

ESPÉCIES PIONEIRAS E CLIMÁDICAS DA FLORESTA OMBRÓFILA
DENSE: ANATOMIA FOLIAR COMPARADA
PIONEER AND CLIMAX SPECIES OF TROPICAL WET FOREST: LEAF
ANATOMY COMPARED

PAULO CESAR POETA FERMINO JUNIOR¹

MARIA TEREZINHA SILVEIRA PAULO²

ADEMIR REIS²

MARISA SANTOS²

RESUMO

A sobrevivência de espécies arbóreas em ambientes iluminados ou sombreados depende, entre outros fatores, das adaptações morfo-anatômicas de suas folhas. Com o objetivo de comparar espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica), foram analisadas características quantitativas e qualitativas, em microscopias óptica e eletrônica de varredura, das folhas de: *Cecropia glaziovii* Sneth. e *Trema micrantha* (L.) Blume, espécies pioneiras; *Bathysa australis* (St. Hill.) Hook ex Sch. e *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra, espécies climáticas. Foram usadas folhas frescas e folhas fixadas em glutaraldeído 2,5%, em tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2. Para microscopia eletrônica de varredura as amostras foram desidratadas e depois imersas em HMDS. As espécies pioneiras, em relação às climáticas, apresentam maior densidade estomática, maior comprimento das células-guarda e maior espessura do parênquima paliádico e da membrana cuticular. Características estruturais e ultra-estruturais, tais como, presença de franja cuticular e de hidrênquima e grande densidade de tricomas, em plantas pioneiras, são evidências da adaptação de *C.glaziovii* e de *T. micrantha* à intensa luminosidade. O estudo revelou que a análise de uma característica

¹ Biólogo – Depto. Botânica, UFSC

² Docentes do Depto. Botânica, CCB, UFSC – CEP 88040-900 – Florianópolis/SC – E-mail: marint@mbox1.ufsc.br

isolada pode levar a interpretação errônea referente à adaptação, sendo necessário considerar-se o conjunto das características quantitativas e qualitativas da morfologia externa e interna das folhas.

Palavras-chave: folhas de sol/sombra, *Cecropia glazioui*, *Trema micrantha*, *Bathysa australis*, *Psychotria nuda*

ABSTRACT

The survival of forest species in shadowed or sunny environments depends on the leaf morpho-anatomic adaptations between the others factors. With the objective of compare forest species from distincts successional processes of the tropical wet forest (Atlantic Rainforest), we search, in light and scanning electron microscopy, the leaves quantitative and qualitative features of four species: *Cecropia glazioui* Sneth. and *Trema micrantha* (L.) Blume, pioneer species; *Bathysa australis* (St. Hill.) Hook ex Sch. and *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra, climax species. Fresh material was used and fixed in glutaraldeido 2,5%, in sodium phosphate buffer 0,1M, pH 7,2. For scanning electron microscopy the samples were dehydrated and later immersed in HMDS. The pioneer species, with regard to climax species, present a higher stomatal density, guard cells more length, palisade parenchyma more development and cuticle more thickness. The structural and ultrastructural features, like the cuticular fringe, the hydrenchyma and bigger hairs density, in the pioneer species, are the adaptation proofs to intensive light of *C. glazioui* and *T.micrantha*. The results revealed that analysis of only one features can carry out to mistaken interpretation in relating to an adaptation. In this manner we need to take into consideration the set of the quantitative and qualitative features of the leaves outer and inner morphology.

Keywords: sun and shade leaves, *Cecropia glazioui*, *Trema micrantha*, *Bathysa australis*, *Psychotria nuda*

INTRODUÇÃO

A Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica), tipologia florestal melhor estudada em Santa Catarina, tem composição florística muito variada, sendo constituída por espécies com adaptações distintas quanto à utilização energética nas comunidades. Segundo Piña-Rodrigues *et al.* (1990), três categorias ecológicas sucessionais podem ser reconhecidas nas Florestas Tropicais: espécies pioneiras, oportunistas e climácicas,

as quais apresentam síndromes próprias relacionadas com as características ambientais. Esses autores ainda ressaltam que para cada etapa da sucessão existe uma condição ambiental distinta, para a qual as espécies necessitam de uma série de estratégias de adaptação de modo a assegurar a sobrevivência e a reprodução. Dentre essas estratégias, as estruturas morfo-anatômicas das folhas, em espécies florestais, têm grande relevância na adaptação às diferentes condições ambientais, como no caso das espécies pioneiras, localizadas em ambientes mais iluminados, ou das espécies climácicas, encontradas em ambientes mais sombreados.

