

**Dimensões da Folha e Herbivoria
em *Miconia cabucu* Hoehne
(Melastomataceae)**

João de Deus Medeiros¹
Berta Lange de Morretes²

¹Professor Adjunto do Departamento de Botânica da UFSC.
Caixa Postal 476, CEP 88040-900, Florianópolis, SC.

²Professora Titular do Departamento de Botânica da USP.

Summary

The defenses found in plants occupying ecologically distinct habitats have received much theoretical and little experimental attention. Rates of herbivory and defensive characteristics of mature leaves were measured in *Miconia cabucu*, a gap-adapted species of tropical rainforest. The leaf size and shape found in *M. cabucu* is not consistent with the general tendency for sun leaves, and/or for plant species that occur and reproduce in disturbances such as treefall gaps or pioneer species, typically adapted to the high light conditions. The leaves are large, hypostomatous, and not lobed. The stomata are small and the densities as great as 1980 per mm². The abaxial surface is densely covered by a mass of stellate hairs. The grazing in mature leaves were more evident than young leaves. Grazing rates were expressed as the percentage of the leaf area damaged. The patterns of defense mechanisms found in *M. cabucu* are discussed in terms of current theories of plant-herbivore interactions.

Key words: Melastomataceae, *Miconia*, leaf, herbivory.

Resumo

As defesas encontradas em plantas explorando habitats ecologicamente distintos têm recebido muita atenção teórica, porém poucas são as abordagens experimentais. Taxas de herbivoria e características defensivas em folhas maduras foram mensuradas em *Miconia cabucu*, uma espécie adaptada a clareiras da floresta tropical. O formato e tamanho das folhas encontrado em *M. cabucu* não é consistente com a tendência geral observada para folhas de sol, e/ou para folhas de espécies vegetais que ocorrem e se reproduzem em áreas abertas como as clareiras ou de espécies pioneiras, tipicamente adaptadas a altas condições de luminosidade. As folhas são grandes, hipostomáticas e inteiras. Os estômatos são diminutos e ocorrem numa densidade que pode chegar a 1980/mm². A superfície abaxial é densamente coberta por tricomas estelares. O pastejo em folhas maduras foi mais evidente do que em folhas jovens. As taxas de herbivoria foram expressas como a percentagem da área foliar danificada. Os padrões de mecanismos defensivos encontrados em *M. cabucu* são discutidos em termos das teorias correntes sobre a interação planta-herbívoros.

Unitermos: Melastomataceae, *Miconia*, folha, herbivoria.

Introdução

A herbivoria em comunidades naturais pode ser acentuada, reduzindo as taxas de crescimento e o sucesso reprodutivo dos indivíduos afetados, influenciando assim na competitividade e conseqüentemente na composição da comunidade. A ampla ocorrência e a variedade de mecanismos defensivos desenvolvidos pelas plantas tem suscitado vários questionamentos quanto a sua relativa efetividade e custos de produção, como também quanto a natureza das forças seletivas que determinam sua evolução. Coley (1983) apresenta uma rápida, porém elucidativa, revisão dos principais trabalhos que contribuíram para a compilação de uma compreensiva teoria concernente aos padrões de defesas anti-herbivoria desenvolvidos pelos vegetais.

Segundo Coley (1983), a maior parte das informações disponíveis sobre interação planta-herbívoros é proveniente de estudos que avaliam a efetividade das defesas específicas do ponto de vista do herbívoro. Cita tam-

bém, como uma tendência geral, a maior elevação na concentração e efetividade das características defensivas, assim como a redução à susceptibilidade ao pastejo, em espécies lenhosas ou de sucessão tardia, em folhas maduras, e em plantas de áreas nutricionalmente pobres.

Teorias que explicam os diferentes padrões de defesas entre espécies vegetais dão ênfase maior aos parâmetros ecológicos, tais como disponibilidade de recursos e conspicuidade aos herbívoros, assumindo que os condicionantes filogenéticos são menos importantes (Baldwin e Schultz, 1988). Contudo, admite-se que os padrões de biossíntese nas plantas são filogeneticamente determinados (Ehrlich e Raven, 1964); assim é indispensável que também se avalie suas interações com os fatores ecológicos.

