

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ILEANE OLIVEIRA BARROS

ANATOMIA ECOLÓGICA FOLIAR DE ESPÉCIES DA CAATINGA

FORTALEZA-CE

2010

ILEANE OLIVEIRA BARROS

ANATOMIA ECOLÓGICA FOLIAR DE ESPÉCIES DA CAATINGA

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof^a. Dr^a Arlete Aparecida Soares

Linha de Pesquisa do Programa: Ecologia terrestre.

Projeto de Pesquisa do Programa:
Adaptações morfo-anatômicas de órgãos vegetativos e reprodutivos de plantas do semi-árido.

FORTALEZA-CE
2010

B277a Barros, Ileana Oliveira
Anatomia ecológica foliar de espécies da caatinga / Ileana Oliveira
Barros, 2010.
69 f. ; il. color. enc.

Orientador: Prof. Dr. Arlete Aparecida Soares
Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Ceará, Centro de
Ciências, Depto. de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Recursos Naturais, Fortaleza, 2010.

1. Caatinga. 2. Análise foliar. I. Soares, Arlete Aparecida (Orient.).
II. Universidade Federal do Ceará – Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais. III. Título.

CDD 577

ILEANE OLIVEIRA BARROS

ANATOMIA ECOLÓGICA FOLIAR DE ESPÉCIES DA CAATINGA

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em ____/____/____.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Arlete Aparecida Soares (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará-UFC

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira
Universidade Estadual de Campinas-UNICAMP

Prof. Dr. Rogério Parentoni Martins
Universidade Federal do Ceará-UFC

AGRADECIMENTOS

A Deus por ter me concedido força e iluminação, por ter guiado meus passos e colocado no meu caminho pessoas tão especiais.

A minha família pelo apoio, carinho e compreensão em todos os momentos. Especialmente aos meus pais, Elaine e Meirisberto, que foram a base de tudo, me ensinando a alegria de aprender e descobrir, me incentivando a seguir sempre em frente e a nunca desistir. A minhas irmãs Meiriane e Laiane, que são, antes de tudo, minhas amigas, companheiras e confidentes. Com as quais posso contar sempre e compartilhar ideias, sonhos, conquistas, lágrimas e sorrisos.

A minha orientadora por confiar mais uma vez na minha capacidade e pela dedicação ao trabalho.

A todos os professores que tomaram parte na minha formação escolar e acadêmica, que, de uma maneira ou de outra, estarão sempre na minha memória.

Aos alunos e professores da UNICAMP que me receberam de forma tão acolhedora trazendo diversas contribuições ao desenvolvimento do trabalho. Em especial, a Aline Lopes, Vinícius Brito, Bruna Lopes, Marcos Chabes e Mauricio Fernández, que me hospedaram e foram tão amáveis comigo.

Aos professores Fernando Martins, Rogério Parentoni e Rafael Oliveira pelas sugestões.

A Maria de Fátima de Araújo Lucena pela identificação das espécies de *Croton*.

A Celli Muniz, Aristéa Azevedo e Renata Meira pela colaboração na microscopia eletrônica de varredura.

Aos meus companheiros de laboratório e de coletas Marília, Deborah, Carol, Samuel, Laércio, Alina, Manu, Mayara e Robson, que tornaram mais agradáveis e divertidas as horas de trabalho.

A meus queridos amigos do CEFET, Arêtha, Edilene, Ercília, Gabriela, Heron, Juliana, Sara, Talita, Tatiane e William, que não importando o tempo nem a distância estão sempre prontos pra me apoiar e alegrar.

Aos meus amigos da biologia, que tanto colaboraram para o meu desenvolvimento acadêmico e pessoal, Aléxia, Ana Karoline, Ana Maria Sampaio, Caroline Beserra, Diogo Campos, Emanuelle Mendes, Emmanuel Jereissati, Felipe Botona, Fernanda Paes, Franklin Aragão, George Tabatinga, Geórgia Tavares, Hortência Barroso, Igor Joventino, Jeamylye Nilin, Juliano Arruda, Julio, Luis Gustavo Bezerra, Magalline Girão, Marcel Coelho, Marina Viana, Mércia Frutuoso, Paulo César Mesquita, Raphaela Pessoa e Sidarta Lopes.

Aos meus colegas e amigos do Programa de Ecologia e Recursos Naturais que foram tão solidários nesse período turbulento, contribuindo com discussões e sugestões, que fizeram a caminhada ser mais leve e feliz, Alessandra Bezerra, Alípio Pacheco, Alyne Tabosa,

Andréa Silveira, Bruno Menezes, Carlos Barboza, Carlos Germano, Eugenio Pacelli, Francysregis Araújo, Ítalo Chaves, Ivanilda Aguiar, Jamili Fialho, Juliana Rodrigues, Jussara Linhares, Katiany Abreu, Lígia Santana, Lincoln Davi, Moacir Júnior, Paulo César Mesquita, Selma Torquato e Sidarta Lopes.

Aos amigos que contribuíram para a realização deste trabalho, me oferecendo sugestões, contribuições, correções, tempo, atenção, espaço, apoio, consolo e, principalmente, carinho, Alípio Pacheco, Alyne Tabosa, Carlos Barboza, Deborah Soares, George Tabatinga, Laércio Peixoto e Magalline Girão.

Enfim, a todos os meus amigos tão queridos que me auxiliaram direta ou indiretamente, que são os verdadeiros tesouros que podemos alcançar, agradeço por fazerem parte da minha vida, por me permitirem fazer parte das suas e pela oportunidade de compartilhar com vocês momentos tão especiais.

E, finalmente, a FUNCAP, pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de auxílio, a CAPES pelo apoio financeiro através do PROCAD e ao CNPq pelo apoio financeiro ao projeto Casadinho.

"Só se vê bem com o coração. O essencial é invisível aos olhos."

Antoine de Saint-Exupéry

RESUMO

Em ambientes semiáridos a disponibilidade hídrica é o principal fator limitante para as espécies vegetais. Uma associação de características pode contribuir para a economia hídrica, entre elas as anatômicas. Os atributos anatômicos frequentemente relacionados com ambientes de restrição hídrica são denominados xeromorfos. As folhas são órgãos comumente expostos à incidência solar que apresentam grandes áreas de transpiração. Presume-se que as folhas das espécies da caatinga apresentem atributos morfológicos e anatômicos que lhes permitam suportar as condições de semiaridez do ambiente em que vivem. Desta maneira, foi realizada a coleta e processamento anatômico de acordo com técnicas usuais de folhas em treze espécies comuns na caatinga. As características xeromorfas observadas são possivelmente relacionadas com a economia hídrica. Foram distinguidos três grupos funcionais com relação a tais atributos. O primeiro (G1) composto por espécies caducifólias tardias com indumento denso. O segundo (G2) agrupa principalmente as caducifólias, e um elemento marcante foi a presença de mucilagem nas células epidérmicas. No terceiro (G3) estão as perenifólias e duas caducifólias tardias com folhas mais resistentes e cutícula espessa. Estes agrupamentos tiveram influência filogenética, entretanto algumas relações de proximidade não podem ser atribuídas unicamente ao parentesco. Isso pode indicar outras similaridades, provavelmente funcionais, com relação ao uso do principal fator limitante do semiárido nordestino: a água. As diversas maneiras de explorar um mesmo recurso sugerem diferenciação de nicho que origina os diferentes grupos, enquanto o compartilhamento de características pode refletir o número limitado de soluções adaptativas que direcionariam possíveis convergências responsáveis pelas características compartilhadas dentro de um grupo filogeneticamente distante.

Palavras-chave: Anatomia foliar. Xeromorfia. Grupos funcionais. Convergência.

ABSTRACT

In semiarid environments water availability is a main limiting factor for plants. A combination of characteristics can contribute to saving water, including the anatomical ones. The anatomical attributes often associated with environments of water restriction are called xeromorphic. The leaves are organs commonly exposed to sunlight which have large areas of transpiration. It is assumed that the leaves of species in the caatinga exhibit some morphological and anatomical attributes that enable them to withstand the conditions of semiarid environment in which they live. Thus, we performed anatomical collection and processing according to standard techniques in thirteen leaves of species common in the caatinga. Xeromorphic characteristics observed are possibly related to water economy. Three functional groups were distinguished with respect to such attributes. The first (G1), consists of deciduous species with dense indument. The second (G2), consists mainly deciduous, and a distinctive feature is mucilage in the epidermal cells. In the third (G3) are two deciduous and three evergreen with tougher leaves and thick cuticle. These groups have phylogenetic influence, though some close relationships can not be attributed just to kinship, indicating other similarities, probably functional, with respect to the use of the main limiting factor in semiarid environments: water. The various ways of exploiting the same resource suggest niche differentiation, resulting in the different groups, while sharing characteristics may reflect the limited number of adaptive solutions that direct possible convergences responsible for characteristics shared within a group phylogenetically distant.

Key-words: Leaf anatomy. Xeromorphic. Functional groups. Convergence.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 MATERIAL E MÉTODOS	12
2.1 Área de estudo	12
2.2 Espécies estudadas	12
2.3 Análise da superfície foliar	13
2.4 Estudos Anatômicos	13
2.5 Análise estatística	14
3 RESULTADOS	16
3.1 Descrição anatômica	16
3.2 Análise estatística e Grupos funcionais	36
4 DISCUSSÃO	43
4.1 Deciduidade/Caducifolia	43
4.2 Cutícula e Tricomas	44
4.3 Estômatos	47
4.4 Compostos fenólicos e Mucilagem	48
4.5 Folhas heterobáricas/homobáricas e parênquima paravenal	51
4.6 Fibras mucilaginosas	52
4.7 Cristais	53
4.8 Grupos funcionais	54
5 CONCLUSÃO	58
REFERÊNCIAS	59

1 INTRODUÇÃO

A escassez de água e a sazonalidade, determinadas por pulsos chuvosos seguidos por períodos secos variáveis, são os principais fatores que influenciam os organismos em regiões semiáridas (CHESSON et al, 2004; SCHWINNING et al, 2004; SCHWINNING; SALA, 2004; SNYDER; TARTOWSKI, 2006). Nestes ambientes, a sobrevivência das plantas depende da combinação de características morfológicas, anatômicas e fisiológicas (FAHN; CUTLER, 1992) que se refletem na capacidade de absorver água, reduzir sua perda e suportar a desidratação (KOZLOWSKI, 1964). Desta maneira, as espécies vegetais podem escapar, evitar ou tolerar a dessecação (LEVITT, 1980).

As plantas com adaptações estruturais a ambientes com restrição hídrica são xeromórficas, e as características xeromorfas frequentemente citadas são: redução da relação entre superfície e volume, cutícula e paredes periclinais externas das células epidérmicas espessadas; presença de ceras; indumento denso; estômatos protegidos; calotas de esclerênquima; tecidos armazenadores de água; parênquima paliçádico bem desenvolvido; estômatos em ambas as faces; e idioblastos com cristais, corpos silicosos ou compostos fenólicos (BURROWS, 2001; EHLERINGER, 1984; ESAU, 1977; FAHMY, 1997; FAHN; CUTLER, 1992; MAUSETH, 1988; MENEZES et al., 2003; ROTONDI et al., 2003; SHIELDS, 1951). Apesar da diversidade de trabalhos que apontam tais atributos, evidências de que estes afetam diretamente a economia hídrica das espécies vegetais ainda são necessárias.

Os fatores ambientais desempenham papel importante na evolução (AXELROD, 1972; FAHN; CUTLER, 1992; FRANKS et al, 2007; LANDRUM, 2002; MAUSETH, 1999; ROWE; SPECK, 2005; STEBBINS JR., 1952). As características selecionadas evolutivamente podem se refletir em diferentes maneiras de explorar um recurso permitindo a coexistência das espécies em um mesmo ambiente (MACARTHUR; LEVINS, 1964). A separação ou diferenciação de nichos, com relação ao uso de recursos no espaço ou no tempo, diminui a competição entre as espécies promovendo a coexistência (FOWLER, 1986). Entretanto, condições ambientais semelhantes podem levar à evolução de soluções análogas para problemas comuns, portanto, organismos em ambientes similares podem convergir em forma e função (CODY; MOONEY, 1978; MEINZER, 2003; SARMIENTO, 1972). Alguns autores demonstraram que espécies vegetais de clima árido ou semiárido apresentam atributos morfológicos e fisiológicos convergentes (FAHMY, 1997; FRANKS et al., 2007; GIBSON,

1983; MULROY; RUNDEL, 1977; ROTONDI et al. 2003). Portanto, as pressões seletivas parecem atuar das duas maneiras, favorecendo a diferenciação pela separação de nichos e a semelhança em forma e função por meio da convergência evolutiva.

No semiárido do Nordeste brasileiro, que apresenta altas temperaturas com radiação solar intensa e chuvas escassas e irregulares (REIS, 1976), a vegetação predominante é a caatinga, composta principalmente por espécies caducifólias (SAMPAIO, 1995) e poucas perenifólias. A disponibilidade hídrica é, possivelmente, o principal recurso limitante neste ambiente, tanto pela variação na distribuição das chuvas, quanto pela restrição do período chuvoso concentrado entre três e cinco meses durante o ano (SAMPAIO, 1995). Adicionalmente, mesmo no período chuvoso, ocorrem estiagens que poderiam causar estresse hídrico nas plantas. As altas temperaturas e luminosidade, apesar de mais constantes ao longo do ano, podem também acarretar estresse para as espécies vegetais no ambiente em questão.

Existem escassos trabalhos abordando a anatomia (FERRI, 1955; SANTOS; GRISI, 1976; VALENTE; CARVALHO, 1973) e fisiologia das espécies comuns na caatinga (FERRI, 1953; FERRI, 1955; FERRI; LABOURIAU, 1952; GRISI, 1976; RAWITSCHER et al., 1952; SILVA et al., 2004) e pouco se sabe sobre as características dessas plantas e suas relações com a economia hídrica. As espécies de caatinga estudadas por Ferri (1955) apresentam mecanismos fisiológicos eficientes de proteção contra a dessecação, tais como o rápido fechamento de estômatos para reduzir a transpiração quando a demanda evaporativa é alta. Associada a isto, ainda segundo o autor, a caducifolia também contribui para a economia hídrica e, portanto, tais plantas não apresentam características xeromorfas, ou pelo menos não tão xeromorfas quando comparadas com as espécies do cerrado.

As folhas são órgãos comumente expostos à incidência solar que apresentam grandes áreas de transpiração. Considerando que os fatores climáticos influenciam na morfologia e anatomia das plantas, questiona-se quais atributos morfológicos e anatômicos as folhas das espécies da caatinga apresentam que lhes permitem suportar as condições de semiaridez do ambiente no qual vivem? Presume-se que as perenifólias e até mesmo as caducifólias possuam algumas estruturas consideradas xeromorfas, uma vez que são submetidas à restrição hídrica, inclusive durante o período chuvoso, devido a irregularidade na distribuição das chuvas. Tais plantas poderiam ser agrupadas em decorrência dos seus atributos associados com a utilização do principal recurso limitante no semiárido: a água. A separação de nichos entre as espécies garantiria a coexistência e a formação de grupos funcionais diversos. Por sua vez, a convergência, resultante de soluções adaptativas a condições ambientais similares, poderia explicar o surgimento de características

compartilhadas por espécies distantes filogeneticamente, garantindo assim, semelhanças nos agrupamentos.

Desta maneira, pretende-se descrever a morfoanatomia das folhas de treze espécies comuns na caatinga, comparar suas características com aquelas frequentes em plantas de outros ambientes secos e apontar possíveis grupos funcionais relacionados às características anatômicas comumente associadas com a economia hídrica.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O trabalho foi realizado em uma área de caatinga, na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Serra das Almas na localidade de Grajau, município de Crateús-Ceará. A área de estudo encontra-se na depressão interplanáltica, com altitude de 368 m, coordenadas UTM 0292508, 9434123 fuso 24 (ARAÚJO et al., 2005).

De acordo com dados da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME, 2008), a média de precipitação anual no posto Crateús-Ibiapaba nos últimos 20 anos foi de 646 mm. O clima é semiárido de acordo com classificação de Köppen (Bsh) (PEEL et al., 2007) e as chuvas são concentradas em três a quatro meses (comumente entre janeiro e abril).

2.2. Espécies estudadas

Foram estudadas treze espécies comuns na caatinga categorizadas, de acordo com o grupo fenológico, em perenifólias, caducifólias tardias e caducifólias (tabela 1). Essa classificação fundamentou-se em observações em campo e estudos de fenologia realizados em áreas de caatinga (Pereira et al, 1989; Barbosa et al., 2003; Machado et al., 1997). O material botânico foi coletado em fevereiro e março de 2009 (período chuvoso), herborizado e incorporado ao Herbário Prisco Bezerra – EAC da Universidade Federal do Ceará.

2.3 Análise da superfície foliar

As superfícies das folhas herborizadas foram observadas sob estereoscópio (Olympus SZ40). Fragmentos delas foram colados em stubs, metalizados com ouro em sputter, analisados e fotografados em microscópio eletrônico de varredura (LEO 1430VP).

Tabela 1 – Espécies estudadas, família (de acordo com o sistema de classificação APG II), nome popular, classificação do tipo de folha e grupo fenológico. P - perenifólia, CT - caducifólia tardia, C - caducifólia.

Nº	Espécie	Família	Nome popular	Folha	Grupo fenológico
1	<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	Apocynaceae	Pereiro	simples	CT
2	<i>Crateva tapia</i>	Brassicaceae	Trapiá	composta	CT
3	<i>Licania rigida</i> Benth.	Chrysobalanaceae	Oiticica	simples	P
4	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Combretaceae	Mofumbo	simples	CT
5	<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	Euphorbiaceae	Marmeleiro	simples	C
6	<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	Euphorbiaceae	Velame	simples	CT
7	<i>Bauhinia cheilantha</i> Bong. Steud.	Fabaceae	Mororó	composta	C
8	<i>Erythrina velutina</i> Willd.	Fabaceae	Mulungu	composta	C
9	<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Alemão) Ducke	Fabaceae	Pau-mocó	composta	P
10	<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth.	Fabaceae	Sabiá	composta	C
11	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir	Fabaceae	Jurema-preta	composta	CT
12	<i>Pseudobombax maginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns	Malvaceae	Embiratanha	composta	C
13	<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	Rhamnaceae	Juazeiro	simples	P

2.4 Estudos Anatômicos

Para análise estrutural, fragmentos da região mediana do limbo de folhas completamente expandidas ou de seus folíolos, de três indivíduos de cada espécie, foram fixados em solução de paraformaldeído 4%, glutaraldeído 1% e tampão fosfato pH 7,2 (Karnovsky, 1965), desidratados em série etílica crescente (10% até 100%), incluídos e emblocados em historresina (Leica) e seccionados em micrótomo automático (Leica 2065). As secções, de 5µm assim obtidas, foram dispostas em lâminas histológicas, coradas em azul de toluidina 0,12% em bórax e fucsina básica 0,25% (JUNQUEIRA, 1990) ou em azul de

astra e safranina 9:1 (BUKATSCH, 1972). Posteriormente, as lâminas permanentes foram montadas em resina sintética (entellan).