Por influência das condições ambientais, têm sido registradas, por diversos autores, variações quantitativas nas estruturas foliares. Por exemplo, com o aumento da intensidade luminosa, a densidade estomática aumenta (Ashton & Berlyn 1994; Lee *et al.* 1997) e as dimensões das células-guarda e do poro estomático reduzem (Abrans *et al.* 1992). As folhas de sol, comparadas com as de sombra, tendem a ter lâminas foliares menores e mais espessas (Napp-Zinn 1984). Segundo Boardman (1977) folhas de sol de mesófitas são espessas com uma ou múltiplas camadas de parênquima paliçádico, sob a epiderme adaxial, seguido de parênquima esponjoso relativamente delgado. Geralmente tem sido constatado que o maior espessamento da lâmina foliar é resultante do maior desenvolvimento do parênquima paliçádico, como observado por Cao (2000), para diversas espécies florestais arbóreas. Rôças *et al.* (2001) constataram que, com o aumento da quantidade de luz, há tendência de aumento do número de camadas do paliçádico e também da parede externa das células epidérmicas. O arranjo colunar das células do parênquima paliçádico facilita a penetração de luz no parênquima esponjoso (Vogelmann & Martin 1993). As células em paliçada atuam como guias de luz, transmitindo-a através da forma tubular dos vacúolos e espaços intercelulares (Terashima & Inoue 1984). Dickison (2000) ressalta que o aumento em espessura da epiderme da face adaxial e da cutícula pode evitar irradiações excessivas, auxiliando na manutenção de níveis ótimos de temperatura interna. Esse autor ainda refere que a membrana cuticular pode variar na espessura, apresentando-se mais espessa sob maior intensidade de luz. Reed & Tukey (1981) salientam que essa membrana tem significado adaptativo fundamental por reduzir a perda hídrica.

Nesse trabalho foram investigados aspectos qualitativos e quantitativos da lâmina foliar de quatro espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa, sendo duas, *Cecropia glazioui* Sneth. e *Trema micrantha* (L.) Blume, de estágio inicial de sucessão ecológica (espécies pioneiras) e outras duas, *Bathysa australis* (St. Hill.) Hook. ex Sch. e *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra., de estágio final de sucessão (espécies climácicas).

MATERIAIS E MÉTODOS

Folhas totalmente expandidas de duas espécies pioneiras (*Cecropia glazioui* Sneth. e *Trema micrantha* (L.) Blume) e de duas espécies climácicas (*Bathysa australis* (St. Hill.) Hook. ex Sch. e *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra) foram coletadas no

Parque Botânico do Morro Baú, Ilhota, Estado de Santa Catarina. O parque, considerado como “Área Piloto dentro da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica”, encontra-se situado nos municípios de Ilhota e Luiz Alves, no Estado de Santa Catarina, entre as coordenadas 26°47'10"– 26°50'15" S e 48°55'33"– 48°57'25" W (<http://www.cttmar.univali.br/~hbr/bau.htm>, em 05/10/2004). O clima é tropical úmido, sem registro de uma estação seca e as temperaturas médias não são inferiores a 15°C (Atlas de Santa Catarina 1986).

Algumas folhas foram mantidas frescas, sob refrigeração. Para determinação da área foliar, o contorno das folhas foi delimitado em papel e os moldes foram recortados e medidos. A massa desses moldes foi relacionada com a massa de um centímetro quadrado do mesmo papel, para obter valores de área foliar em cm². Para observações da superfície epidérmica, em regiões intercostais da folha de *C. glazioui*, em microscopia óptica, foram feitos cortes paradérmicos, seguindo-se com diafanização em hipoclorito de sódio e reação com lugol (Johansen 1940). Para as demais espécies, usou-se a técnica de impressão em esmalte da superfície foliar (Kamaludin & Grace 1992). Para a avaliação da densidade estomática, foram projetadas imagens sobre área delimitada e com dimensões conhecidas, utilizando câmara clara acoplada em microscópio óptico. Para obtenção das dimensões das células-guarda e do poro estomático foi usada ocular com escala micrometrada.

Pequenas partes de outras folhas, para análise e determinação das espessuras da epiderme e tecidos do mesofilo, foram fixadas em glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,1 M, com pH 7,2., desidratadas em série etílica e infiltradas em hidroxietilmetacrilato. Secções transversais, feitas em micrótomo de rotação, com 7 mm de espessura, foram coradas com azul de toluidina 1% (Ruzin 1999). Para evidenciar a membrana cuticular foram feitas secções transversais, em material fresco, com auxílio de lâminas de barbear, e corados com sudan III (Costa 1982). Para determinar as espessuras dos tecidos foi usada ocular com escala micrometrada.

Para cada parâmetro determinado foi calculado o número mínimo amostral (Sokal & Rohlf 1969). As médias obtidas para as quatro espécies foram comparadas por análise de variância e teste Tukey (ao nível de significância de 5%), através do programa computacional Statgraphics (1993).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A classificação das folhas de *C. glazioui*, *T. micrantha*, *P. nuda* e *B. australis*, conforme proposta de Hickey (1979) é apresentada na Tabela 1. Alguns aspectos morfológicos das folhas destas espécies (Fig. 1-4) são relevantes do ponto de vista ecológico. Em *C. glazioui*, apesar da grande dimensão das folhas, essas são lobadas, com longos pecíolos e distribuídas em pequeno número na copa evitando, assim, o

auto-sombreamento. Em *T. micrantha*, as folhas são inteiras e numerosas, mas o reduzido tamanho e a arquitetura de sua distribuição na copa (ápices caulinares bastante ramificados) asseguram a passagem de luz. Em *P. nuda* as folhas não são grandes e não possuem recortes. *Bathysa australis* apresenta folhas grandes, mas também exibe arquitetura que possibilita evitar auto-sombreamento, dispondo suas folhas de modo a captar melhor a já reduzida intensidade luminosa que atinge o interior da floresta.

A maior área foliar ocorreu em *C. glazioui* (3259 cm²), e as menores em *T. micrantha* e *P. nuda*. Valor intermediário de área foliar ocorre em *B. australis* (2238 cm²). Os dados referentes à área foliar (Tab. 2) não indicam tendência de maiores valores em espécies climáticas e menores em espécies pioneiras, fato frequentemente relatado por diversos autores, como em Napp-Zinn (1984), os quais comparam folhas mais e menos sombreadas de uma mesma espécie.

