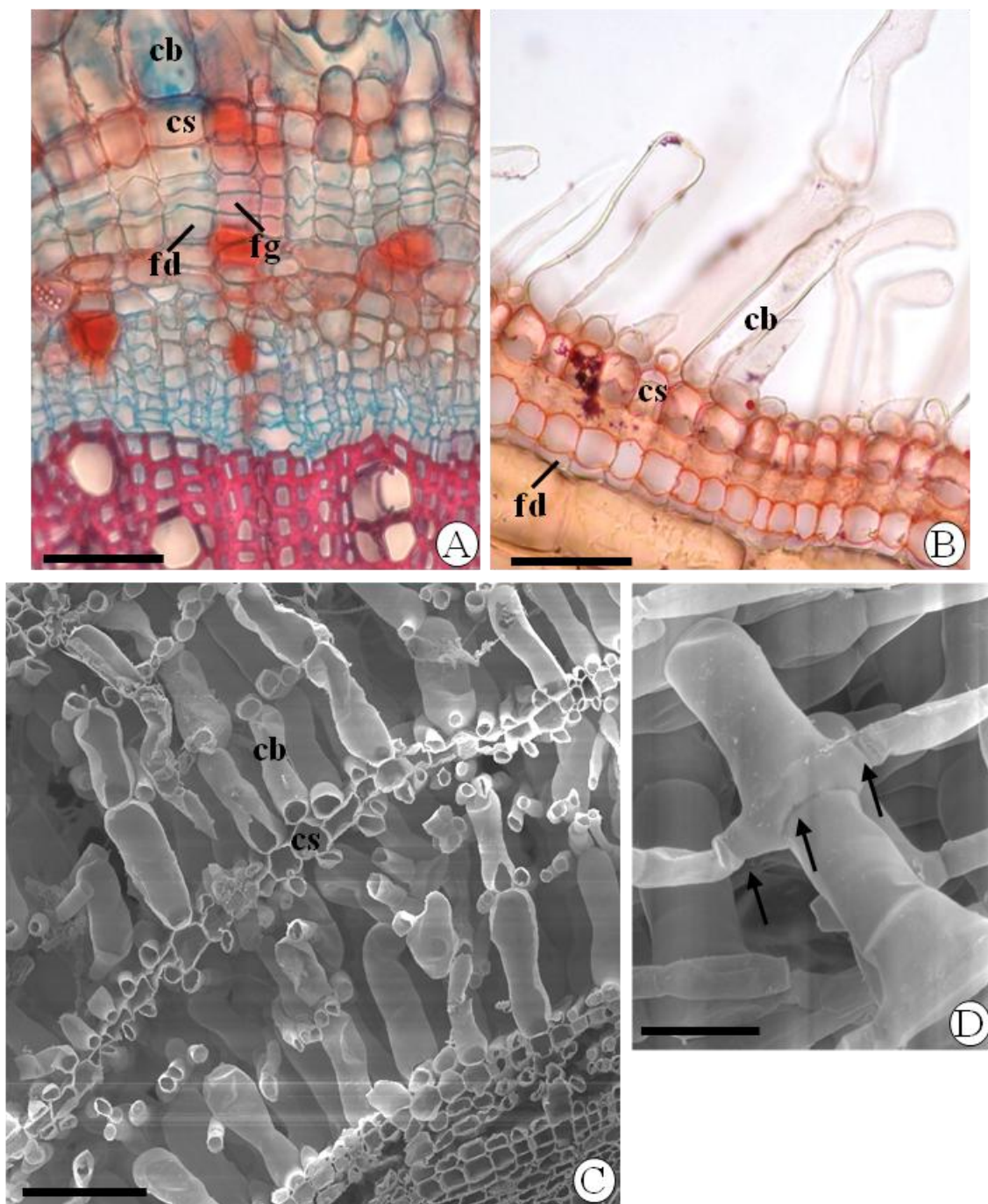


Figura 7. Poliderme aerenquimatosa de caule e raízes coletadas na vereda. A. Feloderme (fd) em camada única e felogênio (fg) em divisão celular no caule de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. Células suberizadas (cs) e células braciformes (cb) formadas pela atividade anterior do felogênio. B. Raiz de *Macaírea radula* (Bonpl.) DC. com feloderme (fd) e felogênio já diferenciado em célula suberizada (cs). C-D. Microscopia eletrônica de varredura de raiz de *Lavoisiera bergii* Cogn. com camadas de células braciformes (cb) intercaladas por camada única de células suberizadas (cs) em C e detalhe das células braciformes onde as setas indicam pontos de adesão às células adjacentes em D. Dupla coloração com safranina e azul de alcian em A; sudan IV em B. Barras: A-B, D (50 μ m), C (100 μ m).

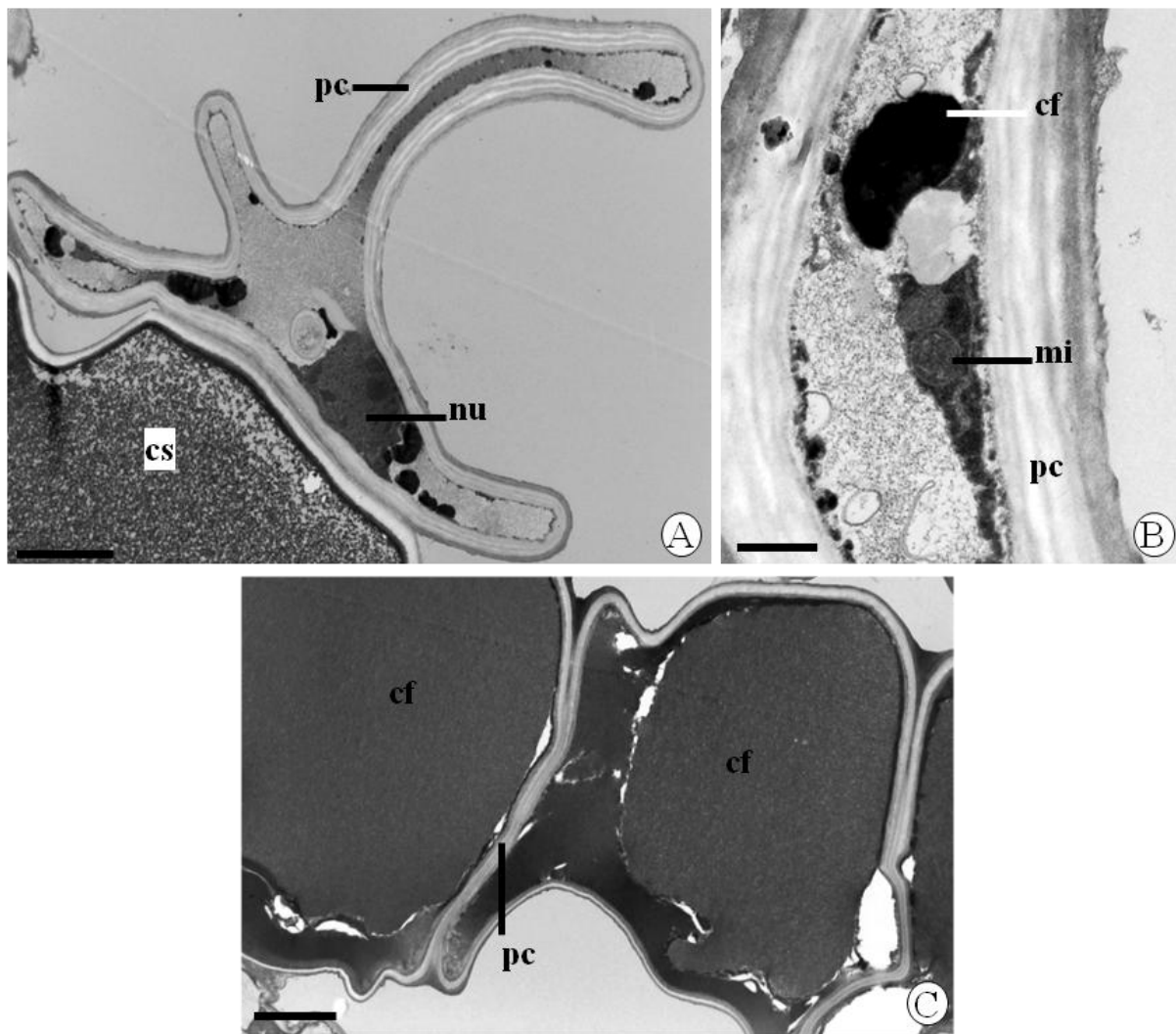


Figura 8. Microscopia eletrônica de transmissão das células da poliderme aerenquimatosa de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A. Aspecto geral mostrando a parede celular com deposição de suberina (pc) e o núcleo (nu) na célula braciiforme e deposição de compostos fenólicos (cs) na célula suberizada. B. Detalhe da célula braciiforme com mitocôndrias (mi), pequenos corpúsculos de compostos fenólicos (cf) e parede celular (pc). C. Células suberizadas com parede celular (pc) e deposição de compostos fenólicos (cf) que preenchem quase toda a célula. Barras: A, C (20 μ m), B (0,30 μ m).

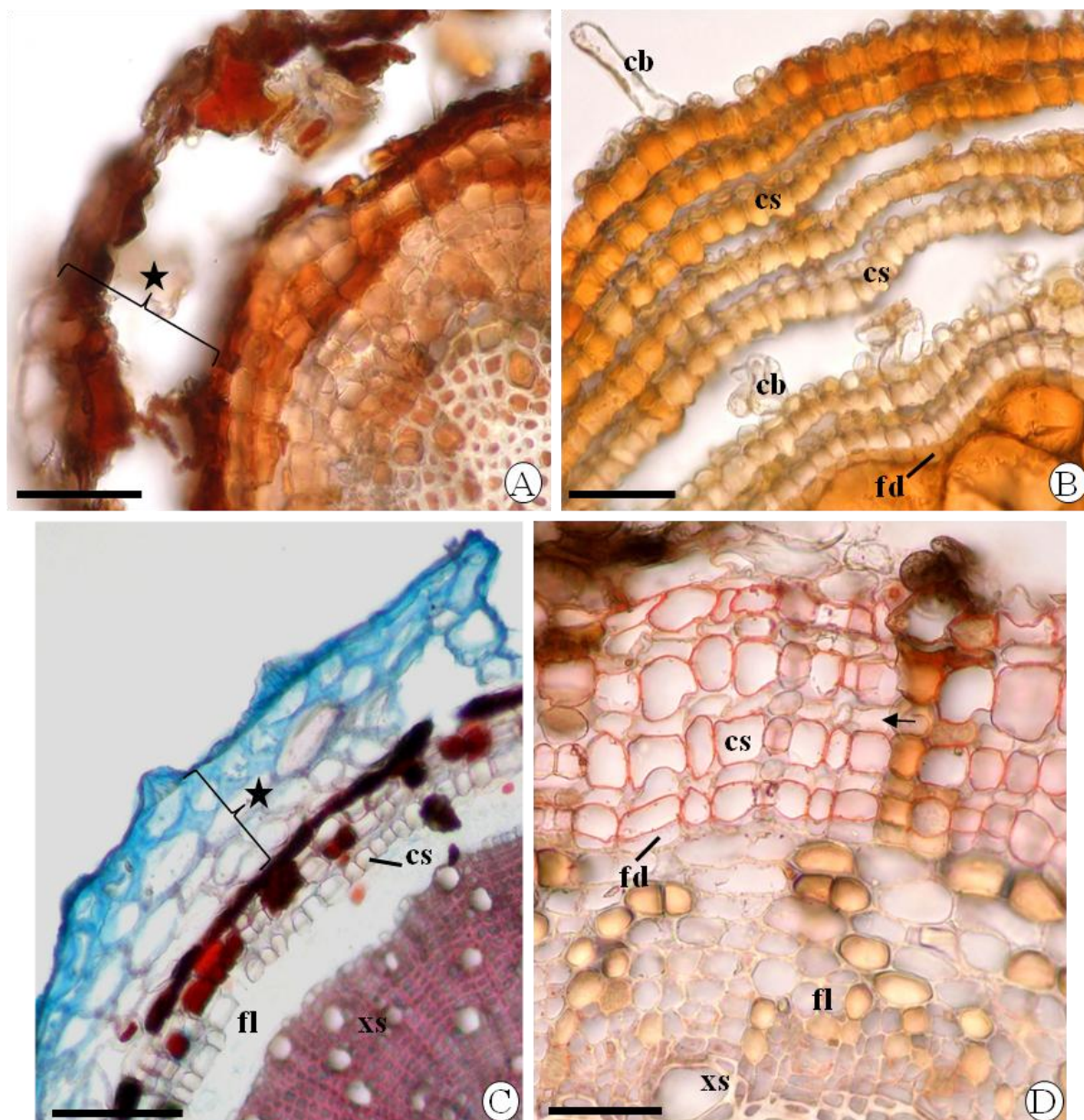


Figura 9. Poliderme de raiz e caule. A-B. Raiz de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. coletada no cerrado *sensu stricto*. A. Córtex e epiderme sendo destacados (estrela). B. Poliderme já formada com poucas camadas de células brachiformes (cb) intercaladas por células suberizadas (cs). C-D. Caule emerso de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. na zona de fundo da vereda. C. Poliderme com camadas de células suberizadas (cs) intercaladas por células sem o alongamento brachiforme internas ao córtex e epiderme (estrela). D. Poliderme já formada com células suberizadas (cs) intercaladas por células sem alongamento (seta). fd: feloderme, fl: floema, xs: xilema secundário. Barras: 50µm.

Capítulo 2

Análise comparativa da anatomia foliar de espécies de
Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado *sensu*
stricto

1 INTRODUÇÃO

As folhas são os órgãos vegetativos com maior variedade de características morfológicas e anatômicas e, de forma geral, expressam as condições ambientais de seu habitat (Esau, 1976; Fahn, 1982; Hickey e King, 2000). Além disso, apresentam plasticidade, modificando suas características em resposta a diferentes intensidades luminosas (Strauss-Debenedetti e Berlyn, 1994; Lindorf, 1997; Baruch *et al.*, 2000; Jaakola *et al.*, 2004; Justo *et al.*, 2005; Rossatto e Kolb, 2010), disponibilidade de nutrientes no solo (Feller, 1996), regime hídrico (Rôças *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 2007) e herbivoria (Turner, 1994; Karban e Baldwin, 1997; Ribeiro *et al.*, 2010).

Na maioria das espécies, as folhas estão estruturadas para maximizar os processos de produção de alimento e energia, em especial a captação de radiação fotossinteticamente ativa, assim como minimizar a perda de água por evapotranspiração e os danos da radiação excessiva (Brown e Hattersley, 1989; Larcher, 2000; Mediavilla *et al.*, 2001; Taiz e Zeiger, 2009).

A análise anatômica das folhas de espécies do Cerrado tem revelado uma convergência para o escleromorfismo (Paviani, 1978; Bieras e Sajo, 2004; Rio *et al.*, 2005; Bieras e Sajo, 2009; Rossatto e Kolb, 2010). A escleromorfia é mais frequentemente atribuída ao oligotrofismo, pela deficiência de nitrogênio e fósforo (Sobrado e Medina, 1980; Medina *et al.*, 1990; Feller, 1996; Gonçalves-Alvim *et al.*, 2004; Read *et al.*, 2006) e intensidade luminosa (Groom e Lamont, 1997, Marques *et al.*, 1999).

O emprego de estudos anatômicos foliares tem-se revelado promissor no âmbito ecológico. No entanto, a conjugação de caracteres anatômicos que permite distinguir indivíduos inclusive em nível de espécie já é uma prática consagrada nos estudos taxonômicos como, por exemplo, nos trabalhos de Anderson e Creech (1975), Prychid e Rudall (1999), Alves *et al.* (2002), Bieras e Sajo (2004), Kocsis *et al.* (2004) e Gomes *et al.* (2009) entre outros, sendo importante fonte de caracteres para análises filogenéticas.

Em Melastomataceae, alguns trabalhos ressaltam a importância de características anatômicas foliares usadas para identificar e diferenciar gêneros e espécies, tais como a diversidade de tricomas (Wurdack, 1986; Mentink e Baas, 1992; Guimarães e Martins, 1997; Milanez, 2007), de cristais e de estômatos (Baas, 1981), de esclereídes (Rao *et al.*, 1980) e presença ou não de domácias (Souza e Marquete, 2000).

Além disso, estudos relacionados à plasticidade anatômica mostram que espécies desta família podem variar suas características estruturais ao estabelecerem-se em ambientes com diferentes condições de intensidade luminosa e condições edáficas, além de respostas à herbivoria (Gluzezak, 2005; Gardoni *et al.*, 2007; Boeger *et al.*, 2008; Ribeiro *et al.*, 2010).

Os trabalhos que descrevem a anatomia foliar de Melastomataceae, no Cerrado, são mais restritos a espécies que ocorrem em solos drenados ou em áreas úmidas de margem de mata de galeria (Reis *et al.*, 2004; Reis *et al.*, 2005; Milanez, 2007). Não há estudos em ambientes de vereda, apesar desta família ser bem representativa em levantamentos fitossociológicos nesta fitofisionomia (Araújo *et al.*, 2002; Guimarães *et al.*, 2002; Meirelles *et al.*, 2002; Oliveira, 2005; Barbosa-Silva, 2007; Costa, 2007).

Na Vereda Grande da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina/DF, a colonização da zona de fundo por *Lavoisiera bergii* Cogn., *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (Meirelles *et al.*, 2004; Barbosa-Silva, 2007) vem sendo considerada como um comportamento invasivo, em resposta a alterações na altura do lençol freático (Silva Júnior e Felfili, 1996; Eiten, 2001; Meirelles *et al.*, 2004). Nesta zona da vereda, indivíduos das três espécies formam o estrato subarbustivo e a parte aérea fica exposta à incidência solar direta e sujeitas à dessecação. *M. radula* e *T. parviflora* também ocorrem no cerrado *sensu stricto* que margeia a vereda e, neste ambiente, fazem parte do estrato arbustivo e arbóreo, sendo sombreadas em determinados períodos do dia.

Á partir destas considerações, este estudo tem como objetivo descrever a anatomia foliar de *Lavoisiera bergii*, *Macairea radula* e *Trembleya parviflora* com a finalidade de contribuir para o conhecimento anatômico dessa família em áreas úmidas, de identificar caracteres estruturais que podem estar associados ao estabelecimento destas plantas na zona de fundo da vereda e de verificar a possível plasticidade anatômica nas folhas dos indivíduos de *Macairea radula* e *Trembleya parviflora* que ocorrem nesta zona da vereda e no cerrado *sensu stricto*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Preparo e análise do material vegetal

Folhas jovens do ápice e folhas adultas do 3º ao 6º nó foram coletadas em cinco indivíduos de cada espécie na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto* adjacente.

As amostras foram fixadas em Formaldeído 37%-Ácido acético P.A-Álcool etílico 50% (1:1:18 v/v), e submetidas a processos para inclusão em parafina (Johansen, 1940). As amostras emblocadas foram seccionadas (10 a 12 μm) em micrótomo rotativo Leica modelo RM 2145, coradas com safranina e fast green (Johansen, 1940) e montadas em verniz vitral incolor 500[®] (Paiva *et al.*, 2006).

Amostras da lâmina foliar também foram seccionadas à mão livre com auxílio de micrótomo de Ranvier e coradas com sulfato ferroso/formalina, cloreto férrico 10% e dicromato de potássio 10% (para evidenciar compostos fenólicos), sudan III, IV e black (para deposições lipídicas) e floroglucinol acidificado (para lignina). As preparações dos corantes e a indicação de teste controle ou branco seguiram as instruções de Kraus e Arduin (1997). Os cortes corados foram montados em glicerina aquosa 50% ou verniz vitral incolor 500[®] (Paiva *et al.*, 2006).

Para análise sob microscopia eletrônica de varredura, as amostras foram fixadas em solução aquosa de glutaraldeído 2,5% com tampão fosfato 0,1M (pH 7,2-7,4), pós-fixadas em tetróxido de ósmio, desidratadas em série acetônica crescente, secadas ao ponto crítico e cobertas com ouro (Souza, 1998).

As preparações descritas acima foram analisadas através do microscópio ótico Olympus CX31 com câmera digital Olympus C-7070 wide zoom acoplada e em microscópio eletrônico de varredura modelo JEOL JSM 7001F a 15 KV.

A descrição da morfologia externa das folhas foi baseada em Hickey e Wolfe (1975), Leaf Architecture Working Group (1999) e Hickey e King (2000).

2.2 Área foliar específica, massa foliar específica e espessura do mesofilo

As folhas de *M. radula* e *T. parviflora* (n=10 indivíduos por espécie por ambiente) usadas para determinar a área foliar específica (AFE – $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), a massa foliar específica (MFE – g cm^{-2}), a massa seca foliar (g) e a área foliar (cm^2) foram coletadas e acondicionadas em sacos de papel pardo, colocadas dentro de isopor com gelo, levadas imediatamente ao laboratório e escaneadas para mensuração da área através do software livre ImageJ versão 1.43. Na sequência, as mesmas foram secas em estufa a 70°C por 48-72 horas e pesadas em balança de precisão para obtenção do valor de massa seca foliar. Os valores de AFE foram obtidos dividindo-se a área foliar pela massa seca foliar e os valores de MFE pela divisão da massa seca foliar pela área foliar (Sobrado e Medina, 1980, Groom e Lamont, 1997).

O mesmo número de indivíduos (n=10 por espécie por ambiente) foi utilizado para a mensuração do mesofilo, seguindo-se os procedimentos para inclusão em parafina, seccionamento, montagem e registro fotográfico citados anteriormente. As medidas foram realizadas com auxílio do programa de análise de imagens Image-Pro[®]Plus versão 4.5 (Media Cybernetics – Silver Spring, EUA), totalizando 50 medidas para cada espécie por ambiente.

2.3 Análise estatística

Para a análise estatística utilizou-se ANOVA de um fator (local: vereda e cerrado *sensu stricto*), seguida de teste de Tukey (P<0,05) para diferenças entre as médias (Zar, 2009). Todas as análises estatísticas foram realizadas através do software Statistica 7.

3 RESULTADOS

3.1 Descrição morfológica da folha

3.1.1 *Lavoisiera bergii* Cogn.

Folhas simples, sésseis, coriáceas e de superfície glabra. Inserem-se no caule em ângulo de 20° a 50°, imbricadas com filotaxia oposta cruzada. A lâmina foliar é nanófila e o formato é ovado de base truncada, ápice agudo e bordo serrado (Fig. 1A). A nervação é acródroma basal imersa, de difícil visualização.

3.1.2 *Macairea radula* (Bonpl.) DC.

Folhas simples, pecioladas, crassas e de superfície hirsuta. A disposição é oposta cruzada. A lâmina foliar é microfila e o formato é elíptico-oblongo de base obtusa, ápice agudo e bordo inteiro e revoluto (Fig. 1B). A nervação acródroma suprabasal é impressa na face adaxial e muito saliente na face abaxial. As folhas dos indivíduos nos dois ambientes apresentam predação. Galhas entomógenas estão presentes nas axilas de folhas jovens.

3.1.3 *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn.

Folhas simples, pecioladas, coriáceas a cartáceas e sedosas. Apresenta filotaxia oposta cruzada. A lâmina foliar é micrófila e o formato é elíptico, com base levemente atenuada, ápice agudo, bordo inteiro e levemente revoluto (Fig. 1C). A nervação acródroma basal é impressa na face adaxial e pouco saliente na face abaxial. As folhas dos indivíduos nos dois ambientes apresentam predação.