Para identificação de lipídeos totais, polissacarídeos pécnicos e compostos fenólicos, fragmentos da região mediana das folhas foram fixados respectivamente em paraformaldeído 4%, glutaraldeído 1% e tampão fosfato pH 7,2 (KARNOVISKY, 1965), formalina neutra tamponada (LILLIE, 1948 apud CLARK, 1973) e sulfato ferroso em formalina neutra tamponada (JOHANSEN, 1940). Após desidratado em série etílica crescente, o material foi armazenado em álcool 70% e seccionado com auxílio de lâmina de barbear. As secções foram tratadas com Sudan IV para caracterizar lipídeos totais (GERLACH, 1984) e vermelho de rutênio para verificar a presença de polissacarídeos pécnicos (JOHANSEN, 1940). As secções das folhas fixadas em solução de sulfato ferroso em formalina neutra tamponada foram observadas diretamente para identificar compostos fenólicos. Os resultados foram analisados em microscópio óptico (Olympus CX40) e registrados com máquina fotográfica digital (Sony DSC-P72).

Os estudos de morfologia e anatomia foliar foram realizados com o objetivo de identificar as principais características e construir uma matriz de presença ou ausência de caracteres para analisar possíveis agrupamentos das espécies estudadas de acordo com seus atributos.

2.5 Análise estatística

Foi aplicado um método de agrupamento utilizando o software Fitopac 1 (SHEPHERD, 2001) aos dados da matriz de presença ou ausência de características para determinar grupos que compartilham atributos anatômicos. A matriz foi convertida em dados binários, a partir dos quais foi calculado o coeficiente de Jaccard. Através de análise multivariada de coordenadas principais (PCoA) foram identificados os grupos de espécies distribuídos no espaço de ordenação. A análise de agrupamento por média ponderada (UPGMA) gerou dendogramas como representações das afinidades e diferenças anatômicas entre as espécies vegetais estudadas. A análise foi realizada com todos os atributos anatômicos observados e, posteriormente, apenas com aqueles frequentemente apontados como xeromorfos. O objetivo de tal análise foi estabelecer grupos funcionais de acordo com as diferentes estratégias em relação à economia hídrica decorrentes de características

anatômicas xeromorfas. A comparação entre as duas análises permite o reconhecimento de grupos associados apenas filogeneticamente e prováveis grupos funcionais que exibem as mesmas características xeromorfas consideradas adaptações na utilização eficiente da água disponível.

3 RESULTADOS

3.1 Descrição anatômica

A epiderme de todas as espécies estudadas é unisseriada com predominância de cutículas finas, embora algumas tenham apresentado cutícula espessa. Nas nervuras centrais de todas as espécies, as células epidérmicas são mais arredondadas, com paredes e cutículas mais espessas do que as encontradas na lâmina foliar. As folhas observadas, com exceção daquelas de *Crateva tapia*, portam tricomas. Frequentemente, a densidade de tricomas é maior nas folhas jovens, na face abaxial, bordas foliares e sobre as nervuras, no entanto, a maioria se dispõe de forma esparsa. Cristais, comumente drusas, foram observados em todas as espécies (tabela 2). As folhas se dividiram em hipoestomáticas e anfiestomáticas, entre estas últimas houve predominância das anfihipoestomáticas, isto é as que apresentam estômatos em ambas as faces com predominância na face abaxial.

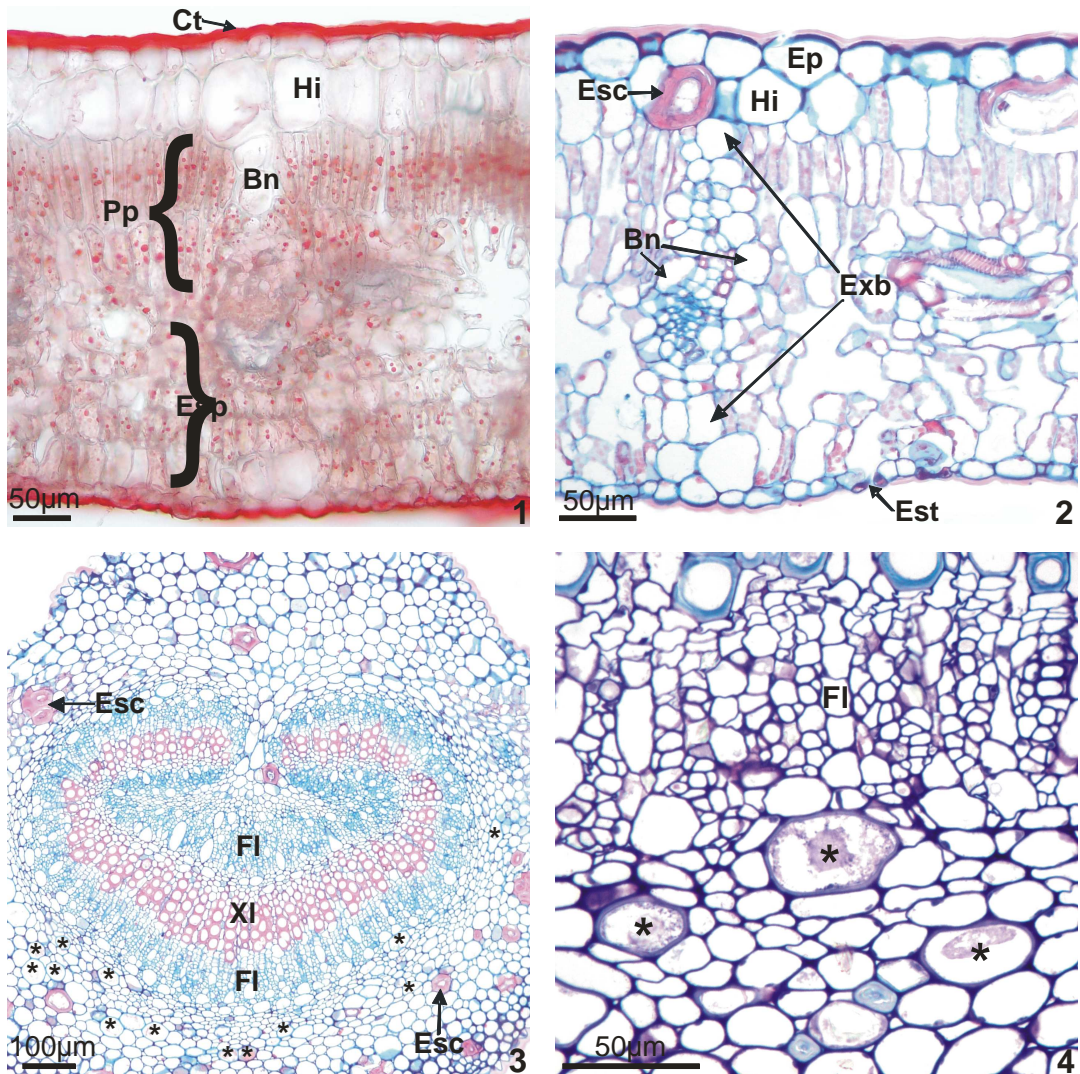
Em sete espécies há prolongamento da bainha que envolve os feixes vasculares em direção à epiderme em ambas as faces, estes prolongamentos podem ser formados por células grandes de formato arredondado ou por fibras. Tais folhas são, portanto, heterobáricas (tabela 2).

Os feixes vasculares de menor calibre são colaterais, apenas nas nervuras centrais podem ocorrer variações entre as posições do floema e xilema. O colênquima teve sua distribuição restrita à posição imediatamente interna à epiderme nas nervuras centrais.

As características estão detalhadas por espécie abaixo e resumidas na tabela 2 de presença e ausência de atributos.

Aspidosperma pyrifolium – Pereiro

As células epidérmicas de *A. pyrifolium* possuem cutícula espessa (Figura 1) e deposição de cera epicuticular. Os tricomas presentes são tectores, unisseriados, pluricelulares e distribuem-se esparsamente apenas na face abaxial. A folha é hipoestomática (Figura 2). Logo abaixo da epiderme, na face adaxial, uma hipoderme descontínua, possivelmente originada pela extensão da bainha dos feixes vasculares, é formada por células grandes e esclereídes isoladas de paredes espessas e lúmen reduzido (Figuras 1 e 2). O parênquima clorofiliano paliçádico é composto por duas ou três camadas de células (Figura 1 e 2) com



Figuras 1 a 4. Secções transversais de *Aspidosperma pyrifolium*. 1 e 2. Aspecto geral da lâmina foliar na qual são observados: cutícula (Ct), epiderme (Ep), estômatos (Est), hipoderme (Hi), esclereídes (Esc), parênquima clorofiliano paliçádico (Pp) e esponjoso (Esp), extensões da bainha dos feixes vasculares (Exb) e bainha dos feixes vasculares (Bn). 3 e 4. Nervura central na qual podem destacam-se o xilema (XI), o floema (FI), esclereídes (Esc) e laticíferos (*). 1. Reação com Sudan IV evidenciando em vermelho a cutícula (Ct) e gotículas de lipídeo nas células do parênquima clorofiliano. 4. Detalhe dos laticíferos (*), corados com azul de toluidina.

cloroplastos de formato irregular. Por sua vez, o parênquima clorofiliano esponjoso apresenta células gradativamente alongadas à medida que se aproximam da face abaxial foliar. Ambos podem apresentar deposição de lipídeos, observada como gotículas no interior das células (Figura 1). Idioblastos com drusas estão dispostos entre as células do parênquima clorofiliano, próximos às esclereídes e às nervuras.

Ao redor das nervuras não ocorrem fibras, apenas extensões da bainha que alcançam a epiderme (Figura 2). As esclereídes na lâmina foliar comumente ocorrem isoladas, embora na nervura central tais células estejam dispostas em grupos circundados por idioblastos com cristais (Figuras 2 e 3). Laticíferos, com paredes primárias espessas, ocorrem no córtex da nervura central, externamente ao floema (Figuras 3 e 4). Os feixes vasculares são colaterais, com exceção da nervura central, onde o floema se dispõe interna e externamente ao xilema formando feixes bicolaterais (Figura 3 e 4).

Crateva tapia – Trapiá

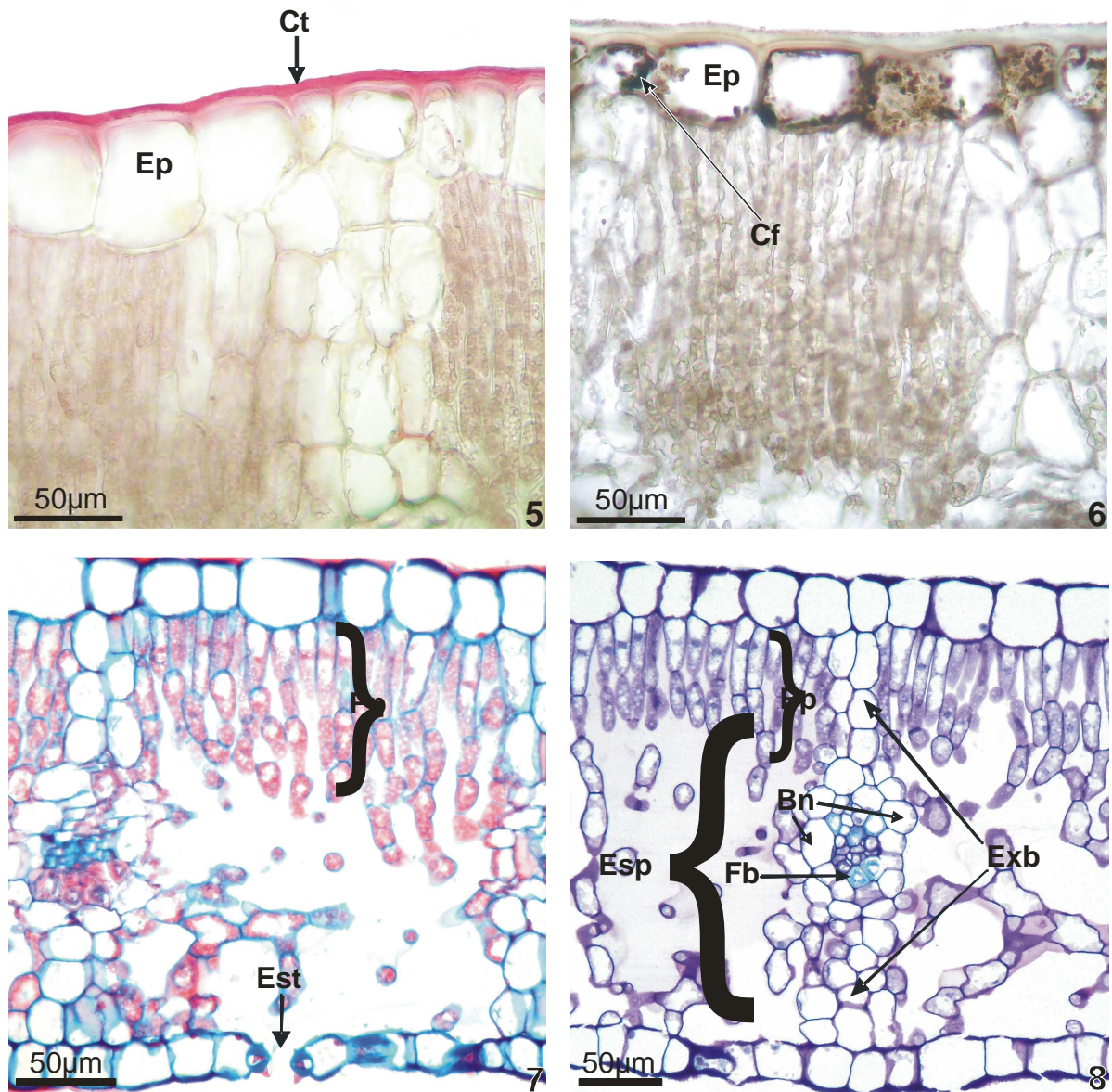
Na epiderme desta espécie, principalmente na face adaxial, ocorre deposição de cera epicuticular e cutícula espessa (Figura 5). As células epidérmicas são grandes, poligonais de paredes retas e espessas e podem conter compostos fenólicos (Figura 6). Não foram observados tricomas. A folha é hipoestomática e as células-guarda possuem cristas estomáticas.

No mesofilo, o parênquima clorofiliano paliçádico é formado por duas a quatro camadas de células e o esponjoso é composto por várias camadas de células com muitos espaços intercelulares (Figuras 7 e 8). A bainha dos feixes vasculares se prolonga até a epiderme em ambas as faces (Figura 8). Suas células são grandes, praticamente desprovidas de cloroplastos, com vacúolos bem desenvolvidos e podem conter pequenas drusas. Ocorrem algumas fibras associadas aos feixes vasculares (Figura 8).

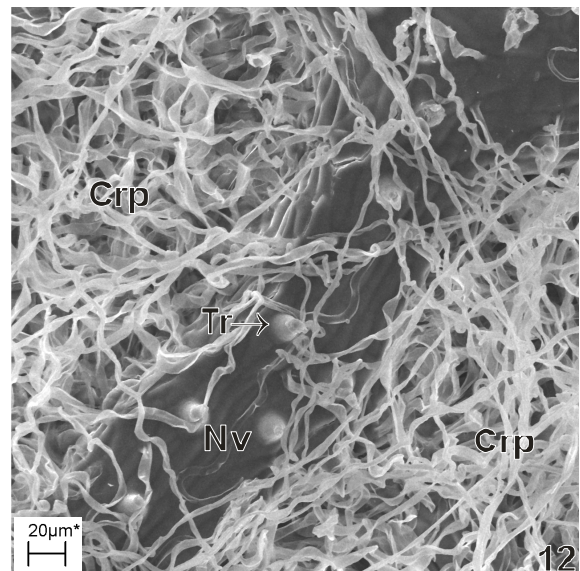
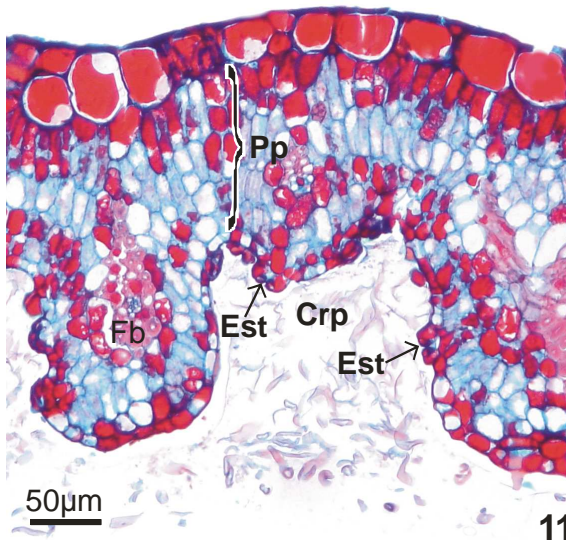
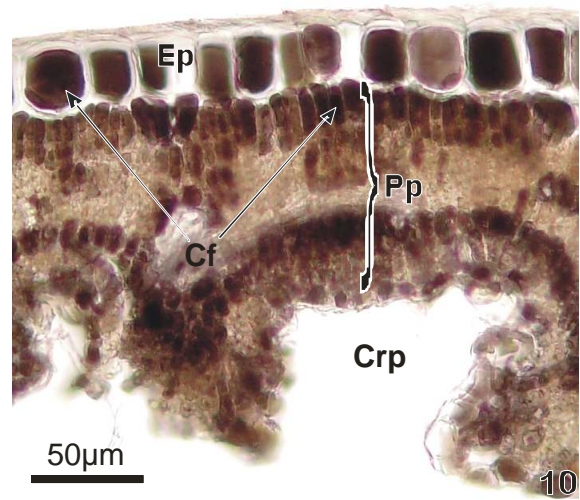
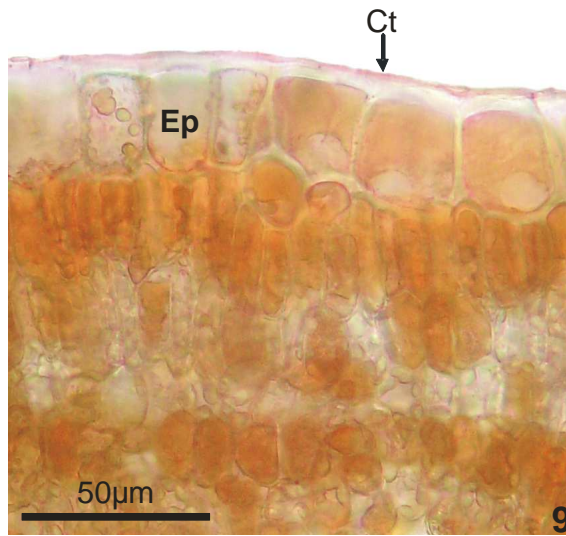
Licania rigida – Oiticica

As células epidérmicas apresentam paredes periclinais externas espessadas, cutícula delgada (Figura 9) e contêm compostos fenólicos (Figura 10). A folha é hipoestomática, com estômatos protegidos em criptas localizadas exclusivamente na face inferior (Figuras 10 e 11). Nestas, ocorrem tricomas tectores em grande quantidade, alguns longos e finos e outros rígidos e curtos (Figura 12).

A folha é isobilateral com parênquima clorofiliano paliçádico formado por quatro ou cinco camadas compactas distribuídas em toda a extensão do mesofilo (Figuras 10 e 11).