Nas quatro espécies estudadas, as folhas são hipoestomáticas. Dickison (2000) salienta que o posicionamento dos estômatos na superfície abaxial das folhas é um fator relevante para a redução das taxas de transpiração. Em *C. glazioui* e *T. micrantha*, os estômatos são do tipo anomocítico, e em *B. australis* e *P. nuda* são do tipo paracítico, correspondendo assim aos tipos referidos por Metcalfe & Chalk (1957), para os respectivos gêneros. Em *C. glazioui* os estômatos estão protegidos por uma densa malha de tricomas filiformes (Fig. 5 e 6) e em *T. micrantha* também ocorrem alguns tricomas filiformes (Fig. 7), porém destaca-se a presença da franja cuticular contornando o poro estomático (Fig. 8). Assim, essas estruturas, tricomas e franja cuticular, provavelmente estão relacionadas com a redução da transpiração nas espécies pioneiras, as quais estão sujeitas a intensas luminosidades. Em vista frontal da face abaxial das folhas de espécies climáticas, *B. australis* (Fig. 9 e 10) e *P. nuda* (Fig. 11 e 12), não se observam estruturas que poderiam limitar a transpiração. A deposição de ceras epicuticulares é bem mais evidente nas espécies pioneiras (Fig. 13 e 14) do que nas climáticas (Fig. 15 e 16).

Com relação às dimensões das células-guarda (Tab.2), o maior comprimento foi observado em *P. nuda* (33,96µm) e o menor em *C. glazioui* (23,54µm), enquanto a maior largura ocorre na espécie pioneira *T. micrantha* (7,44µm) e a menor também para a espécie pioneira *C. glazioui* (4,83µm). Segundo Abrans *et al.* (1992), quando há aumento da intensidade luminosa no ambiente, a perda de água pode ser minimizada pela redução do tamanho das células-guarda. Vieira & Gomes (1995), estudando a anatomia foliar de *Bauhinia radiata* Vell. em ambientes de sombra e de luz, constatam redução no tamanho dos estômatos. Duz (2001), estudando plantas crescendo em diferentes intensidades luminosas, registra para *B. australis* a diminuição do tamanho dos estômatos com o aumento de luminosidade. Sob o aspecto ecológico, nas espécies em estudo, o comprimento das células-guarda apresentou a tendência de maiores valores em folhas de sombra; entretanto, a largura das células-guarda não apresentou nenhuma tendência de maior valor em climáticas ou pioneiras (Tab 2).

O maior comprimento do poro estomático foi observado na espécie climácica *P. nuda* (18,02 μ m) e o menor comprimento ocorre na espécie pioneira *C. glazioui* (12,47 μ m). Para a largura do poro (Tab. 2), o maior valor ocorre na espécie pioneira *T. micrantha* (8,30 μ m) e a menor largura do poro foi verificada na espécie climácica *B. australis* (4,63 μ m). Abrans *et al.* (1992) constatarem redução no tamanho do poro estomático em ecótipos de *Prunus serotina* Ehrh., como resposta ao aumento da intensidade luminosa. As dimensões do poro estomático, nas espécies em estudo, não apresentaram nenhuma tendência de maior ou menor valor em climácicas e pioneiras (Tab. 2). Em *T. micrantha*, a presença de uma franja cuticular (Fig. 8), ao redor do poro estomático, pode ser uma adaptação que evite as perdas excessivas de água, compensando, assim, a grande dimensão do poro. Em *C. glazioui* os estômatos estão protegidos por uma densa malha de tricomas filiformes (Fig. 5). Segundo Dickison (2000), a alta pubescência contribui para a reflexão solar reduzindo as taxas de transpiração.

Com relação à densidade estomática (Tab. 2), a maior densidade ocorre em *C. glazioui* (1276 est./mm²) e a menor densidade em *P. nuda* (93 est./mm²). Valores intermediários ocorrem em *T. micrantha* (717 est./mm²) e em *B. australis* (500 est./mm²). A densidade estomática é fixada durante os estádios iniciais do desenvolvimento da folha (Paoletti & Gellini 1993). Diversos estudos têm demonstrado que o aumento da intensidade luminosa resulta em aumento da densidade estomática (Allard *et al.* 1991; Abrans *et al.* 1992; Ashton & Berlyn 1994; Vieira & Gomes 1995; Lee *et al.* 1997; Duz *et al.* 2004). Segundo Malone *et al.* (1993), o aumento da densidade estomática, em resposta a maior irradiação solar, pode ser considerado uma adaptação à maior captação de CO₂ e aumento da taxa fotossintética. O aumento da densidade estomática associada a menor distância entre os estômatos reduz a transpiração (Larcher 2000). Nos resultados obtidos, observa-se que as maiores densidades estomáticas ocorrem nas espécies pioneiras, *C. glazioui* e *T. micrantha*, e as menores nas espécies climácicas, *B. australis* e *P. nuda* (Tab. 2).