A planta percebe a eliminação progressiva ou redução da sua folhagem a partir da queda na produtividade primária. Nos ambientes tropicais muitos são os desafios e ameaças que apresentam severidade similar. Se estes desafios provocam uma efetiva redução na aptidão da planta, isto pode ser compensado através de ajustes internos, cujos custos são inferiores àquelas da perda de aptidão. Segundo Janzen (1980), “cada desafio tem de resultar numa pequena diminuição da aptidão global da planta. Isso pode ser manifestado por mudanças tais como a de preferência de habitat, abundância relativa no habitat ou persistência sobre épocas contemporâneas ou evolucionárias”.

Material e métodos

Folhas de *M. cabucu* foram coletadas a partir de árvores crescendo sob condições naturais, no Morro da Lagoa da Conceição, município de Florianópolis, SC (27°35'S-48°29'W). Procedeu-se a coleta das folhas cobrindo as diferentes porções da copa. As folhas foram agrupadas em função de suas dimensões, seguindo a classificação proposta por Raunkiaer (1934).

Para determinação da área foliar e da porção eliminada por herbívoros, procedeu-se a confecção de moldes das folhas em escala natural, usando-se papel buffon. Previamente procedeu-se a confecção de vinte e cinco moldes de 1.0 cm², os quais foram pesados individualmente em balança de precisão, obtendo-se assim os dados necessários para a definição do peso médio de uma área padrão do papel utilizado na confecção dos moldes.

Vinte e cinco moldes de folhas inteiras foram confeccionados e pesados; os dados de peso foram então convertidos para área quadrada por método algébrico. Após esta determinação foram circunscritos nos moldes os contornos das porções eliminadas da lâmina foliar pela ação dos herbívoros, recortados e retirados do molde. Os moldes de papel foram novamente pesados, determinando-se assim a área quadrada persistente e a área removida pelo pastejo. As taxas de herbivoria foram expressas como a percentagem da área foliar danificada.

Os tipos de danos considerados para estimar as taxas de herbivoria incluíram perfurações, galerias, reentrâncias marginais, além de áreas necróticas, as quais podem ter decorrido de ação fúngica, microbiana ou da morte do tecido vegetal como resultado direto do pastejo.

Cálculos de média (\bar{X}), desvio padrão (S), variância (S^2) e coeficiente de variabilidade (V) da amostra foram efetuados.

As coleções dos herbários Barbosa Rodrigues (Itajaí,SC)- **HBR**; Instituto de Botânica de São Paulo (São Paulo,SP)- **SP**; Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (São Paulo,SP)- **SPF**; Departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina (Florianópolis, SC)- **FLOR**; Museu Botânico Municipal (Curitiba,PR)- **MBM**; Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná (Curitiba,PR)- **UPCB**; e Jardim Botânico (Rio de Janeiro,RJ)- **RB**, foram consultadas analisando-se todas as exsicatas referentes a *M. cabucu*, registrando-se as evidências de herbivoria nas folhas do material herborizado.

Resultados

As folhas de *M. cabucu* apresentam-se com cerca de 22.0 cm de comprimento e 11.0 cm de largura, possuindo uma área média de 235.19 cm², situando-se assim na classe de tamanho macrófila pequena (Tabela 1). As folhas são simples, opostas decussadas, simétricas e elípticas, com textura coriácea. O ápice é acuminado e a base cordada, com margens lisas e venação acródroma supra-basal perfeita, com aréolas bem desenvolvidas e de arranjo orientado.

Quando plenamente desenvolvidas as folhas são caracteristicamente discolores, verde escuro na superfície adaxial e ferrugíneas na superfície

Dimensões da Folha e Herbivoria em *Miconia cabucu* Hoehne

abaxial. A coloração ferrugínea decorre da presença de tricomas estelares (Fig. 1 e 2), os quais recobrem praticamente toda a superfície abaxial das folhas. Os estômatos (fig. 3 e 4), restritos à superfície abaxial, são diminutos ($16 \times 11 \mu\text{m}$) e ocorrem numa densidade bastante elevada.