Figuras 5 a 8. Secções transversais da lâmina foliar de *Crateva tapia*. 5. Cutícula (Ct) foliar evidenciada em vermelho por Sudan IV. 6. Compostos fenólicos (Cf) destacados por reação com sulfato ferroso na epiderme (Ep). 7. Detalhe de um estômato (Est) com crista restrito à face abaxial. 8. Na região central destaca-se a bainha dos feixes vasculares (Bn) e suas extensões (Exb) que alcançam a epiderme em ambas as faces, a disposição do parênquima clorofiliano paliçádico (Pp), do esponjoso (Esp) e das fibras (Fb) também pode ser observada.



Figuras 9 a 11. Secções transversais da folha de *Licania rigida*. 9. Cutícula fina (Ct) evidenciada em vermelho por reação com Sudan IV e parede periclinal externa das células epidérmicas espessada. 10. Epiderme (Ep) e parênquima clorofiliano paliçádico (Pp) contendo compostos fenólicos (Cf) destacados por reação com sulfato ferroso. 11. Aspecto geral da lâmina foliar na qual são observados estômatos (Est) restritos a criptas (Crp) na face abaxial, fibras ao redor dos feixes vasculares (Fb) e parênquima clorofiliano paliçádico (Pp) em todo o mesófilo. 12. Eletromicrografia de varredura da superfície abaxial de *Licania rigida* na qual destacam-se as criptas (Crp) recobertas por tricomas finos e longos e uma nervural (Nv) na qual existem tricomas curtos (Tr).

Algumas camadas contêm grande quantidade de compostos fenólicos e são intercaladas por outras com menor quantidade ou, aparentemente, sem tais substâncias. Os compostos fenólicos também ocorrem nas células da extensão da bainha dos feixes vasculares. Alguns idioblastos contendo drusas são encontrados no mesofilo. Os feixes vasculares são colaterais e circundados por grande quantidade de fibras de paredes espessas e lúmen reduzido (Figura 11).

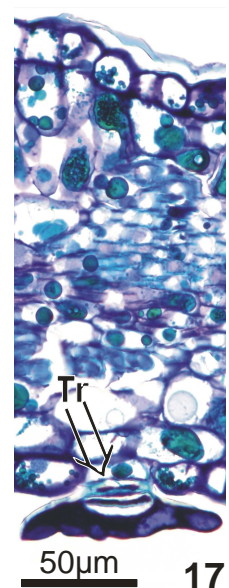
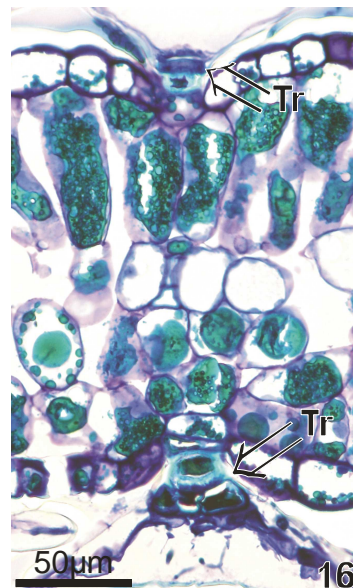
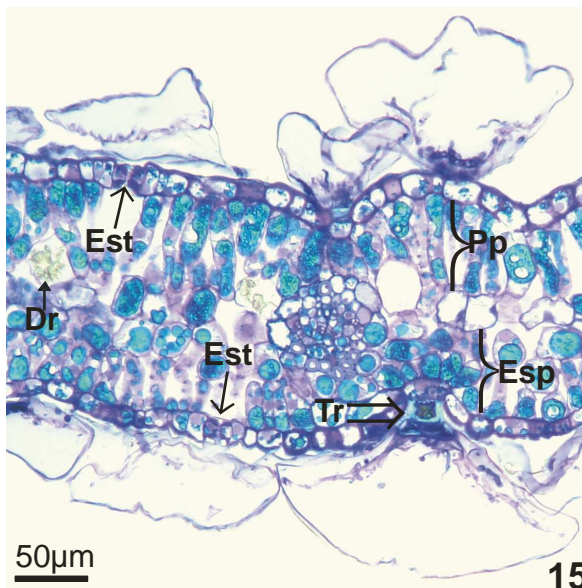
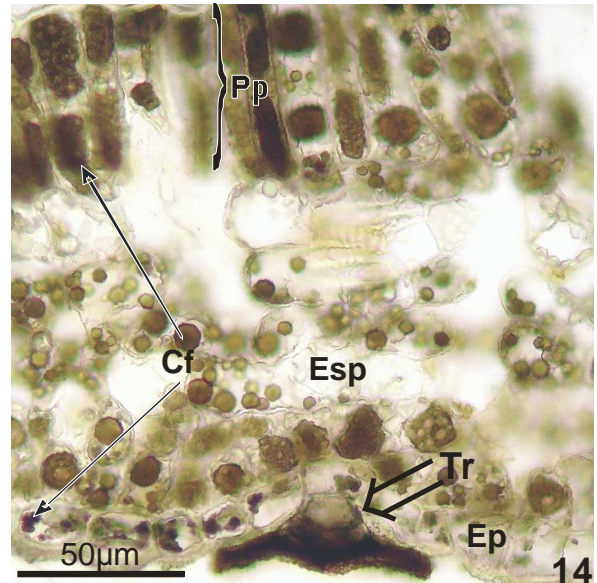
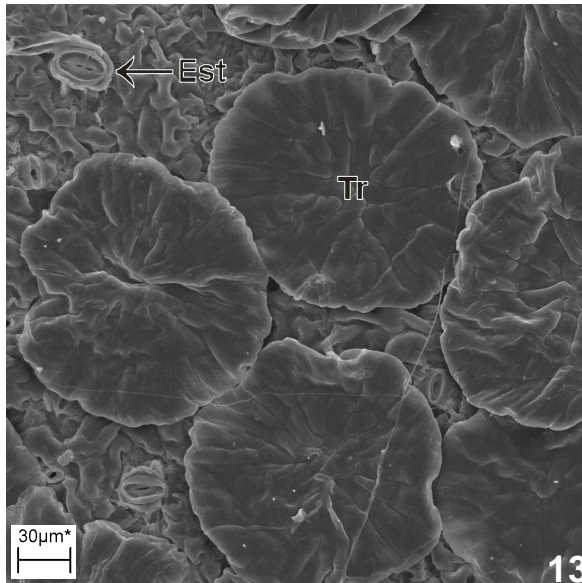
Combretum leprosum – Mofumbo

A epiderme é simples e pode conter compostos fenólicos (Figura 14). Tricomas peltados de dois tipos ocorrem em grande quantidade em ambas as faces (Figuras 13 a 17). Um maior, com grande área multicelular côncava projetada acima das demais células por uma base lignificada (Figuras 13 e 16), e outro menor achatado (Figura 17). Os primeiros podem apresentar as paredes das células basais impregnadas de substâncias lipídicas, possivelmente cutina ou suberina. A folha é anfihipoestomática (Figura 15). Os estômatos são de tamanhos variados e encontram-se ao mesmo nível das demais células epidérmicas. As células subsidiárias se projetam levemente sobre as células-guarda e estas apresentam cristas estomáticas.

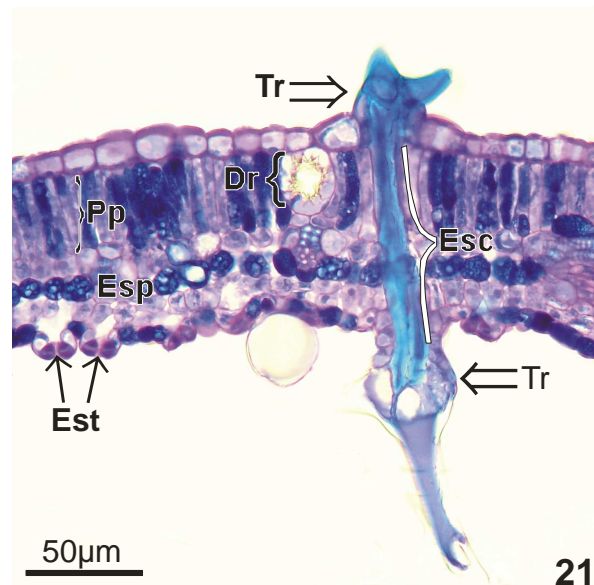
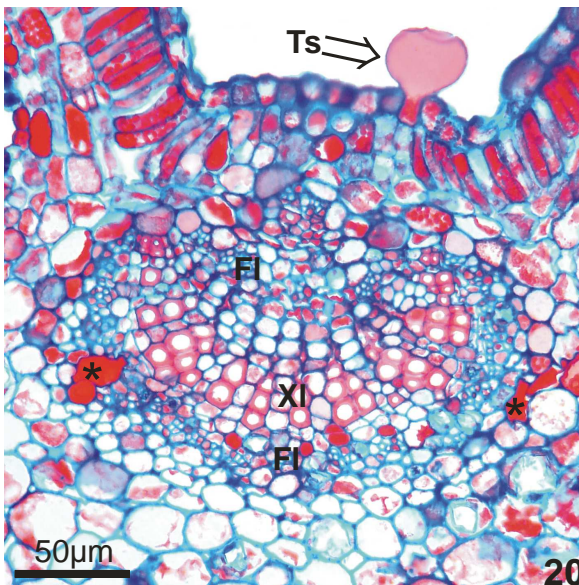
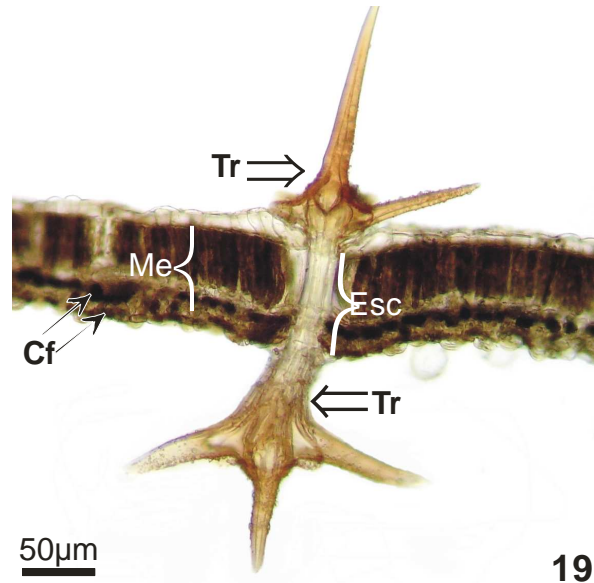
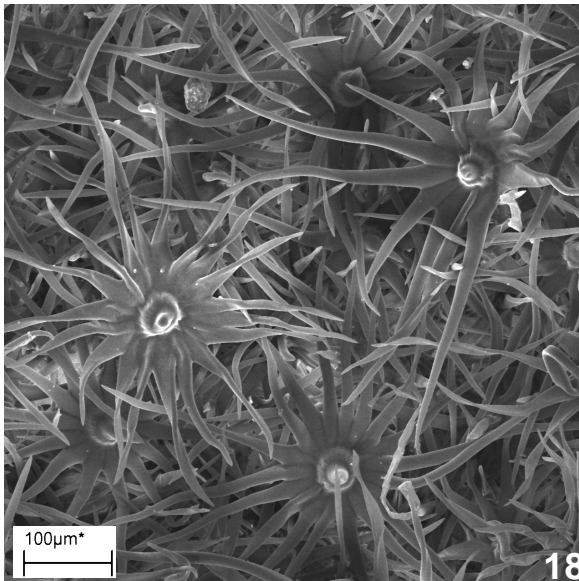
O parênquima clorofiliano paliçádico é composto por uma camada de células longas (Figuras 14 e 15). Idioblastos com drusas (Figura 15) são comuns entre as células do mesofilo, nas quais pode ocorrer deposição de compostos fenólicos (Figura 14) e lipídeos. O parênquima clorofiliano esponjoso é composto por células de formas variadas, estas se tornam alongadas à medida que se aproximam da face abaxial. As células da bainha dos feixes vasculares são grandes, arredondadas e podem apresentar compostos fenólicos em seu interior. Associadas aos feixes vasculares ocorrem poucas fibras. Na nervura central, o floema ocorre interna e externamente ao xilema e são observados muitos idioblastos com drusas.

Croton blanchetianus – Marmeleiro

A epiderme é uniestratificada com cutícula delgada e pode conter compostos fenólicos, especialmente nas células da face abaxial (Figura 19). Ocorrem diversos tipos de tricomas, secretores e tectores (Figuras 18 a 21). Alguns destes últimos são conectados por esclereídes que atravessam o mesofilo (Figuras 19 e 21). Tais tricomas são pluricelulares, ramificados, lignificados e podem apresentar as paredes das células basais impregnadas de substâncias lipídicas, possivelmente cutina ou suberina. Os tricomas secretores são unicelulares e possuem a região externa arredondada e projetada acima das demais células



Figuras 13 a 17. *Combretum leprosum*. 13. Eletromicrografia de varredura da superfície abaxial da epiderme foliar onde destacam-se os tricomas peltados (Tr) e estômatos (Est). 14 a 17. Secções transversais da lâmina foliar. 14. Compostos fenólicos (Cf) na epiderme (Ep) e mesófilo destacados por precipitação com sulfato ferroso. 15. Aspecto geral da lâmina foliar na qual são observados: epiderme (Ep), parênquima clorofiliano paliçádico (Pp), parênquima clorofiliano esponjoso (Esp), tricoma (Tr), drusa (Dr), estômato (Est). 16 e 17. Em detalhe dois tipos de tricomas (Tr) tectores peltados.



Figuras 18 a 21. *Croton blachetianus*. 18. Superfície abaxial foliar observada em microscópio eletrônico de varredura, destacam-se os diversos tricomas que se sobrepõem. 19 a 21. Secções transversais. 19. Compostos fenólicos (Cf) presentes no mesófilo (Me) e epiderme da face abaxial evidenciados por reação com sulfato ferroso, dois tricomas tectores (Tr) são conectados por esclereídes (Esc) que atravessam todo o mesófilo. 20. Nervura central na qual podem ser observados o xilema (Xl), o floema (Fl), laticíferos (*) e um tricoma secretor (Ts). 21- Lâmina foliar onde pode-se identificar o parênquima clorofiliano paliçádico (Pp), o parênquima clorofiliano esponjoso (Esp), estômatos (Est), drusa (Dr) e tricomas tectores (Tr) conectados por esclereídes (Esc).

epidérmicas (Figura 20). As folhas são hipoestomáticas com estômatos ao mesmo nível das demais células epidérmicas (Figura 21).

A folha é dorsiventral, o parênquima clorofiliano paliçádico adaxial é formado por uma camada de células longas que ocupam cerca de metade da espessura do mesofilo (Figura 21). Alguns idioblastos com drusas encontram-se entre essas células, logo abaixo da epiderme (Figura 21), principalmente nas regiões de nervuras. O parênquima clorofiliano esponjoso é constituído por três ou quatro camadas de células. As que estão em contato com a epiderme inferior são levemente alongadas. As células do parênquima clorofiliano, tanto esponjoso quanto paliçádico, especialmente àquelas em contato com os feixes vasculares, contém compostos fenólicos (Figura 19). Os feixes vasculares são colaterais e não apresentam fibras associadas. Entretanto, na nervura central, o floema forma-se interna e externamente ao xilema e apresenta laticíferos (Figura 20). Na nervura central, ocorrem, logo abaixo da epiderme, duas a quatro camadas colênquima. Em algumas nervuras o câmbio vascular começa a se formar.

Croton heliotropiifolius – Velame

A epiderme é simples com paredes periclinais externas espessas e cutícula delgada na face adaxial (Figura 22). Os tricomas são estrelados (Figura 23), lignificados, com base cutinizada ou suberificada (Figura 22) e densamente distribuídos em ambas as faces. No entanto, na face abaxial estão dispostos de forma mais densa. A folha é anfihipoestomática com estômatos ao mesmo nível das demais células epidérmicas.

O parênquima clorofiliano paliçádico é formado por apenas uma camada de células (Figura 24) e o esponjoso por até quatro. Os laticíferos podem acompanhar as nervuras de menor calibre, atravessar o parênquima clorofiliano e se prolongar até a epiderme (Figura 24). Drusas ocorrem em grandes idioblastos logo abaixo da epiderme, entre as células do parênquima clorofiliano paliçádico ou, mais comumente, logo abaixo deste (Figura 24). Os feixes vasculares não se encontram associados a fibras.

Na nervura central, os laticíferos se dispõem ao redor dos feixes vasculares e alguns deles parecem fundir-se (Figura 25). Grande quantidade de idioblastos com drusas ocorre na nervura central.