Em *C. glazioui* o mesofilo possui hidrênquima, sob a epiderme adaxial, com uma camada de células aclorofiladas e globosas (Fig. 17). Lambers *et al.* (1998) menciona a importância do hidrênquima para redução da perda hídrica no clorênquima, determinada pela transpiração. Sob o hidrênquima, o parênquima paliçádico possui duas ou três camadas de células colunares e compactas, e o parênquima esponjoso possui poucos espaços intercelulares (Fig. 17). Em *T. micrantha* o mesofilo possui parênquima paliçádico com duas ou três camadas de células colunares compactas e parênquima esponjoso com grandes espaços intercelulares (Fig. 18). Em *B. australis* o mesofilo possui parênquima paliçádico com uma simples camada de células colunares pouco compactadas e parênquima esponjoso pouco desenvolvido (Fig. 19). Em *P. nuda* o mesofilo possui parênquima paliçádico atípico, com uma camada de células não colunares, e parênquima esponjoso com amplos espaços intercelulares (Fig. 20). As características histológicas

do mesófilo destas espécies refletem claramente a influência do gradiente de luz. Klein (1979) classifica *C. glazioui* e *T. micrantha* no tipo 'C' – plantas heliófitas ou de luz difusa e *B. australis* e *P. nuda* no tipo 'M' – espécies esciófitas, situadas no interior da floresta primária bem desenvolvida. *C. glazioui* e *T. micrantha* são espécies adaptadas à clareiras (Reis 1993), que mostram mesófilo constituído por um parênquima paliçádico estruturalmente mais desenvolvido, com dois a três estratos de células colunares estreitas e compactas. *Bathysa australis*, como elemento das mesofanerófitas (plantas arbóreas do estrato médio das florestas – Klein 1979), com a luz parcialmente limitada pelo dossel das macrofanerófitas, apresenta parênquima paliçádico ainda com células alongadas, porém limitado a apenas um estrato com células mais amplas e constituindo um tecido bem menos compacto. Em *P. nuda* evidencia-se um parênquima paliçádico atípico, ou seja, constituído por células muito curtas, caracterizando a posição da planta como nanofanerófita (plantas arbóreas do estrato inferior – Klein 1979) na floresta. Conforme Almeida *et al.* (1998), somente 1,3% de luz atinge o solo na mata primária. Assim, a intensidade de luz que atinge o estrato arbóreo inferior das florestas determina o pouco desenvolvimento do parênquima paliçádico em *P. nuda*.

A maior espessura de lâmina foliar e do mesófilo foi observada em *P. nuda* (232 e 167 μm , respectivamente) e as menores espessuras em *B. australis* (122 e 83 μm , respectivamente), espécie também climácica (Tab. 3). A maior espessura do parênquima paliçádico ocorre em *T. micrantha* (75 μm) e a menor em *P. nuda* (43 μm).

Diversos estudos indicam que folhas expostas à luminosidade tendem a possuir a lâmina foliar mais espessa do que as folhas de sombra (Mauseth 1988; Syvertsen *et al.* 1995; Lambers *et al.* 1998; Dickison 2000). A comparação entre as quatro espécies estudadas não mostra essa tendência citada na literatura. Geralmente tem sido constatado que o maior espessamento da lâmina foliar, quando há aumento da luminosidade, é resultante do maior desenvolvimento do parênquima paliçádico (Cao, 2000). O parênquima paliçádico, nas espécies estudadas, apresentou maiores espessuras nas espécies pioneiras e menores espessuras nas espécies climácicas (Tab. 2).

Boardman (1977) salienta que, nas mesófitas, as folhas de sol são espessas, com uma ou múltiplas camadas de parênquima paliçádico, sob a epiderme da face adaxial. Rôças *et al.* (2001) constataram que com o aumento da quantidade de luz, há tendência de aumento do número de camadas do paliçádico. Nas espécies pioneiras, *C. glazioui* e *T. micrantha*, ocorrem mais camadas de células no parênquima paliçádico do que nas espécies climácicas, *B. australis* e *P. nuda*. O arranjo colunar das células do parênquima paliçádico facilitam a penetração de luz no parênquima esponjoso (Vogelmann & Martin 1993), como observados em *C. glazioui* e *T. micrantha*. As células em paliçada atuam como guias de luz, transmitindo-a através da forma tubular dos vacúolos e espaços intercelulares (Terashima & Inoue 1984).

Com relação à espessura da membrana cuticular (parede periclinal externa mais cutícula; Tab. 3), nas faces adaxial e abaxial, a maior espessura ocorre em *T. micrantha*

(8,2 e 8,0 μm , respectivamente) e a menor ocorre em *B. australis* (2,9 e 2,5 μm , respectivamente). A cutícula apresenta um papel ecológico fundamental, relacionado à redução na perda de água (Reed & Tuckey 1981), à reflexão de irradiação luminosa (Larcher 2000) e na redução da temperatura (Dickison 2000), principalmente nas folhas expostas diretamente à radiação solar. As ceras cuticulares e epicuticulares, segundo Nultsch (2000), estão relacionadas à reflexão da luz solar. A membrana cuticular nas faces adaxial e abaxial apresentou-se mais desenvolvida nas espécies pioneiras e menos desenvolvida nas espécies climácicas (Tab. 3). Em microscopia eletrônica de varredura é bastante evidente a formação de depósitos de ceras (Fig. 13 e 14) nas espécies pioneiras, e raras as constatações nas espécies climácicas. De acordo com os resultados obtidos pode-se interpretar que as espécies pioneiras tendem a aumentar a proteção externa das células epidérmicas, consistindo num mecanismo adaptativo eficiente contra o estresse hídrico.