As folhas de *M. cabucu* são intensivamente atacadas por uma grande variedade de herbívoros, de tal maneira que chega a ser raro a obtenção de folhas maduras com a lâmina intacta. Os danos provocados pela herbivoria são mais evidentes nas folhas maduras, porém ataques em folhas jovens também são observados, sendo neste caso, as larvas de lepidópteros os predadores mais comumente encontrados.

A taxa de herbivoria encontrada na amostra analisada foi de 9,376%. Observa-se que o coeficiente de variabilidade é bastante alto (118,70), o que pode ser evidenciado também pelos valores máximo e mínimo de área removida: respectivamente 50,2 e 0,5% da área foliar total (Tabela 1).

Nas coleções dos herbários visitados, o exame do material botânico proveniente de diferentes regiões do país, invariavelmente revelava os característicos sinais da atividade dos herbívoros sobre a lâmina foliar.

Tabela 1 - Área foliar e perdas por herbivoria

Classe tamanho	Área da folha (cm^2)	Área removida (cm^2)	% de área removida
MACP	183,6	41,3	22,5
MESM	78	1,7	2,2
MESG	120,2	4,7	3,9
MACP	183,1	92	50,2
MESG	164	7,8	4,7
MACP	193,3	14,6	7,5
MACP	222	15,8	7,1
MACP	266,6	11,5	4,3
MESG	159,8	30	18,7
MESG	162,2	4,6	2,8
MACP	224	24,2	10,8
MACP	192	59,1	30,7
MACP	283,3	1,7	0,6

J. de Deus Medeiros e B. L. de Morretes

MACM	481,5	51,6	10,7
MACP	314,2	16	5,1
MESG	165,3	5,8	3,5
MESG	154,5	19,6	12,6
MACP	237,1	11,7	4,9
MACM	398	14,1	3,5
MACP	286,7	16,2	5,6
MACP	369,5	2,1	0,5
MACP	183,8	2	1,1
MACP	242,2	5,7	2,3
MACP	337,8	37,3	11
MACP	277,2	21,2	7,6
somatório	5879,9	512,3	234,4
X	235,196	20,492	9,376
S	92,89	21,57	11,13
S ²	8629,15	465,46	124,06
V	39,49	105,27	118,70

MACM: macrófila média; MACP: macrófila pequena; MESG: mesófila grande;
MESM: mesófila média

Dimensões da Folha e Herbivoria em *Miconia cabucu* Hoehne



Figuras 1 e 2 - Tricomas estrelares ferrugíneos da superfície abaxial (MEV)

Figuras 3 e 4 - Pormenores dos estômatos (MEV)

característicos sinais da atividade dos herbívoros sobre a lâmina foliar.

Discussão

M. cabucu é uma espécie que se destaca principalmente pelo grande tamanho de suas folhas, característica que a distingue e facilita seu reconhecimento na floresta (Klein, 1982), detalhe que Hoehne (1933) já destacava quando da descrição da espécie. Este aspecto é particularmente incomum em espécies florestais pioneiras. Parkhurst e Loucks (1972) analisando o tamanho ótimo da folha em relação ao ambiente, afirmam que a eficiência de folhas grandes é acentuada nos locais onde a radiação absorvida é baixa e a velocidade do vento pequena. Inversamente, para folhas pequenas a eficiência maior é observada onde a radiação absorvida e a velocidade do vento são altas. Comentam ainda que isto é consistente com a tendência observada em folhas de sol, que geralmente são pequenas e lobadas, enquanto as folhas de sombra são grandes e menos lobadas. Os autores defendem a hipótese de que a seleção natural para tamanho ótimo de folha, tende para a maximização da eficiência no uso da água. Isto implica que, nos locais com altas temperaturas, folhas grandes podem ser vantajosas onde incida pouca luz, e folhas pequenas onde a luminosidade seja intensa.