3.2 Descrição anatômica da lâmina foliar

Em secção transversal, *L. bergii* mostra as alas arqueadas em relação à nervura principal, dando formato “v” à lâmina foliar, chamado de carinato (Fig. 2A). *M. radula* apresenta a lâmina foliar com formato em zigue-zague ou plicado (Fig. 2B) e em *T. parviflora* a lâmina foliar é plana (Fig. 2C).

3.2.1 Epiderme

É uniestratificada nas três espécies. A cutícula não apresentou forte espessamento quando comparada com a parede celular em ambas as faces de *L. bergii* (Fig. 3A, 4A) e na face adaxial de *M. radula* (Fig. 3C) e de *T. parviflora* (Fig. 3D). Algumas células de *L. bergii* apresentam projeções do protoplasto, voltadas para a superfície da lâmina foliar, em ambas as faces. Nesses locais, a parede periclinal externa é menos espessa do que no restante da célula (Fig. 3A-B).

A folha de *L. bergii* é anfiestomática e os estômatos estão no mesmo nível das demais células epidérmicas (Fig. 4A). Na face adaxial, eles se concentram mais na periferia da lâmina, sendo escassos na região central. *M. radula* e *T. parviflora* são hipoestomáticas com os estômatos no mesmo nível, ou levemente acima, das células epidérmicas comuns. Localizam-se exclusivamente nos sulcos entre as nervuras em *M. radula* (Fig. 2B) e principalmente nas evaginações da epiderme em *T. parviflora*, as quais delimitam grandes câmaras subestomáticas (Fig. 2C, 6B). Cristas estomáticas cobertas pela cutícula (Fig. 4A-C) estão presentes nas três espécies.

No plano paradérmico, as células epidérmicas comuns da face adaxial de *L. bergii* apresentam padrão diferenciado, com paredes anticlinais retas a levemente onduladas na região central e sinuosas na periferia da lâmina (Fig. 4D). Na face abaxial dessa espécie todas as células têm contorno sinuoso (Fig. 4E). Nas outras duas espécies as paredes anticlinais são retas na face adaxial (4F-G) e sinuosas na face abaxial. Os estômatos são diacíticos ou anisocíticos em todas as espécies analisadas.

Tricomas estão presentes nas três espécies, mas com localização, densidade e formatos diferenciados. *L. bergii* apresenta somente um tipo de tricoma glandular na axila das emergências (Fig. 5A-B), sendo as folhas consideradas glabras. *T. parviflora* tem, em ambas as faces, um único tipo de tricoma glandular, cujo pedúnculo é formado por uma ou mais células e uma cabeça secretora multicelular (Fig. 5C). *M. radula* possui tricomas somente na face abaxial identificados como tector unisseriado (Fig. 5D), glandular com pedúnculo unisseriado, geminado ou não, de cabeça secretora unicelular ou multicelular (Fig. 5E-F), glandular de pedúnculo bisseriado longo e cabeça secretora unicelular ou multicelular (Fig. 5G) e glandular bisseriado claviforme (Fig. 5H).

3.2.2 Mesofilo

L. bergii (Fig. 6A) e *T. parviflora* (Fig. 6B) têm mesofilo isobilateral, com parênquima paliçádico em camada única nas duas faces. O parênquima lacunoso apresenta duas a três camadas de células. Na face abaxial de *T. parviflora* o parênquima paliçádico tem células menores e não apresenta deposição de compostos fenólicos (Fig. 6B).

Em *M. radula* o mesofilo é dorsiventral (Fig. 6C), com parênquima paliçádico em camada única e o lacunoso variando entre três a cinco camadas de células. Na face adaxial de *M. radula* está presente uma hipoderme, formada por uma a cinco camadas de células que se conectam com a extensão da endoderme nos feixes vasculares (Fig. 6C, 7C).

3.2.3 Emergências

Em *L. bergii* e *M. radula* ocorrem emergências formadas por esclerênquima, no entanto, a localização e algumas características celulares são diferentes. Nas folhas de *L. bergii*, fibras esclerenquimáticas formam feixes ao longo de todo o bordo, ápice e face abaxial

da nervura principal (Fig. 2A) que, de espaço em espaço, se projetam originado as emergências tectoras revestidas pela epiderme (Fig. 5A).

Em *M. radula* estão presentes dois tipos de emergências, as tectoras em ambas as faces e as glandulares somente na face abaxial (Fig. 7A-B). As emergências tectoras da face adaxial possuem esclereídes filiformes dispostos entre a hipoderme e o parênquima paliçádico (Fig. 6C). Essas esclereídes se conectam com as células da extensão da endoderme (Fig. 6C, 7C). A epiderme e a hipoderme revestem as emergências tectoras na face adaxial (Fig. 6C). Na face abaxial, emergências tectoras e glandulares são encontradas nas nervuras (Fig. 7B). Ambas as emergências possuem esclereídes de base ramificada que permeiam as células corticais (Fig. 7D) e são revestidas pela epiderme. Tricomas glandulares e tectores podem ocorrer na base e na lateral das emergências tectoras e glandulares (Fig. 7D) da face abaxial.

3.2.4 Nervura principal

As três espécies estudadas apresentam nervura principal do tipo côncavo-convexo. Em *M. radula* (Fig. 8A) e *T. parviflora* (Fig. 8B) a epiderme é seguida de colênquima em ambas as faces, o parênquima cortical ocorre principalmente na face abaxial, o feixe vascular principal é bicolateral e a medula parenquimática. *M. radula* (Fig. 8A) e *T. parviflora* podem apresentar feixes vasculares anficrivais na região medular.

O parênquima paliçádico é geralmente contínuo na face adaxial de *L. bergii* (Fig. 8C). Porém, nas folhas que apresentam ângulo de inserção mais fechado, as células do parênquima paliçádico são mais largas e com número reduzido de cloroplastos por área da célula, quando comparadas às da face abaxial. Algumas dessas células podem sofrer maior deposição de celulose na parede, caracterizando um colênquima aclorofilado na nervura principal (Fig. 8D). Os tecidos vasculares estão dispostos num feixe colateral, circundado pela endoderme, inseridos no parênquima clorofiliano. Na face abaxial, sob a epiderme ocorre um feixe de fibras esclerenquimáticas (Fig. 8C), que se projetam em emergências tectoras semelhantes às do bordo (Fig. 5A).

3.2.5 Inclusões celulares

Idioblastos com drusas estão presentes no parênquima lacunoso das três espécies, sendo maiores em *L. bergii* (Fig. 6A). A deposição de compostos fenólicos é bem marcante no parênquima paliçádico (Fig. 6B-C), parênquima cortical e medular, parênquima do floema e endoderme de *M. radula* e *T. parviflora*, na hipoderme de *M. radula* (Fig. 6C) e somente no parênquima do floema em *L. bergii* (Fig. 6A, 8C). Gotículas de óleo foram evidenciadas no mesofilo de *M. radula* (Fig. 7C) e *T. parviflora*.

Os indivíduos de *M. radula* e *T. parviflora* não apresentaram diferenças qualitativas quanto à composição e organização estrutural das lâminas foliares em relação ao ambiente de ocorrência, seja na zona de fundo da vereda ou no cerrado *sensu stricto*.

3.3 Dados quantitativos

Embora não tenham sido observadas diferenças qualitativas, as lâminas foliares de *M. radula* e *T. parviflora* mostraram diferenças quantitativas em alguns parâmetros em relação ao ambiente de coleta. A espessura do mesofilo e dos parênquimas clorofilianos, a massa foliar, a área foliar específica (AFE) e a massa foliar específica (MFE) apresentaram diferenças estatísticas significativas ($P < 0,05$, Tabela 1), indicando que as folhas da vereda são mais espessas e com mais massa que as folhas do cerrado *sensu stricto*.

Tabela 1. Parâmetros anatômicos e morfológicos (média \pm erro padrão, n=10) das espécies de Melastomataceae encontradas nos dois ambientes.

	<i>Macairea radula</i> (Bonpl.) DC.		<i>Trembleya parviflora</i> (D. Don) Cogn.	
	Vereda	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Vereda	Cerrado <i>sensu stricto</i>
Espessura				
Mesofilo (μm)	105,81 \pm 4,69	87,93 \pm 2,77*	181,32 \pm 4,06	140,83 \pm 4,26*
Parênquima paliçádico (μm)	69,40 \pm 3,53	59,05 \pm 2,18*	135,18 \pm 3,4	104,96 \pm 3,49*
Parênquima lacunoso (μm)	36,41 \pm 1,66	28,88 \pm 1,39*	51,81 \pm 3,57	37,85 \pm 1,21*
Massa seca foliar (g)	0,35 \pm 0,06	0,27 \pm 0,02*	0,085 \pm 0,007	0,056 \pm 0,004*
Área foliar (cm^2)	11,71 \pm 0,74	13,44 \pm 1,01 ^{ns}	6,49 \pm 0,49	5,48 \pm 0,36 ^{ns}
AFE ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	42,98 \pm 1,28	50,03 \pm 1,70*	74,47 \pm 2,38	97,92 \pm 2,32*
MFE (g cm^{-2})	0,0235 \pm 0,0007	0,021 \pm 0,0007*	0,014 \pm 0,0004	0,010 \pm 0,0002*

Os valores identificados com (*) apresentaram diferença estatística significativa ($P < 0,05$) e os valores indicados com (ns) não apresentaram diferença estatística significativa entre os ambientes para cada uma das espécies analisadas. Legenda: AFE: área foliar específica; MFE: massa foliar específica.

A razão parênquima paliçádico:lacunoso, bem como entre cada um destes tecidos clorofilianos com o mesofilo, não apresentou diferença estatística em relação aos ambientes nas duas espécies analisadas.

4 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Células epidérmicas com paredes periclinais externas espessadas, estômatos com cristas estomáticas, pilosidade, mesofilo denso e esclerificação, apresentadas pelas espécies de Melastomataceae desse estudo, são características comuns em folhas de espécies do cerrado (Bieras, 2006), e indicam uma condição de escleromorfismo foliar (Esau, 1976; Turner, 1994). De forma geral, caracteres escleromorfos foliares estão relacionados com a redução na perda de água para a atmosfera em ambientes com deficiência de água (Johnson, 1980; Zaman e Padmesh, 2009) ou quantidades insuficientes de nutrientes no solo (Medina *et al.*, 1990; Feller, 1996; Gonçalves-Alvim *et al.*, 2004).

Embora as espécies analisadas ocorram em ambiente com disponibilidade de água, a radiação solar direta e incidência de ventos, muito comuns em ambientes abertos como a vereda, aumentam a possibilidade de perda de água por evapotranspiração (Larcher, 2000).

Além disso, o sistema radicular e a parte basal do caule destas espécies permanecem alagados durante a maior parte do ano. De acordo com Kozłowski e Pallardy (1984), esta condição de hipoxia junto ao sistema radicular altera a absorção de nutrientes como nitrogênio, fósforo e potássio. Tais nutrientes, segundo Furlani (2004) são essenciais para o estabelecimento e desenvolvimento de plantas e podem influenciar a estruturação dos tecidos nas lâminas foliares.

Epiderme constituída por células epidérmicas com paredes periclinais externas espessas, mesófilo mais denso e com parênquima paliçádico mais representativo que o parênquima lacunoso, esclerificação, localização dos estômatos em sulcos e pilosidade também foram particularidades encontradas em folhas de espécies arbóreas expostas a fluxo sazonal de alagamento na Amazônia (Waldhoff e Furch, 2002; Herrera *et al.*, 2009). No entanto, a escleromorfa de plantas arbóreas na Amazônia parece ser uma resposta influenciada mais pelas condições microclimáticas devido à altura e exposição da copa (Lindorf, 1997) do que à condição de hipoxia nas raízes e/ou caule.

Projeções protoplasmáticas semelhantes às encontradas nas células epidérmicas de *L. bergii* ocorreram em outras espécies de *Lavoisiera* de campos rupestres (Sousa, 1997), sendo essa uma característica comum no gênero. Esse mesmo tipo de projeção também foi encontrado em espécies de Myrtaceae (Fontenelle *et al.*, 1993; Fontenelle *et al.*, 1994; Callado, 1997; Donato e Morretes, 2005; Gomes *et al.*, 2009). As espécies estudadas nestes trabalhos pertencem à tribo Myrteae. Gomes *et al.* (2009), discutindo a importância evolutiva desta característica nas Myrtaceae, propõem esse estado de caráter como apomórfico, tendo surgido em momentos diferentes e de modo independente ao longo de sua evolução, podendo ou não ter relação com o ambiente.

Funcionalmente, Fontenelle *et al.* (1993) propõem que estas projeções estariam associadas à absorção e percepção de estímulos externos. Donato e Morretes (2005) e Gomes *et al.* (2009) relacionam essas projeções com as encontradas em células de transferência, que promovem aumento da superfície de contato e trocas entre as células. Como as projeções encontradas em *L. bergii* ocorrem somente nas paredes periclinais externas das células epidérmicas, é mais provável que elas estejam relacionadas à absorção/exsudação ou percepção de estímulos em relação ao meio externo, conforme proposto por Fontenelle *et al.* (1993).

Na tribo Tibouchiniaceae, à qual pertence *M. radula*, o mesofilo dorsiventral parece ser o mais comum, sendo encontrado em diferentes espécies de *Tibouchina* (Reis *et al.*, 2005; Bieras, 2006), *Microlepis* (Reis *et al.*, 2005), e *Marcetia* (Gardoni *et al.*, 2007). Metcalfe e Chalk (1979) o consideraram como representativo da família Melastomataceae, sendo encontrado na maioria dos gêneros já estudados (Mentink e Baas, 1992; Ely e Torres, 2003; Reis *et al.*, 2005; Gardoni *et al.*, 2007; Oliveira, 2007; Reginato *et al.*, 2009). Bieras (2006) analisando a anatomia da lâmina foliar de 30 espécies de diferentes famílias botânicas verificou que este tipo de mesofilo foi o mais encontrado nas plantas do Cerrado de São Paulo sendo, portanto, um caráter de ampla distribuição e com pouca importância na distinção dos grupos vegetais.

O mesofilo isobilateral, no entanto, apresenta distribuição mais restrita entre os grupos vegetais e, apesar de não ser citado para Melastomataceae por Metcalfe e Chalk (1979), parece ser bem característico da tribo Microliceae, pois além de ocorrer em *L. bergii* e *T. parviflora* neste estudo, também foi citado para outras espécies de *Lavoisiera* (Sousa, 1997) e em *Microlicia polystema* (Reis *et al.*, 2005).

Emergências foliares como as encontradas em *L. bergii* e *M. radula* foram consideradas tricomas por Wurdack (1986) e Mentink e Baas (1992), porém os estudos ontogênicos realizados nessas espécies (observações pessoais) e em *Microlepis oleaefolia* (DC.) Triana (Milanez e Machado, 2007) indicam que essas estruturas são formadas por células que se originam da protoderme e do meristema fundamental. Tais emergências são comuns em Melastomataceae (Barroso, 1991), conforme discute-se a seguir.

O contato entre as esclereídes filiformes das emergências e as células da extensão da endoderme, mostrados em *M. radula*, pode representar uma conexão com os tecidos vasculares das nervuras. Milanez e Machado (2007) também destacam esta possível conexão das emergências com os tecidos vasculares em *Microlepis oleaefolia*. Além disso, análises ultraestruturais e histoquímicas das paredes celulares das esclereídes demonstraram microcanais permeáveis à água e nutrientes, indicando que estas estruturas estariam relacionadas ao transporte de substâncias, podendo absorver ou exsudar soluções (Milanez e Machado, 2007).

Em *L. bergii* não foi identificada qualquer conexão entre as esclereídes e o tecido vascular. No entanto, a presença de traqueídes na base e ao longo das emergências foi ressaltada por Sousa (1997) para algumas espécies de *Lavoisiera* de campo rupestre, inclusive

em representantes da secção Cataphractae, à qual pertence *L. bergii*. Nesta espécie, a função das emergências parece estar mais relacionada á proteção contra a herbivoria do que com as trocas com o meio externo, como discutido no parágrafo seguinte.

A ausência de predação nas folhas de *L. bergii* pode estar associada com a esclerificação ao longo do bordo e na face abaxial da nervura principal. A esclerificação do bordo também foi a principal característica anatômica apontada por Ribeiro *et al.* (2010) para explicar a menor taxa de predação em *Lavoisiera imbricata* e *Baccharis imbricata* (Asteraceae) quando comparadas com outras espécies de Melastomataceae e Lythraceae. Outros fatores que conferem proteção contra a herbivoria, como compostos fenólicos e tricomas (Esau, 1976; Fahn, 1982; Turner, 1994), são menos expressivos nessa espécie.

Nas outras duas espécies analisadas, a pilosidade mais intensa e a maior quantidade de compostos fenólicos nos tecidos não evitaram que suas folhas fossem predadas. Embora a esclerificação nas emergências de *M. radula* possa contribuir para a defesa contra a herbivoria, a quantidade e a disposição destas estruturas podem ter minimizado a sua influência na proteção.

Compostos fenólicos são considerados como protetores contra a incidência de raios ultravioleta-B, agindo como filtros ou antioxidantes (Landry *et al.*, 1995; Booij-James *et al.*, 2000; Bieza e Lois, 2001; Figueroa *et al.*, 2009) e sua presença nas folhas de *M. radula* e *T. parviflora* podem contribuir para diminuir os efeitos nocivos da alta intensidade luminosa na zona de fundo e meio da vereda. A quantidade expressivamente maior destes compostos nestas duas espécies, em comparação com *L. bergii*, pode ser uma resposta fisiológica à predação, pois tanto a radiação UV-B quanto a herbivoria são considerados estimuladores na biossíntese destes metabólitos secundários (Izaguirre *et al.*, 2007).

Feixe vascular colateral ou bicolateral na nervura principal e idioblastos com drusas no mesofilo tais como os encontrados nas espécies analisadas são comuns à família Melastomataceae (Baas, 1981; Keating, 1984), mas não específicos, embora os tipos de cristais, conjugados a tipos estomatais, tenham sido usados para delimitar alguns gêneros e subfamílias (Baas, 1981).

As lâminas foliares dos indivíduos de *M. radula* e *T. parviflora* que se desenvolvem na vereda e no cerrado *sensu stricto* não apresentaram diferenças qualitativas, mas demonstram plasticidade quantitativa. Os dados de massa foliar específica (MFE) e área foliar específica

(AFE) demonstram que as folhas no ambiente de vereda apresentam maior massa por unidade de área do que as folhas dos indivíduos localizados no cerrado *sensu stricto*. Esses dados corroboram com os encontrados por Baruch *et al.* (2000) para quatro espécies de Melastomataceae invasoras, submetidas a diferentes níveis de luminosidade e estresse hídrico. Os resultados revelaram valores menores de MFE (e maiores para AFE) com a redução da luminosidade, independente da condição hídrica do solo (Baruch *et al.*, 2000).

No entanto, Herrera *et al.* (2009) verificaram diminuição dos valores na AFE em espécies arbóreas amazônicas submetidas a alagamento sazonal, condição a que estão expostos os indivíduos na zona de fundo da vereda, mostrando que este fator também pode influenciar quantitativamente a anatomia foliar.

Os indivíduos da vereda têm parênquimas clorofilianos e mesofilo mais espessos do que os indivíduos sujeitos ao sombreamento no cerrado *sensu stricto*. Esta relação entre espessura dos parênquimas clorofilianos, mesofilo e a intensidade luminosa também foi destacado por Rôças *et al.* (1997) em *Alchornea triplinervia*, por Marques *et al.* (1999) para *Sebastiania myrtilloides*, por Marques *et al.* (2000) em duas espécies de *Miconia* e por Rossato e Kolb (2010) em *Gochnatia polymorpha*, onde os indivíduos de ambientes que receberam maior luminosidade mostraram maior espessamento no mesofilo e parênquima clorofiliano.

Conclui-se, portanto, que as análises anatômicas qualitativas e quantitativas das lâminas foliares das espécies de Melastomataceae estudadas mostram que *Lavoisiera bergii*, *Macairea radula* e *Trembleya parviflora* possuem características estruturais escleromórficas que podem ter contribuído para o estabelecimento nas zonas abertas de fundo da vereda. Além disso, as diferenças quantitativas apresentadas pelas lâminas foliares de *M. radula* e *T. parviflora* demonstram plasticidade entre os indivíduos localizados na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto* adjacente. Quanto ao aspecto taxonômico, algumas características encontradas nestas espécies reforçam a importância das mesmas para a descrição da família como a nervação acródroma, os feixes bicolaterais na medula e tricomas diversos e geralmente complexos (Judd, 2009). Outros caracteres como organização do mesofilo, tipos e estruturação das emergências podem apresentar relevância taxonômica dentro da família e deverão ser melhor analisados.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, M. V.; ESTELITA, M. E. M.; WANDERLEY, M. G. L. e THOMAS, W. W. 2002. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolythrum* Rich. (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 1-9.
- ANDERSON, L. C. e CREECH, J. B. 1975. Comparative leaf anatomy of *Solidago* and related Asteraceae. **American Journal of Botany** **62**: 486-493.
- ARAÚJO, G.M.; BARBOSA, A. A. A.; ARANTES, A. A. e AMARAL, A. F. 2002. Composição florística de veredas no município de Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 475-493.
- BAAS, P. 1981. A note on stomatal types and crystals in the leaves of Melastomataceae. **Blumea** **27**: 475-479.
- BARBOSA-SILVA, D. 2007. **Distribuição de espécies de Melastomataceae Juss. ao longo de um gradiente em três fitofisionomias do bioma Cerrado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina-DF**. Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade de Brasília. Brasília/DF.
- BARROSO, G. M. 1991. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. v. 2. Viçosa: UFV Impr. Univ.
- BARUCH, Z; PATTISON, R. R. e GOLDSTEIN, G. 2000. Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian islands. **International Journal of plant science** **161**: 107-118.
- BIERAS, A. C. e SAJO, M. G. 2004. Anatomia foliar de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do Cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brazilica** **18**: 601-612.
- BIERAS, A. C. 2006. **Morfologia e anatomia foliar de dicotiledôneas arbóreo-arbustivas do Cerrado de São Paulo, Brasil**. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal). Universidade Estadual Paulista. Rio Claro/SP.
- BIERAS, A. C. e SAJO, M. G. 2009. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees** **23**: 451-471.