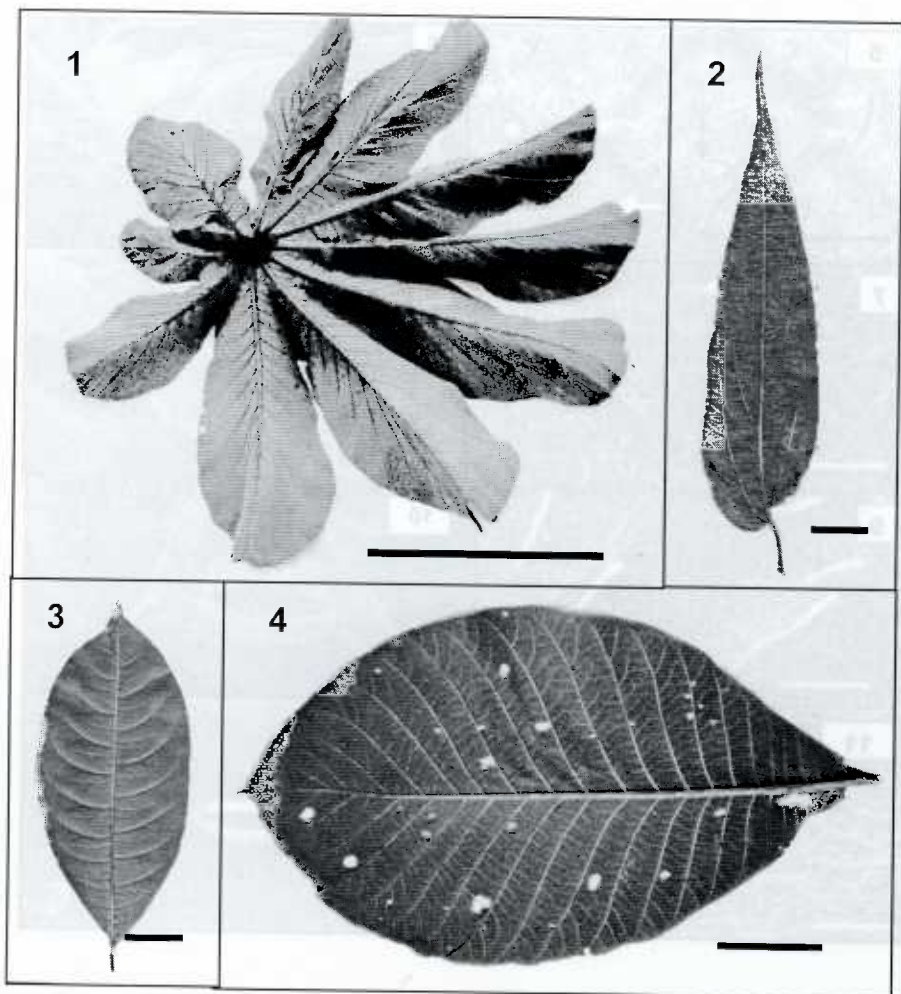
O conjunto das características da morfologia externa e interna das folhas possibilita a adaptação das plantas nos diversos ambientes da Floresta Ombrófila Densa. Tais características, quando analisadas isoladas, podem não corresponder ao esperado numa determinada condição ambiental. Acrescente-se a isto que, plantas de famílias distintas, como as quatro espécies aqui investigadas, tiveram sua evolução independente e, portanto, responderam morfo-fisiologicamente de modo diversificado àquelas condições ambientais, as quais estiveram sujeitas no decorrer de seus processos evolutivos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

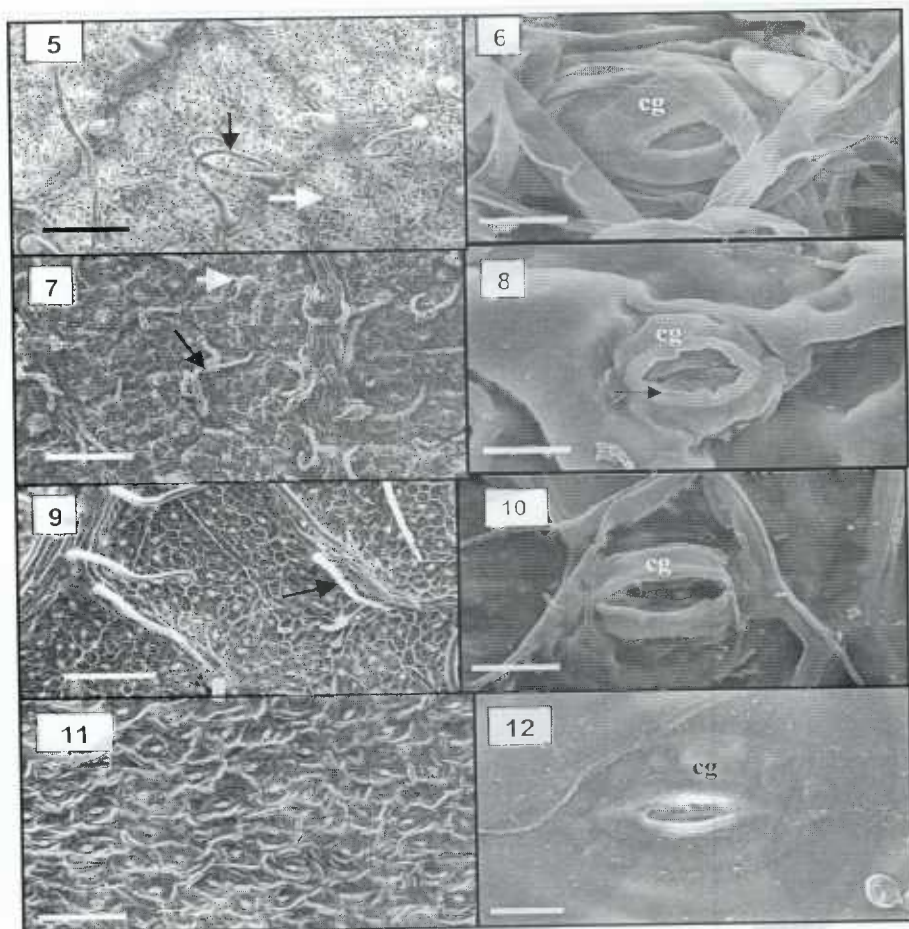
- Abrams, M.C.; Kloeppel, B.D. & Kubiske, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. **Tree Physiology** 10: 343-355.
- Allard, G.; Nelson, C.J. & Pallardy, S.G. 1991. Shade effects on growth of tall fescue: I. leaf anatomy and dry matter partitioning. **Crop Science** 31: 163-167.
- Almeida, D.; Cogliatti-Carvalho, L. & Rocha, C.F.D. 1998. As bromélias da mata Atlântica da Ilha Grande, RJ: composição e diversidade de espécies em três ambientes diferentes. **Revista Brobélia** 5: 54-65.
- Ashton, P. M. S. & Berlyn, G.P. 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section Erythrobalanus- Fagaceae) species in different light environments. **American Journal of Botany** 81: 589-597.
- Atlas de Santa Catarina. 1986. Governo do Estado de Santa Catarina. Gabinete de Planejamento e Coordenação Geral. Rio de Janeiro: Aerofoto Cruzeiro. 173p.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology** 28: 355-377.

- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany** 78: 1245-1253.
- Costa, A.F. 1982. **Farmacognosia. Vol.III. Farmacognosia Experimental.** 2ªed. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian.
- Dickison, W.C. 2000. **Integrative Plant Anatomy.** California, Academic Press.
- Duz, S.R. 2001. **Respostas de Crescimento de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica à variação na quantidade de luz.** Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil.
- Duz, S.R.; Siminski, A.; Santos, M. & Paulilo, M.T.S. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica** 27: 587-596.
- Hickey, L.J. 1979. A revised classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. In: C.r. Metcalfe & L. Chalk, (Eds.). 1979. **Anatomy of the Dicotyledons.** 2 ed., vol.1, Oxford, Clarendon Press. p. 97-117.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique.** New York, McGraw Hill Book Company, Inc.
- Kamaludin, M. & Grace, J. 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. **Annals of Botany** 69: 47-52.
- Klein, R.M. 1979. Ecologia da Flora e Vegetação do Vale do Itajaí. **Sellowia** 31: 1-164..
- Lambers, H.; Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 1998. **Plant Physiological Ecology.** Springer-Verlag New York.
- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal.** São Carlos, Rima Artes e Textos.
- Lee, D.W.; Oberbauer, S.F.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap, S.K. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. **Oecologia** 110: 1-9.
- Malone, S.R.; Mayeux, H.S.; Johnson, H.B. & Polley, H.W. 1993. Stomatal density and aperture length in four plant species grown across a subambient CO₂ gradient. **American Journal of Botany** 80: 1413-1418.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant Anatomy.** California, The Benjamin/Cummings Publ. Comp., Inc. 560p.
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1957. **Anatomy of the Dicotyledons.** Vol. II. Oxford, Clarendon Press.
- Napp-Zinn, K. 1984. **Handbuch der Pflanzenanatomie. VIII Anatomie des Blattes, 2.** Blattanatomie der Angiospermen, B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. Germany, Gbdr. Borntraeger.
- Nultsch, W. 2000. **Botânica Geral.** 10ª Ed. Porto Alegre, Artmed editora.
- Paoletti, E. & Gellini, R. 1993. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the last 200 years. **Acta Oecologica** 14: 173-178.
- Piña-Rodrigues, F.C.M.; Costa, L.G.S. & Reis, A. 1990. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de Florestas Tropicais. **Anais do 6º Congresso**