Apesar dos autores citados terem assumido o princípio de que a seleção natural induz os organismos a desenvolverem uma combinação de forma e função, ótimas para o crescimento e reprodução no ambiente em que estão vivendo, o modelo da eficiência no uso da água, por eles apresentado, é baseado apenas em variáveis físicas. Estes autores alertam que outros fatores também podem influenciar na determinação do tamanho das folhas, que o modelo é muito geral, e o conhecimento das condições locais e das características da espécie, são fundamentais para se interpretar o fenômeno da seleção de forma e tamanho das folhas.

O padrão de tamanho de folha observado em *M. cabucu*, foge completamente do prognosticado pelo modelo de Parkhurst e Loucks (1972), e aparentemente nenhuma alteração no comportamento das variáveis físicas poderia justificar esta discrepância.

Inversão nos padrões esperados foi também o que encontrou Paixão (1982) em duas espécies do cerrado: *Palicourea rigida* que tem o limbo indiviso e *Mimosa clausenii*, com limbo muito grande dividido e subdividi-

do em folíolos numerosos. A autora comenta que além da resistência aerodinâmica, outros fatores, tais como resistência e comportamento estomático, parecem ser importantes na evolução do tamanho de folha nos cerrados.

A explicação para o estabelecimento do padrão de tamanho de folha numa planta como *M. cabucu*, deve, necessariamente, estar associada a uma variável biótica, qual seja a herbivoria. Efetivamente, além do grande tamanho, a evidência dos danos causados pelo pastejo, traduzida por perdas significantes da lâmina foliar, também é notável. É oportuno também lembrar que, apesar da evolução dos padrões morfológicos nas plantas não estar primariamente associado à interações com animais, como afirma Heslop-Harrison (1986), é certo que esta interação tenha determinado muitas características secundárias. Costa-Lima (1936), por sua vez, refere-se a diversidade de insetos que comumente atacam as folhas de espécies brasileiras de *Miconia*, relacionando uma série de espécies pertencentes a diversas famílias como Tingitidae, Aleyrodidae, Coccidae e Prionidae.

Feeny (1976) e Rhoades e Cates (1976), afirmam que “a evolução dos diferentes mecanismos desenvolvidos pelas plantas contra a herbivoria, se deram em resposta ao risco destas serem percebidas pelos herbívoros, ao custo da defesa, e ao valor da parte da planta diretamente afetada”. Esta teoria sugere que a maior força seletiva que atua na evolução das defesas anti-herbivoria, seria a aparência da planta, ou o risco de ser descoberta pelos herbívoros. O grande tamanho das folhas da espécie em estudo seria, portanto um paradoxo, notadamente numa espécie pioneira, que em geral apresenta baixos níveis de defesas quantitativas como fenóis, fibras, rigidez e altos níveis de nitrogênio e água (Coley, 1983). *M. cabucu* no entanto, apresenta folhas coriáceas com grande quantidade de compostos fenólicos, principalmente nas células do parênquima paliçádico, e com a superfície abaxial recoberta por tricomas estelares ferrugíneos (Medeiros e Funke, 1989; Medeiros, 1993). Estas características poderiam ser associadas a mecanismos anti-herbivoria, que no caso demonstram uma ineficácia quase completa.

Bernays *et al.* (1984) citam que o quinol, uma forma reduzida de quinona, é uma substância que nos vegetais superiores é geralmente associado com a defesa contra insetos herbívoros. Contudo, no caso da miconidina, um quinol que ocorre naturalmente nas espécies de *Miconia*, esta defesa se

mostrou bastante relativa, sendo apenas levemente eficaz contra o ataque de somente uma das seis espécies de insetos testados.

Uphof (1962) lembra que Haberlandt já discutia o valor de substâncias como os taninos na defesa contra insetos, e dizia que este valor foi superestimado, chamando atenção para o fato de que muitos animais, aparentemente, tem uma preferência pela presença de alguma quantidade de tanino em sua alimentação, de sorte que o benefício anti-herbivoria auferido pode não ser muito grande.