- BIEZA, K e LOIS, R. 2001. An *Arabidopsis* mutant tolerant to lethal ultraviolet-B levels shows constitutively elevated accumulation of flavonoids and other phenolics. **Plant Physiology** **126**: 1105–1115.
- BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK, R. M.; PIL, M. W.; GOLDENBERG, R. e MEDRI, M. 2008. Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Botânica** **31**: 443-452.
- BOOIJ-JAMES, I. S.; DUBE, S. K.; JANSEN, M. A. K.; EDELMAN, M. e MATTOO, A. K. 2000. Ultraviolet-B radiation impacts light-mediated turnover of the photosystem II reaction center heterodimer in *Arabidopsis* mutants altered in phenolic metabolism. **Plant Physiology** **124**: 1275-1284.
- BROWN, R. H. e HATTERSLEY, P. W. 1989. Leaf anatomy of C3-C4 species as related to evolution of C4 photosynthesis. **Plant Physiology** **91**: 1543-1550.
- CALLADO, C. H. 1997. Anatomia foliar de *Eugenia cuprea* (Berg.) Ndz. e *Marleria suaveolens* Gard. (Myrtaceae). **Rodriguésia** **45/49**: 25-37.
- COSTA, A. F. da. 2007. **Zonação no gradiente vegetacional Cerrado Típico-Campo Sujo-Vereda na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Brasília-DF**. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Universidade de Brasília. Brasília/DF.
- DONATO, A.M. e MORRETES, B.L. 2005. Estudo anatômico das folhas de *Psidium widgrenianum* Berg. (Myrtaceae) uma espécie com potencial medicinal. **Revista Brasileira de Farmácia** **86**: 65-70.
- EITEN, G. 2001. **Vegetação natural do Distrito Federal**. Brasília: SEBRAE.
- ELY, F. e TORRES, F. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de um gradiente altitudinal em el Páramo Del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). **Plantula** **3**: 101-115.
- ESAU, K. 1976. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard-Blücher.
- FAHN, A. 1982. **Plant anatomy**. 3ed. Oxford: Pergamon Press.

FELLER, I. C. 1996. Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L. (red mangrove). **Biotropica** **28**: 13-22.

FIGUEROA, F. L.; KORBEE, N.; CARRILLO, P.; MEDINA-SÁNCHEZ, J. M.; MATA, M.; BONOMI, J. e SÁNCHEZ-CASTILLO, P. M. 2009. The effects of UV radiation on photosynthesis estimated as chlorophyll fluorescence in *Zygnemopsis decussata* (Chlorophyta) growing in a high mountain lake (Sierra Nevada, Southern Spain). **Journal of Limnology** **68**: 206-216.

FONTENELLE, G. B.; GOMES, D. M. S. e MACHADO, R. D. 1993. Anatomia foliar de *Gomidesia martiana* Berg. e *Gomidesia fenzliana* Berg. (Myrtaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **16**: 17-30.

FONTENELLE, G. B.; COSTA, C. G. e MACHADO, R. D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **115**: 111-133.

FURLANI, A. M. C. Nutrição mineral. In: KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

GARDONI, L. C. P.; ISAIAS, R. M. S. e VALE, F. H. A. 2007. Morfologia e anatomia foliar de três morfotipos de *Marcetia taxifolia* (A. St. Hil.) DC. (Melastomataceae) na Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **30**: 487-500.

GLUZEZAK, R. M. 2005. **Morfoanatomia foliar de *Miconia sellowiana* Naudin (Melastomataceae) em diferentes formações vegetacionais no estado do Paraná, Brasil**. Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade Federal do Paraná. Curitiba/PR.

GOMES, S. M.; SOMAVILLA, N. S. D.; GOMES-BEZERRA, K. M.; MIRANDA, S. C. de; DE-CARVALHO, P. S. e GRACIANO-RIBEIRO, D. 2009. Anatomia foliar de espécies de Myrtaceae: contribuições à taxonomia e filogenia. **Acta Botanica Brasilica** **23**: 223-238.

GONÇALVES-ALVIM, S. J.; KORNDORF, G. e FERNANDES, G. W. 2004. Sclerophylly in *Qualea parviflora* (Vochysiaceae): influence of herbivory, mineral nutrients, and water status. **Plant Ecology** **187**:153–162.

- GROOM, P.K. e LAMONT, B.B. 1997. Xerophytic implications of increased sclerophylly: interactions with water and light in *Hakea psilorrhyncha* seedlings. **New Phytologist** **136**: 231-237.
- GUIMARÃES, A. J. M.; ARAÚJO, G. M.; CORRÊA, G. F. 2002. Estrutura fitossociológica em área natural e antropizada de uma vereda em Uberlândia, MG. **Acta Botanica Brasilica** **16**: 317-329.
- GUIMARÃES, P. J. F. e MARTINS, A. B. 1997. *Tibouchina* sect. *Pleroma* (D. Don) Cogn. (Melastomataceae) no estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** **20**: 11-33.
- HERRERA, A.; ESCALA, M. e RENGIFO, E. 2009. Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. **Brazilian Journal of Plant Physiology** **21**: 301-308.
- HICKEY, L. J. e WOLFE, J. A. 1975. The bases of Angiosperm phylogeny: vegetative morphology. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **62**: 538-589.
- HICKEY, M. e KING, C. 2000. **The Cambridge illustrated glossary of botanical terms**. Cambridge: University Press.
- IZAGUIRRE, M. M.; MAZZA, C. A.; SVATOS, A.; BALDWIN, I. T. e BALLAR, C. L. 2007. Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. **Annals of Botany** **99**: 103-109.
- JAAKOLA, L.; MÄÄTTÄ-RIIHINEN, K.; KÄRENLAMPI, S. e HOHTOLA. 2004. Activation of flavonoid biosynthesis by solar radiation in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) leaves. **Planta** **218**: 721-728.
- JOHANSEN, D. A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York: Mc Graw Hill Book.
- JOHNSON, C. T. 1980. The leaf anatomy of *Leptospermum* Forst. (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany** **28**: 77-104.
- JUSTO, C. F.; SOARES, A. M.; GAVILANES, M. L. e CASTRO, E. M. 2005. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica** **19**: 111-123.

JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A.; STEVENS, P.F. e DONOGHUE, M.J. 2009. **Sistemática Vegetal**: um enfoque filogenético. 3ed. Porto Alegre. Artmed.

KARBAN, R. E BALDWIN, I. T. 1997. **Induced responses to herbivory**. Chicago: The University of Chicago Press.

KEATING, R. C. 1984. Leaf histology and its contribution to relationships in the Myrtales. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 71: 801-823.

KOCSIS, M.; DARÓK, J. e BORHIDI, A. 2004. Comparative leaf anatomy and morphology of some neotropical *Rondeletia* (Rubiaceae) species. **Plant Systematic and Evolution** 248: 205-218.

KOZLOWSKI, T. T. e PALLARDY, S. G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In: KOZLOWSKI, T. T. **Flooding and plant growth**. Califórnia: Academic Press.

KRAUS, J. E. e ARDUIM, M. 1997. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: RJ: EDUR. 198p.

LANDRY, L. G.; CHAPPLE, C. C. S. E LAST, R. L. 1995. *Arabidopsis* mutants lacking phenolic sunscreens exhibit enhanced Ultraviolet-B injury and oxidative damage. **Plant Physiology** 109: 1159-1166.

LARCHER, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos/SP: RiMA.

LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP. 1999. **Manual of leaf architecture**: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Washington, DC: Smithsonian Institution.

LINDORF, H. 1997. Wood and leaf anatomy in *Sessea corymbiflora* from an ecological perspective. **IAWA Journal** 18: 157-168.

MARQUES, A.R.; GARCIA, Q.S. e FERNADES, G.W. 1999. Effects of Sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 18: 21-27.

MARQUES, A.R.; GARCIA, Q.S.; REZENDE, J.L.P. e FERNANDES, G.W. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under the different light intensities. **Tropical Ecology** **41**: 47-60.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A. e HEILMEIER, H. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. **Tree Physiology** **21**: 251-259.

MEDINA, E.; GARCIA, V. e CUEVAS, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in Tropical Rain Forests of the upper Rio Negro region. **Biotropica** **22**: 51-64.

MEIRELLES, M.L.; OLIVEIRA, R.C. de; VIVALDI, L.J.; REATTO, A.; CORREA, J.R. 2002. **Espécies do estrato herbáceo e a altura do lençol freático em Áreas Úmidas do Cerrado (Planaltina, DF)**. Planaltina,DF: Embrapa Cerrados.

MEIRELLES, M. L.; GUIMARÃES, A. J. M.; OLIVEIRA, R. C. de; ARAÚJO, G. M. de; RIBEIRO, J. F. 2004. Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: AGUIAR, L. M. S.; CAMARGO, A. J. A. (Ed.). **Cerrado: ecologia e caracterização**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados.

MENTINK, H. e BAAS, P. 1992. Leaf anatomy of the Melastomataceae, Memecylaceae and Crypteroniaceae. **Blumea** **37**: 189-225.

METCALFE, C. R. e CHALK, L. 1979. **Anatomy of the dicotyledons: systematic anatomy of the leaf and stem**. v.1. 2 ed. Oxford: Clarendon Press.

MILANEZ, C.R.D. 2007. **Estudos anatômicos e ultra-estruturais em Melastomataceae de Cerrado**. Tese de Doutorado em Botânica. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. Botucatu/SP.

MILANEZ, C. R. D. e MACHADO, S. R. 2007. Leaf emergences in *Microleptis oleaefolia* (DC.) Triana (Melastomataceae) and their probable function: an anatomical and ultrastructural study. **Micron** **39**: 884-890.

OLIVEIRA, G. C. 2005. **Perfil florístico e distribuição das espécies vegetais, em relação ao gradiente de umidade do solo, em seis veredas no Triângulo Mineiro**. Dissertação de

Mestrado em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia. Uberlândia/MG.

OLIVEIRA, J. B. S. 2007. **Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de *Miconia Ruiz et Pav.* (Melastomataceae) em Pernambuco – Brasil.** Dissertação de Mestrado em Botânica. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife/PE.

PAIVA, J. G. A. *et al.* 2006. Verniz-vitral incolor 500[®]: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. **Acta Botanica Brasilica** **20**: 257-264.

PAVIANI, T. I. 1978. Anatomia vegetal e cerrado. **Ciência e Cultura** **30**: 1076-1086.

PRYCHID, C. J. e RUDALL, P. J. 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematic. **Annals of Botany** **84**: 725-739.

RAO, T. A.; BREMER, K. e CHAKRABORTI, S. 1980. Foliar sclereids in Sri Lanka (Ceylonese) species of *Memecylon* (Melastomataceae). **Botaniska Notiser** **133**: 397-401.

READ, J.; SANSON, G. D.; GARINE-WICHATITSKY, M. e JAFFRE, T. 2006. Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. **American Journal of Botany** **93**: 1601–1614.

REGINATO, M.; BOEGER, M. R. T. e GOLDENBERG, R. 2009. Comparative anatomy of the vegetative organs in *Pleiochiton* A. Gray (Melastomataceae), with emphasis on adaptations to epiphytism. **Flora** **204**: 782–790.

REIS, C.; PROENÇA, S. L. e SAJO, M. G. 2004. Vascularização foliar e anatomia do pecíolo de Melastomataceae do cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **18**: 987-999.

REIS, C.; BIERAS, A. C. e SAJO, M. G. 2005. Anatomia foliar de Melastomataceae do Cerrado do estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** **28**:451-466.

RIBEIRO, S. P.; CORRÊA, T. L. e SOUSA, H. C. 2010. Microscopic variability in mechanical defence and herbivory response in microphyllous leaves of tropical herb species from Serra do Cipó, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **33**: 237-246.

RIO, M. C. S.; KINOSHITA, L. S. e CASTRO, M. M. 2005. Anatomia foliar como subsídio para a taxonomia de espécies de *Forsteronia* G. Mey. (Apocynaceae) dos cerrados paulistas. **Revista Brasileira de Botânica** **28**: 713-726.

RÔÇAS, G.; BARROS, C. F. e SCARANO, F. R. 1997. Leaf anatomy of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees** **11**: 469-473.

ROSSATTO, D.R. e KOLB, R.M. 2010. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botânica Brasilica** **24**: 605-612.

SILVA JÚNIOR, M.C. e FELFILI, J.M. 1996. **A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas**. Brasília,DF: Instituto de Ecologia e Meio Ambiente do Distrito Federal.

SOBRADO, M. A. e MEDINA, E. 1980. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the 'bana' vegetation of Amazonas. **Oecologia** **45**: 341-345.

SOUSA, H. C. de. 1997. **Estudo comparativo de adaptações anatômicas em órgãos vegetativos de espécies de *Lavoisiera* DC. (Melastomataceae) da Serra do Cipó, MG**. Tese de Doutorado em Botânica. Universidade de São Paulo. São Paulo/SP.

SOUZA, W. 1998. **Técnicas de microscopia eletrônica aplicadas às Ciências Biológicas**. Rio de Janeiro: SBME.

SOUZA, R. C. S de e MARQUETE, O. 2000. *Miconia tristis* Spring e *Miconia Doriana* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. **Rodriguésia** **71**:133-142.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S. e BERLYN, G. P. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany** **81**: 1582-1591.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2009. **Fisiologia Vegetal**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed. 848p.

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

WALDHOFF, D. e FURCH, B. 2002. Leaf morphology and anatomy in eleven tree species from Central Amazonian floodplains (Brazil). **Amazoniana** **17**: 79-94.

WANG, W.; XIAO, Y.; CHEN, L. e LIN, P. 2007. Leaf anatomical responses to periodical waterlogging in simulated semidiurnal tides in mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* seedlings. **Aquatic Botany** **86**: 223-228.

WURDACK, J.J. 1986. Atlas of hair for neotropical Melastomataceae. **Smithsonian Contributions to Botany** **63**:1-80.

ZAMAN, S e PADMESH, S. 2009. Leaf Anatomical Adaptations of Selected Kuwait's Native Desert Plants. **European Journal of Scientific Research** **2**: 261-268.



Figura 1. Vista adaxial e abaxial das folhas de *Lavoisiera bergii* Cogn. (A) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (B) e de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (C). Barras: 1 cm.

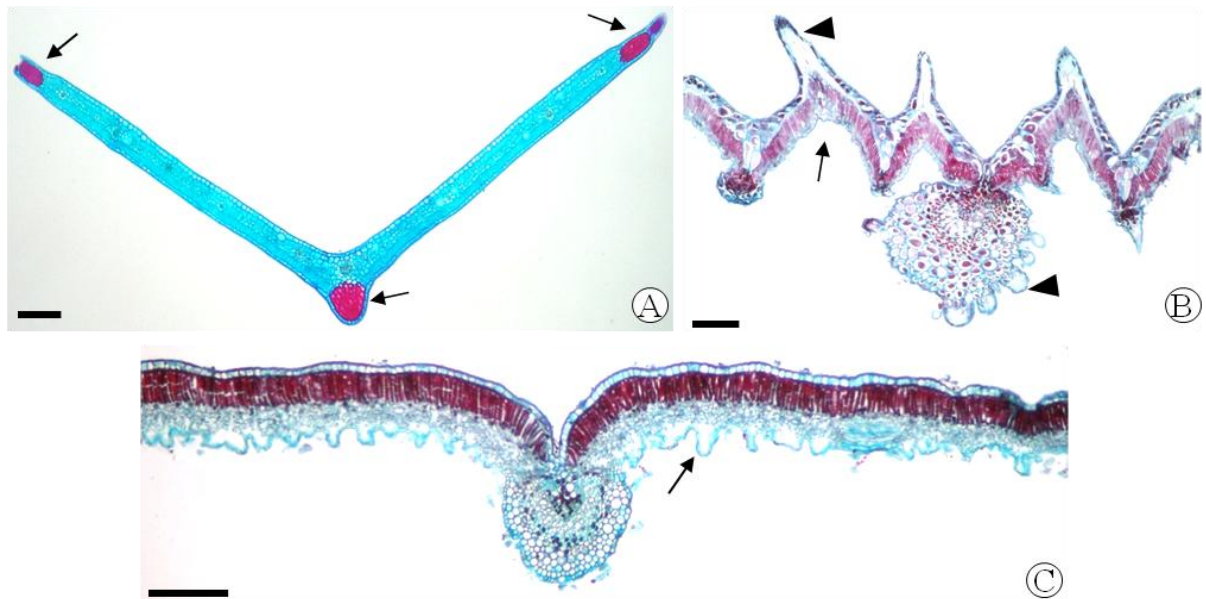


Figura 2. Formato da lâmina foliar em relação à nervura principal. A. Carinato em *Lavoisiera bergii* Cogn. com feixes esclerenquimáticos nos bordos e nervura principal (setas). B. Plicado em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com sulcos na face abaxial (seta) onde localizam-se os estômatos e emergências nas faces adaxial e abaxial (ponta de seta). C. Plano em *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. com destaque para as evaginações da epiderme na face abaxial (seta). Dupla coloração com safranina e azul de alcian (A) e safranina e fast green (B-C). Barras: 200 μ m.

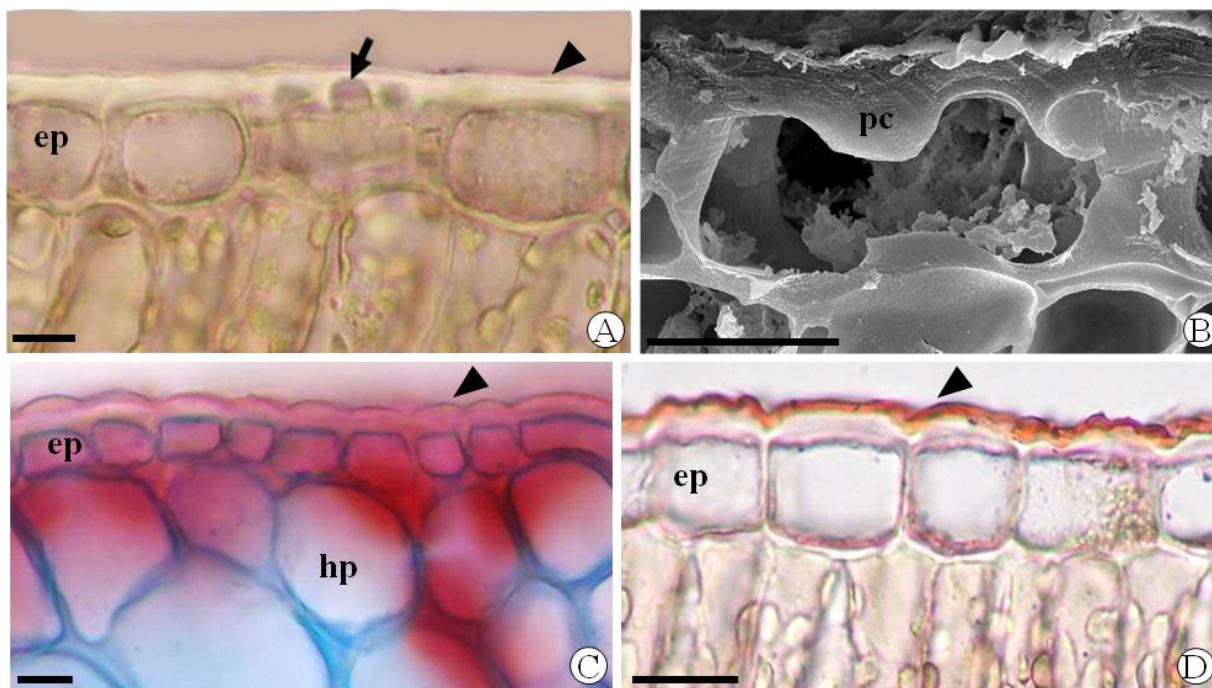


Figura 3. Secção transversal da epiderme. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn. A. Projeções do protoplasto (seta) na célula epidérmica da face adaxial (sem coloração). B. Microscopia eletrônica de varredura com detalhe do espessamento diferencial na parede celular (pc). C. Face adaxial de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (dupla coloração com safranina e azul de alcian). D. Face adaxial de *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (coloração: sudan III). ep: epiderme; hp: hipoderme, ponta de seta: cutícula. Barras: A-C (10 μ m), D (50 μ m).

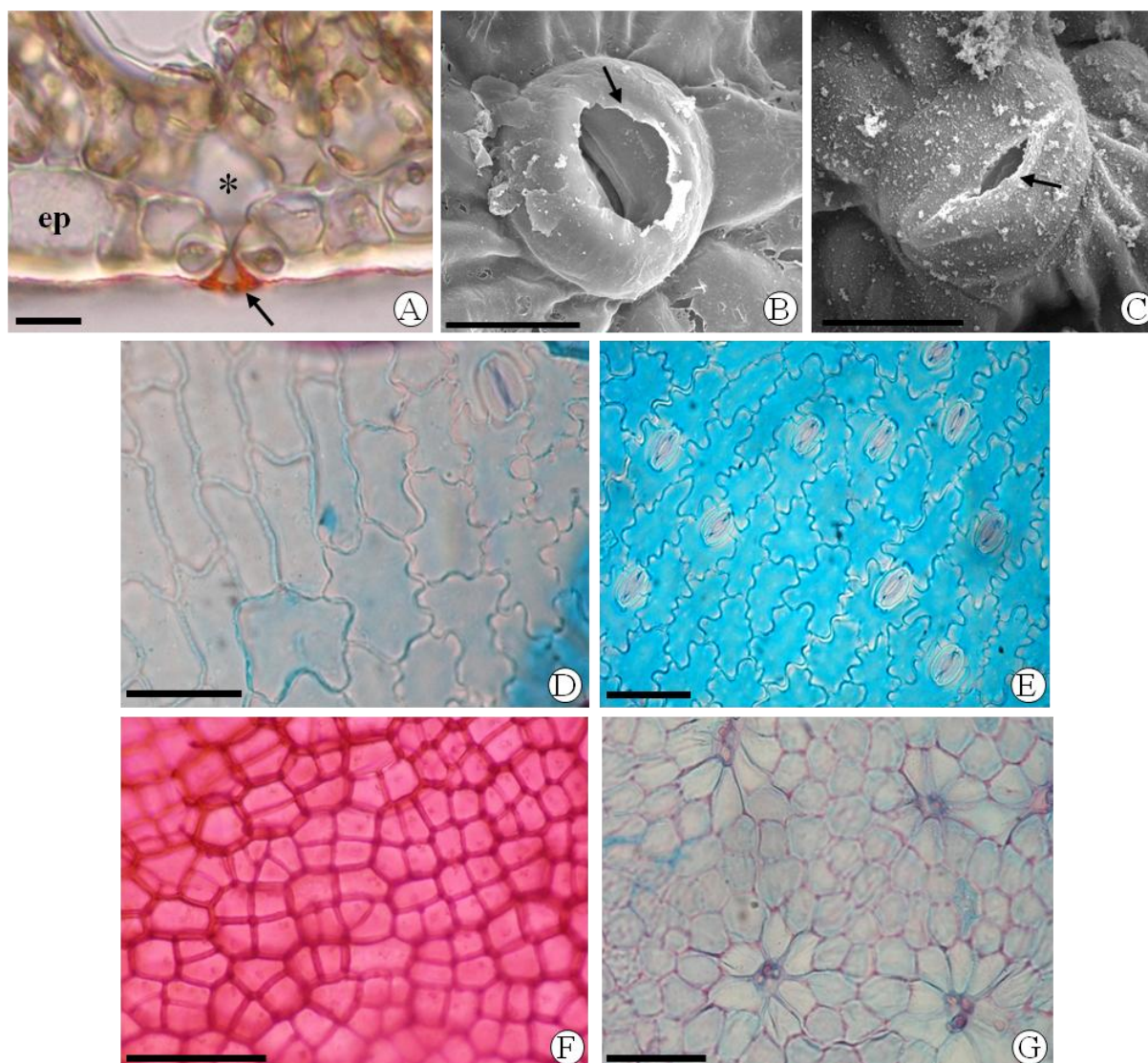


Figura 4. Epiderme. A. Secção transversal da face abaxial de *Lavoisiera bergii* Cogn. mostrando estômato com cristas estomáticas (seta) e cavidade subestomática (asterisco). Coloração: sudan III. B-C. Microscopia eletrônica de varredura dos estômatos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (B) e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (C) com destaque para as cristas estomáticas (setas). D-G. Vista paradérmica. Face adaxial (D) e abaxial (E) de *L. bergii*. Face adaxial de *M. radula* (F) e de *T. parviflora* (G). Dupla coloração com safranina e azul de alcian em D-E, G e safranina em F. ep: epiderme. Barras: A-C (10 μ m), D-G (50 μ m).