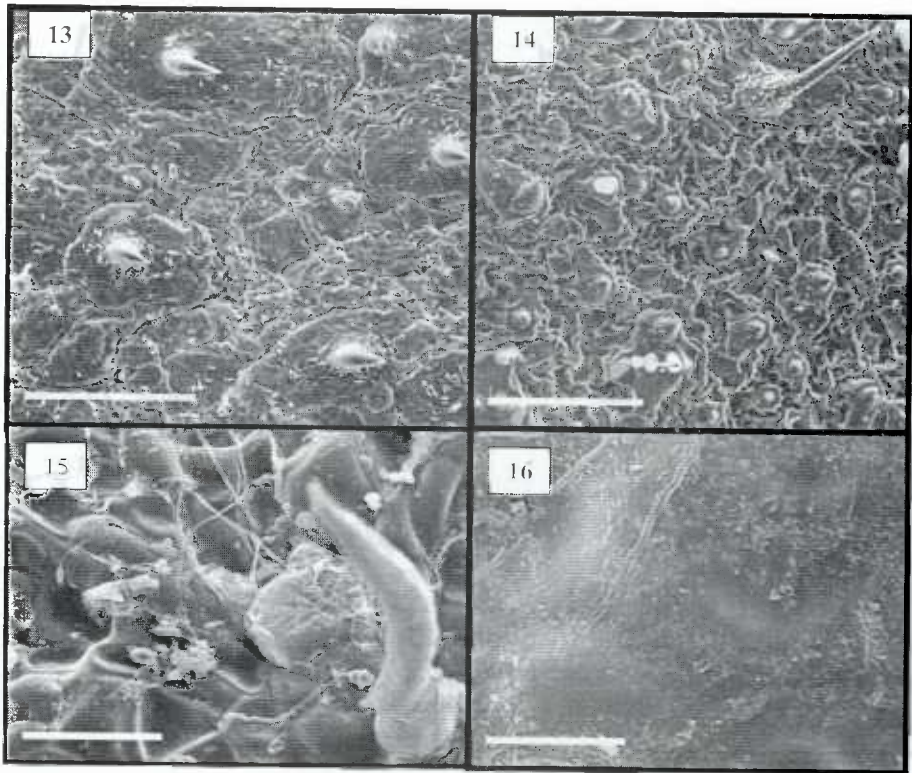
- Florestal Brasileiro**, Campos do Jordão, SP, 22 a 27 de setembro de 1990, p.676-684.
- Reed, D.W. & Tukey, H.B. 1981. Permeability of Brussels sprouts and carnation cuticles from leaves developed in different temperatures and light intensities. In: Cutler, D.F.; Alvin, K.L. & Price, C.E. (eds.) 1981. **The Plant Cuticle**. London, Academic Press, Linnean Society Symposium Series. N° 10. p. 267-278.
- Reis, A. 1993. **Manejo e conservação das Florestas Catarinenses**. Tese de Professor Titular do Departamento de Botânica. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brasil.
- Rôças, G.; Scarano, F.R. & Barros, C.F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society** **136**: 231-238.
- Ruzin, S.E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. New York, Oxford University Press.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. **Biometry**. San Francisco, Freeman and Company.
- Statgraphics Statistical Graphics System. 1993. USA, Ed. Statistical Graphics Corporation Copyright Version 7.
- Syvrtsen, J.P.; Lloyd, J.; McConchie, C.; Kriedemann, P.E. & Farquhar, G.D. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant, Cell and Environment** **18**: 149-157.
- Terashima, I. & Inoue, Y. 1984. Palisade tissue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts in spinach: biochemical and ultra-structural differences. **Plant and Cell Physiology** **26**: 63-75.
- Vieira, R.C. & Gomes, D.M.S. 1995. Superfície da lâmina foliar de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltdl.) Wawra, *P. leiocarpa* Cham & Schltdl., *P. stenocalyx* Müll. Arg. e *P. tenuinervis* Müll. Arg. (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasilica** **9**: 263-270.
- Vogelmann, T.C. & Martin, G. 1993. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. **Plant, Cell and Environment** **16**: 65-72.



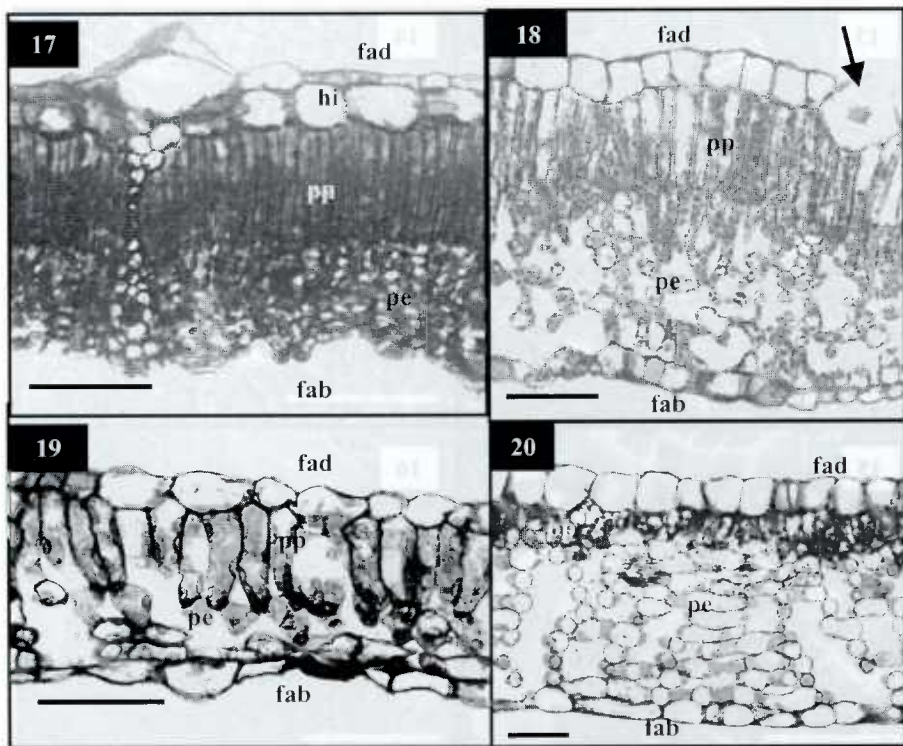
Figuras 1-4. Folhas de quatro espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa. **1.** *Cecropia glazioui* Sneh. Barra = 20 cm. **2.** *Trema micrantha* (L.) Blume. Barra = 1 cm. **3.** *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra. Barra = 2 cm. **4.** *Bathysa australis* (St. Hil.) Hook ex Sch. Barra = 10 cm.