A abundância de compostos fenólicos em *M. cabucu*, que é uma espécie pioneira e de rápido crescimento (Medeiros, 1993), contraria o que prediz Coley (1983), e poder-se-ia aventar a hipótese de que o investimento na produção de compostos fenólicos estivesse associado a um mecanismo anti-herbivoria compensatório, induzido pela conspicuidade das folhas. Este fenômeno contudo é relatado para outras espécies de *Miconia*, como *M. nervosa* e *M. barbinervis* (Baldwin e Schultz, 1988), arbustos pioneiros de rápido crescimento, que se desenvolvem em clareiras e apresentam altos níveis de compostos fenólicos. Estes autores sugerem que levantamentos a níveis taxonômicos intermediários (genérico), possam indicar que algumas linhagens apresentam substancial variação nos investimentos em defesa, como foi por eles observado em *Miconia*. Relatam ainda que a concentração de compostos fenólicos e taninos nas folhas, foi substancialmente mais alta nas espécies de *Miconia* adaptadas a clareiras. Nas espécies adaptadas ao ambiente florestal a concentração de taninos encontrada foi seis vezes menor. Baldwin e Schultz contudo, chamam atenção ao fato de terem estudado espécies arbustivas, para as quais a altura pode não ser tão importante para o seu estabelecimento. Para estas espécies, portanto, a relação entre defesas e rápido crescimento pode não ser tão importante quanto o é para espécies arbóreas oportunistas, como *M. cabucu*. Nestes casos o esperado é que a planta se utilize de mecanismos defensivos pouco dispendiosos (Berryman, 1988).

As teorias sobre interações planta-herbívoro geralmente defendem a hipótese de que os metabolitos secundários funcionam primariamente como uma defesa contra herbivoria, e que estas substâncias são produzidas à custa de outras demandas. Alternativamente, Tuomi *et al.* (1988) sugerem que os compostos secundários não apresentam um custo de síntese tão oneroso, e sua acumulação varia como função do balanço carbono/nutriente na planta.

Segundo estes autores, compostos secundários, especialmente os fenólicos, tendem a se acumular em condições onde a deficiência de nutrientes limita o metabolismo primário e o crescimento. Assim, o fenômeno do acúmulo de compostos fenólicos em *M. cabucu*, pode ser antes uma decorrência da pobreza dos solos do que uma resposta defensiva à herbivoria. Esta hipótese fica reforçada quando se analisa os locais de ocorrência da espécie: em geral áreas de encostas degradadas com solos arenosos.

De um modo geral as taxas anuais de herbivoria são mais altas nas folhas jovens do que nas maduras. Coley (1983) encontrou esta situação em 70% das espécies que estudou. Embora sejam mais nutritivas e macias, as folhas jovens, segundo o autor, encerram uma concentração de fenóis de duas a três vezes maior do que as folhas maduras.

Coley (1983) relaciona a pubescência como uma característica defensiva das folhas, particularmente bem representada nas espécies pioneiras, e sugere que a correlação positiva entre densidade de tricomas e injúrias provocadas por herbívoros, indica que estas espécies sejam pobres em defesas. O autor afirma que esta correlação positiva não se deve a um efeito direto dos tricomas, mas sim ao fato destes estarem negativamente correlacionados com os mecanismos defensivos mais efetivos, como a rigidez da lâmina foliar, por exemplo. Contudo, somente a pubescência na superfície abaxial da folha é a característica defensiva positivamente correlacionada com taxas máximas de crescimento.

O fenômeno da herbivoria observado em *M. cabucu*, pode ser interpretado como um fator que provavelmente influenciou na manutenção do grande tamanho das folhas, como um mecanismo compensatório da perda de porções significativas da lâmina foliar. Ou seja, a espécie desenvolveu uma tolerância a níveis acentuados de herbivoria, mantendo altas taxas de crescimento. Segundo Coley (1983) para uma dada taxa de herbivoria, em termos de área foliar removida, o impacto nas pioneiras pode ser menor do que nas espécies persistentes, desde que o custo de produção e manutenção da folha de uma pioneira seja também menor. *M. cabucu* teria assim adotado uma estratégia que envolve a produção de folhas grandes, com uma relativa rigidez e concentração de compostos fenólicos, o que implica um custo de produção mais significativo, associado ainda à pubescência, que é considerada uma defesa qualitativa pouco dispendiosa (Singh *et al.*, 1971), permitindo deste modo, que a área removida, ainda que considerável, não compro-