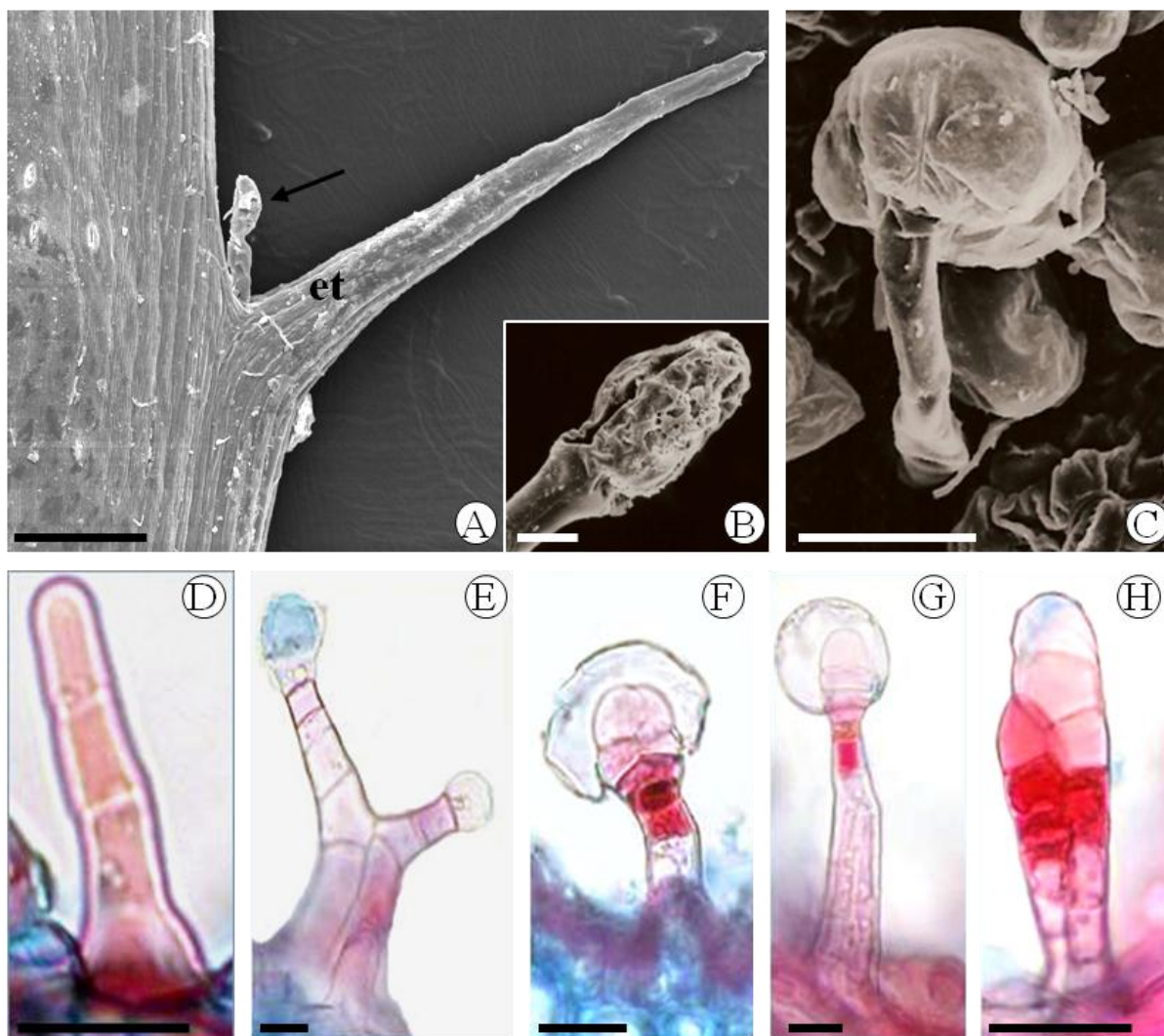


Figura 5. Tricoma. A-B. *Lavoisiera bergii* Cogn.. Microscopia eletrônica de varredura do bordo foliar com tricoma glandular (tg) na axila da emergência tectora (et) em A e detalhe da extremidade distal do tricoma glandular em B. C. MEV do tricoma glandular em *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. D-H. *Macairea radula* (Bonpl.) DC. D. Tector unisseriado. E. Glandular com pedúnculo unisseriado geminado. F. Glandular com pedúnculo unisseriado. G. Glandular com pedúnculo bisseriado. H. Glandular bisseriado claviforme. Dupla coloração com safranina e azul de alcian em D-H. (Barras: A (100µm); B, E-H (20µm); C-D (10µm).

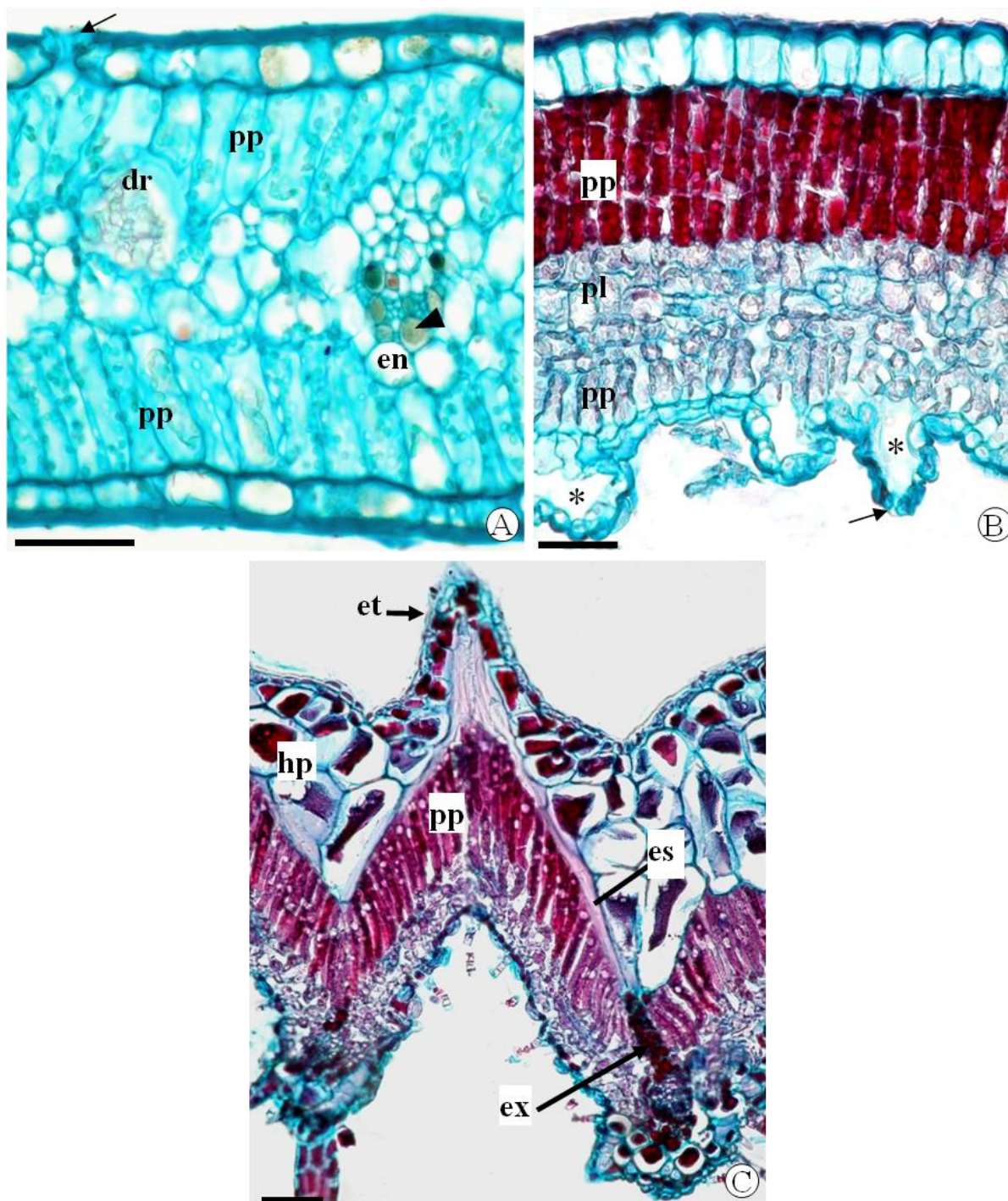


Figura 6. Mesofilo isobilateral em *Lavoisiera bergii* Cogn. (A) e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (B). A. Deposição de compostos fenólicos no floema (ponta de seta), idioblasto com drusa (dr) e estômato na face adaxial (seta fina). B. Deposição de compostos fenólicos no parênquima paliçádico (pp) da face adaxial. Na face abaxial, evaginações da epiderme com estômatos (seta) e câmaras subestomáticas (*) amplas. C. Mesofilo dorsiventral de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com esclereídes (es) da emergência tectora (et) entre a hipoderme (hp) e o parênquima paliçádico (pp). A coloração avermelhada identifica deposição de compostos fenólicos. Dupla coloração com safranina e fast green: A-C. en: endoderme; ex: extensão da endoderme; pl: parênquima lacunoso. Barras: 50 μ m.

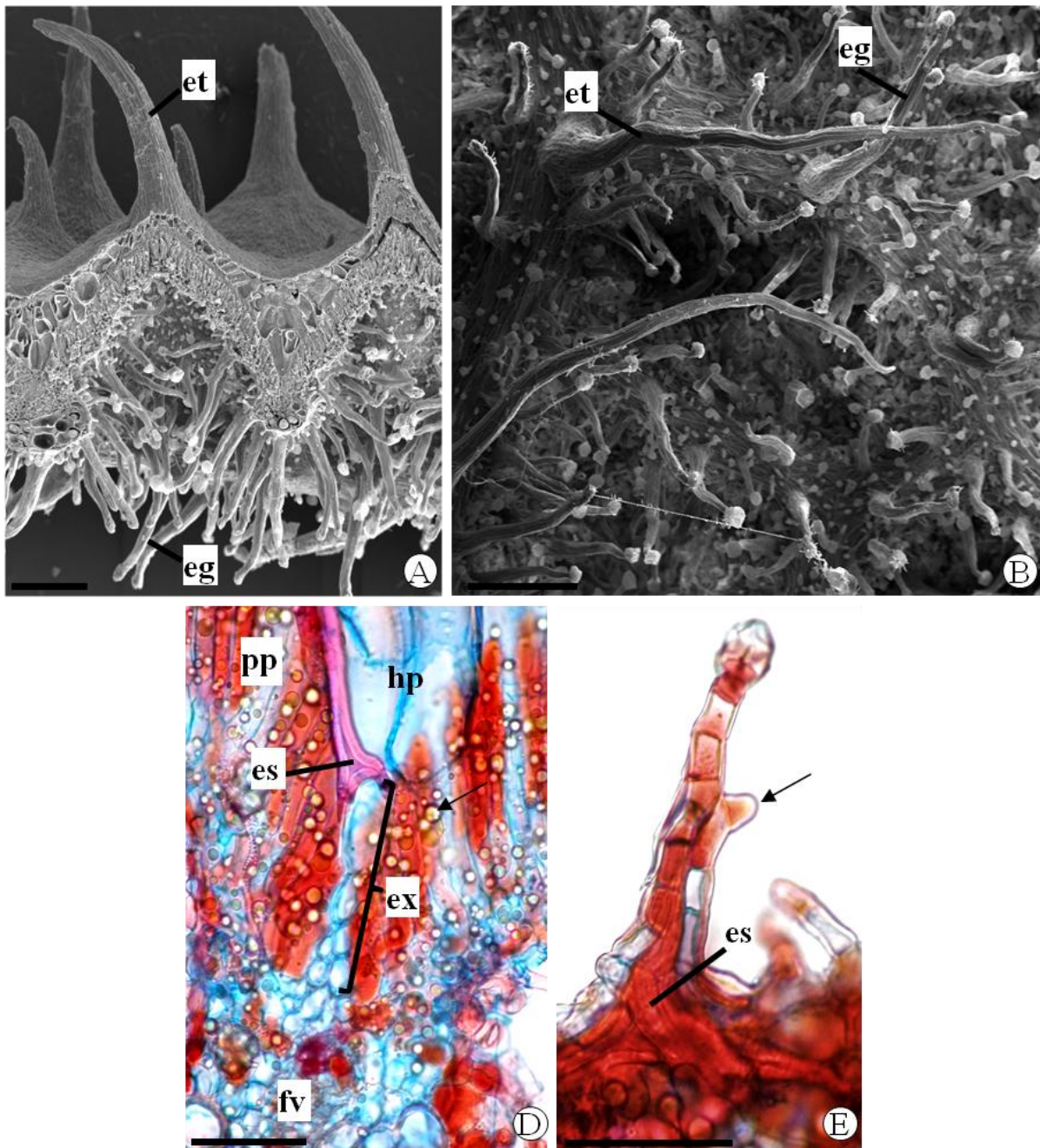


Figura 7. Emergências em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A-B. Microscopia eletrônica de varredura mostrando as emergências tectoras (et) e glandulares (eg) em ambas as faces da lâmina foliar (A) e na face abaxial (B). C. Destaque para a base da esclereíde (es) da emergência tectora da face adaxial em contato com a extensão da endoderme (ex) e gotículas de óleo no mesofilo (seta). D. Emergência glandular da face abaxial mostrando as esclereídes (es) e o tricoma tector na lateral (seta). Dupla coloração com safranina e azul de alcian: C-D. hp: hipoderme; fv: feixe vascular; pp: parênquima paliádico. Barras: A, C (200 μ m), B, D (50 μ m).



Figura 8. Nervura principal da lâmina foliar de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (A), *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (B) e *Lavoisiera bergii* Cogn. (C-D). A. Feixe bicolateral e feixes anficrivais na medula (setas). B. Feixe bicolateral, com compostos fenólicos no córtex, parênquima do floema e medula (conteúdo escuro). C. Feixe colateral com endoderme (en) bem definida e feixes de fibras esclerenquimáticas (fes) na projeção abaxial. Compostos fenólicos se depositam no parênquima do floema (ponta de seta). D. Detalhe do parênquima na região adaxial, com células aclorofiladas e paredes mais espessas (seta). Barras: 100 μ m.

Capítulo 3

Respostas fenológicas e ecofisiológicas de *Macairea radula*
(Bonpl.) DC. (Melastomataceae) à sazonalidade na zona de
fundo de vereda e no cerrado *sensu stricto*

1 INTRODUÇÃO

A capacidade de espécies vegetais de apresentar plasticidade morfológica e nas respostas fisiológicas ou fenológicas habilitam estas espécies a sobreviverem às modificações ambientais, provocadas pelas mudanças globais no clima (Nicotra *et al.*, 2010) ou pela interferência humana (Lytle e Poff, 2004). Esta plasticidade tem destacado o potencial invasor de algumas espécies em áreas úmidas ao redor do mundo (Cunha e Junk, 2004; Lytle e Poff, 2004; Zedler e Kercher, 2004; Chen *et al.*, 2005).

O conhecimento de respostas fisiológicas e fenológicas das espécies frente a possíveis alterações do clima têm permitido a construção de modelos para prever como uma determinada espécie ou grupo de espécies poderá afetar determinados ecossistemas (Zedler e Kercher, 2004; Nicotra *et al.*, 2010) ou a distribuição em diferentes ecossistemas (Kriticos *et al.*, 2003). Estudos *in situ* dos comportamentos de plantas em ambientes sujeitos a alterações das condições edáficas e climáticas são importantes fontes de dados sobre plasticidade fenológica usados na construção destes modelos.

Nas áreas úmidas do Brasil Central têm-se chamado a atenção para a invasão de espécies nativas de Melastomataceae em veredas do Distrito Federal, com destaque para *Lavoisiera bergii* Cogn., *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. nas veredas da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina/DF (Meirelles *et al.*, 2004; Barbosa-Silva, 2007; Munhoz e Ribeiro, 2008).

A invasão destas espécies arbustivas para as zonas de fundo da vereda tem sido atribuída ao rebaixamento do lençol freático ao longo dos anos como resultado da urbanização do entorno (Silva Júnior e Felfili, 1996; Eiten, 2001). No entanto, na estação chuvosa, o lençol freático continua aflorando nas partes mais fundas da vereda e as três espécies ficam com o sistema radicular e parte do caule submersos.

Das três espécies, *M. radula* vem sendo citada somente nos estudos mais recentes e é encontrada com maior abrangência nas três zonas da vereda. Indivíduos em estágio adulto de *M. radula* se distribuem desde o solo seco do cerrado *sensu stricto* até as zonas alagáveis da região de fundo da vereda e, portanto, estão sujeitos tanto ao estresse de déficit hídrico na estação seca em ambos os locais, quanto ao estresse de hipoxia na estação chuvosa na zona de fundo da vereda. Além disso, os indivíduos estão expostos a diferentes condições de sombreamento, pois na zona de fundo da vereda apresentam porte subarbusivo, com alturas

de até 1,50 metros e completamente expostos à radiação solar direta. No cerrado *sensu stricto* têm porte arbustivo com alturas de 1,60 a 3,00 metros de altura e, embora seja uma espécie heliófita, são sombreados por outras espécies de porte arbóreo em determinados períodos do dia.

A forma como as plantas respondem a condição de hipoxia varia entre as espécies (Joly e Crawford, 1982; Armstrong *et al.*, 1994; Blom e Voesebeck, 1996; Visser *et al.*, 2003) e com a intensidade, duração e frequência do alagamento (Casanova e Brock, 2000; Deegan *et al.*, 2007).

Estudos com plântulas submetidas ao alagamento mostram essa variação de respostas, com espécies crescendo mais e mais rápido em condições de hipoxia (Mielke *et al.*, 2005b; Kolb e Joly, 2009), assim como respostas contrárias, com diminuição do crescimento na condição alagada (Gomes e Kozłowski, 1980; Kolb *et al.*, 1998; Figueirôa *et al.*, 2004; Mielke *et al.*, 2005a; Batista *et al.*, 2008), ou sem diferenças significativas nas taxas de crescimento em relação ao grupo controle não alagado (Arruda e Calbo, 2004). Além disso, algumas espécies diminuem a razão produção/perda foliar com o alagamento, enquanto outras aumentam (Waldhoff *et al.*, 1998).

A diminuição nas taxas de crescimento das plantas sob estresse de alagamento é vista como uma consequência da redução nas taxas de assimilação de carbono (Chen *et al.*, 2002; Arruda e Calbo, 2004; Ahmed *et al.*, 2006) geralmente atribuída ao fechamento estomatal (Gomes e Kozłowski, 1980; Bradford, 1983; Mielke *et al.*, 2003). Além disso, redução das taxas fotossintéticas também pode ser o resultado da menor quantidade de clorofila nas plantas sob hipoxia (Waldhoff *et al.*, 1998; Chen *et al.*, 2005) ou de alterações na eficiência da rubisco (Pezeshki, 1994).

Rengifo *et al.* (2005) verificaram redução nas taxas de fotossíntese em folhas emergentes de espécies arbóreas da Amazônia sob alagamento devido, em parte, ao menor rendimento quântico do fotossistema II. Segundo Ahmed *et al.* (2006), a atividade do fotossistema II pode ser suprimida pelo aumento da quantidade de etileno nas folhas. O aumento do hormônio na folha seria uma resposta secundária à indução na produção de ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC), um precursor do etileno, nas raízes sob hipoxia e carregado até as folhas, onde é transformado em etileno pelo contato com o oxigênio.

Outras alterações nas relações hídricas das plantas como transpiração, eficiência do uso da água e potencial hídrico foliar, também foram registradas em plantas submetidas ao alagamento (Ahmed *et al.*, 2006).

Respostas fenológicas de fases reprodutivas de plantas de áreas úmidas são mais relacionadas ao ajuste das fases para melhor coincidir a dispersão de frutos e sementes com períodos de inundação, como no caso de espécies herbáceas e arbóreas de florestas amazônicas (Ferreira *et al.*, 2010) e de matas ciliares (Reys *et al.*, 2005). Em áreas úmidas como campo úmido e veredas, os poucos estudos sobre fenologia indicam relação positiva entre os picos de floração e frutificação com a maior disponibilidade hídrica na estação chuvosa (Barbosa, 2005; Tannus *et al.*, 2006).

As implicações da condição de hipoxia nas respostas morfológicas e fisiológicas das plantas são bem conhecidas, mas o mesmo não ocorre quanto às injúrias pela re-aeração dos órgãos submersos, com a descida do nível da água. Geralmente esta injúria é relacionada à conversão do etanol (produzido pela respiração fermentativa das células em condição de anoxia) em acetaldeído, processo este mediado pela catalase e pelo peróxido de hidrogênio que se forma com a re-exposição dos tecidos ao oxigênio (Brandle e Crawford, 1999). Outro processo danoso é a peroxidação de lipídeos e conseqüente destruição de membranas celulares (Brandle e Crawford, 1999). No entanto, muitas espécies perenes de vegetação natural de áreas úmidas apresentam mecanismos de defesa enzimáticos e anti-oxidantes que evitam ou minimizam estes efeitos danosos, e a presença de um sistema de aeração que evita o acúmulo de etanol nos tecidos submersos também é considerado como uma estratégia para evitar a injúria (Biemelt *et al.*, 1998; Brandle e Crawford, 1999).

Kolb e Joly (2009) não observaram sintomas de injúria nas raízes de *Tabebuia cassinoides* com a re-aeração após um período de 120 dias de alagamento e sugerem a interação entre respostas metabólicas e morfo-anatômicas, por exemplo, a formação de um aerênquima, como possíveis mecanismos desenvolvidos por esta espécie para tolerar a condição de hipoxia.

Interessante citar também o trabalho de Waldhoff *et al.*(1998) em que três espécies pioneiras de florestas alagáveis da Amazônia Central foram submetidas ao estresse de alagamento e ao de seca. Os indivíduos das espécies de ambientes luminosos mostraram redução das taxas fotossintéticas mais severas na condição de seca, enquanto que a espécie

tolerante à sombra foi mais suscetível ao alagamento, mostrando diferentes adaptações a ambos os estresses.

Da mesma forma que o excesso de água no solo pode ser prejudicial às plantas, o déficit hídrico também pode representar um fator de estresse. Na estação seca, com a escassez das chuvas, o potencial hídrico das camadas superiores do solo no cerrado diminui consideravelmente e a baixa umidade relativa aumenta a demanda evaporativa da atmosfera (Franco, 1998; 2002), o que pode provocar perda de água pela superfície dos órgãos vegetais sem o completo restabelecimento a partir do solo.

Muitas espécies são sensíveis ao déficit hídrico e apresentam as mesmas respostas do estresse de alagamento com redução das taxas fotossintéticas e condutância estomática (Franco, 1998; Prado *et al.*, 2004; Franco *et al.*, 2005).

Diminuição da área foliar com alterações na área foliar específica ou a queda das folhas são estratégias mostradas pelas plantas para diminuir a evapotranspiração (Goldstein *et al.*, 2008). Além disso, muitas plantas do cerrado desenvolvem sistemas radiculares dimórficos com raízes profundas e superficiais que redistribuem a água de locais mais úmidos para locais mais secos em diferentes padrões espécie-específicos ao longo do dia e entre as estações, auxiliando na manutenção do balanço hídrico da planta (Scholz *et al.*, 2002).