Bauhinia cheilantha – Mororó

Esta espécie apresenta cera epicuticular recobrimdo a superfície epidérmica (Figura 26). As paredes das células da epiderme na face adaxial são espessas e algumas destas

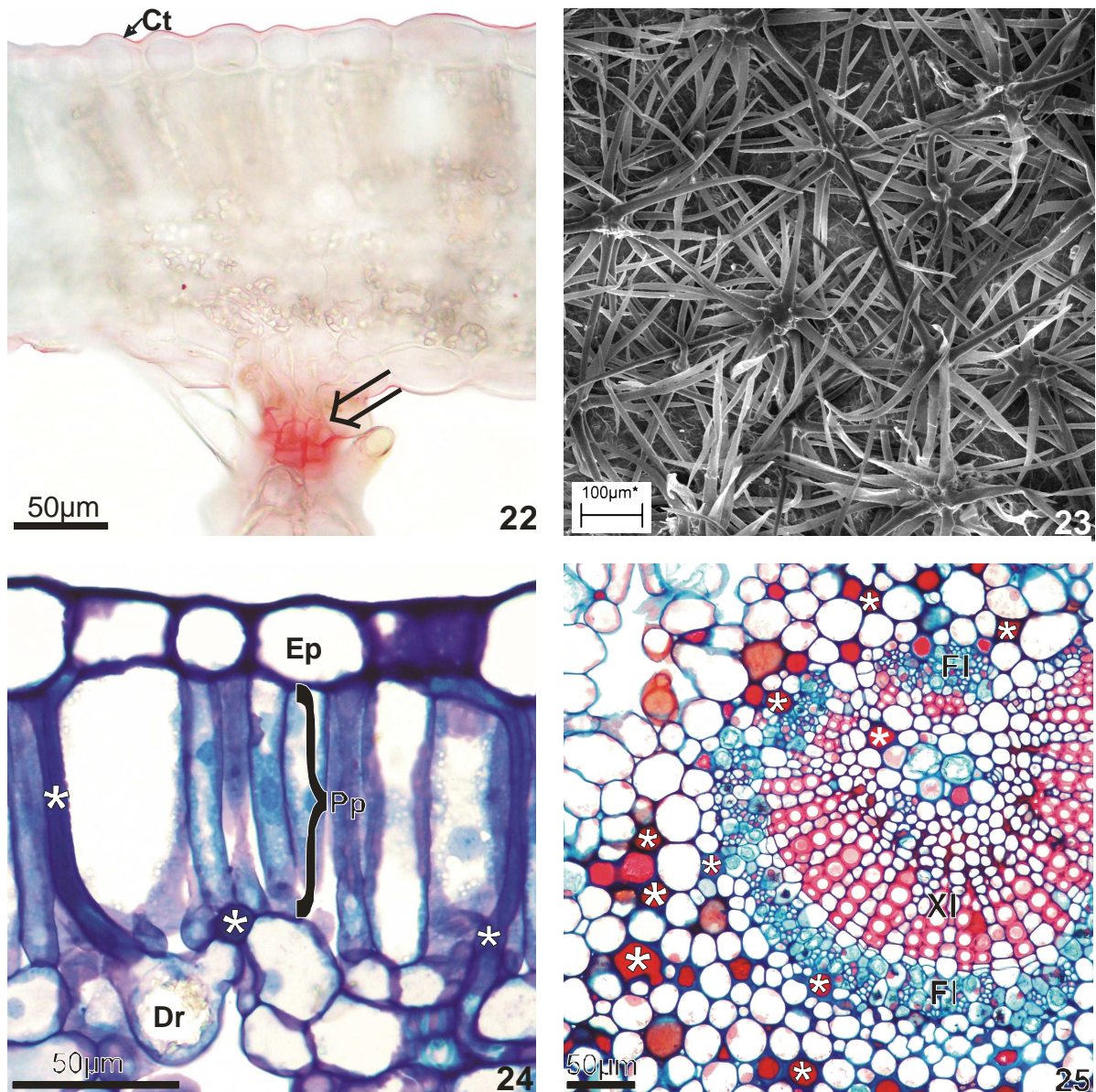
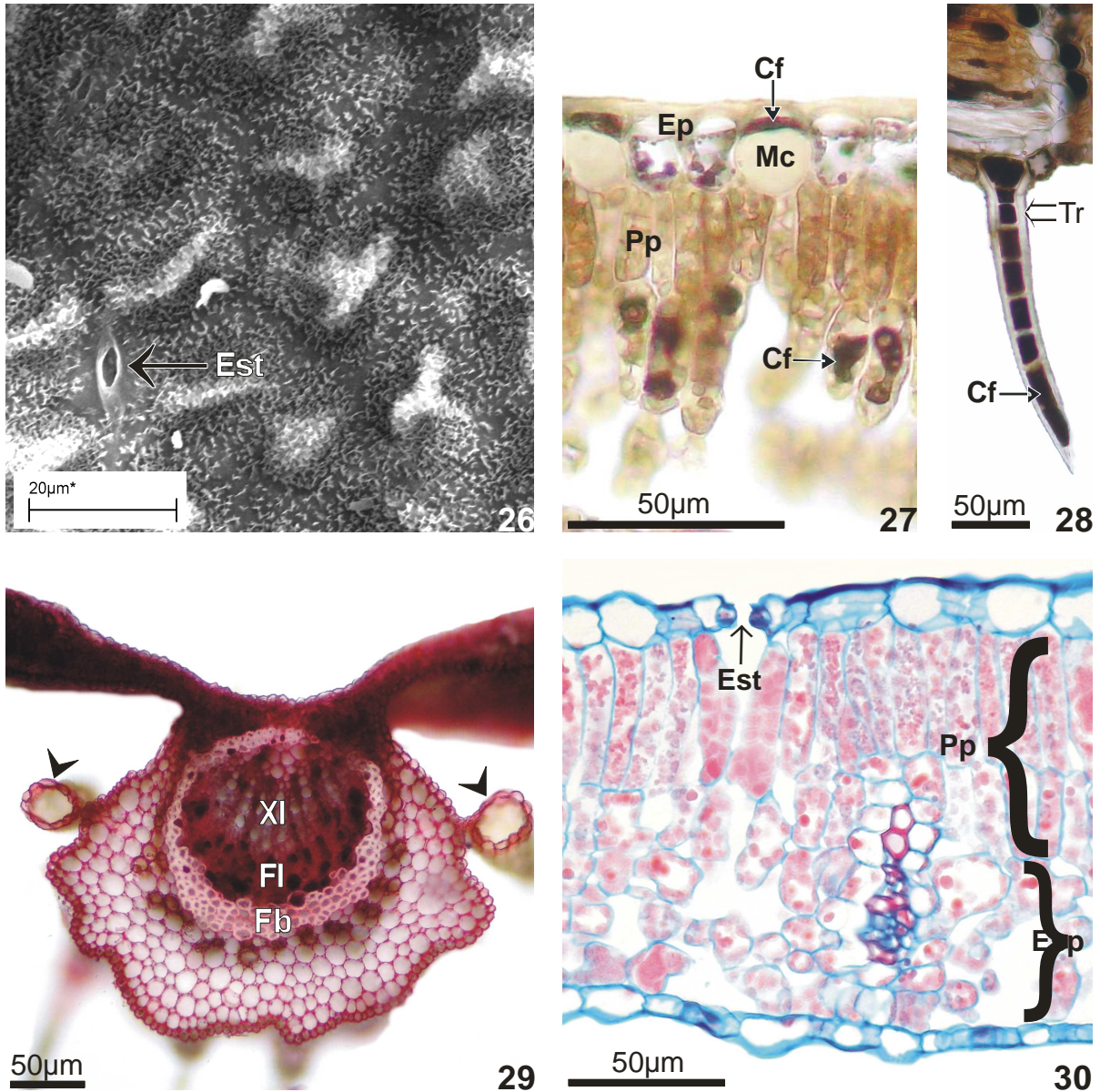


Figura 22 a 25. *Croton heliotropiifolius*. 22. Secção transversal da lâmina foliar onde são evidenciadas em vermelho a cutícula (Ct) e a base impregnada com substâncias lipídicas (seta) do tricoma através da coloração com Sudan IV. 23. Face abaxial foliar fotografada em microscópio eletrônico de varredura na qual são conspícuos os tricomas tectores que recobrem a superfície. 24. Secção transversal da lâmina foliar na qual podem ser observados laticíferos (*) que atravessam o parênquima paliçádico (Pp) e alcançam a epideme (Ep), idioblasto contendo drusa (Dr). 25. Corte transversal da nervura central onde se destacam os laticíferos (*), o xilema (Xl) e o floema (Fl).



Figuras 26 a 30. *Bauhinia cheilantha*. 26. Superfície abaxial foliar observada em microscópio eletrônico de varredura, a superfície granulosa deve-se à deposição de cera epicuticular e um estômato pode ser identificado (Est). 27 e 28. Secções transversais da lâmina foliar fixados com sulfato ferroso que evidencia a presença de compostos fenólicos (Cf). 27. Detalhe de células epidérmicas contendo compostos fenólicos (Cf) e mucilagem (Mc), no parênquima clorofiliano paliçádico (Pp) também são encontrados compostos fenólicos. 28. Detalhe de um tricoma tector (Tr) pluricelular contendo compostos fenólicos. 29. Nervura em corte transversal tratada com vermelho de rutênio, além dos tecidos xilema (Xl), floema (Fl) e fibras (Fb) são observadas estruturas ovaladas delimitadas por um epitélio (cabeça de seta). 30- Secção transversal da lâmina foliar na qual pode ser observada a disposição do parênquima clorofiliano paliçádico (Pp) e eponjoso (Esp) e um estômato na face adaxial (Est).

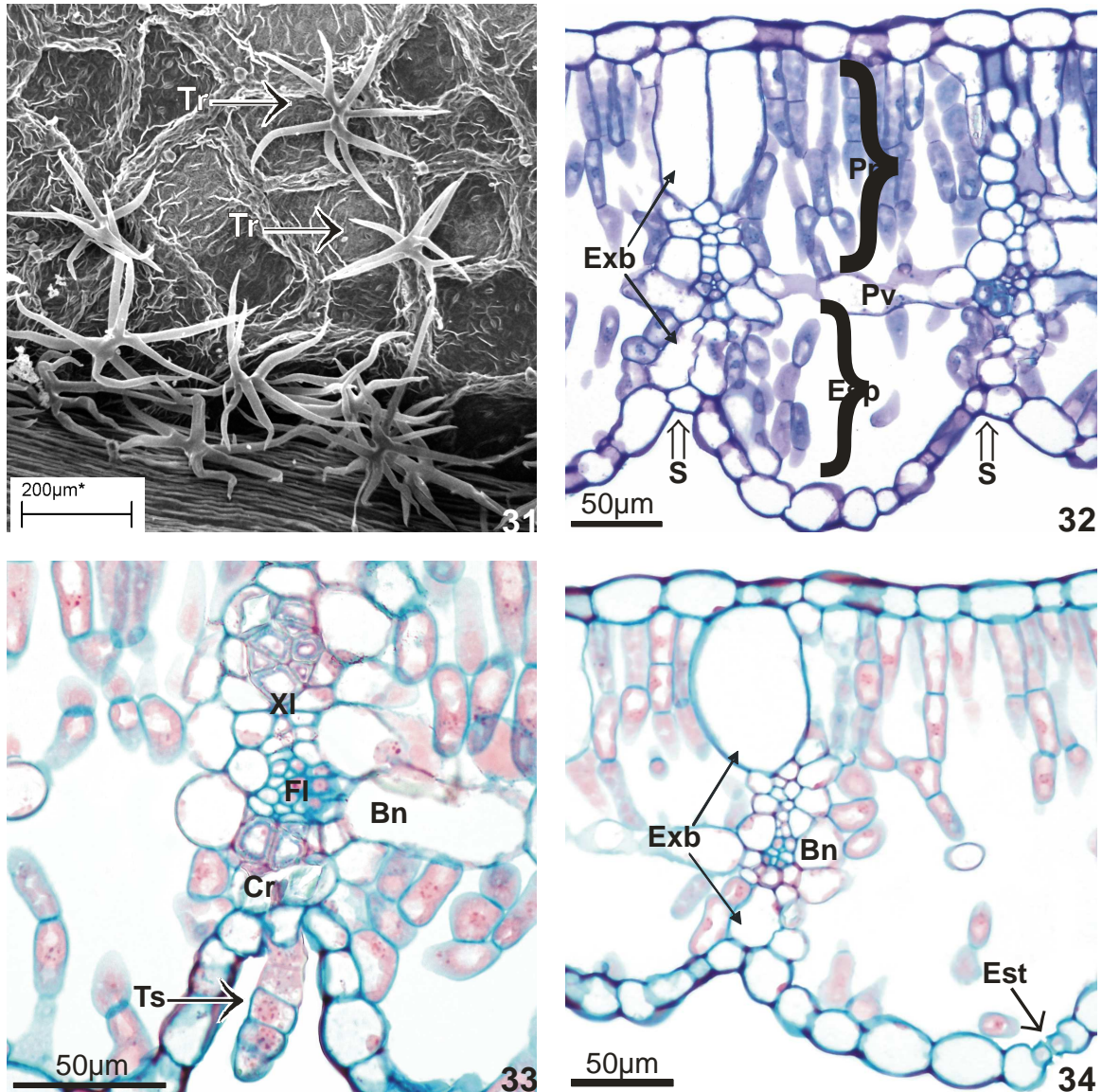
células apresentam mucilagem e compostos fenólicos (Figura 27), enquanto que as abaxiais podem ser arredondadas e conter apenas compostos fenólicos. As células epidérmicas, em vista paradérmica, apresentam paredes sinuosas na face abaxial. Na adaxial, são levemente sinuosas ou retas dando às células aspecto poligonal. Tricomas alongados, multicelulares, tectores, unisseriados, com compostos fenólicos em seu interior (Figura 28), distribuem-se esparsamente em ambas as faces foliares. Estruturas ovaladas, formadas por uma espécie de epitélio que delimitam um átrio com conteúdo granular, ocorrem com pouca frequência na epiderme da lâmina foliar ou das nervuras (Figura 29). A folha é anfiestomática (Figura 30). Os estômatos são paracíticos e as células subsidiárias se projetam sobre as células-guarda, que desta maneira, ficam levemente aprofundadas.

São distinguidas duas camadas de parênquima clorofiliano paliçádico, a primeira notavelmente mais longa (Figura 30). A bainha é formada por um grupo de células arredondadas que circunda os feixes vasculares e, nas nervuras de maior calibre, pode se projetar por toda a espessura do mesofilo e entrar em contato direto com as células epidérmicas. Os feixes vasculares são colaterais com grande quantidade de fibras (Figura 29) e drusas associadas. Algumas fibras podem ser mucilaginosas, pois apresentam uma camada interna diferenciada da externa por ser de natureza celulósica.

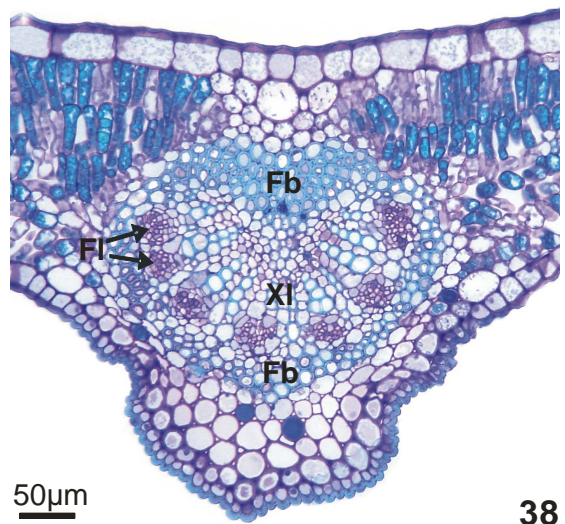
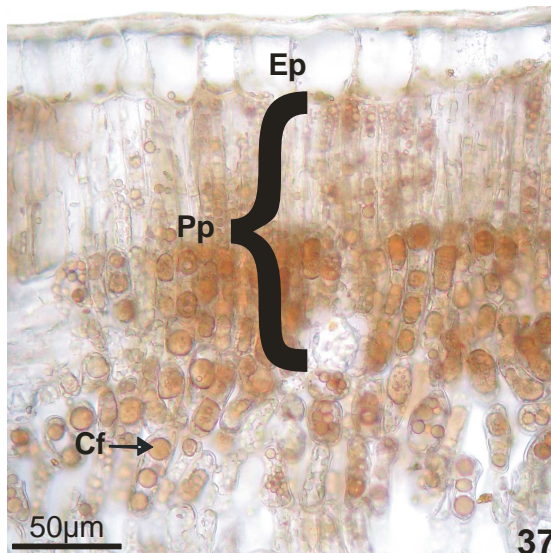
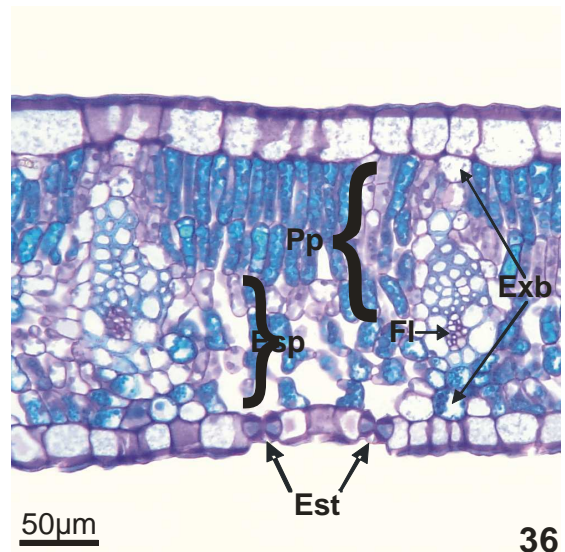
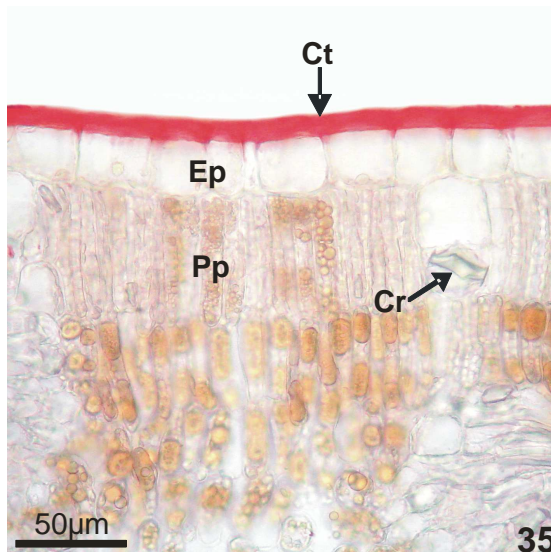
Erythrina velutina – Mulungu

A epiderme possui cutícula delgada. As células epidérmicas são poligonais com paredes levemente sinuosas em vista paradérmica. Nas regiões de nervura na face abaxial, ocorrem sulcos ou aprofundamentos que conferem a esta face aspecto ondulado (Figura 32). São observados dois tipos de tricomas, um tector ramificado (Figura 31) e outro secretor pluricelular unisseriado (Figura 33). Tais apêndices epidérmicos são esparsos e mais frequentes nas regiões de nervuras e na face abaxial. A folha é anfihipoestomática, e a distribuição dos estômatos na face adaxial restringe-se a fileiras que acompanham as nervuras de maior calibre.

O mesofilo é formado por duas ou três camadas de células do parênquima clorofiliano paliçádico e até quatro do esponjoso (Figuras 32 e 34). Estas últimas são peculiarmente alongadas, assemelhando-se às do paliçádico, embora sejam distanciadas entre si com grandes espaços intercelulares como é comum no parênquima esponjoso. As nervuras são conectadas umas às outras por parênquima paravenal e à epiderme por extensões da bainha (Figura 32). Ambos os tipos celulares possuem grandes vacúolos e cloroplastos ausentes ou escassos. As células da extensão da bainha podem conter cristais e as que



31. Face abaxial da superfície foliar de *Erythrina velutina* observada em microscópio eletrônico de varredura na qual são observados tricomas tectores ramificados (Tr). 32 a 34. Secções transversais da lâmina foliar de *Erythrina velutina*. 32. Aspecto geral da lâmina foliar na qual são observados: parênquima clorofiliano paliádico (Pp), esponjoso (Esp), parênquima paravascular (Pv), bainha dos feixes vasculares (Bn), extensões da bainha dos feixes vasculares (Exb) e sulcos na face abaxial (S). 33. Em detalhe um tricoma secretor (Ts), xilema (Xl), floema (Fl) e cristais (Cr). 34. Em destaque as grandes células que formam as extensões das bainhas dos feixes vasculares (Exb) e um estômato (Est) na face abaxial.



Figuras 35 a 37. Secções transversais da lâmina foliar de *Luetzelburgia auriculata*. 35. Cutícula (Ct) espessa evidenciada em vermelho por reação com Sudan IV, epiderme (Ep), parênquima clorofiliano paliádico (Pp) e idioblasto contendo cristal (Cr). 36. Aspecto geral da lâmina foliar na qual podem ser observadas as extensões da bainha dos feixes vasculares (Exb), parênquima clorofiliano esponjoso (Esp), floema (Fl) e estômatos (Est). 37. Compostos fenólicos (Cf) nas células do parênquima clorofiliano destacados por precipitação com sulfato ferroso. 38. Secção transversal da nervura central de *Luetzelburgia auriculata* na qual são observados o floema (Fl), o xilema (Xl) e fibras (Fb).

contactam diretamente a epiderme são especialmente grandes e alongadas (Figura 32) ou arredondadas (Figura 34). Pequena quantidade de fibras encontra-se associada aos feixes vasculares, que são colaterais.

Luetzelburgia auriculata – Pau-mocó

A epiderme possui cutícula espessa (Figura 35) e apresenta conteúdo granular de natureza não identificada (Figura 36 e 38). Em corte paradérmico, as paredes das células epidérmicas são relativamente retas ou levemente sinuosas. Tricomas tectores, unicelulares, lignificados, longos e esparsos ocorrem em ambas as faces. As folhas são hipostomáticas e as células-guarda possuem cristas estomáticas (Figura 36).