meta, substancialmente, os níveis de produtividade capazes de suportar altas taxas de crescimento. A produtividade necessária seria mantida pela atividade nas porções persistentes da lâmina foliar. A hipótese aqui aventada é a de que o custo de produção das grandes folhas perenes, com moderados mecanismos de defesa anti-herbivoria, ainda que não altamente eficientes, sejam equivalentes a estratégia de alta rotatividade na produção de folhas menores, pobres em defesas, e de custo de produção mais baixo. As características do fenômeno da herbivoria em *M. cabucu* corrobora a hipótese apresentada por Mattson *et al.* (1988), que afirmam que quando a capacidade de tolerância é alta, qualquer mecanismo defensivo pode ser selecionado, como imunidade, defesa imediata, defesa tardia ou somente tolerância, mas este último é o mecanismo mais provável, pois seu custo é, na média, mais baixo.

O papel dos tricomas na defesa contra herbivoria, no caso específico de *M. cabucu*, seria secundário. Sua relação com mecanismos de redução das perdas de água por evapotranspiração parece mais óbvia. Esta relação dos tricomas estelares com a redução da evapotranspiração reveste-se de uma importância fundamental, principalmente em espécies que, como *M. cabucu*, exploram ambientes abertos, relativamente altos, que sistematicamente expõe os indivíduos ao efeito dos ventos. O emaranhado formado pelo entrelaçamento dos braços dos tricomas estelares cria uma terceira superfície que praticamente isola a face abaxial da epiderme do ar circundante. Com a criação deste espaço sem vento, entre a superfície abaxial propriamente e a superfície criada pela junção dos braços dos diversos tricomas, as trocas gasosas através dos diminutos estômatos ficam reduzidas. Uphof (1962) comenta que Haberlandt (1918) já ressaltava a importância da criação deste espaço sem vento, especialmente para plantas que exploram regiões onde ventos secos prevalecem.

Além do efeito decorrente da rápida remoção do vapor d'água liberado durante a evapotranspiração, o vento pode também, por seu efeito abrasivo, causar danos à folha, resultando no aumento das taxas de transpiração cuticular (Jeffree, 1986).

A variação no tamanho, forma, espessura, estrutura e frequência estomática da folha, tem uma influência profunda e direta nos índices de transferência de calor, vapor d'água e dióxido de carbono entre a folha e o ambiente. As transferências superficiais de calor e massa se dão pela difu-

são molecular através de uma fina película de ar, chamada camada limítrofe laminar, que fica em contato direto com a superfície. O tamanho da folha afeta as trocas gasosas indiretamente através do seu efeito sobre a espessura da camada limítrofe. Folhas grandes com camadas limítrofes profundas tendem a impedir a perda de calor mais do que o fazem as folhas pequenas e então se aquecem mais com a radiação solar (Willmer, 1986).

A enorme densidade dos estômatos em *M. cabucu*, que atinge a média de 1980/mm² (Medeiros e Funke, 1989), apesar do reduzido tamanho, e a maior retenção da radiação absorvida, com o conseqüente aquecimento da lâmina foliar, são aspectos conflitantes com aqueles prognosticados como adaptativos para o tipo de ambiente explorado por *M. cabucu*. A grande densidade de estômatos é uma característica de várias espécies de *Miconia* (Napp-Zinn, 1984), e sua manutenção em *M. cabucu*, certamente está relacionada à proteção proporcionada pelos tricomas e depósitos cerosos na superfície periclinal externa das células estomáticas e adjacentes. A profundidade da camada limítrofe, decorrente do grande tamanho da folha, com o conseqüente aquecimento da lâmina foliar, pode ter influenciado no padrão de distribuição da espécie, condicionando sua ocorrência em terrenos mais elevados e sujeitos a ação direta dos ventos litorâneos, que proporcionam o resfriamento da lâmina foliar.