Considerando as implicações dos dois ambientes em que se encontram os indivíduos de *Macairea radula*, espera-se com este trabalho: a) verificar como a sazonalidade em relação à precipitação afeta a variação na altura do lençol freático na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto*, b) identificar possíveis diferenças no desempenho fotossintético e de crescimento entre os indivíduos da vereda e do cerrado *sensu stricto* frente ao alagamento da zona de fundo da vereda na estação chuvosa e o déficit hídrico nos indivíduos do cerrado *sensu stricto* na estação seca e c) verificar se os indivíduos dos dois ambientes diferem em relação aos padrões fenológicos ao longo do ano.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Dados meteorológicos e altura do lençol freático

Os dados meteorológicos mensais para os anos 2009 e 2010 (Anexo 2) foram obtidos através de uma das estações automáticas do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET),

instalada na ESEC-AE (altitude: 1200 metros, Latitude 15°35'S e Longitude 47°37'W) desde outubro de 2008, distante aproximadamente oito quilômetros do local de estudo.

Para acompanhar a flutuação do lençol freático foram colocados canos em três pontos no cerrado *sensu stricto* e três pontos na vereda. Os pontos foram escolhidos ao longo dos indivíduos amostrados, com um dos canos entre as plantas 1 e 2, outro entre as plantas 5 e 6 e o último entre as plantas 8 e 9 na zona de fundo da vereda e 9 e 10 no cerrado *sensu stricto*. Os canos são de PVC - 150 mm, alcançando a profundidade de 1 m. A altura do lençol foi medida com uma fita métrica plástica tendo como referência a parte superior do cano que estava alinhada à superfície do solo e a lâmina d'água dentro do cano, ou fora, nos períodos mais cheios. Nos períodos mais secos, com a lâmina muito baixa, foi utilizado em cada cano um galho seco enterrado até a altura de um metro e medida a distância da parte superior umedecida do galho até a borda do cano. As medições foram realizadas quinzenalmente, com início em maio de 2009 até dezembro de 2010.

2.2 Dados fenológicos

Em janeiro de 2009 foram selecionados 10 indivíduos de *Macairea radula* adultos em cada área de observação, na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto*. Em cada um desses indivíduos, cinco ramos foram marcados com fios de arame na base (ponto de ramificação com o caule ou ramo maior) e abaixo do último par de folhas (para evitar dano à região apical). Após a marcação, registrou-se o comprimento total e o número de folhas de cada ramo.

O comprimento total do ramo, medido com paquímetro digital Mitutoyo (150 mm com resolução de 0,01mm), a produção e queda foliar e de ramos laterais foram anotados quinzenalmente, desde fevereiro de 2009 até dezembro de 2010, totalizando 23 meses de análise. Estes dados serão apresentados em escala mensal nos resultados.

Devido à produção de ramos laterais, optou-se pela identificação dos mesmos em: A1 - ramo inicialmente amostrado, A2 - ramo formado pelas gemas laterais de A1 e A3 - ramo formado pelas gemas laterais de A2 (adaptado de Sabatier e Bathélémy, 1999). Como um mesmo ramo pode originar mais de um ramo lateral, cada um deles foi identificado como A21, A22, A31, A32, e assim por diante. As mesmas variáveis coletadas nos ramos A1 foram mensuradas nos ramos dos outros dois níveis.

Os padrões fenológicos de alongamento de ramos, produção e queda de folhas e novos ramos e floração foram mensurados pelo índice de atividade, que é a porcentagem de indivíduos apresentando determinada fenofase em cada observação (Eça-Neves e Morellato, 2004).

2.3 Trocas gasosas e área foliar específica

Os indivíduos marcados para análise de crescimento foram usados para as medidas de assimilação máxima em base de área (A_{\max} : $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s : $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração (E : $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e respiração no escuro (Resp : $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). As taxas de trocas gasosas foram medidas através de um sistema aberto e portátil de análise de trocas gasosas por infravermelho (IRGA) no período chuvoso e seco. Devido a problemas na disponibilidade, diferentes modelos da ADC BioScientific Ltda foram utilizados, o LCpro Photosynthesis System nas medidas de fevereiro/2010 (chuvoso) e o LCi Photosynthesis System nas medidas de julho/2010 (seco). Os aparelhos foram testados posteriormente para verificar a necessidade de calibração (dados no Anexo 3), o que não foi necessário, pois as medidas com os dois aparelhos não apresentou diferença estatística para as medidas de assimilação em base de área (LCi - $13,1(\pm 2,36) \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, LCpro - $13,7(\pm 1,94) \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $F_{20}=0,47$ e $P=0,50$) e condutância estomática (LCi - $0,39(\pm 0,12) \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, LCpro - $0,53(\pm 0,20) \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $F_{20}=3,75$ e $P=0,07$). Os dados de transpiração apresentaram diferença significativa (LCi - $6,74(\pm 1,36) \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, LCpro - $4,27(\pm 1,26) \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $F_{20}=19,53$ e $P=0,01$) e não serão usados para comparação entre estações.

Nos dois períodos de análise as medidas foram tomadas em triplicata para cada uma das variáveis citadas acima em duas folhas totalmente expandidas de cada indivíduo. Após a medição, as folhas foram coletadas para mensurar a área foliar específica.

As folhas coletadas para determinação da área foliar específica (AFE: $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) foram acondicionadas em sacos de papel pardo, levadas imediatamente ao laboratório e escaneadas para mensuração da área através do software livre ImageJ versão 1.44. Depois de escaneadas, as folhas foram secas em estufa a 70°C por 48-72 horas e pesadas em balança de precisão ($\pm 0,0001\text{g}$) no Laboratório de Fisiologia da UnB. A fórmula utilizada para cálculo foi: $\text{AFE}=\text{área foliar}/\text{peso seco foliar}$.

Os valores de fotossíntese em base de área (A_{\max}) foram transformados em base de massa (A_{massa} : $\mu\text{mol CO}_2 \text{ Kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$) dividindo-se o valor de A_{\max} por 0,1 vezes a AFE (devido à diferença nas unidades de medidas). A eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) também foi calculada dividindo-se A_{\max} pela condutância estomática (Larcher, 2000).

Para medir a taxa de respiração no escuro foi utilizado o mesmo sistema com a câmara de mensuração coberta por papel alumínio. As medidas, também em triplicata, foram realizadas após um tempo de 3 minutos para estabilização em uma folha de cada indivíduo amostrado.

2.4 Potencial hídrico

Os valores de potencial hídrico foram obtidos através de uma câmara de pressão (modelo 3005-1442, Soil Moisture, Santa Bárbara, EUA) nas porções terminais de dois ramos em cada indivíduo. As medidas ocorreram na madrugada (entre 04:00 e 06:00, Ψ_{ma}) e foram repetidas ao meio-dia (entre 12:00 e 13:30, Ψ_{md}) nos mesmos períodos e indivíduos usados na mensuração das trocas gasosas nos dois ambientes. Optou-se pela utilização da porção terminal do ramo para evitar dano às folhas, pois o pecíolo de *M. radula* é muito curto e a lâmina foliar quebradiça. Ao colocar o ramo na câmara de pressão, o mesmo era novamente cortado próximo ao último par de folhas totalmente expandidas. As medidas foram feitas no campo com um intervalo de 1 a 3 minutos entre a coleta e mensuração, com o objetivo de diminuir o ressecamento, especialmente no período mais seco.

2.5 Análise estatística

As médias entre ambientes tanto dos dados fenológicos quanto dos dados de trocas gasosas, área foliar específica e potencial hídrico foram analisadas através de análise de variância (ANOVA) tendo como fator principal o ambiente (vereda e cerrado sensu stricto).

As proporções de ramos novos, floridos e mortos nos diferentes níveis e entre os ambientes foram comparadas através do teste-z para diferenças entre duas proporções (Zar, 2009).

Utilizou-se a correlação de Spearman para dados não-paramétricos entre altura do lençol freático e precipitação, e entre padrões fenológicos e dados meteorológicos (Zar, 2009).

Os dados meteorológicos usados na correlação foram: precipitação, temperatura média do ar, umidade relativa média do ar, radiação e fotoperíodo. A correlação de Pearson para dados paramétricos foi utilizada para verificar a correlação entre assimilação em base de área e condutância estomática, assimilação em base de área e área foliar específica (Zar, 2009).

As análises estatísticas pela ANOVA foram realizadas através do software Statistica 7.0 e as análises de correlações e proporções pelo software SigmaPlot 11.0.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Dados meteorológicos

Os valores mensais de precipitação, umidade relativa média e temperatura média do ar para os anos de 2009 e 2010 são mostrados na Fig. 1. Os dados mostram o período seco (abril-setembro) com menor precipitação e a umidade relativa atingindo valores mais baixos em 2010. A média anual da temperatura foi ligeiramente maior em 2010 ($21,29 \pm 0,38$ °C) que em 2009 ($20,96 \pm 0,35$ °C). A radiação solar também variou entre os anos com uma média anual de $816,73 (\pm 24,27)$ kJm^{-2} em 2009 e $883,43 (\pm 27,68)$ kJm^{-2} em 2010.

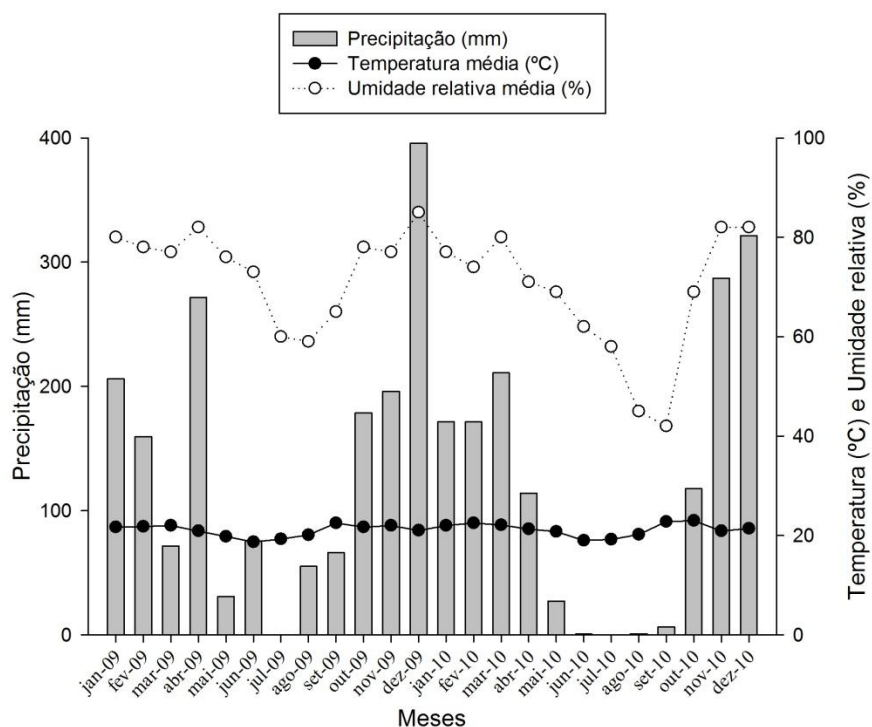


Figura 1. Dados meteorológicos mensais de 2009 e 2010. Fonte: INMET

3.2 Altura do lençol freático

Na vereda, a altura do lençol freático variou entre os canos e durante o ano, mantendo-se a maior parte do tempo abaixo da superfície do solo. Estas variações não foram observadas no cerrado *sensu stricto*, onde o lençol freático manteve-se sempre abaixo de 1 metro nos três pontos amostrados (Fig. 2).

Para verificar a influência da precipitação na variação da altura do lençol freático na vereda, foi utilizada a precipitação que ocorreu no período que antecede cada medida. O teste de correlação de Spearman mostrou que existe correlação significativa entre a flutuação na altura do lençol freático nos três canos e a precipitação que ocorreu no período anterior ($r_s=0,67$, $P<0,01$ para o cano 1; $r_s=0,76$, $P<0,001$ para o cano 2 e $r_s=0,78$, $P<0,001$ para o cano 3; $n=20$). Esta relação é mais expressiva nos meses com queda ou aumento brusco na precipitação (Fig. 2). Períodos que antecedem as medidas com precipitação menor que 80 mm (ver junho e setembro de 2009 e outubro de 2010) não promoveram alterações na flutuação, muito provavelmente porque a maior parte desta água das chuvas foi absorvida pelas plantas ou perdida por evaporação na superfície do solo.

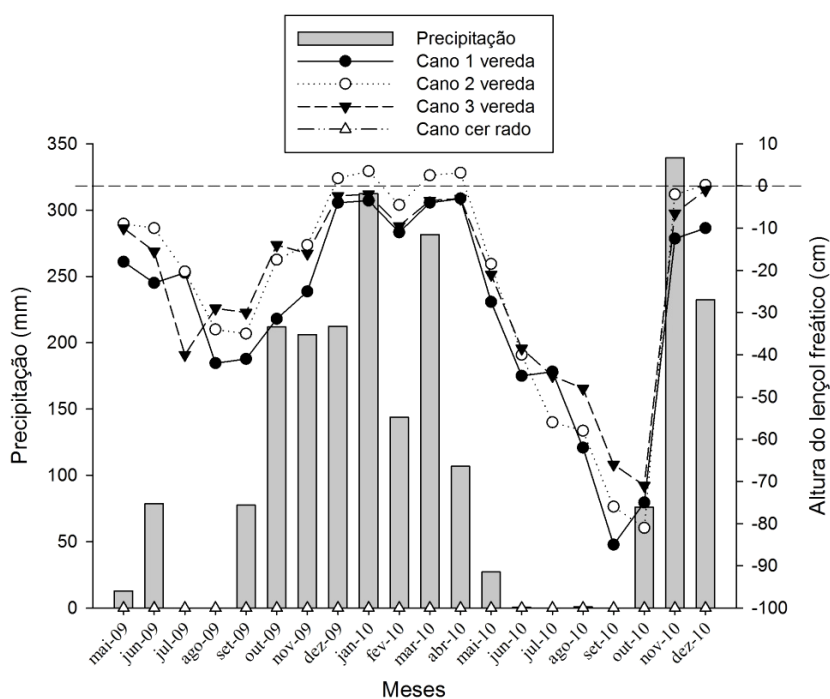


Figura 2. Altura do lençol freático nos três canos na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto* e a precipitação no período anterior a cada medida mensal. A linha pontilhada representa a superfície do solo.

Outro fator importante a ser analisado é a intensidade do rebaixamento do lençol freático no período seco em 2010 quando comparado ao mesmo período em 2009. Esse rebaixamento vem se intensificando ao longo dos anos, pois em estudo realizado por Costa (2007) nesta mesma área da vereda entre os anos de 2005 e 2006, a zona de fundo da vereda permanecia alagada mesmo durante a estação seca.

3.3 Padrões de comportamento fenológico na vereda e no cerrado *sensu stricto*

O padrão de alongamento dos ramos ao longo do estudo foi semelhante entre os ambientes (Fig. 3A). Além disso, a porcentagem de indivíduos alongando ramos na vereda é sempre menor do que no cerrado *sensu stricto*, com exceção dos meses iniciais e no mês de dezembro de 2009. Na estação seca há uma redução no índice de atividade mais acentuado na vereda do que no cerrado *sensu stricto* no primeiro ano de análise (Fig. 3A), e uma redução mais acentuada ainda nos dois ambientes no ano de 2010. Estas reduções coincidem com os períodos de aumento na profundidade do lençol freático na vereda (Fig. 2) e de queda na precipitação e umidade relativa (Fig. 1) nos dois anos de análise.

Apesar de mostrar redução na porcentagem de indivíduos na estação seca, não houve correlação ($P > 0,05$) entre esta fenofase com os dados meteorológicos nem com a altura do lençol freático na vereda nos mesmos meses de análise, como também não houve correlação com a precipitação no mês anterior. Neste caso, a regulação da atividade do meristema apical dos ramos parece ser mais influenciada por fatores internos que externos.

Estudando espécies de cerrado *sensu stricto* e de mata de galeria, Rossatto (2008) também não encontrou correlação entre o alongamento de ramos e a precipitação, embora as espécies demonstrassem maior alongamento no final da estação seca/início da estação chuvosa.

A floração estendeu-se de março a julho nos dois anos de análise (Fig. 3B). Os indivíduos da vereda atingiram o pico de floração um mês antes dos indivíduos do cerrado *sensu stricto* e apresentaram um segundo pico com número menor de indivíduos floridos em junho de 2009 e em maio de 2010. Os indivíduos do cerrado *sensu stricto* apresentaram somente um pico de floração que aconteceu em maio de 2009 e em abril de 2010. Os períodos de floração não mostraram correlação com dados meteorológicos ou altura do lençol freático.

Este período de floração da espécie difere da maioria das espécies arbóreas do cerrado *sensu lato* em São Paulo (Batalha e Mantovani, 2000; Batalha, 2001) e em um cerrado *sensu stricto* em Mato Grosso (Pirani *et al.*, 2009) cuja floração é mais intensa no final do período seco e início do chuvoso. No entanto, este período se iguala ao período de espécies herbáceo-subarborescentes num campo sujo no Distrito Federal (Munhoz e Felfili, 2005) e herbáceo-arbustivo em São Paulo (Batalha, 2001).

Em relação à floração em vegetação de áreas úmidas, o período de floração de *M. radula* coincidiu com o período de floração de uma comunidade de campo úmido no sudeste de São Paulo (Tannus *et al.*, 2006), assim como de uma comunidade de vereda no Triângulo Mineiro (Barbosa, 2005). No entanto, como esta última comunidade foi exposta ao fogo em anos anteriores, a autora sugere possível alteração dos padrões normais de floração para espécies que florescem mais de uma vez ao ano e, portanto, ter provocado modificações no índice de atividade da comunidade ao longo do ano.

Dentro do mesmo período de floração, as plantas dos dois ambientes mostraram pequenas diferenças no tempo e na distribuição da floração entre os indivíduos (Fig. 3B). Estas diferenças demonstram que as condições ambientais na zona de fundo da vereda e no cerrado *sensu stricto* estão modificando o comportamento em relação à floração. De forma geral, as espécies vegetais adequam suas fases reprodutivas a períodos mais favoráveis para dispersão de pólen, frutos e sementes e estabelecimento de plântulas (Ferreira *et al.*, 2007; Ferreira *et al.*, 2010; Rossatto e Kolb, 2011).

Os indivíduos da vereda e do cerrado *sensu stricto* produzem e perdem folhas durante o ano todo com padrões diferenciados entre estas fenofases (Fig. 3C-D). A produção mensal de folhas mostra-se mais oscilante no cerrado *sensu stricto* do que na vereda (Fig. 3C). Apesar disso, os indivíduos dos dois ambientes mostram-se mais homogêneo no início da estação seca. Novamente, em relação ao padrão de queda foliar, os indivíduos do cerrado oscilam mais que os da vereda ao longo dos meses, e esses últimos mostram mais relação entre a queda foliar e os períodos seco e chuvoso (Fig. 3D). Períodos não definidos de renovação foliar com diminuição no número de indivíduos brotando na estação seca também foram observados para espécies de Melastomataceae sempre-verdes com crescimento contínuo no cerrado *sensu stricto* (Lenza e Klink, 2006).

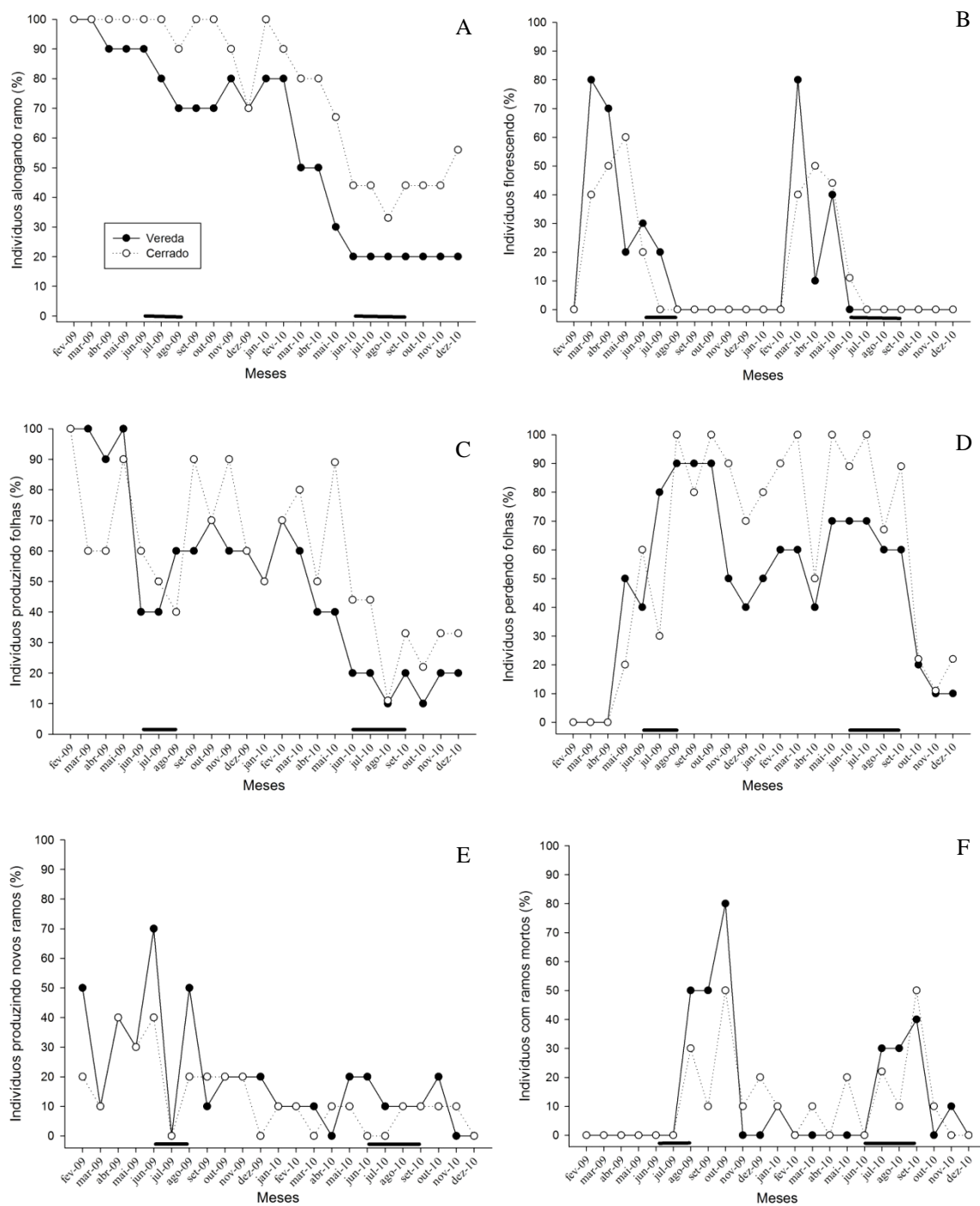


Figura 3. Porcentagem (%) de indivíduos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. apresentando ramos em alongamento (A), floridos (B), produzindo (C) e perdendo folhas (D), produzindo novos ramos A2 e A3 (E) e ramos A1, A2 e A3 morrendo (F).