Figuras 5-12. Vistas frontais, em microscopia eletrônica de varredura, de superfícies abaxiais de lâminas foliares de quatro espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa. **5-6.** *Cecropia glazioui* Sneth. **5.** Densa malha de tricomas (seta branca) e tricomas filiformes (seta preta). Barra = 200 μ m. **6.** Estômato protegido por tricomas. Barra = 10 μ m. **7-8.** *Trema micrantha* (L.) Blume. **7.** Tricomas com cystólitos (seta branca) e filiformes (seta preta). Barra = 200 μ m. **8.** Estômato com franja cuticular (seta). Barra = 10 μ m. **9-10.** *Bathysa australis* (St. Hil.) Hook ex Sch. **9.** Tricomas alongados (seta). Barra = 200 μ m. **10.** Detalhe do estômato. Barra = 10 μ m. **11-12.** *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra. **11.** Superfície glabra. Barra = 200 μ m. **12.** Detalhe do estômato. Barra = 20 μ m. Legenda: cg = células-guarda.



Figuras 13-16. Vista frontal, em microscopia eletrônica de varredura, da superfície adaxial de lâminas foliares de quatro espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila densa. **13.** *Cecropia glazioui* Sneth. Barra = 200 µm. **14.** *Trema micrantha* (L.) Blume. Barra = 200 µm. **15.** *Bathysa australis* (St. Hil.) Hook ex Sch. Barra = 50 µm. **16.** *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra. Barra = 20 µm.



Figuras 17-20. Secções transversais de lâminas foliares de quatro espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila densa, observadas em microscopia óptica. **17.** *Cecropia glazioui* Sneath.; **18.** *Trema micrantha* (L.) Blume; **19.** *Bathysa australis* (St. Hil.) Kook ex Sch.; **20.** *Psychotria nuda* (Cham. & Sch.) Wawra. Barras = 50 µm. Legendas: pp = parênquima paliçádico; pe = parênquima esponjoso; hi = hidrênquima; fad = face adaxial; fab = face abaxial. Seta indica cistólito.

Tabela 1. Aspectos da morfologia externa de folhas das quatro espécies da Floresta Atlântica (Segundo Hickey, 1979).

Aspectos morfológicos	<i>Cecropia glazioui</i>	<i>Trema micrantha</i>	<i>Psychotria nuda</i>	<i>Bathysa australis</i>
orientação no caule	apical	apical	apical	apical
	simples	simples	simples	simples
forma geral	lobada	ovada	oblongo-elíptica	oblongo-elíptica
simetria	assimétrica na base	assimétrica na base	simétrica	simétrica
base	peltada	agudo e decorrente	cuneada	cuneada
ápice	obtuso	atenuado	acuminado	acuminado
margem	inteira	serreada	inteira	inteira
textura	coriácea	membranácea	coriácea	coriácea
pecíolo	normal	normal	normal	normal
nervação	actinódroma	eucamptódroma	eucamptódroma	eucamptódroma

Tabela 2. Área foliar, Dimensões das células-guarda, Dimensões do poro estomático e Densidade estomática (Média±DP), de quatro espécies arbóreas, em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila densa. Letras diferentes nas linhas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

	Espécies <i>Cecropia glazouii</i>	Pioneiras <i>Trema micrantha</i>	Espécies <i>Psychotria nuda</i>	Climácicas <i>Bathysa australis</i>
Área foliar (cm²)	3258,52 ±622,21 a	16,25±3,46 c	28,75±5,14 c	2238,19±441,52 b
Comprimento células-guarda (µm)	23,54±1,33 d	25,69±2,42 c	33,96±1,87 b	27,84±2,12 a
Largura células-guarda (µm)	4,83±0,72 d	7,44±0,97 a	6,55±1,03 b	5,75±0,61 c
Comprimento poro (µm)	12,47±1,13 d	15,81±1,52 b	18,02±1,65 a	13,72±1,56 c
Largura poro (µm)	4,89±0,78 b	8,30±1,24 a	4,93±0,96 b	4,63±0,75 b
Densidade estomática (n^o/mm²)	1276,04±130,3 a	716,67±87,43 b	93,33±19,62 c	500,00±64,33 d

Tabela 3. Espessuras de lâmina foliar, mesofilo, parênquima paliçádico, membrana cuticular (Média±DP), nas quatro espécies arbóreas, em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila densa. Letras diferentes nas linhas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

	Espécies Pioneiras	Espécies Climácicas		
	<i>Cecropia glazoui</i>	<i>Trema micrantha</i>	<i>Psychotria nuda</i>	<i>Bathysa australis</i>
Lâmina foliar (µm)	177,08±8,77 c	204,53±7,46 b	231,81±11,76 a	122,35±7,41 d
Mesofilo (µm)	148,97±7,30 b	149,57±7,81 b	166,57±10,26 a	83,04±4,81 c
Parênquima paliçádico (µm)	66,30±3,65 b	74,54±3,33 a	43,45±2,60 d	46,69±3,61 c
Membrana cuticular da face adaxial (µm)	6,81±0,72 b	8,20±1,07 a	3,47±0,57 c	2,91±0,63 d
Membrana cuticular da face abaxial (µm)	6,12±0,79 b	8,07±1,03 a	3,27±0,70 c	2,48±0,50 d