Wurdack (1986) afirma que os paralelismos na evolução dos tricomas em Melastomataceae ocorreram com muita freqüência, notadamente em *Miconia*. Sugere também a hipótese da proteção contra artrópodos predadores como explicação para a grande diversidade de tricomas observada na família. Como já comentamos anteriormente, a pubescência é considerada uma defesa qualitativa pouco dispendiosa e também de eficácia relativa.

Várias observações sobre a relatividade na eficácia dos tricomas como inibidores do processo de herbivoria foram apresentados pôr diversos autores. Ludwig (1895) relata que muitos animais, longe de serem detidos pelos tricomas, se utilizam destes na alimentação. Renner (1910) observou que formigas e pequenos besouros podem se locomover facilmente sobre pecíolos fortemente pubescentes, e que, mesmo retardando a multiplicação de afídios, a pubescência também não se mostrou uma proteção efetiva contra o ataque destes organismos. Netolitzky (1932, *apud* Uphof, 1962), também chega a mesma conclusão observando a resistên-

cia de algumas variedades de rosas, fortemente pubescentes, ao ataque de *Aphis rosae*. Numa revisão mais recente Southwood (1986) também cita uma série de exemplos que levam a conclusões similares.

Em *M. cabucu*, onde observa-se uma grande diversidade de tricomas durante o desenvolvimento da plântula, e em menor grau durante a ontogênese da folha, fica evidenciado a fragilidade da defesa anti-herbivoria proporcionada por estes, já que praticamente todas as folhas sofrem os efeitos da predação. Contudo, não estamos negando a validade da hipótese apresentada por Wurdack (1986) para explicar a diversidade dos tricomas em Melastomataceae, mas apenas interpretando a manutenção da intensa pubescência na superfície abaxial das folhas maduras de *M. cabucu*, como uma resposta adaptativa fortemente associada à economia hídrica, e não à defesa anti-herbivoria. Ou seja, ainda que o processo de derivação filogenética, que resultou na criação da enorme diversidade dos tricomas que se observa em Melastomataceae, tenha sido primariamente impulsionado pelo fenômeno da herbivoria, em alguns casos estes tricomas passaram a assumir outras funções, não diretamente associadas à defesa contra herbívoros predadores. No caso dos tricomas estelares, adensados na superfície abaxial, típicos de *Miconia*, e considerados como um caráter apomórfico (Judd e Skee, 1991), muito provavelmente a associação do valor adaptativo dos mesmos com a economia hídrica passou a ser determinante na continuidade de seu processo de derivação filogenética.

Referências bibliográficas

- Baldwin, I.T. and Schultz, J.C. (1988). Phylogeny and the patterns of leaf phenolics in gap and forest-adapted *Piper* and *Miconia* understory shrubs. *Oecologia*, 75: 105-109.
- Bernays, E., Lupi, A., Marini Bettolo, R., Mastrofrancesco, C. and Tagliatesta, P. (1984). Antifeedant nature of the quinone primin and its quinol miconidin from *Miconia* spp. *Experientia*, 40: 1010-1011.
- Berryman, A.A. (1988). Towards a unified theory of plant defense. In: W.J. Mattson, J. Levieux, C. Bernard-Dagan (editores). *Mechanisms of woody plant defenses against insects (search for pattern)*. Springer-Verlag. New York, pp. 39-55.