Não houve correlação significativa ($P < 0,05$) entre a porcentagem de indivíduos produzindo folhas com dados meteorológicos. Já para a altura do lençol freático na vereda

houve correlação positiva ($r_s=0,70$; $P<0,05$) no ano de 2010, mas não para o ano de 2009 ($r_s=0,19$; $P=0,62$).

Porém, em relação à queda foliar, houve correlação negativa entre indivíduos perdendo folhas na vereda (Fig. 3D) com a umidade relativa média ($r_s=-0,60$; $P<0,05$) e altura do lençol freático ($r_s=-0,87$; $P<0,05$) no ano de 2009 e com a umidade relativa média ($r_s=-0,65$; $P<0,05$), precipitação ($r_s=-0,80$; $P<0,01$) e fotoperíodo ($r_s=-0,76$; $P<0,01$) em 2010. Quanto aos indivíduos do cerrado *sensu stricto* houve correlação negativa somente com o fotoperíodo ($r_s=-0,61$; $P<0,05$) em 2010. Larcher (2000) relacionou o fotoperíodo curto como um dos fatores ambientais que promovem a queda foliar, e os meses de maio a agosto são os que apresentaram os menores valores mensais de fotoperíodo.

Correlação negativa entre queda foliar e precipitação também foi observada para uma comunidade herbáceo-arbustiva de campo sujo na Fazenda Água Limpa, Distrito Federal por Munhoz e Felfili (2005), com destaque para a queda acentuada no mês de julho.

Embora os dois ambientes apresentaram queda foliar ao longo dos anos, os dados de correlação mostram que as plantas da vereda são mais suscetíveis às variações na precipitação e umidade relativa média do que as do cerrado *sensu stricto*. Isto pode ser relacionado ao fato de que as plantas da vereda estão expostas à radiação solar direta e ao vento na zona de fundo da vereda, fatores estes que aumentam a dessecação (Larcher, 2000), e a queda foliar pode ser uma maneira de reduzir a superfície evaporativa e evitar o déficit hídrico crítico.

Quanto à produção e morte dos ramos, a vereda apresentou padrão semelhante ao do cerrado *sensu stricto* para indivíduos produzindo novos ramos, com pouca variação ao longo dos meses (Fig. 3E). No entanto, quando consideramos a morte dos ramos, este comportamento fenológico diferiu entre os ambientes (Fig. 3F). Na vereda, os ramos morreram no final da estação seca e início da estação chuvosa com intervalo praticamente sem mortes entre estes períodos, e nos indivíduos do cerrado *sensu stricto* a morte dos ramos foi intermitente ao longo dos meses com picos maiores no início da estação chuvosa.

O período de maior incidência de morte de ramos no final da estação seca e início da chuvosa também foi relatado para espécies do cerrado *sensu stricto* por Rossatto e Franco (2008), e sugerem que a mortalidade de ramos estaria relacionada com o déficit hídrico da estação seca ou como resultado de processos de senescência natural.

A falta de correlação entre esta fenofase com os dados meteorológicos e altura do lençol freático na vereda ($P > 0,05$) é mais uma indicação de que a mortalidade possa ser influenciada mais por fatores internos do que externos, entre eles a floração (Buck-Sorlin e Bell, 1998). No caso de *M. radula*, a alta incidência de mortalidade de ramos é um fator natural da espécie, pois a maioria dos ramos seca após o florescimento, morrendo poucos meses depois.

3.4 Dados quantitativos

3.4.1 Alongamento dos ramos

Os ramos de *Macairea radula* alongaram-se de forma contínua durante ao longo dos meses de estudo (Fig. 4) e os três níveis de ramo não mostraram diferenças significativas nas taxas de crescimento médio mensal do ramo ($F_{18}=0,01$; $P=0,91$ - Tabela 1) entre a vereda e o cerrado *sensu stricto*. Também não houve diferença entre os ambientes quanto ao crescimento médio por indivíduo ($F_{18}=0,06$; $P=0,81$ - Tabela 1).

Damascos *et al.* (2005) encontraram um padrão diferente de crescimento em duas espécies de Melastomataceae num cerrado *sensu stricto* em São Paulo. O alongamento do ramo nessas duas espécies foi interrompido na estação seca e voltou a crescer no início da estação chuvosa, mostrando forte correlação com a precipitação. O crescimento contínuo de *M. radula* mostra pequenas oscilações entre os ambientes (principalmente nos ramos A2) indicando que as variações nas taxas de alongamento podem ser mais relacionadas a fatores internos ou ao microclima de cada ambiente.

A diferença nos valores de alongamento total dos ramos A2 e A3 deve-se ao maior número de ramos formados durante o período de estudo.

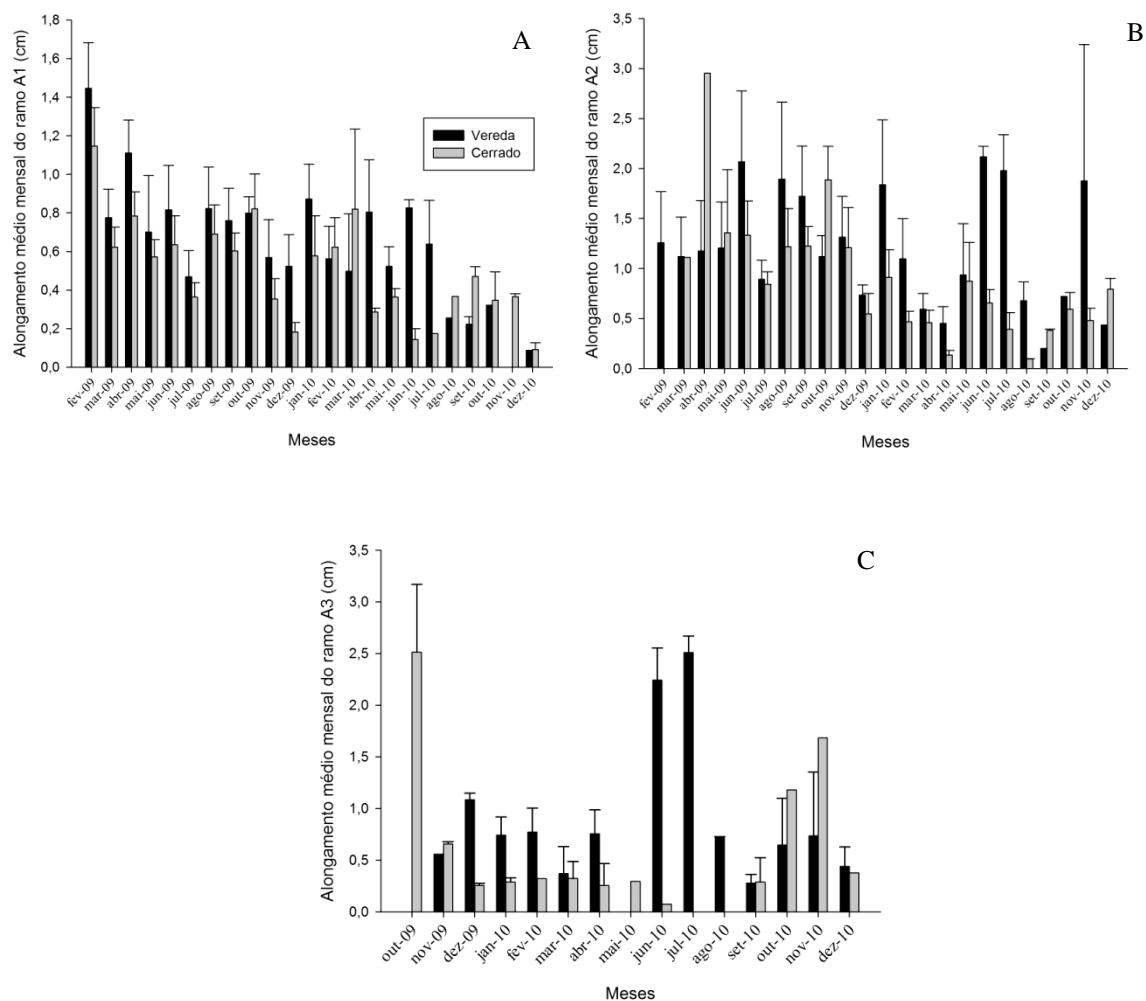


Figura 4. Alongamento médio mensal (\pm erro padrão) dos ramos A1 (A), A2 (B) e A3 (C) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois ambientes analisados. Valores de n são os mesmos da Tabela 1.

Tabela 1. Dados de alongamento mensal nos três níveis de ramos nos dois ambientes. Média (\pm erro padrão).

	Ramo A1		Ramo A2		Ramo A3	
	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado
Alongamento médio (cm)	n=10	n=10	n=9	n=8	n=4	n=3
Ramo	1,69 (\pm 0,39)	1,73 (\pm 0,24)	1,36 (\pm 0,33)	2,27 (\pm 0,43)	2,14 (\pm 0,6)	2,03 (\pm 1,13)
Indivíduo	23,24 (\pm 5,10)	24,69 (\pm 2,91)	48,53 (\pm 17,2)	16,63 (\pm 5,20)	10,82 (\pm 3,6)	6,40 (\pm 1,73)
Alongamento total (cm)	232,43	246,90	436,72	116,41	43,27	19,17

3.4.2 Produção de ramos

O padrão de ramificação em *Macairea radula* é diversificado, podendo apresentar ramificação bilateral ou unilateral nos nós com alongamento do ramo genitor juntamente com os laterais ou não, devido à senescência da gema terminal ou ao desenvolvimento da gema em inflorescência.

Os indivíduos da vereda apresentaram o maior grau de ramificação com o desenvolvimento de sete ramos A2 num mesmo ramo A1, enquanto no cerrado *sensu stricto*, a ramificação limitou-se a, no máximo, três ramos A2 num mesmo ramo A1. Portanto, o investimento em novos ramos A2 na vereda foi maior ($P < 0,05$) do que o cerrado *sensu stricto* tanto no número de novos ramos por indivíduo ($10,1 \pm 1,92$; $n=10$ e $3,56 \pm 0,65$; $n=9$, respectivamente) quanto ao número de novo ramos por ramo A1 ($2,82 \pm 0,2$; $n=32$ e $1,38 \pm 0,07$; $n=22$, respectivamente).

A ramificação de segundo nível teve início em fevereiro de 2009 com um grande número de ramos formados no período de floração (março a junho) deste mesmo ano, nos dois ambientes. No mês de julho do mesmo ano não houve formação de novos ramos, e esta atividade foi retomada em agosto, com as primeiras chuvas tanto no cerrado *sensu stricto* quanto na vereda (Fig. 5A). O mês de julho teve precipitação zero (Fig 1). O aumento no número de novos ramos foi contínuo na vereda e menos expressivo no cerrado *sensu stricto* com períodos de mais de um mês sem ramificação (Fig. 5A).

Diferente do nível anterior, não houve diferença significativa ($P=0,73$) entre os ambientes, assim como no grau de ramificação, com um máximo de quatro ramos A3 por ramo A2 para os indivíduos de ambos os ambientes. A média de produção por indivíduo foi de $3,0 (\pm 1,0$; $n=6$) ramos para a vereda e $3,5 (\pm 1,9$; $n=4$) ramos para o cerrado *sensu stricto*.

Os ramos A3 começaram a ser produzidos somente em agosto de 2009 no cerrado *sensu stricto* e em outubro de 2009 na vereda (Fig.5B). Da mesma forma que os ramos A2, o número de ramos A3 formados na vereda mostram um aumento no período de floração em 2010, não são produzidos no período seco e voltam a ser produzidos com o início das chuvas. No entanto, a produção de ramos A3 no cerrado *sensu stricto* parece ter sido influenciada principalmente pela precipitação (Fig. 5B).

Somente um ramo A3 dos indivíduos da vereda produziu um ramo A4 em junho de 2010, indicando um novo nível de ramificação.

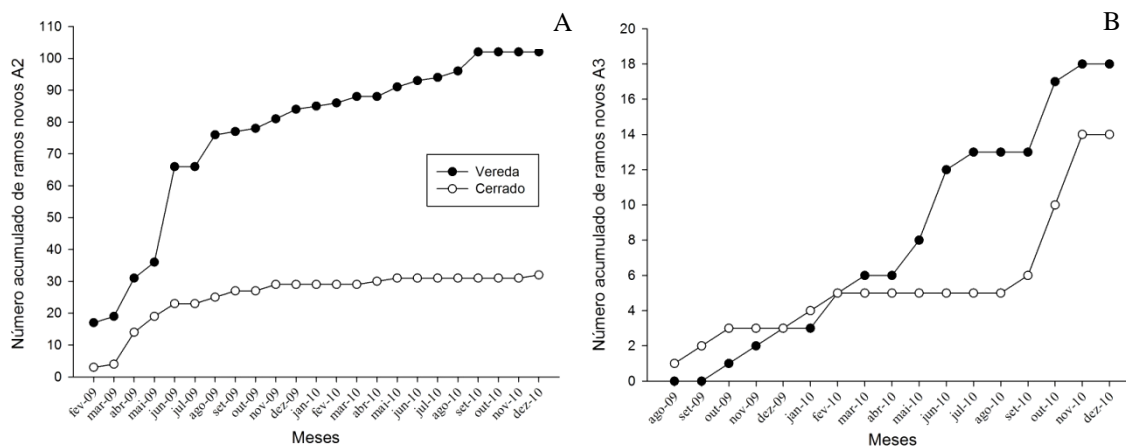


Figura 5. Número acumulado de ramos A2 (A) e A3 (B) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. produzidos ao longo dos meses na vereda e no cerrado *sensu stricto*.

Proporcionalmente os ramos da vereda produziram mais ramos A2 e A3 ($z=2,64$; $P<0,05$) do que o cerrado *sensu stricto*, e esta proporção só não foi significativa para os ramos A3 formados em 2009 (Tabela 2).

Tabela 2. Número e proporção de ramos novos A2 e A3 de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois ambientes. O asterisco indica diferença significativa com valor de $P<0,05$ e entre os ambientes para cada nível de ramo.

	Ramo A2		Ramo A3	
	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado
Ramos novos 2009	84(1,68) n=50	29(0,58)* n=50	4(0,05) n=84	3(0,10) n=29
2010	17(0,81) n=21	4(0,12)* n=33	14(0,25) n=56	11(0,79)* n=14
Total	101(2,02) n=50	33(0,66)* n=50	18(0,18) n=101	14(0,42)* n=33

3.4.3 Floração e mortalidade de ramos

A floração de *M. radula* é anual e a gema terminal desenvolve-se em uma inflorescência do tipo panícula composta e as flores têm pétalas róseas e estames amarelos

(Fig. 6A-B). A formação dos botões florais (Fig. 6C) teve início nas primeiras semanas de março nos dois anos de análise e nos dois ambientes, independente do nível do ramo analisado. A antese se estendeu desde o final de abril até agosto (ou setembro num dos ramos A2 da vereda em 2009). O desenvolvimento e a maturação do fruto foram observados até meados de outubro ou dezembro, podendo se estender até o início do ano seguinte. Com o desenvolvimento reprodutivo, os ramos param de crescer, perdem as folhas paulatinamente e secam (Fig. 6D), podendo ou não desenvolver novos ramos laterais.

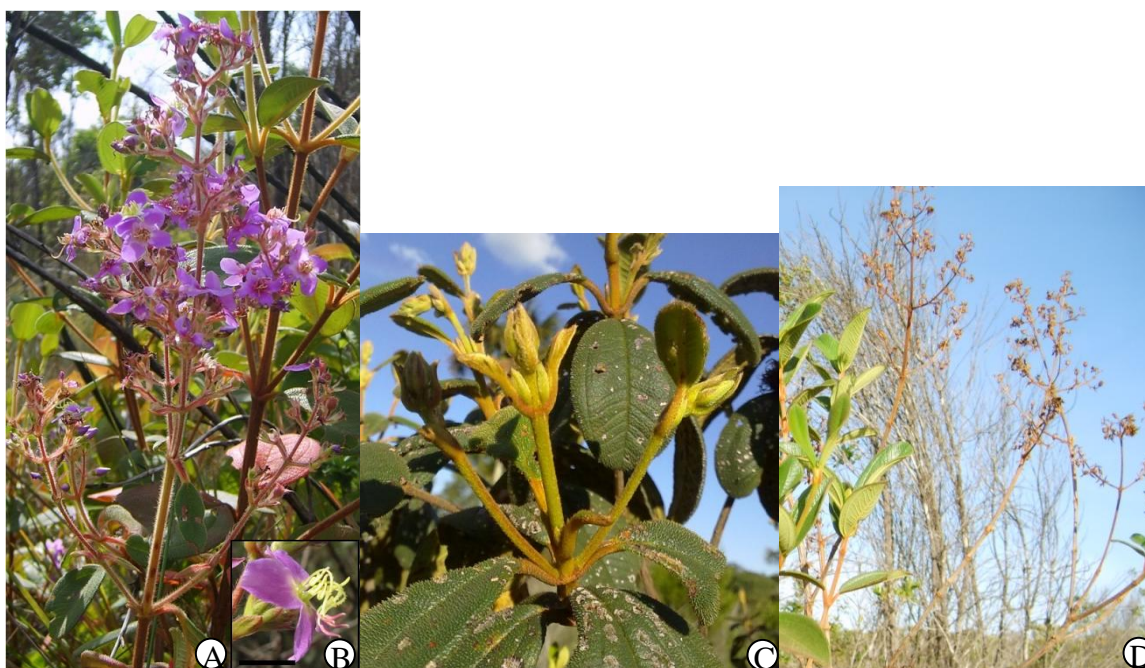


Figura 6. Fases reprodutivas em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. A. Inflorescência do tipo panícula composta. B. Detalhe da flor. C. Botões florais sendo formados na porção terminal do ramo. D. Ramos secos após o período reprodutivo.

A intensidade e o período (Fig. 3B) de floração em *M. radula* são semelhantes à intensidade e período de floração de duas espécies sempre-verdes de Melastomataceae de cerrado, *Leandra lacunosa* e *Miconia albicans* (Damascos *et al.*, 2005) e ao período de floração de *Tibouchina gracilis* (Batalha, 2001), mas diferem de outras espécies da família que apresentaram um período mais longo de floração (Batalha, 2001).

Os indivíduos da vereda florescem proporcionalmente mais do que os do cerrado *sensu stricto* nos níveis de ramos A1 ($z=2,96$; $P<0,05$) e A2 ($z=2,19$; $P<0,05$). No nível A3, o

número de ramos floridos foi igual nos dois ambientes e não apresenta diferença na proporção, apesar da vereda ter um número maior de ramos A3 que o cerrado *sensu stricto* (Tabela 3). Entre os anos a proporção foi significativa somente no ramo A1 da vereda em 2009, onde mais de 50% dos ramos floresceu, enquanto somente 30% dos ramos apresentaram esta fenofase.

As plantas na vereda apresentaram um número maior de ramos mortos que o cerrado *sensu stricto* nos três níveis de ramos (Tabela 3), no entanto, a proporção não difere estatisticamente entre os ambientes ($P > 0,05$).

Tabela 3. Número e proporção de ramos floridos e mortos nos diferentes níveis de ramos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois ambientes. O asterisco diferença significativa com $P < 0,05$ entre os ambientes para cada nível de ramo.

	Ramo A1		Ramo A2		Ramo A3	
	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado
Ramos floridos						
2009	29(0,58) n=50	15(0,30)* n=50	37(0,44) n=84	9(0,31) n=29	-	-
2010	15(0,71) n=21	15(0,46) n=33	35(0,63) n=56	7(0,50) n=14	3(0,17) n=18	3(0,21) n=14
Total	44(0,88) n=50	30(0,60)* n=50	72(0,71) n=101	16(0,48)* n=33	3(0,17) n=18	3(0,21) n=14
Ramos mortos						
2009	28(0,56) n=50	17(0,34) n=50	45(0,54) n=84	19(0,66) n=29	-	-
2010	18(0,82) n=22	21(0,64) n=33	44(0,79) n=56	8(0,57) n=14	9(0,50) n=18	6(0,43) n=14
Total	46(0,92) n=50	38(0,76) n=50	89(0,88) n=101	27(0,82) n=33	9(0,50) n=18	6(0,43) n=14

Considerando a produção e morte de ramos, o crescimento líquido relativo na vereda é da ordem de 67% maior do que no cerrado *sensu stricto* (Tabela 4), pois as plantas da vereda produzem proporcionalmente mais, mas mantém a mesma proporção de morte. O crescimento líquido relativo foi calculado dividindo-se o crescimento líquido absoluto de ramos (número de ramos novos A2 e A3 menos o número destes ramos perdidos) pelo número de ramos inicialmente amostrado (50 ramos) para cada ambiente.

Estes dados indicam que as plantas da vereda têm uma rotatividade maior dos ramos e são mais conservativas do que as do cerrado *sensu stricto*. Segundo Umeki *et al.* (2006), esta alta rotatividade de ramos caracteriza o desenvolvimento de plantas mais jovens, como é o caso dos indivíduos menores da vereda em relação aos indivíduos maiores do cerrado.

Tabela 4. Crescimento líquido relativo entre produção e morte de ramos A2 e A3 de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. por ambiente.

	Vereda	Cerrado <i>sensu stricto</i>
Crescimento absoluto	119-98=21	47-33=14
Crescimento líquido relativo	21/50=0,42	14/50=0,28
Diferença	0,28/0,42=0,67 ou 67%	

3.4.4 Produção e queda de folhas

Macairea radula é uma espécie sempre-verde com filotaxia oposta cruzada e produção de folhas aos pares (coortes) ao longo do ano. A média mensal de produção e queda de folhas é semelhante entre diferentes níveis de ramo e entre os ambientes (Tabela 5).

Tabela 5. Média (\pm erro padrão) de produção e queda foliar para os diferentes níveis de ramos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. na vereda e no cerrado *sensu stricto*. O asterisco indica diferença significativa ($P < 0,05$) entre os ambientes para cada nível de ramo.

	Ramo A1		Ramo A2		Ramo A3	
	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado
Média mensal por ramo (n=23)						
Novas	2,06 ($\pm 0,02$)	2,12 ($\pm 0,05$)	2,04 ($\pm 0,05$)	2,03 ($\pm 0,08$)	1,94 ($\pm 0,10$)	2,29 ($\pm 0,28$)
Perdidas	1,79 ($\pm 0,13$)	1,53 ($\pm 0,10$)	1,72 ($\pm 0,15$)	1,57 ($\pm 0,15$)	1,5 ($\pm 0,19$)	1,79 ($\pm 0,35$)
Total						
Novas	414	510	509	189	45	77
Perdidas (proporção)	407(0,98)	449(0,88)*	462(0,91)	150(0,79)*	16(0,36)	29(0,38)

As folhas começaram a cair três meses após o início da produção nos ramos A1 e A2 e após quatro meses nos ramos A3. A senescência foliar é do tipo sequencial, ou seja, começam a cair da base para o ápice do ramo, na ordem em que são formadas (Larcher, 2000). A queda foliar é simultânea à produção de folhas (Fig. 7A-F).