O parênquima clorofiliano paliçádico é formado por células longas, adensadas e dispostas em até três camadas (Figura 36 e 37). O parênquima clorofiliano esponjoso é composto por três a cinco camadas de células que se tornam alongadas quando próximas da face abaxial. Tanto no parênquima clorofiliano esponjoso quanto no paliçádico ocorre deposição de compostos fenólicos (Figura 37). As extensões da bainha dos feixes vasculares podem se prolongar até a epiderme (Figura 36) e conter cristais (Figura 35). Fibras (Figura 38), algumas delas mucilaginosas, encontram-se associadas aos feixes vasculares, e estes são colaterais.

Mimosa caesalpiniiifolia – Sabiá

A epiderme apresenta cera epicuticular (Figura 39) em ambas as faces. Na superfície adaxial, as células epidérmicas são grandes e arredondadas preenchidas por mucilagem e compostos fenólicos restritos aos vacúolos (Figura 40). Possivelmente a mucilagem está associada às paredes periclinais externa e interna. Esta última apresenta aspecto arredondado devido ao grande acúmulo de mucilagem. Algumas vezes, ocorre o extravasamento desta substância que, então, passa a permear todo o espaço intercelular do mesofilo (Figura 40). As células epidérmicas nas regiões de nervura e na face abaxial apresentam apenas compostos fenólicos. Tricomas tectores esparsos são observados e tornam-se mais frequentes nas bordas das folhas jovens. A folha é anfihipostomática. Na face adaxial, os estômatos se distribuem alinhadamente seguindo as nervuras de maior calibre. Os estômatos são paracíticos, embora as células subsidiárias não difiram das demais células epidérmicas.

O parênquima clorofiliano paliçádico é constituído por uma a três camadas de células longas que podem apresentar compostos fenólicos (Figura 41). Já o esponjoso

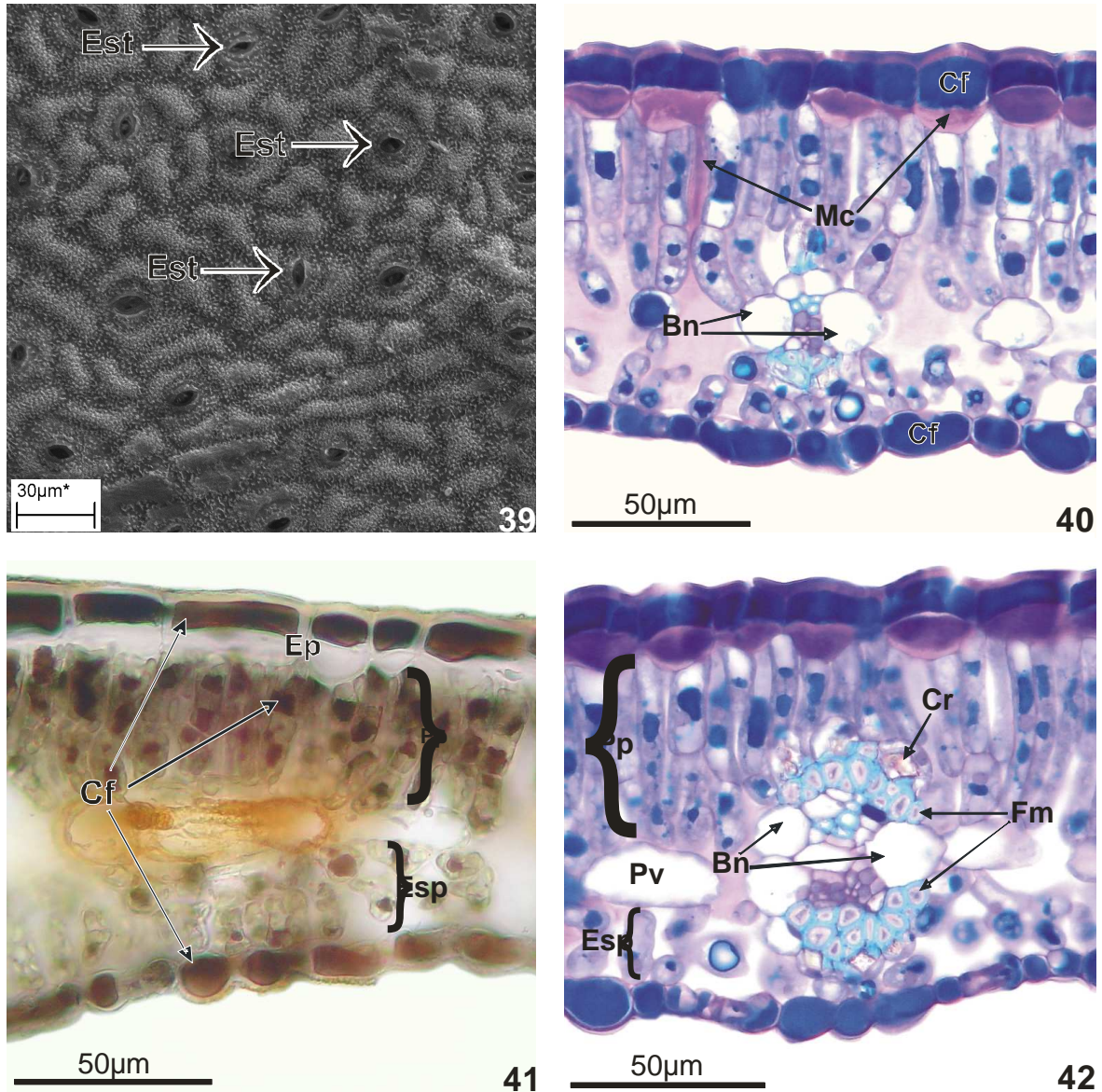
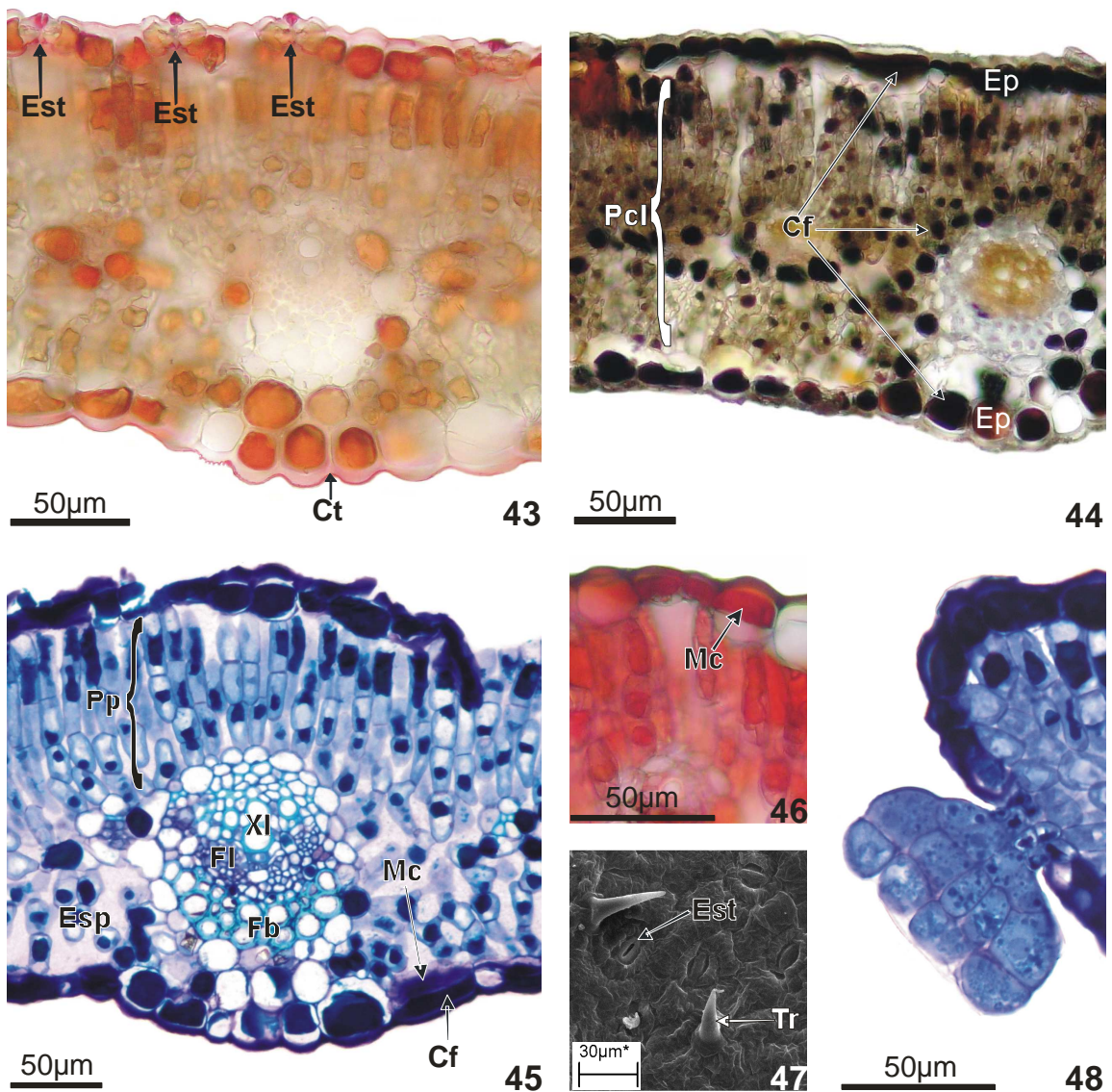


Figura 39. Face abaxial da superfície foliar de *Mimosa caesalpinifolia* observada ao microscópio eletrônico de varredura, o aspecto granuloso deve-se à deposição de cera epicuticular, são observados estômatos (estômatos). 40 a 42. Secções transversais da lâmina foliar de *Mimosa caesalpinifolia*. 40. Em destaque as células da epiderme na face adaxial contendo compostos fenólicos (Cf) e mucilagem (Mc) que chega a extravasar para o mesofilo, as células da bainha dos feixes vasculares (Bn) são evidentes ao redor de uma nervura. 41. Compostos fenólicos (Cf), destacados por precipitação com sulfato ferroso, nas células epidérmicas (Ep) e dos parênquimas clorofilianos paliçádico (Pp) e esponjoso (Esp). 42. Organização do mesofilo dividido em parênquima clorofiliano paliçádico (Pp), parênquima paravenal (Pv) e parênquima clorofiliano esponjoso (Esp), ao redor da nervura são vistas fibras mucilaginosas (Fm), a bainha dos feixes vasculares (Bn) e cristais (Cr).



Figuras 43 a 46. Seções transversais do folíolo de *Mimosa tenuiflora*. 43. Cutícula (Ct) e cristas dos estômatos (Est) coradas em vermelho com Sudan IV. 44. Compostos fenólicos (Cf) evidenciados por precipitação com sulfato ferroso na epiderme (Ep) e no parênquima clorofiliano (Pcl). 45. Em destaque o parênquima clorofiliano paliádico (Pp), o esponjoso (Esp), a disposição do xilema (Xl), floema (Fl) e fibras (Fb) no feixe vascular e a presença de mucilagem (Mc) e compostos fenólicos (Cf) nas células epidérmicas. 46. Em detalhe mucilagem (Mc), destacada em vermelho pela reação com vermelho de rutênio, na epiderme. 47. Superfície abaxial do folíolo de *Mimosa tenuiflora*, observada ao microscópio eletrônico de varredura, na qual ocorrem estômatos (Est) e tricomas tectores (Tr). 48. Detalhe de um tricoma secretor pluricelular de *Mimosa tenuiflora*.

compõe-se de células arredondadas ou levemente alongadas distribuídas em uma ou duas camadas (Figura 42).

As células da bainha dos feixes vasculares podem apresentar compostos fenólicos e cristais (Figura 42). O parênquima paravenal une lateralmente as nervuras e divide o mesofilo em parênquima clorofiliano paliçádico e esponjoso (Figura 42). As fibras nas nervuras não são contínuas, há um grupo sobre o xilema e outro abaixo do floema. Elas são mucilaginosas, pois apresentam uma camada interna distinta da externa (Figura 42). Na região do floema podem ocorrer laticíferos.

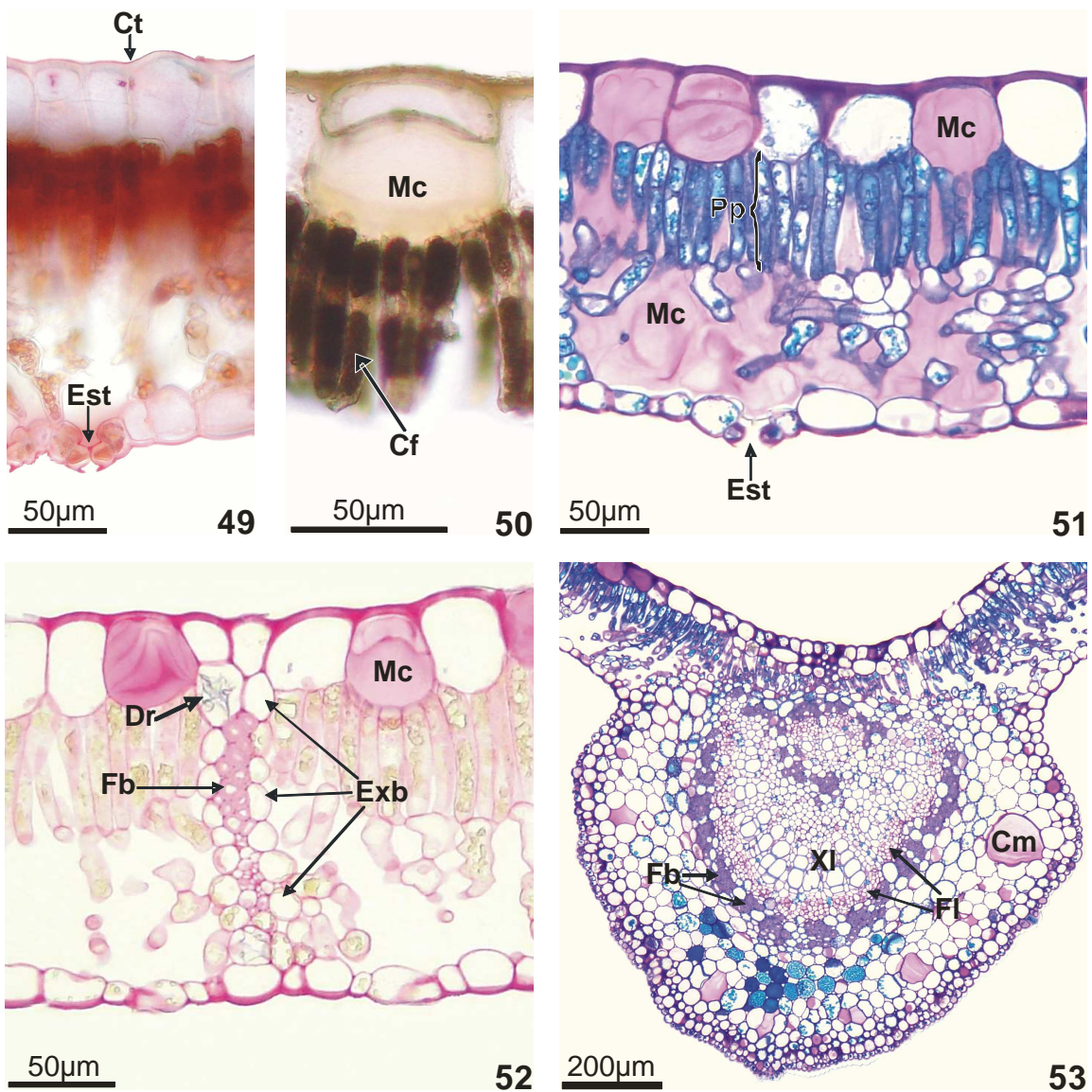
Mimosa tenuiflora – Jurema-preta

A epiderme apresenta cera epicuticular e cutícula delgada (Figura 43). As células epidérmicas, em ambas as faces, contêm compostos fenólicos (Figura 44), provavelmente presentes em vacúolos na região mediana, e mucilagem externa e internamente a estes (Figura 45 e 46). A mucilagem, possivelmente associada à parede periclinal interna, ocorre em grande quantidade e chega a extravasar para os espaços intercelulares do mesofilo. Praticamente todas as células epidérmicas apresentam tal disposição, com exceção de algumas, principalmente nas regiões de nervuras, que contêm apenas compostos fenólicos. Pequenos tricomas tectores que lembram espinhos (Figura 47) são encontrados nas bordas dos folíolos. Tricomas glandulares, formados por grande número de células arredondadas organizadas em três ou quatro camadas (Figura 48), distribuem-se nas bordas dos folíolos e na face abaxial. A superfície foliar é pegajosa e brilhante devido a uma substância mucilaginosa ou resinosa, possivelmente produzida pelos tricomas secretores descritos. A folha é anfiestomática e os estômatos são paracíticos.

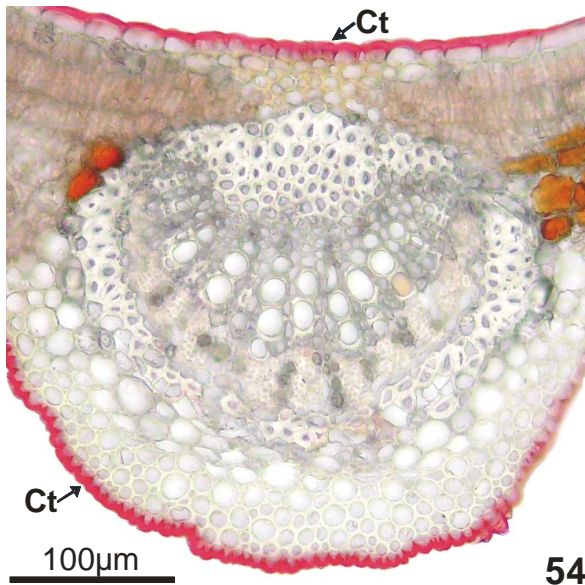
As células do mesofilo apresentam compostos fenólicos (Figura 44). O parênquima clorofiliano paliçádico é formado por duas ou três camadas de células. No esponjoso, as células estão dispostas em duas camadas e as que ficam mais próximas da epiderme são alongadas. A bainha das nervuras pode conter compostos fenólicos e cristais. Associadas aos feixes vasculares, que são colterais, ocorrem grupos de fibras mucilaginosas próximas ao floema e poucas fibras isoladas não mucilaginosas no xilema.