- Coley, P.D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, **53** (2): 209-233.
- Costa-Lima, A.M. (1936). *Terceiro catálogo dos insectos que vivem nas plantas do Brasil*. Directoria de estatística da produção, M.A. Rio de Janeiro, 464pp.
- Ehrlich, P.R. and Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, **18**: 588-608.
- Feeny, P.P. (1976). Plant apparency and chemical defense. In: J. Wallace and R.L. Mansell (editores). *Biochemical interactions between plants and insects. Recent advances in phytochemistry*. Vol. 10. Plenum Press. New York, pp. 1-40.
- Heslop-Harrison, J. (1986). The insect and the plant surface: a conspectus. In: B.E. Juniper and R. Southwood (editores). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold. London, pp. 333-339.
- Hoehne, F.C. (1933). Observações e quatro novas espécies arborescentes do incipiente jardim botânico do Estado de São Paulo. *Ostenia*, **1**: 287-304.
- Janzen, D.H. (1980). *Ecologia vegetal nos trópicos*. Coleção Temas de Biologia Vol. 7. EPU-EDUSP, São Paulo, 79pp.
- Jeffree, C.E. (1986). The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution. In: B.E. Juniper and R. Southwood (editores). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold. London, pp. 23-64.
- Judd, W.S and Slean, J.D. (1991). Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). IV. generic realignments among terminal-flowered taxa. *Bull. Florida Mus. Nat. Hist. Biol. Sci.*, **36**(2): 25-84.
- Klein, R.M. (1982). Contribuição à identificação de árvores nativas nas florestas do sul do Brasil. *Silvicultura*, **16A** (1): 421-440.
- Ludwig, F. (1895). *Lehrbuch der biologie der pflanzen*. Stuttgart, 245pp.
- Mattson, W.J., Lawrence, R.K., Haack, R.A., Herms, D.A. and Charles, P.J. (1988). Defensive strategies of woody plants against different insect feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. In: W.J. Mattson, J. Levieux, C. Bernard-Dagan (editores). *Mechanisms of woody plant defenses against insects (search for pattern)*. Springer-Verlag. New York, pp. 3-38.

- Medeiros, J.D. e Funke, D.S. (1989). Vascularização e anatomia foliar de *Miconia cabucu* Hoehne (Melastomataceae). *Ínsula*, 19: 79-94.
- Medeiros, J.D. (1993). *Anatomia e embriologia de Miconia cabucu Hoehne (1933)-(Melastomataceae-Miconieae)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, 191 pp.
- Napp-Zinn, K. (1984). Anatomie des Blattes II. Blattanatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. In: H.J. Braun, S. Carlquist, P. Ozenda & I. Roth (editores). *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Bd 8, T28, Gebrüder Borntraeger. Berlin, 1431pp.
- Paixão, I.L.S.C. (1982). Estudo do tamanho de folha do cerrado e a resistência aerodinâmica. *Silvicultura*, 16A: 505-524.
- Parkhurst, D.F. and Loucks, O.L. (1972). Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, 60: 505-537.
- Raunkiaer, C. (1934). *The life form of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford, 632pp.
- Renner, O. (1910). Nochmals zur Ökologie der behaarung. *Flora*, 100: 140.
- Rhoades, D.F. and Cates, R.G. (1976). Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: J. Wallace and R.L. Mansell (editores). *Biochemical interactions between plants and insects. Recent advances in phytochemistry*. Vol 10. Plenum Press. New York, pp. 168-213.
- Singh, B.B., Hadley, H.H. and Bernard, R.L. (1971). Morphology of pubescence in soybeans and its relation to plant vigor. *Crop Science*, 11: 13-16.
- Southwood, R. (1986). Plant surface and insects - an overview. In: B.E. Juniper and R. Southwood (editores). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold. London, pp. 1-22.
- Tuomi, J., Niemela, P., Chapin, F.S., Bryant, J.P. and Sirén, S. (1988). Defensive responses of trees in relation to their carbon/nutrient balance. In: W.J. Mattson, J. Levieux, C. Bernard-Dagan (editores). *Mechanisms of woody plant defenses against insects (search for pattern)*. Springer-Verlag. New York, pp. 57-72.
- Uphof, J.C.T. (1962). Plant hairs. In: K. Linsbauer (editor). *Handbuch der Pflanzenanatomie*. B 4, T 5, Gebrüder Borntraeger. Berlin, 292 pp.

Dimensões da Folha e Herbivoria em *Miconia cabucu* Hoehne

- Willmer, P. (1986). Microclimatic effects on insects at the plant surface. In: B.E. Juniper and R. Southwood (editores). *Insects and the plant surface*. Edward Arnold. London, pp. 65-80.
- Wurdack, J.J. (1986). Atlas of hairs for neotropical Melastomataceae. *Smithsonian Contributions to Botany*, 63: 1-80.