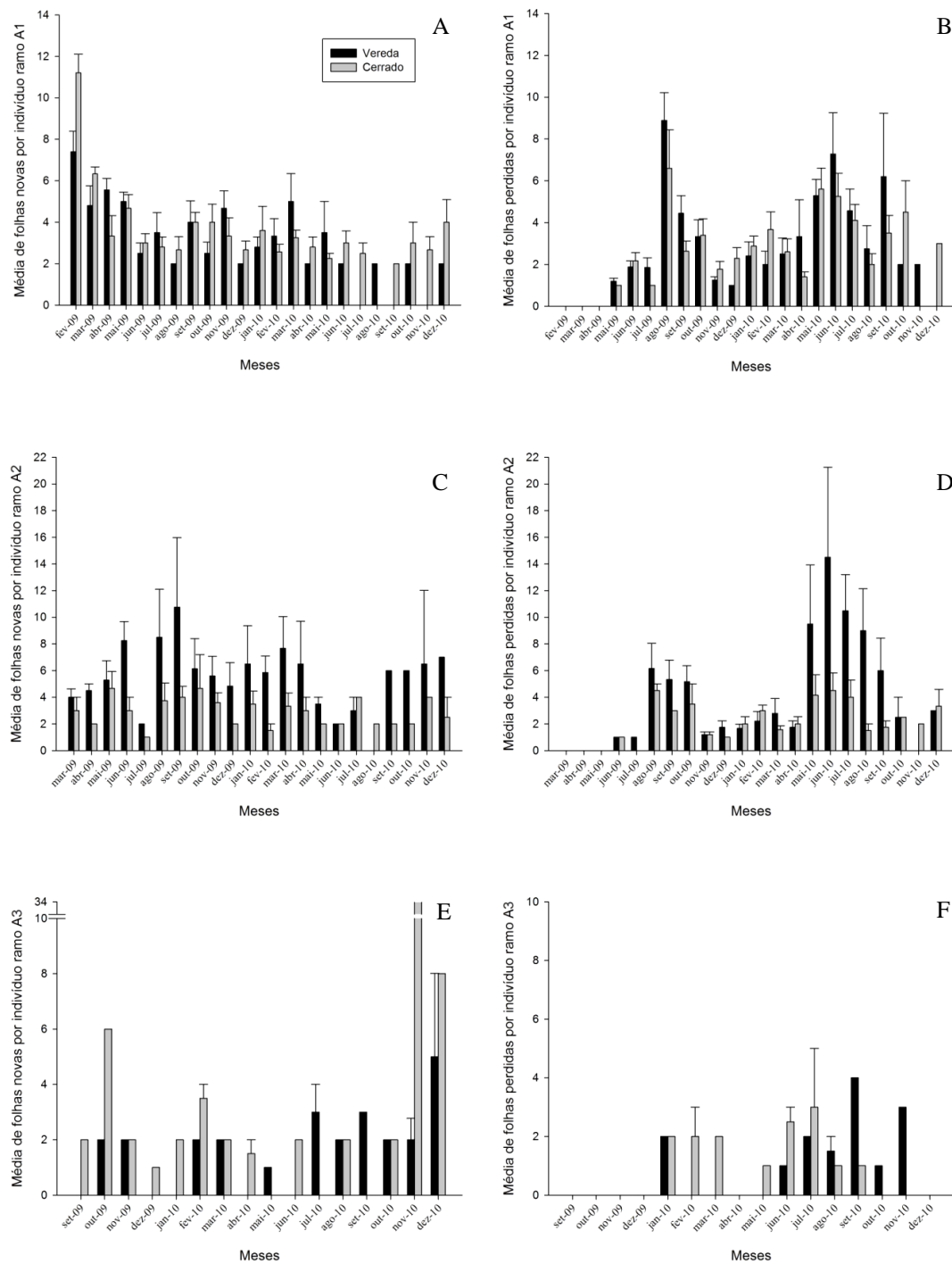


Figura 7. Média (\pm erro padrão, $n=10$) de folhas novas (coluna da esquerda) e perdidas (coluna da direita) de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. ao longo dos meses de estudo na vereda e cerrado *sensu stricto*.

A proporção de folhas perdidas foi significativamente maior nas plantas da vereda do que no cerrado *sensu stricto* nos dois níveis maiores de ramos ($z=5,61$; $P<0,001$ para os ramos A1 e $z=4,17$; $P<0,001$ para os ramos A2 e $z=0,03$; $P>0,05$ para os ramos A3).

Considerando o número total de folhas produzidas e perdidas em cada ambiente, o crescimento líquido relativo foi da ordem de 56% menor para a vereda (Tabela 6). Ou seja, neste ambiente houve menor retenção de folhas do que no cerrado *sensu stricto*. O crescimento líquido relativo foi calculado dividindo-se o crescimento líquido absoluto de folhas (número total de folhas produzidas menos o número total de folhas perdidas pelos ramos A1, A2 e A3) pelo número de ramos inicialmente amostrado (50 ramos) em cada ambiente.

Tabela 6. Crescimento líquido relativo entre produção e queda foliar em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. por ambiente.

	Vereda	Cerrado <i>sensu stricto</i>
Crescimento absoluto	968-885=83	776-628=148
Crescimento líquido relativo	83/50=1,66	148/50=2,96
Diferença	1,66/2,96=0,56 ou 56%	

A queda foliar pode ser associada ao estresse hídrico como uma maneira de evitar perda excessiva de água (Goldstein *et al.*, 2008). Ao compararmos as Fig. 7B e 7D com a Fig. 2, que mostra a variação na altura do lençol freático, podemos verificar que a queda foliar ocorreu nos períodos de maior profundidade do lençol freático, podendo, portanto, ser resultado do estresse hídrico.

3.5 Área foliar específica, potencial hídrico foliar e trocas gasosas

3.5.1 Área foliar específica

As folhas do cerrado *sensu stricto* apresentaram área foliar específica (AFE) significativamente maior nas duas estações ($F_{18}=29,53$; $P<0,0001$ e $F_{18}=8,3$; $P<0,01$, estações

chuvosa e seca, respectivamente). Na vereda, houve efeito da sazonalidade com a área foliar específica maior ($F_{18}=8,96$; $P<0,01$) na estação seca (Fig. 8). No cerrado *sensu stricto*, as folhas praticamente não diferem em valores de área foliar específica ($P=0,99$).

Menores valores de área foliar específica, além de outros parâmetros analisados no capítulo anterior (vide Tabela 1, Capítulo 2) sugerem que as folhas da vereda se comportam como folhas de sol e as do cerrado *sensu stricto* como folhas de sombra (Gratani *et al.*, 2006; Markesteijn *et al.*, 2007).

Além disso, alguns autores tem relatado diminuição da área foliar específica como resposta ao alagamento (Batista *et al.*, 2008), o que pode explicar os valores menores de área foliar específica na vereda na estação chuvosa do que na seca (Fig. 8).

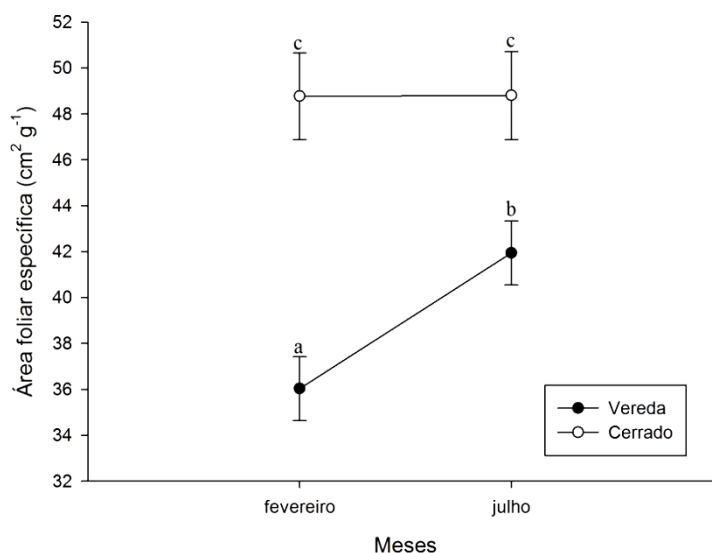


Figura 8. Média (\pm erro padrão, $n=10$) da área foliar específica das plantas de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. da vereda e cerrado *sensu stricto*. Letras diferentes indicam diferença significativa entre ambiente e entre estações.

3.5.2 Potencial hídrico foliar (Ψ_f)

Na estação chuvosa, as plantas da vereda atingiram valores significativamente mais negativos de potencial hídrico foliar na madrugada ($F_{18}=19,71$; $P<0,001$) e ao meio-dia ($F_{18}=30,31$; $P<0,0001$) do que as plantas do cerrado *sensu stricto* (Fig. 9). No entanto, na

estação seca não há diferença estatística significativa entre os ambientes ($F_{18}=2,09$; $P=0,17$ para Ψ_f na madrugada e $F_{18}=1,69$; $P=0,21$ para Ψ_f ao meio-dia).

Comparando os dados de potencial hídrico foliar na madrugada entre as estações, as plantas dos dois ambientes mostraram valores significativamente mais negativos na estação seca do que na estação chuvosa ($F_{18}=34,0$; $P>0,0001$ para as plantas da vereda e $F_{18}=63,78$; $P>0,00001$ para as plantas do cerrado - Fig. 9).

No entanto, quando comparamos os potenciais medidos ao meio-dia, as plantas apresentaram valores significativamente menos negativos na estação seca do que na estação chuvosa para os dois ambientes ($F_{18}=98,3$; $P<0,00001$ para as plantas da vereda e $F_{18}=25,29$; $P<0,0001$ para as plantas do cerrado - Fig. 9). Os valores menos negativos na estação seca sugerem que, provavelmente, esta espécie desenvolveu um controle hídrico para evitar uma perda maior de água nos períodos mais secos do dia.

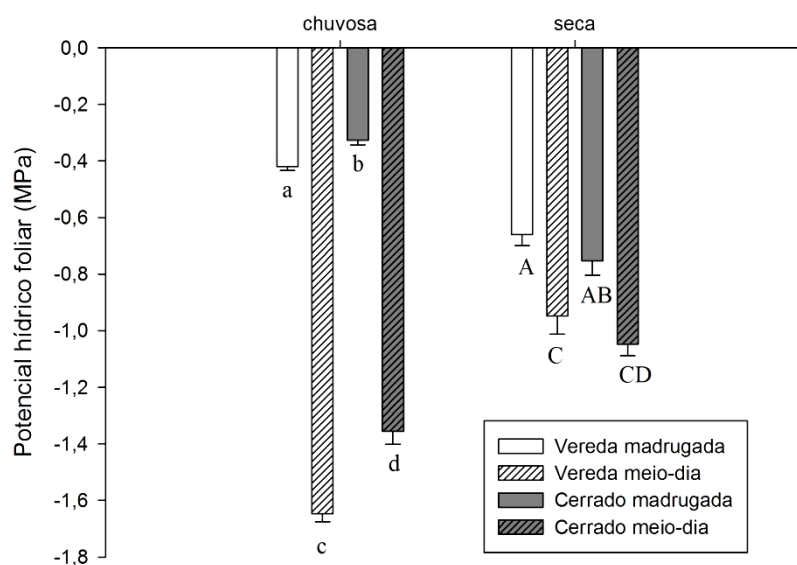


Figura 9. Valores médios e erro padrão ($n=10$) do potencial hídrico foliar na madrugada e ao meio-dia da estação chuvosa (fevereiro) e na estação seca (julho) de 2010 em *Macairea radula* (Bonpl.) DC. Letras diferentes indicam diferença significativa ($P<0,001$) entre ambiente e tamanho de letra diferente indica diferença significativa ($P<0,001$) entre estações.

Macairea radula apresenta sistema radicular superficial nos dois ambientes (ver Fig. 2A e 2D no Capítulo 1 e Fig. 10 abaixo) e não têm acesso à água disponível nas camadas mais

profundas do solo como outras espécies do cerrado, que conseguem balancear o status hídrico através do acesso e da redistribuição hidráulica entre a planta e as diferentes camadas do solo (Franco, 1998; Scholz *et al.*, 2002).



Figura 10. Sistema radicular de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. no cerrado *sensu stricto*. A. Vista de baixo com detalhe para raízes mais grossas de sustentação (seta). B. Vista de cima com detalhe para raiz grossa de sustentação (seta branca) e raízes mais finas superficiais (seta amarela). A fita métrica marca nove centímetros.

Sem este repositório, uma das estratégias que esta espécie parece utilizar para evitar um maior déficit hídrico é a queda foliar, que se mostrou mais intensa na estação seca, principalmente para os indivíduos da vereda (Fig. 7). Redução da superfície de evapotranspiração com a queda de folhas como uma forma de equilíbrio no status hídrico da planta também foi encontrada no trabalho de Williams *et al.* (1997).

Outra estratégia para esta espécie manter o potencial hídrico ao meio-dia menos negativo do que a estação chuvosa é armazenando água nos tecidos internos, como mostrado para algumas espécies do cerrado por Scholz *et al.* (2007). Os autores demonstram nesse trabalho que a água armazenada no xilema ativo e no parênquima do floema, quando liberada, tem um papel importante na regulação hídrica destas espécies.

No caso de *M. radula*, além destes tecidos, a hipoderme, que apresenta células de paredes finas e em alguns pontos da lâmina foliar atinge até dois terços da espessura do

mesófilo na face adaxial (Fig. 6C no Capítulo 2), poderia funcionar também como um reservatório de água e auxiliar no controle hídrico foliar dessa espécie.

Apesar dos valores menos negativos no potencial ao meio-dia na estação seca, as plantas dos dois ambientes mostraram decréscimo nos valores de potencial hídrico foliar na madrugada, em relação à estação chuvosa.

Este mesmo comportamento de desequilíbrio no potencial hídrico foliar da madrugada entre estação chuvosa e seca também foi verificado por Bucci *et al.* (2005) em espécies sempre-verdes e decíduas do cerrado. Nesse estudo, o desequilíbrio no Ψ_f da madrugada foi relacionado à transpiração noturna, com valores mais negativos para o Ψ_f do que para o potencial hídrico (estimado) do solo, sugerindo que a abertura estomatal durante a noite e a alta demanda evaporativa do ar na estação seca dificultaram o restabelecimento do status hídrico na planta (Bucci *et al.* (2005).

3.5.3 Trocas gasosas

As taxas de assimilação em base de área de *M. radula* variaram entre 9,16 e 23,7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (período seco e chuvoso, respectivamente). Os indivíduos da vereda apresentaram as maiores médias nos dois períodos de análise e diferem estatisticamente ($F_{18}=14,24$; $P<0,01$) dos indivíduos do cerrado *sensu stricto* somente na época chuvosa, em fevereiro de 2010 (Tabela 7). Estes valores se encaixam entre aqueles comumente encontrados nas espécies lenhosas de cerrado que varia entre 6 a 20 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Franco, 2002). No entanto, os valores máximos estão um pouco acima da maioria das espécies sempre-verdes características de cerrado *sensu stricto* (Prado e Moraes, 1997; Franco, 1998; Prado *et al.*, 2004) e savanas australianas (Eamus *et al.*, 1999; Choat *et al.*, 2006), como também de espécies características de ambientes úmidos (Lopes e Kursar, 1999; Arruda e Calbo, 2004; Chen *et al.*, 2005).

As plantas da vereda apresentaram sazonalidade com taxas de assimilação significativamente mais altas ($F_{18}=8,88$; $P<0,01$) no período chuvoso. Este efeito não foi significativo para as plantas do cerrado *sensu stricto* ($F_{18}=0,16$; $P=0,69$), apesar dos valores de assimilação em base de área diminuírem no período seco (Tabela 7).

Quando consideramos a assimilação em base de massa (A_{massa}), as médias não diferem significativamente entre os ambientes ($F_{18}=1,52$; $P=0,23$ e $F_{18}=0,50$; $P=0,49$, estação chuvosa e seca, respectivamente), embora as plantas do cerrado *sensu stricto* mostrem valores mais altos de A_{massa} (Tabela 7). A sazonalidade também não teve efeito nos valores de assimilação em base de massa para os dois ambientes ($F_{18}=0,51$; $P=0,48$ para a vereda e $F_{18}=0,08$; $P=0,78$ para o cerrado *sensu stricto*).

O teste de correlação de Pearson não mostrou correlação ($P>0,05$) entre a assimilação em base de área e a área foliar específica para os dois ambientes nas duas estações.

No entanto, os dados anatômicos descritos para as folhas de *Macairea radula* no capítulo anterior mostraram que as folhas da vereda apresentaram mais parênquima fotossintetizante que as plantas do cerrado *sensu stricto* (ver Tabela 1, Capítulo 2). Isso explicaria as maiores taxas de assimilação em base de área apresentadas pelos indivíduos neste ambiente, pois segundo Herrera *et al.* (2009) a maior espessura do parênquima fotossintetizante foi um dos fatores que contribuiu para o melhor desempenho fotossintético em folhas de *Eschweilera tenuifolia*.

Quando consideramos em base de massa, mesmo as folhas da vereda apresentando mais massa por unidade de área e com mais tecido fotossintetizante (ver item 3.5.1 neste capítulo e Tabela 1 no Capítulo 2), a A_{massa} não foi significativamente diferente entre os ambientes. Isto pode ser um indício de que as folhas das plantas na vereda também investem mais em tecido não fotossintetizante do que as folhas do cerrado *sensu stricto*. Pereira *et al.* (2009) constataram que as folhas de espécies que crescem em ambientes não sombreados, como é o caso da zona de fundo da vereda, tendem a investir mais na lignificação dos tecidos do que espécies de ambientes sombreados, caso aqui representado pelos indivíduos do cerrado *sensu stricto*.

A condutância estomática (gs) apresentou valores maiores para a vereda (Tabela 7) com diferença significativa ($F_{18}=16,55$; $P<0,001$) entre os ambientes na estação chuvosa. Na estação seca, as plantas da vereda também apresentaram valores de condutância estomática mais altos do que as do cerrado *sensu stricto*, porém a diferença não foi significativa ($F_{18}=3,09$; $P=0,09$).

A análise através da correlação de Pearson mostrou relação positiva e significativa entre a assimilação em base de área e condutância estomática para as plantas do cerrado *sensu*

stricto tanto na estação chuvosa ($r_p=0,77$; $P<0,01$) quanto na estação seca ($r_p=0,91$; $P<0,001$). Nas plantas da vereda esta relação foi significativa na estação seca ($r_p=0,79$; $P<0,01$), mas não foi significativa na estação chuvosa ($r_p=0,33$; $P=0,35$). Os dados (exceto para a estação chuvosa na vereda), mostram que o aumento na condutância estomática reflete-se no aumento da assimilação de carbono, como verificado para a maioria das plantas estudadas por Prado *et al.* (2004).

No entanto, a falta de correlação entre A_{max} e g_s para as plantas da vereda na estação chuvosa pode ser um indicativo de que as taxas de assimilação de carbono responderam à maior condutância estomática, mas também a outros fatores relacionados ao aparato fotossintético. Alguns estudos têm mostrado que diferenças nos níveis de pigmentos fotossintetizantes e de carotenóides por área da folha (Gratani *et al.*, 2006; Sarijeva *et al.*, 2007), na eficiência do fotossistema II (Rengifo *et al.*, 2005; Rossatto *et al.*, 2010) e na produção e atividade da rubisco (Pezeshki, 1994) também exercem influência nas taxas fotossintéticas entre folhas de sol e sombra.

A disponibilidade de nutrientes no solo também pode afetar indiretamente as taxas de fotossíntese, pois plantas crescendo em solo rico em fósforo mostraram mesofilo com células maiores, maior quantidade de proteínas na célula e maior eficiência na carboxilação, independente da condutância estomática (Jacob e Lawlor, 1991). Além disso, o aumento no suprimento de nitrogênio na folha pode aumentar a atividade da rubisco favorecendo a fotossíntese (Makino e Osmond, 1991).

A variação na altura do lençol freático juntamente com a intensidade do alagamento na zona de fundo da vereda pode ter alterado a disponibilidade destes nutrientes no solo e contribuído para aumentar a eficiência na assimilação de carbono.

Com o alagamento na estação chuvosa, as camadas superficiais da lâmina d'água mantêm-se oxigenadas pela proximidade com a atmosfera e, com a proliferação da microbiota, aceleram a decomposição da matéria orgânica liberando minerais no solo (Ponnamperuma, 1984). Como a intensidade do alagamento é baixa (vide Fig. 2) esta condição é mantida próximo à superfície do solo, e de fácil acesso às raízes superficiais de *M. radula* na zona de fundo da vereda. Além disso, como a parte submersa forma o tecido aerenquimatoso, os efeitos de hipoxia nas partes mais profundas, como produção de substâncias tóxicas e alteração do potencial redox do solo pela saturação são minimizados (Braendle e Crawford, 1999), favorecendo a absorção dos nutrientes disponíveis.

Quando comparamos a eficiência intrínseca do uso da água (EIUA – Tabela 7), as plantas não diferem significativamente entre os ambientes tanto na estação chuvosa ($F_{18}=3,11$; $P=0,09$) quanto na estação seca ($F_{18}=2,2$; $P=0,16$), embora os valores fossem maiores para as plantas do cerrado *sensu stricto* nas duas estações. No entanto, a sazonalidade mostrou diferença significativa para as plantas da vereda ($F_{18}=6,08$; $P<0,05$), mas não para as do cerrado *sensu stricto* ($F_{18}=2,9$; $P=0,10$). Portanto, as plantas mostraram menor eficiência do uso da água na estação seca, pois mesmo com valores um pouco mais altos de condutância estomática, não atingiram as mesmas taxas de fotossíntese em base de área da estação chuvosa. Este efeito da seca sobre os valores de EIUA também foram registrados para a sempre-verde *Ouratea hexasperma* de cerrado *sensu stricto* (Franco *et al.*, 2005).

Tabela 7. Médias (\pm erro padrão, $n=10$) de assimilação em base de área (A_{max}), em base de massa (A_{massa}), condutância estomática (gs), transpiração (E), respiração no escuro (Resp_{es}), eficiência intrínseca do uso da água (EIUA) e área foliar específica (AFE) em plantas de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. nos dois períodos de análise para a vereda e cerrado *sensu stricto*. O asterisco indica diferença significativa ($P<0,05$) entre os ambientes e as letras entre a estação chuvosa (fevereiro) e a seca (julho) para cada ambiente.

	FEVEREIRO		JULHO	
	Vereda	Cerrado	Vereda	Cerrado
A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	20,35($\pm 0,55$) ^a	16,53($\pm 0,85$)*	16,74($\pm 1,08$) ^b	15,9($\pm 1,27$)
A_{massa} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ Kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	73,43($\pm 3,65$)	79,92($\pm 3,80$)*	71,03($\pm 6,14$)	77,67($\pm 7,13$)
gs ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0,41($\pm 0,02$)	0,29($\pm 0,02$)*	0,48($\pm 0,06$)	0,35($\pm 0,05$)
E ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	6,92($\pm 0,46$)	7,23($\pm 0,32$)	6,94($\pm 0,33$)	7,32($\pm 0,92$)
EIUA ($A_{max} \cdot \text{gs}^{-1}$)	50,80($\pm 3,7$) ^a	59,08($\pm 2,88$)	38,01($\pm 3,64$) ^b	52,4($\pm 4,83$)
Resp _{es} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	-2,03($\pm 0,21$)	-1,98($\pm 0,26$)	-2,82($\pm 0,47$)	-2,62($\pm 0,42$)

As plantas dos dois ambientes apresentaram taxas de transpiração semelhantes tanto na estação chuvosa ($F_{18}=0,54$; $P=0,56$) quanto na seca ($F_{18}=0,15$; $P<0,70$) (Tabela 7) e não parecem ser influenciadas pelo status hídrico da planta, como demonstrado pela variação no potencial hídrico (Fig. 9).