Pseudobombax marginatum – Embiratanha

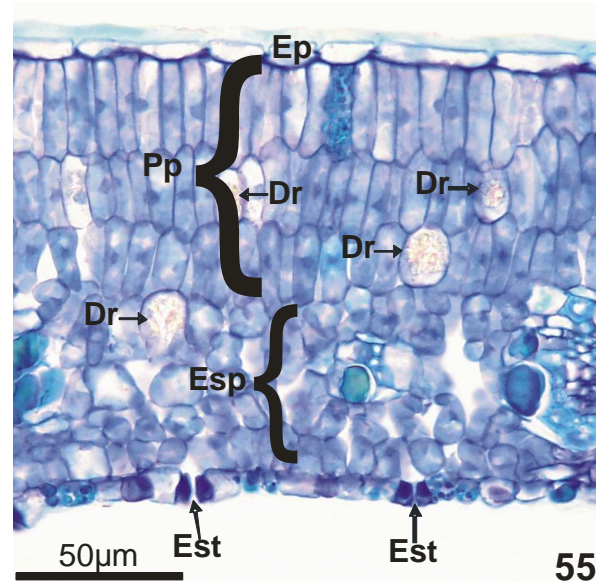
As células epidérmicas, de cutículas delgadas (Figura 49), são grandes, poligonais e podem conter mucilagem na face adaxial da folha (50 a 52). Em algumas células, tal substância parece empurrar o citoplasma e ocupar quase todo o volume celular. O



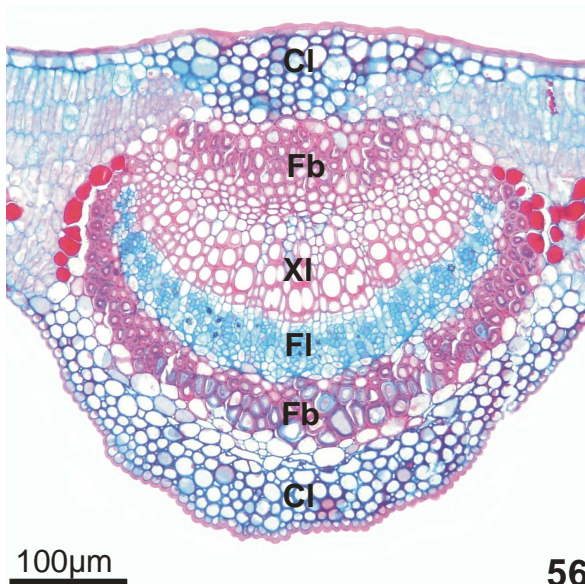
Figuras 49 a 53. Secções transversais foliares de *Pseudobombax marginatum*. 49. Cutícula fina (Ct) e cristas presentes nos estômatos (Est) evidenciadas em vermelho por coloração com Sudan IV. 50. Compostos fenólicos (Cf) presentes em células do parênquima clorofiliano evidenciados por precipitação com sulfato ferroso, pode ser observada uma célula epidérmica contendo mucilagem. 51. Lâmina foliar na qual destaca-se a mucilagem (Mc) presente na epiderme e que permeia os espaços intercelulares do mesofilo, inclusive entre as células do parênquima clorofiliano paliçádico (Pp). 52. Lâmina foliar corada com vermelho de rutênio na qual são observadas células epidérmicas contendo mucilagem, drusa (Dr), fibras (Fb) e extensões da bainha dos feixes vasculares (Exb). 53. Nervura central contendo cavidades de mucilagem (Cv) e na qual são observados xilema (Xl), floema (Fl) e fibras (Fb).



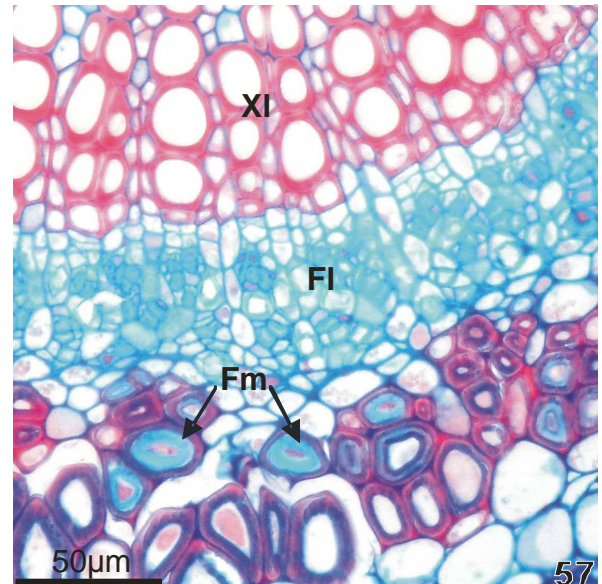
54



55



56



57

Figuras 54 a 57. Secções transversais da folha de *Ziziphus joazeiro* . 54. Nervura central corada com Sudan IV que evidencia a cutícula (Ct) espessa em vermelho. 55. Lâmina foliar na qual se observam a epiderme (Ep), o parênquima clorofiliano paliçádico (Pp), o esponjoso (Esp), estômatos (Est) e drusas (Dr). 56. Aspecto geral da nervura central na qual são observados: colênquima (Cl), fibras (Fb), xilema (XI) e floema (Fl). 57. Detalhe de fibras mucilaginosas (Fm) na nervura central.

rompimento da parede periclinal interna, com o conseqüente extravasamento de mucilagem para o espaço intercelular do mesofilo, foi observado em algumas regiões (Figura 51). Entretanto, as células mucilaginosas não são contínuas na face adaxial da epiderme, especialmente nas regiões de nervura elas estão ausentes. Nestas regiões, as células epidérmicas podem conter compostos fenólicos. Tricomas tectores e secretores esparsos podem ser observados em ambas as faces. Os estômatos encontram-se apenas na face abaxial e ao mesmo nível das demais células epidérmicas. As células-guarda apresentam cristas estomáticas (Figura 49).

O parênquima clorofiliano paliçádico é constituído por uma camada de células longas que ocupam aproximadamente metade da espessura do mesofilo (Figura 51). Células coletoras conectam o parênquima paliçádico ao esponjoso. As células que compõem este tecido, assim como as do paliçádico, podem conter compostos fenólicos (Figura 50). A bainha do feixe vascular, contendo drusas e compostos fenólicos, se projeta até a epiderme (Figura 52). As fibras associadas aos feixes vasculares são mucilaginosas e estes são colaterais. Na nervura central ocorrem cavidades secretoras de mucilagem (Figura 53).

Ziziphus joazeiro – Juazeiro

As células epidérmicas são tabulares, apresentam cutícula espessa (Figura 54) e, na face inferior, podem conter compostos fenólicos. Na face superior, tais células possuem paredes espessas. Alguns tricomas tectores unisseriados são observados, próximos às nervuras. Os estômatos (Figura 55), diminutos, restringem-se à face abaxial e distribuem-se em campos agrupados delimitados pelas nervuras, não ocorrendo sobre estas. Estas estruturas encontram-se ao mesmo nível das demais células epidérmicas e apresentam câmara subestomática reduzida.

O parênquima clorofiliano paliçádico é formado por três ou quatro camadas de células compactas (Figura 55) e pode se estender por todo o mesofilo em algumas regiões. O clorênquima esponjoso é compacto e torna-se mais espaçado nas proximidades dos feixes vasculares. Idioblastos com compostos fenólicos ocorrem logo abaixo da epiderme, e outros com drusas distribuem-se por todo o mesofilo (Figura 55). As células da bainha são grandes e podem apresentar compostos fenólicos e cristais. Ocorrem fibras associadas aos feixes vasculares, em grande quantidade nas nervuras de maior calibre (Figura 56). Algumas delas apresentam uma camada interna diferenciada que as caracteriza como fibras mucilaginosas (Figura 57). Os feixes são colaterais (Figura 56 e 57).

Tabela 2 – Matriz de presença e ausência das principais características anatômicas observadas. Presença – 0, ausência – 1.

Características	Espécies													
	<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	<i>Crateva tapia</i>	<i>Licania rigida</i>	<i>Combretum leprosum</i>	<i>Croton blanchetianus</i>	<i>Croton heliotropifolius</i>	<i>Bauhinia cheilantha</i>	<i>Erythrina velutina</i>	<i>Luetzelburgia auriculata</i>	<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	<i>Mimosa tenuiflora</i>	<i>Pseudobombax maginatum</i>	<i>Ziziphus joazeiro</i>	
Cutícula espessa	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
Indumento denso	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
Tricomas glandulares	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	
Criptas	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Mucilagem na epiderme	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	
Compostos fenólicos	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	
Folha anfiestomática	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	
Folha isobilateral	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Paliçádico múltiplo	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	
Parênquima paravenal	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	
Cristais	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Esclereídes	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Laticíferos	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	
Folha heterobárica	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	
Bainha	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	
Fibras nas nervuras	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	
Fibras mucilaginosas	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	

3.2 Análise estatística e Grupos funcionais

As matrizes de presença e ausência, a que considera apenas as características xeromorfas (Figura 58) e a que engloba todas as características anatômicas observadas (Figura 59), permitem a identificação dos atributos peculiares de cada espécie. A ausência de uma dada característica determina a presença da oposta ou a não observação da mesma. Por exemplo, as folhas se distribuíram em anfiestomáticas e hipoestomáticas, a ausência da anfiestomatia significa que a folha é hipoestomática, a ausência de indumento denso decorre da presença de indumento esparso, a presença de folha heterobárica exclui a disposição homobárica, e assim por diante.

Os dendogramas obtidos por média de grupo (Figura 60) permitem a identificação de três grupos principais. No grupo 1 (G1) estão *C. blanchetianus*, *C. heliotropiifolius* e *Combretum leprosum*. As três espécies possuem folhas simples, são caducifólias (tabela 1), embora resistam algum tempo com folhagem após cessarem as chuvas, sendo as duas últimas caducifólias tardias. Algumas das características compartilhadas entre elas são cutícula fina, indumento denso em ambas as faces e parênquima clorofiliano paliçádico formado por apenas uma camada de células. O grupo 2 (G2) é composto por *B. cheilantha*, *E. velutina*, *M. caesalpiniifolia*, *M. tenuiflora* e *P. marginatum*, com exceção de *E. velutina* as outras espécies apresentam mucilagem na epiderme, característica restrita a este grupo. Tricomas glandulares e fibras mucilaginosas também são comuns. Todas as espécies deste grupo possuem folhas compostas e são caducifólias, a maioria perde as folhas no início do período seco, exceto *M. tenuiflora*, que mantém as folhas por mais tempo. *E. velutina* foi a espécie que mais diferiu das outras e a maior semelhança dentro do G2 foi entre *M. tenuiflora* e *B. cheilantha*. As três espécies perenifólias, *L. rigida*, *L. auriculata* e *Z. joazeiro* foram agrupadas no grupo 3 (G3) juntamente com *A. pyrifolium* e *C. tapia*, estas duas são caducifólias tardias. São comuns no G3 grande quantidade de fibras associadas aos feixes vasculares e cutículas espessas. Entre as espécies estudadas, as cinco componentes do G3 além de serem hipoestomáticas, são as que apresentam as folhas mais espessas, chegando a ser coriáceas em *L. rigida*. Esta espécie é a que apresenta mais atributos xeromorfos e, por possuir algumas características peculiares tais como estômatos protegidos em criptas, indumento denso apenas na face abaxial e folha isobilateral, fica distante, quando são consideradas todas as características, ou externa ao grupo, quando são avaliados apenas os atributos xeromorfos (Figura 60). Ao observar os três grupos e as características que os distinguem, a contribuição da epiderme assume grande peso,

no G1 a presença de denso indumento em ambas as faces e cutícula fina, no G2 a ocorrência de mucilagem e cutícula fina, e no G3 cutícula e paredes periclinais externas espessas permitem a identificação dos grupos. Estas características das células epidérmicas, apesar de não serem homogêneas dentro dos grupos, são quase exclusivas entre eles.

A representação espacial nos eixos 1 e 2, obtida através da análise multivariada (PCoA), permitiu a delimitação dos três grupos já identificados na análise de agrupamento (Figura 61 e 62). Entretanto, quando foram consideradas apenas as características xeromorfas, *E. velutina* e *L. rigida* ficaram isoladas dos grupos (Figura 61). *E. velutina* está entre as espécies que apresentam menos características xeromorfas e *L. rigida* entre as que mais apresentam tais características, além de possuir alguns atributos que não ocorrem em nenhuma outra espécie. Através da distribuição espacial das espécies é perceptível que G1 e G2 são relativamente coesos, enquanto G3 é mais disperso, com espécies menos relacionadas.

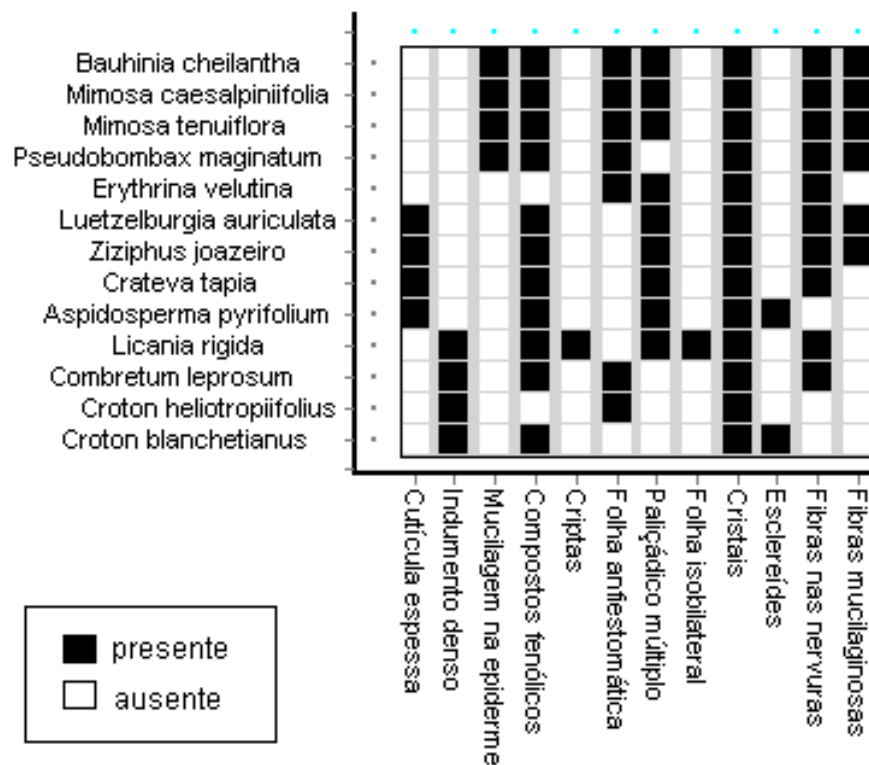


Figura 58 – Matriz representativa das características xeromorfas presentes entre as espécies.

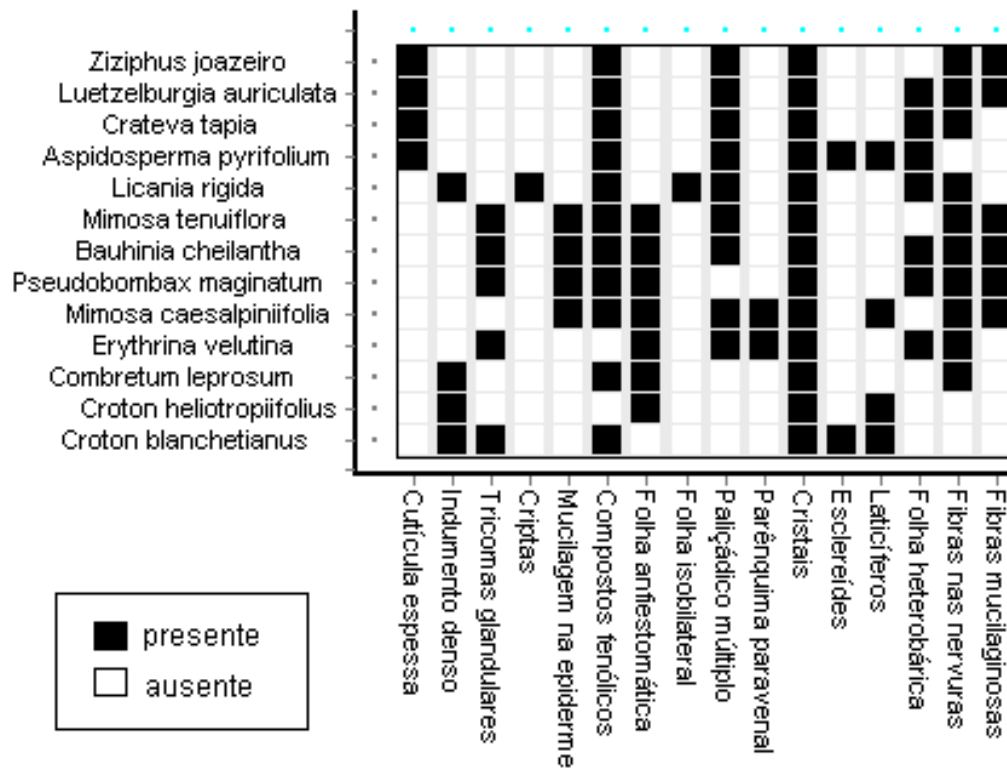


Figura 59 – Matriz representativa das principais características presentes entre as espécies estudadas.

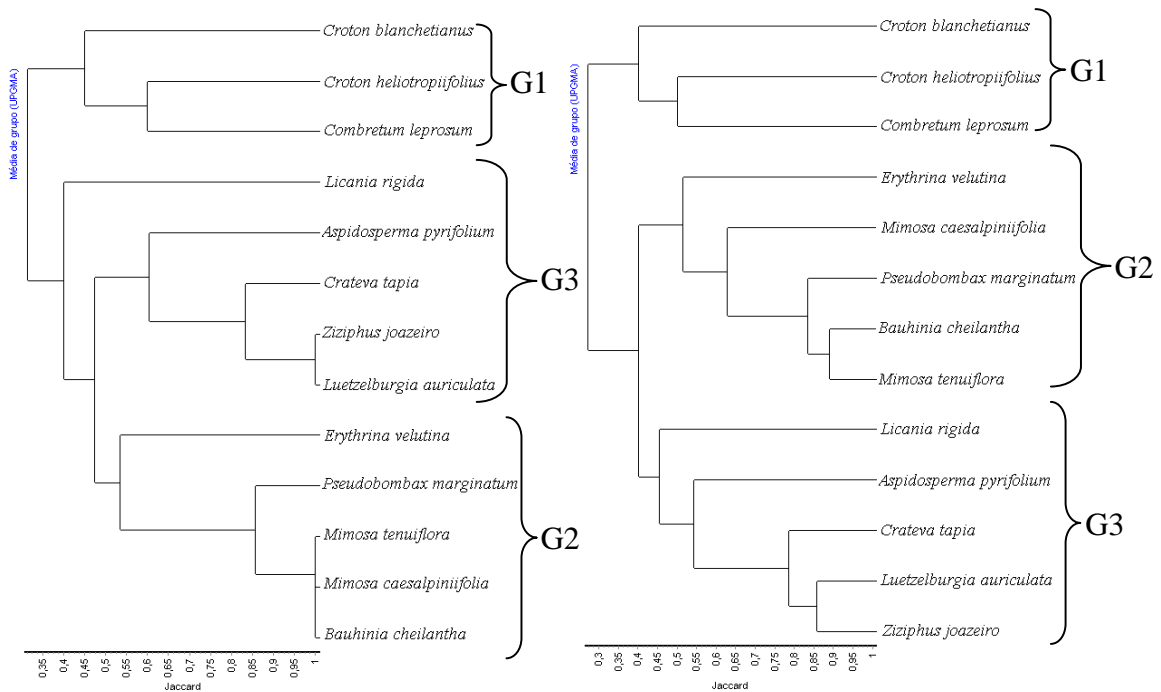


Figura 60 – Dendrogramas representando os três principais grupos: G1, G2 e G3, obtidos por média de grupo. À esquerda o agrupamento determinado apenas pelas características xeromorfas e à direita por todas as características observadas.

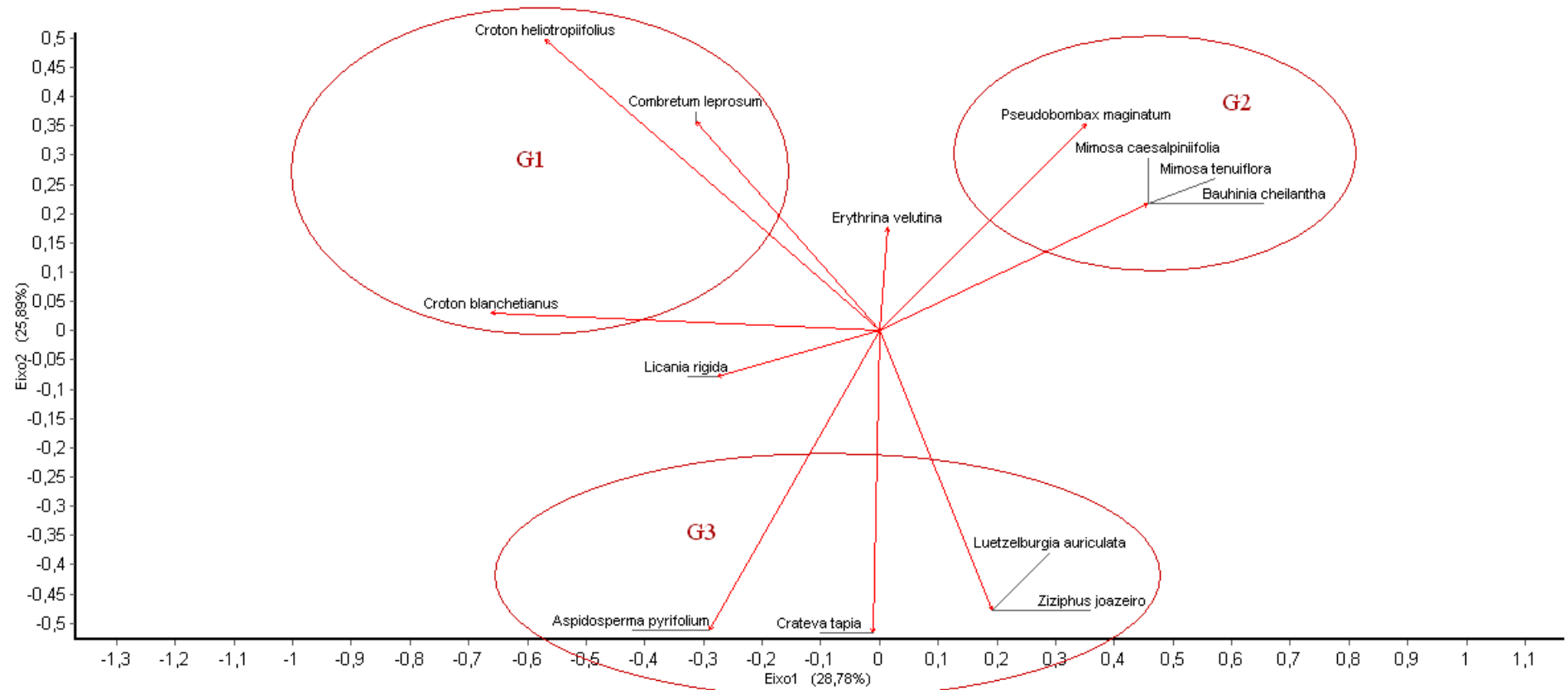


Figura 61 – Representação espacial, através de elipses, dos grupos formados na análise PCoA considerando-se apenas as características xeromorfas.

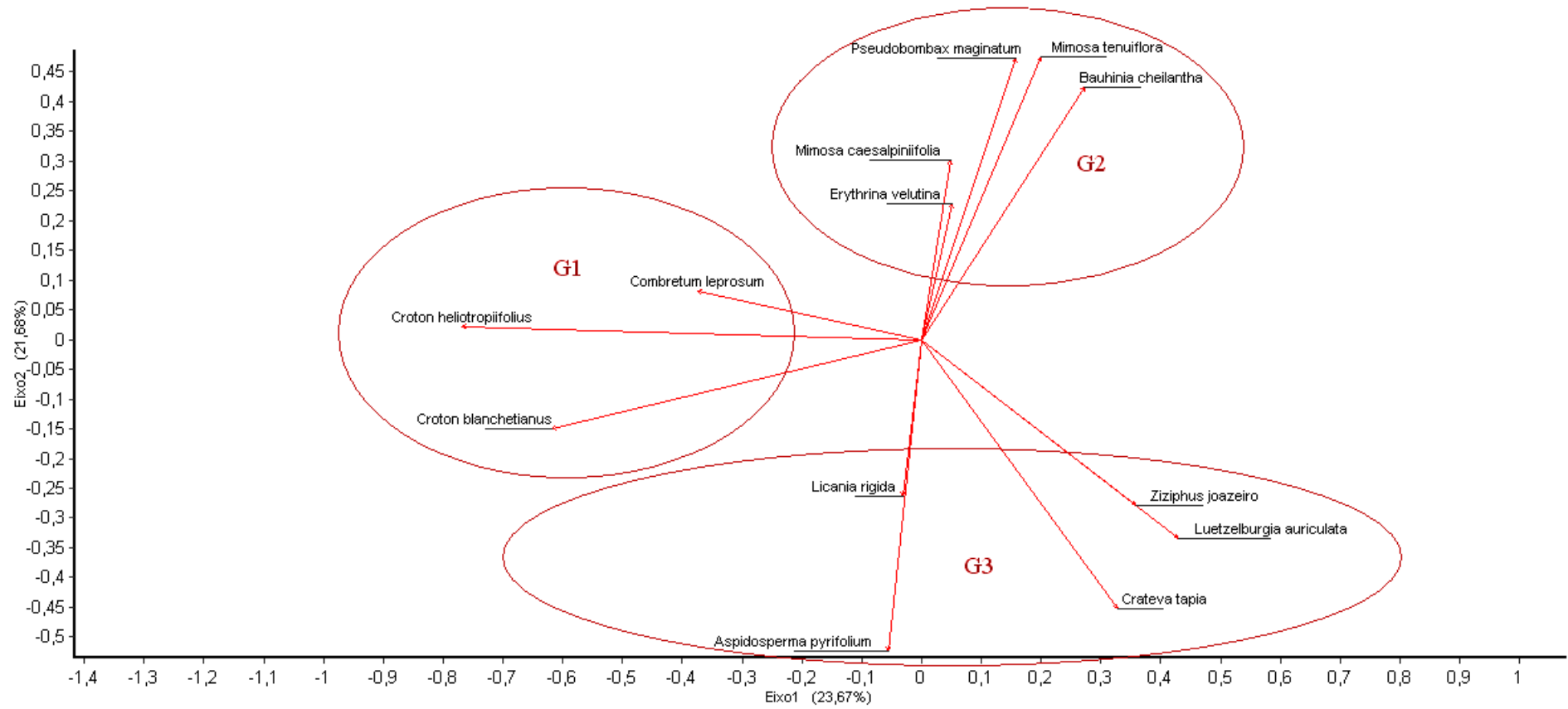


Figura 62 – Representação espacial dos grupos formados, através de elipses, utilizando-se todas as características observadas na análise PCoA.

4 DISCUSSÃO

4.1 Deciduidade/Caducifolia

As propriedades estruturais das florestas tropicais secas são fortemente determinadas pela duração e sazonalidade do período seco, que selecionam adaptações associadas com evitar, resistir ou tolerar o estresse hídrico e os tipos funcionais diferem com relação aos fatores de acionamento de mudanças fenológicas e extensão da deciduidade (SINGH; KUSHWAHA, 2005). A maioria das espécies encontradas na caatinga é caducifólia, das treze estudadas, apenas três são perenifólias. Entretanto, algumas caducifólias perdem as folhas logo após a estação chuvosa, enquanto outras permanecem com folhagem por mais tempo. A abscisão foliar, em ambientes secos, pode ocorrer principalmente devido à idade foliar avançada, aumento do estresse hídrico, variação de temperatura ou declínio do fotoperíodo (BORCHERT et al., 2002). No semiárido do Nordeste brasileiro as variações anuais de temperatura e fotoperíodo são pequenas, portanto, presume-se que a influência de tais condições seja secundária diante do principal fator limitante: a disponibilidade de água. Dessa maneira, a quantidade e distribuição das chuvas parece ser o fator acionador fundamental das respostas fenológicas, em particular da perda e rebrotamento das folhas ou manutenção destas, tornando a relação entre características foliares e estratégias de economia hídrica dependentes entre si.

As folhas decíduas comumente têm maiores taxas de fotossíntese por unidade de massa foliar e reduzem a transpiração e respiração durante o período seco (GIVINISH, 2002). Uma vez que esses órgãos são substituídos com frequência, comumente são menores e possuem pouco esclerênquima, quando comparados aos das perenifólias (MAUSETH, 1988). Segundo Mauser (1988), esse menor investimento estrutural reduz a perda e o gasto de energia, carbono e nitrogênio, com a queda das senescentes e a construção das novas folhas.

Por outro lado, as plantas perenifólias realizam fotossíntese durante todo o ano, possuem menor custo amortizado de construção das folhas e lâmina mais resistente que pode suportar melhor a desidratação e o ataque de herbívoros (GIVINISH, 2002). Existe, portanto, um trade-off entre redução da transpiração e realização da fotossíntese, secas sazonais favorecem as caducifólias, que possuem maior eficiência fotossintética durante o período

favorável, enquanto solos pobres podem selecionar as perenifólias que investem mais em tecidos mecânicos com alto custo de construção (GIVINISH, 2002).

A predominância da caducifolia na caatinga, que se reflete na alta proporção de caducifólias entre as espécies estudadas, oferece indicações de que a vantagem na redução da transpiração durante o período seco suplanta a desvantagem trazida com os custos energéticos da construção de novas folhas. A irregularidade e restrição na distribuição das chuvas, bem como a ausência de solos pobres no semiárido brasileiro parecem beneficiar esse comportamento fenológico. Entretanto, a presença de espécies perenifólias sugere que as soluções adaptativas relacionadas ao uso da água podem diferir entre as espécies. Duas das espécies perenifólias estudadas, *L. rigida* (oiticica) e *Z. joazeiro* (juazeiro), possuem distribuição frequentemente associada a cursos d'água. *L. rigida* distribui-se exclusivamente em margens de rios (DUQUE, 1980) e *Z. joazeiro* possui sistema radicular profundo que permite retirar água do subsolo (LORENZI, 1998). Existe uma diferenciação espacial de nicho na qual tais espécies se distribuem em condições de microclimas específicos e mais úmidos dentro da caatinga. Parece, portanto, que se por um lado as soluções adaptativas para determinada restrição ambiental são limitadas, favorecendo a convergência (CODY; MOONEY, 1978), por outro as plantas em ambientes áridos e semiáridos podem ter padrões especializados de utilização de água sugerindo diferenciação de nichos na utilização deste recurso (SCHWINNING; EHLERINGER, 2001). É provável que ambas as forças seletivas tenham atuado nas espécies estudadas favorecendo a ocorrência de algumas características compartilhadas e de outras diferenciadas que em conjunto podem compor grupos funcionais.

4.2 Cutícula e Tricomas

Entre as espécies estudadas, a maioria apresentou cutícula delgada e apenas quatro, indumento denso. Wiegand (1910) já havia abordado a questão entre cutinização e cobertura por tricomas na redução de perda de água. Ele sugeriu que os tricomas são mais eficientes em situações de vento e sol intensos, enquanto a cutinização mantém a transpiração reduzida de forma mais constante. De acordo com o autor, possivelmente os primeiros são mais comuns em ambientes com água moderadamente disponível e picos de períodos secos, como em locais semiáridos, enquanto a impermeabilização por cutina e ceras seria mais vantajosa em ambientes que ofereçam risco constante de dessecação, como em desertos.

Na caatinga a ocorrência de uma ou outra característica não é uniforme, embora as espécies com denso indumento tenham apresentado cutícula delgada enquanto as que possuem cutículas mais espessas portem tricomas esparsos. A predominância de cutículas relativamente finas nas espécies estudadas não reflete necessariamente sua eficiência na redução da transpiração. Oliveira et al. (2003) estudaram a eficiência da cera epicuticular de algumas espécies da caatinga e do cerrado em reduzir a perda de água e observaram que, de maneira geral, a cera das espécies da caatinga foi comparativamente mais efetiva em reduzir as taxas de evaporação. Os autores concluíram então, que a composição química pode ser o principal fator determinante em tal função, visto que a espessura da camada de cera depositada sobre as folhas de cerrado é maior quando comparada com as folhas da caatinga. Portanto, a simples relação entre espessura e eficiência não explica totalmente o papel das cutículas nas folhas e precisa ser ainda investigado.

Em *C. leprosum*, *C. blanchetianus* e *C. heliotropiifolius* a base dos tricomas tectores é suberificada ou cutinizada. Folhas xeromorfas podem ter as células basais e do pé dos tricomas com paredes completamente cutinizadas e, portanto, impermeáveis, capazes de prevenir o fluxo apoplástico de água (FAHN, 1986). Outros autores também observaram esta característica em tricomas (MAYEKISO et al. 2008, TURNER, 2000, VENTRELLA; MARINHO, 2008). Entretanto, são necessários mais estudos para verificar a relação entre esta característica anatômica, a função de tais células e o seu papel na economia hídrica de plantas da caatinga.

Os tricomas de *C. leprosum* foram definidos por Stace (1969) como escamas convexas esbranquiçadas compostas por numerosas células, tais características foram observadas e pode-se acrescentar a deposição de substâncias lipídicas nas células basais. Tricomas glandulares com extremidades em forma de disco (escamas) foram descritos por Tilney (2002) em espécies de *Combretum* africanas, entretanto, não foi possível determinar se os de *C. leprosum* são também secretores.

Os tricomas tectores lignificados da superfície adaxial conectados com os da superfície abaxial foliar por meio de esclereídes, observados em *C. blanchetianus*, já haviam sido descritos para outras espécies do gênero tais como *C. rhamnifolius*, (MENEZES et al., 2003), *C. sonderianus*, *C. fuscescens*, *C. triqueter* e *C. jacobinensis* (LUCENA; SALES, 2006). Os tricomas ramificados parecem ser eficientes na cobertura da epiderme e podem se elevar em diferentes alturas formando vários estratos (LUCENA; SALES, 2006). Em plantas de ambientes áridos os tricomas foliares são comumente observados (FAHN; CUTLER, 1992) e existem evidências de que densas coberturas por tricomas representam adaptação à

baixa disponibilidade de água e altas temperaturas (SANDQUIST; EHLERINGER, 1997). Isso se deve ao fato de que estes apêndices epidérmicos diminuem a taxa de transpiração, tanto pelo aumento da reflexão da radiação solar, que reduz a temperatura (EHLERINGER et al., 1976, EHLERINGER; BJÖRKMAN, 1978), quanto pelo espessamento da camada de ar retido acima da folha, que funciona como uma barreira à perda de água (EHLERINGER, 1984). Manetas (2003) comprovou que os tricomas podem proteger os tecidos de danos causado por raios UV-B. Outra função atribuída aos tricomas é a de proteção contra herbivoria (LEVIN, 1973). É possível que nas duas espécies de *Croton* as funções se somem e os tricomas tenham papel relevante tanto na economia hídrica quanto na proteção contra herbivoria. Esta última pode se relacionar com o fato dos tricomas serem grandes (alguns maiores que a espessura do mesofilo), relativamente rígidos com projeções pontiagudas. A função das esclereídes que conectam tais tricomas precisa de investigações mais profundas, embora, por sua localização e aspecto, seja possível presumir que se relacionem com sustentação e manutenção da arquitetura foliar. Ferri (1955) ao observar esclereídes que atravessavam todo o mesofilo chegando à epiderme em ambas as faces das folhas de *Annona coriacea* (Annonaceae) supõe que estas funcionem como colunas que evitam o colapso dos tecidos. Papel análogo poderia ser esperado em *C. blanchetianus* que sustenta tricomas muitas vezes, maiores que a própria espessura foliar e, que facilmente poderiam colapsar os tecidos mais delicados do mesofilo na ausência de tecidos de suporte.

L. rigida apresenta os tricomas restritos a criptas localizadas exclusivamente na face abaxial foliar, onde ocorrem também os estômatos, o que permite deduzir como principal função de tais apêndices epidérmicos a diminuição da velocidade do ar junto à folha reduzindo, desta maneira, a transpiração como já defendido por Ehleringer (1984) para algumas plantas de deserto com denso indumento. A associação da pubescência com a capacidade de absorção e emissão de luz pode ter efeitos significativos na temperatura e transpiração foliares (Johnson, 1975). Para Johnson (1975), folhas com a face adaxial lisa refletem a luz incidente e a face abaxial pubescente pode reduzir a absorção da radiação circundante, desta maneira, o aumento da reflexão combinado com a redução da absorção podem evitar o superaquecimento foliar. Possivelmente tal fato ocorre em *L. rigida* que possui a superfície adaxial foliar lisa e a inferior coberta por tricomas.

4.3 Estômatos

A presença de estômatos protegidos em criptas foi relacionada com climas secos em espécies de Proteaceae, o que sugere que esta característica seja uma adaptação a ambientes xéricos (JORDAN et al., 2008). A ocorrência de estômatos pequenos, aprofundados e em criptas é comum em xerófitas e apontada como característica xeromorfa (FAHN; CUTLER, 1992). Das espécies analisadas, apenas *L. rigida* possui estômatos restritos a criptas na face abaxial. Embora as demais espécies não compartilhem este atributo, algumas apresentam cristas estomatais e células subsidiárias levemente projetadas sobre as células-guarda. Tais características podem ter relação com a eficiência estomatal em restringir a transpiração. As baixas taxas de transpiração, especialmente nos períodos mais quentes do dia, em plantas da caatinga com os estômatos fechados demonstram que tais estruturas são efetivas em reduzir a perda de água (FERRI, 1953, FERRI; LABOURIAU, 1952, GRISI, 1976), fato este que pode estar associado com a anatomia dos complexos estomáticos.

Folhas anfiestomáticas foram predominantes entre as espécies estudadas, embora apenas *M. tenuiflora* apresente quantidades equivalentes de estômatos em ambas as superfícies. Parkhurst (1978) concluiu que o espessamento do mesofilo é a principal variável relacionada a folhas anfiestomáticas e observou que esta característica é mais frequente em ambientes mais secos. Mott et al. (1982) sugerem que a anfiestomatia pode aumentar a condutância de gás carbônico e a eficiência fotossintética em ambientes com grande incidência luminosa. Ainda segundo os autores, plantas vivendo em ambientes ensolarados podem ter altas capacidades fotossintéticas e crescimento rápido quando a água está disponível, ao contrário daquelas que crescem mais lentamente e tem menores taxas de fotossíntese, que tipicamente são hipoestomáticas. Entre as perenifólias estudadas, todas possuem folhas hipoestomáticas. De acordo com Givinish (2002), as perenifólias investem mais em tecidos mecânicos e, portanto, devem ter crescimento lento quando comparadas com as caducifólias que direcionam seus recursos para a formação de parênquima clorofiliano, aumentando, assim, a sua taxa de fotossíntese. Parece então que a alta incidência luminosa na caatinga associada com a disponibilidade hídrica durante o período chuvoso favorece as espécies anfiestomáticas que podem captar gás carbônico rapidamente e que as perenifólias possivelmente apresentam menores taxas fotossintéticas e são hipoestomáticas.