Como pode ser observado na Fig. 11 os estômatos de *M. radula* localizam-se nos sulcos da face abaxial, protegidos por uma grande quantidade de tricomas e emergências. Estas características anatômicas funcionam como quebra-vento e mantém o ar parado evitando alterações bruscas na espessura da camada limítrofe junto aos estômatos (Taiz e Zeiger, 2009), podendo contribuir para um melhor controle estomático.

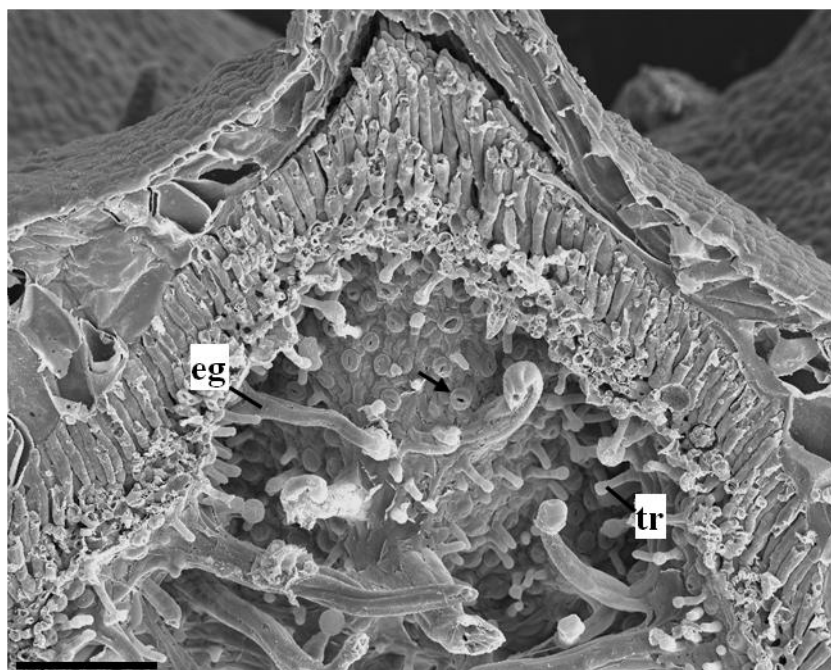


Figura 11. Microscopia eletrônica de varredura da lâmina foliar de *Macairea radula* (Bonpl.) DC. com destaque para a localização dos estômatos (seta), tricomas (tr) e emergências glandulares (eg). Barra: 100 μ m.

As taxas de respiração no escuro ($Resp_{es}$ – Tabela 7) não apresentaram diferenças significativas entre os ambientes tanto na estação chuvosa ($F_{18}=0,01$; $P=0,9$) quanto na seca ($F_{18}=0,10$; $P=0,75$), assim como também não variaram entre o período chuvoso e seco ($F_{18}=2,37$; $P=0,14$ e $F_{18}=1,64$; $P=0,22$, para vereda e cerrado respectivamente).

Esses dados demonstram que as plantas dos dois ambientes são semelhantes no gasto de energia para manutenção do metabolismo celular. Na estação chuvosa, o saldo entre produção e consumo energético foi maior para as plantas da vereda devido às taxas mais altas de assimilação, isso permite maiores investimentos no crescimento da planta como um todo (Larcher, 2000; Taiz e Zeiger, 2009).

Uma parte deste investimento estaria sendo direcionada para a produção de mais camadas de políderme aerenquimatosa nas partes imersas (ver Fig. 2B-C, Capítulo 1), pois como o lençol freático sobe devido ao aumento da precipitação na estação chuvosa (Fig. 2) novas camadas deste tecido são produzidas. A renovação ocorre porque as camadas formadas na estação chuvosa anterior ficam expostas e secam, conforme o lençol freático fica mais profundo com a queda na precipitação.

4 CONCLUSÕES

Após a apresentação e discussão dos resultados podemos concluir que:

- a altura máxima do lençol freático alcançou poucos centímetros acima da superfície do solo na zona de fundo da vereda mesmo na estação chuvosa, diferente do que foi anteriormente relatado para esta mesma zona por Barbosa-Silva (2007) e Costa (2007) confirmando o rebaixamento ao longo dos anos;

- embora as taxas de alongamento do ramo não diferem entre os ambientes, as plantas da vereda demonstram maior investimento na biomassa produzindo mais e perdendo menos ramos laterais;

- a queda foliar parece ser o meio mais eficiente para evitar o ressecamento nos períodos mais secos pelas plantas dos dois ambientes,

- os resultados de fotossíntese em base de área e potencial hídrico indicam que *M. radula* possui um aparato estrutural e fisiológico para suportar o encharcamento parcial do solo durante a estação chuvosa e evitar o déficit hídrico severo na estação seca, o que poderia explicar a amplitude de ocorrência no gradiente vereda-cerrado *sensu stricto*.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHMED, S. NAWATA, E. e SAKURATANI, T. 2006. Changes of endogenous ABA and ACC, and their correlations to photosynthesis and water relations in mungbean (*Vigna radiate* (L.) Wilczak cv. KPS1) during waterlogging. **Environmental and Experimental Botany** **57**: 278-284.

ARMSTRONG, W.; BRANDLE, R. e JACKSON, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica** **43**: 307-358.

ARRUDA, G.M.T. e CALBO, M.E.R. 2004. Efeitos da inundação no crescimento, trocas gasosas e porosidade radicular da carnaúba (*Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore). **Acta Botânica Brasilica** **18**: 219-224.

BARBOSA, A.A.A. 2005. Fenologia, biologia floral e sistemas de polinização em veredas. In: Congresso de Ecologia do Brasil, VII., 2005, Caxambu. **Anais...**São Paulo: SEB.

BARBOSA-SILVA, D. 2007. **Distribuição de espécies de Melastomataceae Juss. ao longo de um gradiente em três fitofisionomias do bioma Cerrado na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina-DF**. Dissertação de Mestrado em Botânica, Universidade de Brasília, Brasília/Distrito Federal.

BATALHA, M.A. e MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brasil): a comparison between herbaceous and woody floras. **Revista Brasileira de Biologia** **60**: 129-145.

BATALHA, M.A.P.L. 2001. **Florística, espectro biológico e padrões fenológicos no cerrado *sensu lato* no Parque Nacional das Emas (GO) e o componente herbáceo-subarbustivo da flora do cerrado *sensu lato***. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. Campinas, São Paulo.

BATISTA, C.U.N.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; MEDRI, C. e PIMENTA, J.A. 2008. Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos fisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica** **22**: 91-98.

BIEMELT, S.; KEETMAN, U. e ALBRECHT, G. 1998. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings. **Plant Physiology** **116**: 651-658.

BLOM, C.W.P.M. e VOESENECK, L.A.C.J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. **Trends in Ecology and Evolution** **11**: 290-295.

BRADFORD, K.J. 1983. Effects of soil flooding on leaf gas exchange of tomato plants. **Plant Physiology** **73**: 475-479.

BRAENDLE, R. e CRAWFORD, R.M.M. 1999. Plants as amphibians. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **2/1**: 56-78.

BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; CAMPANELLO, P. e SCHOLZ, F.G. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. **Trees** **19**: 296-304.

BUCK-SORLIN, G. e BELL, A.D. 1998. A quantification of shoot shedding in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). **Botanical Journal of the Linnean Society** **127**: 371-391.

CASANOVA, M.T. e BROCK, M.A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? **Plant Ecology** **147**: 237-250.

CHEN, H.; QUALLS, R.G. e MILLER, G.C. 2002. Adaptive responses of *Lepidium latifolium* to soil flooding: biomass allocation, adventitious rooting, aerenchyma formation and ethylene production. **Environmental and Experimental Botany** **48**: 119-128.

CHEN, H.; QUALLS, R.G. e BLANK, R.R. 2005. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. **Aquatic Botany** **82**: 250-268.

CHOAT, B.; BALL, M.C.; LULY, J.G.; DONNELLY, C.F. e HOLTUM, J.A.M. 2006. Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. **Tree Physiology** **26**: 657-664.

- COSTA, A. F. da. 2007. **Zonação no gradiente vegetacional Cerrado Típico-Campo Sujo-Vereda na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Brasília-DF**. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. Departamento de Ecologia, Brasília/DF.
- CUNHA, C.N. e JUNK, W.J. 2004. Year-to-year changes in water level drive the invasion of *Vochysia divergens* in Pantanal grasslands. **Applied Vegetation Science** 7: 103–110.
- DAMASCOS, M.A.; PRADO, C.H.B.A. e RONQUIN, C.C. 2005. Bud composition, branching patterns and leaf phenology in Cerrado woody species. **Annals of Botany** 96: 1075-1084.
- DEEGAN, B.M.; WHITE, S.D. e GANF, G.G. 2007. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. **Aquatic Botany** 86: 309-315.
- EAMUS, D.; MYERS, B.; DUFF, G. e WILLIAMS, R. 1999. Seasonal changes in photosynthesis of eight savanna tree species. **Tree Physiology** 19: 665-671.
- EÇA-NEVES, F.F. e MORELLATO, P.C. 2004. Métodos de amostragem e avaliação utilizados em estudos fenológicos de florestas tropicais. **Acta Botanica Brasiliaca** 18: 99-108.
- EITEN, G. 2001. **Vegetação natural do Distrito Federal**. Brasília:SEBRAE/DF.
- FERREIRA, C.S.; PIEDADE, M.T.F.; JUNK, W.J. e PAROLIN, P. 2007. Floodplain and upland populations of Amazonian *Himatanthus sukuuba*: effects of flooding on germination, seedling growth and mortality. **Environmental and Experimental Botany** 60: 477-483.
- FERREIRA, C.S.; PIEDADE, M.T.F.; WITTMANN, A.O. e FRANCO, A.C. 2010. Plant reproduction in the Central Amazonian floodplains: challenges and adaptations. **AoB PLANTS** 2010: plq009, doi: 10.1093/aobpla/plq009.
- FIGUEIRÔA, J.M.; BARBOSA, D.C.A. e SIMABUKURO, E.A. 2004. Crescimento de plantas jovens de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) sob diferentes regimes hídricos. **Acta Botânica Brasilica** 18: 573-580.
- FRANCO, A.C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species. **Planta Ecology** 136: 69-76.

FRANCO, A.C. 2002. Ecophysiology of woody plants. In: OLIVEIRA, P.S. e MARQUIS, R.J. **The cerrados of Brazil**. New York: Columbia University Press.

FRANCO, A.C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L.S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; KOZOVITS, A. R.; RUNDEL, P. e CORADIN, V.T.R. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees** **19**: 326-335.

GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G., FRANCO, A.C. e HOFFMANN, W.A. 2008. Water economy of Neotropical savanna trees:paradigms revisited. **Tree Physiology** **28**: 395-404.

GOMES, A. R. S. e KOZLWOSKI, T.T. 1980. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. **Plant physiology** **66**: 267-271.

GRATANI, L.; COVONE, F. e LARCHER, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees** **20**: 549-558.

HERRERA, A.; ESCALA, M. e RENGIFO, E. 2009. Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. **Brazilian Journal of Plant Physiology** **21**: 301-308.

JACOB, J. e LAWLOR, D.W. 1991. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. **Journal of Experimental Botany** **42**: 1003-1011.

JOLY, C.A. e CRAWFORD, R.M.M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. **Journal of Experimental Botany** **33**: 799-809.

KOLB, R.M.; MEDRI, M.E.; BIANCHINI, E.; PIMENTA, J.A. GILENI, P.C. e CORREA, G.T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida a alagamento. **Revista Brasileira de Botânica** **21**: 305-312.

KOLB, R.M. e JOLY, C.A. 2009. Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: metabolic, morphological and growth responses. **Flora** **204**: 528-535.

KRITICOS, D.J.; SUTHERST, R.W.; BROWN, J.R.; ADKINS, S.W. e MAYWALD, G.F. 2003. Climate change and the potential distribution of an invasive alien plant: *Acacia nilotica* ssp *indica* in Australia. **Journal of Applied Ecology** **40**: 111-124.

- LARCHER, W. 2000. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima.
- LENZA, E. e KLINK, C. A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica** **29** (4): 627-638.
- LOPES, O.R. e KURSAR, T.A. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. **Tree Physiology** **19**: 925-932.
- LYTLE, D.A. e POFF, N.L. 2004. Adaptation to natural flow regimes. **Trends in Ecology and Evolution** **19**: 94-100.
- MAKINO, A. e OSMOND, B. 1991. Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. **Plant Physiology** **96**: 355-362.
- MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. e BONGERS, F. 2007. Light-dependent leaf trait variation 43 tropical dry forest tree species. **American Journal of Botany** **94**: 515-525.
- MEIRELLES, M. L.; GUIMARÃES, A. J. M.; OLIVEIRA, R. C. de; ARAÚJO, G. M. de; RIBEIRO, J. F. 2004. Impactos sobre o estrato herbáceo de Áreas Úmidas do Cerrado. In: AGUIAR, L. M. S.; CAMARGO, A. J. A. (Ed.). **Cerrado: ecologia e caracterização**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados.
- MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P.; AGUILAR, M.A.G. e MANGABEIRA, P.A.O. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany** **50**: 221-231.
- MIELKE, M.S.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P.; MANGABEIRA, P.A.O. e SILVA, D.C. 2005a. Effects of soil flooding on leaf gas exchange and growth of the neotropical Pioneer tree species. **New Forest** **29**: 161-168.
- MIELKE, M.S.; MATOS, E.M.; COUTO, V.B.; ALMEIDA, A.F.; GOMES, F.P. e MANGABEIRA, P.A.O. 2005b. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedling to soil flooding. **Acta Botanica Brasilica** **19**: 905-911.
- MUNHOZ, C.B.R. e FELFILI, J.M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **19**: 979-988.

MUNHOZ, C. B. R e RIBEIRO, J. F. 2008. Veredas. In: **Águas Emendadas**. FONSECA, F.O. (Org.). Brasília: Seduma.

NICOTRA, A.B.; ATKIN, O.K.; BONSER, S.P.; DAVIDSON, A.M.; FINNEGAN, E.J.; MATHESIUS, U.; POOT, P.; PURUGGANAN, M.D.; RICHARDS, C.L.; VALLADARES, F. e VAN KLEUNEN, M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science** **15**: 684-692.

PEREIRA, D.C.; BARROS, C.F. e SCARANO, F.R. 2009. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. **Acta Botanica Brasilica** **23**: 267-273.

PEZESHKI, S.R. 1994. Responses of baldcypress (*Taxodium distichum*) seedlings to hypoxia: leaf protein content ribulose-1,5-biphosphate carboxilase/oxigenase activity and photosynthesis. **Photosynthetica** **30**: 59-68.

PIRANI, F.R.; SANCHEZ, M. e PEDRONI, F. 2009. Fenologia em uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **23**: 1096-1109.

PONNAMPERUMA, F. N. 1984. Effects of flooding on soils. In: KOZLOWSKI, T.T. (Ed.). **Flooding and plant growing**. Academic Press, California, pp. 09-45.

PRADO, C.H.B.A. e MORAES, J.A.P.V. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty Woody species of Cerrado vegetation under field conditions. **Photosynthetica** **33**: 103-112.

PRADO, C.H.B.A.; WENHUI, Z.; ROJAS, M.H.C. e SOUZA, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. **Brazilian Journal of Plant Physiology** **16**: 7-16.

REYS, P.; GALETTI, M.; MORELATTO, L.P.C. e SABINO, J. 2005. Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no Rio Formoso, Mato Grosso do Sul. [On-line]. **Biota Neotropica** **5**(2). São Paulo. Disponível em <http://www.biotaneotropica.org.br>. Acesso em 15 de fevereiro de 2011.

RENGIFO, E.; TEZARA, W. e HERRERA, A. 2005. Water relations, chlorophyll a fluorescence and carbohydrate contents in trees of a tropical Forest in response to flood. **Photosynthetica** **43**: 203-212.

ROSSATTO, D.R. 2008. **Padrões anatômicos, fenológicos, fotossintéticos e de crescimento em espécies arbóreas do cerrado *sensu stricto* e de mata de galeria.** Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. Departamento de Botânica, Brasília/DF.

ROSSATTO, D.R. e FRANCO, A.C. 2008. Expansão e mortalidade de ramos em espécies arbóreas do cerrado *sensu stricto*. **Revista Brasileira de Botânica** **31**: 717-721.

ROSSATTO, D.R.; TAKAHASHI, F.S.C.; SILVA, L.C.R e FRANCO, A.C. 2010. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **24**: 640-647.

ROSSATTO, D.R e KOLB, R.M. 2011. Comportamento fenológico da liana *Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.) Miers (Bignoniaceae) em área de cerradão na Estação Ecológica de Assis-SP. **Revista Brasileira de Biociências** (No prelo).

SABATIER, S. e BARTHÉLÉMY, D. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). **Annals of Botany** **84**: 387-392.

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

SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C. e FRANCO, A.C. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. **Tree Physiology** **22**: 603-612.

SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C., FRANCO, A.C. e MIRALES-WILHELM, F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. **Plant, Cell and Environmental** **30**: 236-248.

SILVA JÚNIOR e M. C.; FELFILI, J. M. 1996. **A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas**. Brasília, DF: Instituto de Ecologia e Meio Ambiente do Distrito Federal.

TAIZ, L. e ZEIGER, E. 2009. **Fisiologia Vegetal**. Artmed, Porto Alegre.

TANNUS, J.L.S.; ASSIS, L.A. e MORELLATO, L.P.C. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina – SP. [On-line]. **Biota Neotropica** 6(3). São Paulo. Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br>. Acesso em 15 de fevereiro de 2011.

UMEKI, K.; SEINO, T.; LIM, E. e HONJO, T. 2006. Patterns of shoot mortality in *Betula platyphylla* in northern Japan. **Tree Physiology** 26: 623-632.

VISSER, E.J.W.; VOESENECK, L.A.C.J.; VARTAPETIAN, B.B. e JACKSON, M.B. 2003. Flooding and plant growth. **Annals of Botany** 91: 107-109.

WALDHOFF, D.; JUNK, W.J. e FURCH, B. 1998. Responses of three Central Amazonian tree species to drought and flooding under controlled conditions. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences** 24: 237-252.

WILLIAMS, R.J.; MYERS, B.A.; MULLER, W.J.; DUFF, G.A. e EAMUS, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. **Ecology** 78: 2542-2558.

ZAR, J. H. 2009. **Biostatistical analysis**. 5ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall.

ZEDLER, J.B. e KERCHER, S. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. **Critical Reviews in Plant Sciences** 3:431–452.

4 CONCLUSÕES GERAIS

Os resultados e discussões apresentados nos capítulos desta tese permitem as seguintes conclusões:

- a presença de tecido aerenquimatoso nas partes submersas e as características escleromorfas foliares habilitam estruturalmente estas espécies a colonizarem a zona de fundo da vereda, com solos sazonalmente alagáveis e exposição à radiação solar direta;

- *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. mostraram plasticidade entre os ambientes com maior desenvolvimento da poliderme aerenquimatoso em resposta ao alagamento e em relação às características foliares quantitativas, com maior massa por unidade de área foliar e maior espessamento nos parênquimas clorofilianos;

- além da plasticidade estrutural evidenciada nos órgãos vegetativos de *Macairea radula* (Bonpl.) DC., esta espécie também apresentou variação fenológica, como por exemplo, nos picos de floração e no crescimento líquido relativo entre produção e queda foliar e de ramos, assim como em alguns parâmetros fisiológicos como potencial hídrico foliar e assimilação em base de área, mostrando diferentes respostas às condições ambientais da zona de fundo da vereda e do cerrado *sensu stricto*.

ANEXOS

ANEXO 1



Figura 1. Fotos das Melastomataceae estudadas. *Lavoisiera bergii* Cogn. (A), *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. (B) e *Macairea radula* (Bonpl.) DC. (C).

ANEXO 2

Tabela com os dados meteorológicos de 2009.

2009	Temperatura média °C	Umidade relativa média (%)	Radiação (kJm⁻²)	Precipitação (mm)	Fotoperíodo (min)
janeiro	21,8	79,7	912,9	206,0	773,3
fevereiro	21,8	78,0	909,1	159,6	753,5
março	22,0	77,0	942,7	71,6	728,2
abril	20,9	81,4	696,1	285,2	702,2
maio	19,8	75,5	694,5	81,8	681,0
junho	18,7	72,6	723,0	10,0	670,5
julho	19,3	60,1	785,5	0,0	675,5
agosto	20,1	59,2	805,2	55,2	693,6
setembro	22,5	64,5	830,3	66,2	718,1
outubro	21,7	78,0	860,6	178,6	744,3
novembro	22,0	76,8	854,8	223,8	767,5
dezembro	21,0	84,4	786,0	373,8	779,5

Tabela com os dados meteorológicos de 2010.

2010	Temperatura média °C	Umidade relativa média (%)	Radiação (kJm⁻²)	Precipitação (mm)
janeiro	22,0	76,4	1058,6	165,6
fevereiro	22,6	73,8	1016,9	198,2
março	22,1	80,0	888,4	184,2
abril	21,4	71,1	828,6	109,4
maio	20,8	69,0	769,2	134,0
junho	19,0	62,0	766,35	0,6
julho	19,2	57,9	802,7	0,0
agosto	20,2	45,3	914,4	1,0
setembro	22,8	41,4	963,0	8,8
outubro	23,0	68,9	889,0	133,6
novembro	20,9	82,4	793,7	269,6
dezembro	21,5	81,6	910,3	326,6

ANEXO 3

Dados de verificação das diferenças nas medidas com os dois aparelhos IRGA utilizados (ADC BioScientific LCpro System e ADC BioScientific LCi System).

Tabela com dados de trocas gasosas com os dois modelos de IRGA utilizados.

	Amax ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		gs ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		E ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	
	LCi	LCpro	LCi	LCpro	LCi	LCpro
Folha 1	11,65	14,63	0,32	0,53	6,98	4,88
Folha 2	16,59	15,28	0,43	0,78	7,92	5,42
Folha 3	15,53	15,88	0,60	0,55	6,42	3,33
Folha 4	13,57	12,22	0,44	0,90	5,90	2,94
Folha 5	15,71	15,00	0,49	0,45	8,29	4,51
Folha 6	10,41	12,16	0,30	0,71	4,67	2,11
Folha 7	14,35	15,21	0,55	0,47	5,45	3,32
Folha 8	10,29	10,24	0,25	0,25	6,11	4,03
Folha 9	10,17	11,37	0,24	0,31	5,86	4,52
Folha 10	11,73	13,53	0,33	0,41	7,30	5,69
Folha 11	14,19	15,59	0,37	0,44	9,25	6,23
Média	13,11	13,74	0,39	0,53	6,74	4,27
Desvpad	2,36	1,94	0,12	0,20	1,36	1,26

ANOVA LCi/LCpro

Assimilação em base de área (Amax: $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Amax	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercept	3964,089	1	3964,089	850,4343	0,000000
Modelo	2,198	1	2,198	0,4715	0,500193
Error	93,225	20	4,661		

Condutância estomática (gs: $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

gs	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercept	4,652134	1	4,652134	174,3975	0,000000
Modelo	0,100013	1	0,100013	3,7492	0,067092
Error	0,533509	20	0,026675		

Transpiração (E: $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

E	SS	Degr. of	MS	F	p
Intercept	666,8941	1	666,8941	388,4360	0,000000
Modelo	33,5467	1	33,5467	19,5395	0,000263
Error	34,3374	20	1,7169		