A ocorrência de estômatos na face adaxial restritos a regiões próximas das nervuras de maior calibre, observada em duas espécies, é surpreendente, pois os estômatos

nestas condições poderiam perder mais água e seriam praticamente ineficientes na distribuição de CO₂, pois as células do parênquima clorofiliano paliçádico são geralmente menos frequentes nestas regiões (MARTIN; GLOVER, 2007). No entanto, a correlação entre espessura foliar e anfiestomatia defendida por Parkhurst (1978) pode se aplicar neste caso, uma vez que as regiões de nervuras de grande calibre apresentam também espessuras maiores do que as observadas na lâmina foliar e a presença de estômatos na face adaxial poderia aumentar a difusão de gases entre o ambiente e o interior da folha. Adicionalmente, o eficiente controle fisiológico da abertura e fechamento dos estômatos observado em plantas da caatinga (FERRI, 1953, FERRI; LABOURIAU, 1952, GRISI, 1976) e as altas taxas fotossintéticas presumidas durante o período chuvoso podem direcionar a abertura de tais estômatos apenas quando existe disponibilidade hídrica, trazendo o benefício de ampliar as trocas gasosas necessárias para a realização da fotossíntese.

4.4 Compostos fenólicos e Mucilagem

As células epidérmicas contendo compostos fenólicos e mucilagens, observadas em quatro espécies da caatinga, são similares às encontradas nas folhas de verão de *Sacopoterium spinosum*, um arbusto dimórfico do Mediterrâneo (CHRISTODOULAKIS et al., 1990). Condição semelhante foi descrita por Bredenkamp e Van Wyk (1999) nas células epidérmicas de espécies do gênero *Passerina* (Thymelaeaceae), que é restrito ao Sul da África. Os autores descreveram que a parede periclinal interna de tais células se torna mucilaginoso e ocupa grande parte do volume celular pressionando o citoplasma e o vacúolo que apresenta-se preenchido por compostos fenólicos. Jordaan e Theunissen (1992) estudaram cinco espécies xerófitas de uma região semiárida do Sudeste da África e observaram compostos fenólicos nas células epidérmicas de quatro delas, com a ocorrência concomitante de mucilagem em uma.

Mucilagem nas células epidérmicas da face adaxial foi observada também em *Hibiscus schizopetalus* (BAKKER; GERRITSEN, 1992), doze espécies de *Sterculia* (HUSSIN; SANI, 1998) e duas espécies de *Ziziphus* (CLIFFORD et al., 2002).

Embora diversas funções sejam atribuídas a células de mucilagem tais como reserva de carboidrato, estoque de água, redução da transpiração, proteção contra radiação

solar excessiva pela reflexão ou dispersão da luz e proteção contra herbivoria, evidências experimentais ainda são escassas (GREGORY; BAAS, 1989).

Christodoulakis et al. (1990) afirmam que a mucilagem nas células epidérmicas poderia absorver água durante o período úmido e conservá-la ao longo do verão seco. Angeles e León-Gómez (1997) relacionaram a retenção hídrica associada a mucilagens com a ocorrência de espécies de *Cissus* (Vitaceae) em áreas expostas a alta radiação solar e rápida desidratação.

De acordo com Robichaux e Morse (1990), os polissacarídeos estão correlacionados com o aumento na capacitância das folhas, que permite maior potencial hídrico mesmo que exista déficit no solo. Estes autores associaram a redução de déficit hídrico nas folhas de *Argyroxiphium grayanum* (Malvaceae) com a ocorrência de polissacarídeos extracelulares capazes de adsorver água. É possível, portanto, que a mucilagem que extravasa das células epidérmicas e permeia os espaços intercelulares do mesófilo desempenhe papel equivalente na economia hídrica das espécies da caatinga que apresentam tal característica.

Compostos fenólicos são mais frequentes nas células epidérmicas de plantas em ambientes com menor disponibilidade de água (THEUNISSEN, 1990). Depósitos de tais substâncias foram identificados também em tecidos meristemáticos e na epiderme de primórdios foliares de espécies de Asteraceae (SALATINO et al., 1988).

Os compostos fenólicos são conhecidos como dissuasivos alimentares (HARBORNE, 1984) e possivelmente atuam na manutenção do arcabouço celular em situações de deficiência hídrica (CASTRO; MACHADO, 2003). Tais substâncias são frequentes em xerófitas (JORDAAN; THEUNISSEN, 1992) e provavelmente reduzem a passagem de luz através das células epidérmicas, protegendo assim contra o excesso de radiação solar (SALATINO et al., 1988; IZAGUIRRE et al., 2007) que poderia ter efeitos deletérios sobre as plantas tais como: danos por radiação ultravioleta, estresse induzido por aquecimento das folhas, fotoinibição e possivelmente fotodano (JORDAN et al., 2005). O excesso de energia luminosa pode causar a formação de substâncias químicas altamente reativas e ocasionar fotodano (CLOSE; MCARTUR, 2002) especialmente em condições de estresse hídrico quando os estômatos estão fechados (SHERWIN; FARRANT, 1998). Os compostos fenólicos podem ter capacidade antioxidante de proteger as plantas do fotodano. Isto quer dizer que as plantas podem aumentar a produção de compostos fenólicos em resposta à pressão oxidativa resultante do excesso de energia luminosa e como resposta fisiológica a substâncias químicas reativas (CLOSE; MCARTUR, 2002). A falta de água

causa o fechamento dos estômatos e, por sua vez, diminui o dióxido de carbono disponível limitando a fotossíntese, isto aumenta o estresse oxidativo e pode induzir o acúmulo de compostos fenólicos (CLOSE; MCARTUR, 2002). Considerando-se tanto a alta incidência solar quanto a restrição hídrica na caatinga presume-se que a função desempenhada pelos compostos fenólicos seja a expressa pelos autores já citados, e que a junção de proteção contra herbivoria e fotodano seria extremamente benéfica, especialmente para as espécies perenifólias uma vez que durante o período seco a diminuição de recursos disponível deve aumentar a pressão de herbivoria sobre elas.

A combinação de compostos fenólicos com mucilagens, reconhecidamente capazes de adsorver água (MOLLENHAUER, 1967), pode tornar tais epidermes eficientes tanto na proteção contra herbivoria, quanto atuantes na economia hídrica, por retenção de água e reflexão da luz solar. O alto conteúdo hídrico nas células epidérmicas reduz a absorção de ondas próximas da região do infravermelho diminuindo, conseqüentemente, o aquecimento da superfície foliar (EHLERINGER; BJÖRKMAN, 1978). Gregory e Baas (1989) afirmam que a ocorrência de células contendo mucilagem é fortemente associada com grupos filogeneticamente relacionados e sua ocorrência em floras xéricas não é comum. De fato, nas espécies estudadas que apresentam tal atributo *P. marginatum* pertence à família Malvaceae, na qual comumente ocorre mucilagem, e as demais são todas Fabaceae, portanto a característica foi restrita a grupos filogenéticos. Entretanto, a ocorrência de células epidérmicas com compostos fenólicos e mucilagem, relatada por diversos autores em diferentes famílias e, com maior frequência, em espécies de ambientes quentes com períodos de escassez hídrica, pode indicar relação entre essa característica e tais condições ambientais. Brendenkamp e Van Wyk (1999) propõem que este tipo celular auxilie na manutenção da integridade dos tecidos do mesofilo em regiões de clima Mediterrâneo. Eles sugerem que a cutícula protege contra a dessecação, a parede periclinal externa convexa direciona os raios solares para o parênquima paliçádico, o vacúolo preenchido com compostos fenólicos e a mucilagem reduzem a radiação UV-B que chega ao mesofilo e a mucilagem formada na parede periclinal interna funciona como regulador da hidratação da folha, protegendo contra a perda de água e acumulando este recurso quando disponível. É possível que papel similar seja desempenhado por tais células nas espécies da caatinga. O fato deste atributo ser observado em apenas quatro das treze espécies analisadas não exclui a sua possível função e análises experimentais são necessárias para que seu papel ecológico seja confirmado.

4.5 Folhas heterobáricas/homobáricas e parênquima paravenal

As bainhas dos feixes vasculares de seis espécies se estendem e entram em contato com as células epidérmicas em ambas as faces (folhas heterobáricas). As células que compõem tal estrutura estão envolvidas com a translocação de água dos elementos de condução para o mesofilo e a epiderme (LEEGOOD, 2008, PIZZOLATO et al. 1976). Em *E. velutina* no ponto de encontro das células das extensões da bainha dos feixes vasculares com a epiderme da face abaxial pode ocorrer a formação de sulcos. Devido ao seu papel no transporte hídrico e ao grande volume que ocupam, é provável que tais células armazenem água e, quando submetidas a déficit hídrico, reduzam seu volume aumentando os aprofundamentos, restringindo assim a área epidérmica exposta. Este movimento acarretaria diminuição da superfície transpiratória e, conseqüentemente, da perda de água.

Choong et al. (1992) observaram que a resistência foliar é maior em folhas que apresentam bainhas esclerenquimáticas e extensões das bainhas dos feixes vasculares. Existe ainda relação entre resistência foliar, esclerofilia, palatabilidade e, portanto, herbivoria (CHOONG et al., 1992). Esta característica pode ser importante especialmente nas espécies perenifólias, por serem, provavelmente, os únicos recursos alimentares disponíveis para herbívoros durante o período seco. Adicionalmente, com a perda de água pode ocorrer murchamento e danos na estrutura foliar. Tais danos mecânicos poderiam ser minimizados pela manutenção da estrutura garantida por fibras que circundam os feixes vasculares. As espécies perenifólias apresentaram grande quantidade destas fibras, enquanto entre as caducifólias houve variação neste parâmetro, o que corrobora com as afirmações de Choong et al. (1992) sobre resistência foliar e permite a suposição de que entre as perenifólias ocorre redução no conteúdo hídrico durante o período seco e que a estrutura foliar pode ser mantida pelos tecidos esclerenquimáticos.

Pieruschka et al. (2006) e Pieruschka et al. (2010) sugerem que plantas com folhas homobáricas podem se beneficiar da difusão lateral de CO₂ proveniente da respiração em condições de seca, nas quais os estômatos encontram-se fechados, favorecendo assim a eficiência no uso da água. Nas folhas heterobáricas, acredita-se que a principal função das extensões da bainha dos feixes vasculares é ser uma rota hídrica das nervuras para a epiderme (Terashima, 1992). Através do contato promovido por tais extensões, o fluxo transpiratório atingiria as células do mesofilo promovendo respostas estomáticas rápidas a pequenas variações hídricas, desta maneira, tais estruturas poderiam contribuir para proteger as células

do estresse hídrico (TERASHIMA, 1992). Esclarecimentos com relação às funções das extensões da bainha dos feixes vasculares ainda se fazem necessários.

O parênquima paravenal é constituído por uma camada de células que entra em contato lateralmente com as nervuras e divide o mesofilo em parênquima clorofiliano paliçádico e esponjoso (BRUBAKER; LERSTEN, 1995). Esta camada de células pode ser originada a partir de uma extensão lateral da bainha dos feixes vasculares (LEEGOOD, 2008). O parênquima paravenal é comum nas leguminosas e pode funcionar como local de armazenamento de substâncias, embora suas funções não tenham sido completamente elucidadas (BRUBAKER; LERSTEN, 1995). Franceschi et al. (1983) encontraram deposição de polipeptídeos glicosilados apenas nos vacúolos das células das extensões da bainha e do parênquima paravenal de folhas de soja. A partir dos resultados, os autores sugeriram que o parênquima paravenal pode atuar no transporte e compartimentação espacial de reservas de nitrogênio. A função desempenhada por tal tecido em *E. velutina* e *M. caesalpinifolia* possivelmente é de compartimentação como apontado por Franceschi et al. (1983), pois divide o mesofilo em parênquima clorofiliano paliçádico e esponjoso. Tal papel pode também estar associado com a manutenção da estrutura foliar e distribuição hídrica, como observado para as extensões da bainha dos feixes vasculares (TERASHIMA, 1992), pela conexão que o parênquima paravenal estabelece lateralmente entre nervuras.

4.6 Fibras mucilaginosas

As fibras mucilaginosas observadas em seis das espécies estudadas podem ser também chamadas de gelatinosas. São células não-lignificadas que desenvolvem parede secundária rica em microfibrilas de celulose e polímeros contendo galactose (GORSHKOVA; MORVAN, 2006). Por ser higroscópica, a celulose pode absorver muita água, inchando e obstruindo o lúmen da célula (EVERT, 2006). Esau (1965) relaciona a presença de tais fibras a lenhos de reação. Por sua capacidade de absorver água, Paviani (1978) sugere que as fibras mucilaginosas são estruturas armazenadoras de água. Esta provável função é apontada também por Marcati et al. (2001) no lenho de *Copaifera langsdorffii*, Luchi (2004) em indivíduos de *Croton urucurana* de área seca e Lima et al. (2009) em *Enterolobium contortisiliquum*. Lyshede (1979) observou fibras mucilaginosas que podiam aumentar seu volume pela absorção hídrica e, desta maneira, funcionar como armazenadoras de água em

caules de três espécies de Fabaceae. Estas informações sugerem que a presença de fibras mucilaginosas não é incomum em leguminosas como depende-se tanto dos dados da literatura, quanto dos obtidos nas plantas estudadas. As fibras mucilaginosas presentes nas folhas de espécies da caatinga possivelmente não se relacionam ao lenho de tensão, uma vez que são órgãos mais maleáveis e efêmeros que os caules, mas parece coerente que possuam relação com a retenção de água decorrente da higroscopia da celulose atuando como células armazenadoras de água.

4.7 Cristais

A presença de cristais foi a característica compartilhada por todas as espécies estudadas. Em algumas plantas os cristais são depositados nos vacúolos de diversos tipos celulares tais como parênquima de reserva, bainha dos feixes vasculares, células epidérmicas e parênquima clorofiliano (FRANCHESCHI; NAKATA, 2005). Nas folhas de plantas da caatinga os cristais mais comumente observados foram drusas, distribuídas predominantemente na bainha dos feixes vasculares ou entre as células do parênquima clorofiliano paliçádico. Similarmente, Lersten e Horner (2000), ao analisarem as folhas de 131 espécies do gênero *Prunus*, observaram que os cristais mais frequentes foram drusas localizadas principalmente ao longo das nervuras. O padrão de acumulação de cristais de oxalato de cálcio ao longo das nervuras é comum em diversas espécies (FRANCHESCHI; NAKATA, 2005, LERSTEN; HORNER, 2000). Esta associação pode ser decorrente da precipitação do cálcio, proveniente do xilema através do fluxo transpiratório, nas células que circundam os tecidos condutores (MACNISH et al., 2003). Tal precipitação impede o acúmulo de cálcio, que poderia interferir nas funções celulares, nas células do parênquima clorofiliano (MACNISH et al., 2003). A cristalização é a maneira mais comum nas plantas de neutralizar o excesso de cálcio transportado pelo fluxo hídrico, este íon é acumulado nas folhas quando ocorre a perda de água pelo xilema através da transpiração (LERSTEN; HORNER, 2008).

Acredita-se que uma combinação de fatores genéticos e ambientais determina a distribuição, quantidade, tamanho e forma dos cristais nas plantas (FRANCHESCHI; NAKATA, 2005). Estas características influenciam nas funções desempenhadas pelos cristais nos tecidos vegetais. Entre estas, são apontadas a regulação de cálcio nas plantas,

detoxificação, balanço iônico, rigidez e suporte mecânico, proteção contra herbivoria e reflexão de luz (FRANCESCHI; NAKATA, 2005, NAKATA, 2003). Kuo-Huang et al. (2007) apontaram um possível papel das drusas em uma planta de sombra na reflexão de luz ou para o interior do tecido fotossintético, o que aumenta a eficiência na utilização da luz incidente em condições de baixa luminosidade, ou de volta para a epiderme em altas luminosidades reduzindo assim o fotodano. Embora não se possa afirmar qual é a função desempenhada por tais cristais nas folhas das plantas da caatinga, fica claro que, devido às condições de intensa luminosidade constantes ao longo do ano e à sua distribuição frequentemente associada às nervuras, as drusas presentes em tais folhas não possuem papel na reflexão de luz para o interior do órgão fotossintético. Caso haja reflexão de luz o mais provável é que esta aconteça de volta para o ambiente evitando o excesso de luminosidade e o fotodano decorrente. Entretanto, a localização destes cristais, comumente na bainha dos feixes vasculares, indica que a presença destes, possivelmente, relaciona-se mais com o acúmulo de cálcio resultante da transpiração foliar nas células próximas ao xilema.

4.8 Grupos funcionais

Possivelmente o agrupamento de *Combretum leprosum*, *Croton blanchetianus* e *Croton heliotropiifolius* em G1 deve-se ao fato de que as três espécies possuem indumento denso e parênquima clorofiliano paliçádico simples. Além dessas características, a presença de tricomas tectores lignificados com células basais cutinizadas ou suberificadas, compartilhada por elas, também pode indicar uma similaridade funcional em evitar a perda hídrica através da reflexão de luz e redução do aquecimento foliar. As características dos tricomas de se projetarem sobre toda a superfície foliar e terem suas células mais apicais desprovidas de protoplasto reforça tanto a função de reflexão, quanto a de redução na transpiração, apontadas por vários autores em espécies de ambientes quentes e secos (EHLERINGER, 1984; EHLERINGER et al., 1976; EHLERINGER; BJÖRKMAN, 1978; FAHN, 1986; JOHNSON, 1975; MANETAS, 2003; SANDQUIST; EHLERINGER, 1997). Esta estratégia de proteção contra a desidratação excessiva pode, portanto, ser considerada na definição de um grupo funcional com relação ao uso do recurso limitante água e das condições limitantes luminosidade excessiva e altas temperaturas.

A formação do segundo grupo (G2), composto por *Bauhinia cheilantha*, *Mimosa caesalpiniiifolia*, *M. tenuiflora* e *Pseudobombax marginatum* foi mais influenciada pela presença de mucilagem nas células epidérmicas e fibras mucilaginosas. Neste grupo pode ser incluída também *Erythrina velutina* que apresenta atributos comuns às demais espécies, embora tenha sido deslocada por não compartilhar as características principais citadas. Este grupo parece ter sido o mais influenciado pela proximidade filogenética, pois quatro das cinco espécies que o compõem são leguminosas. Entretanto, a proximidade filogenética não é a única responsável pela determinação do agrupamento, pois *P. marginatum* foi considerada mais próxima das demais espécies do que leguminosas do próprio grupo, como *E. velutina* e que se agruparam com outras espécies, como *L. auriculata*. Espécies relacionadas filogeneticamente podem obscurecer padrões de correlação funcionais (LAVOREL et al., 1997) dificultando a identificação de estratégias similares. E, embora o termo grupo funcional não implique em qualquer relação filogenética entre as espécies, algumas espécies em um grupo funcional podem ser relacionadas, uma vez que compartilham características de histórias de vida e adaptações a recursos e habitats similares (BLONDEL, 2003).

O terceiro grupo formado foi mais esparso e influenciado pelo fato de que *Licania rigida* possui algumas características xeromorfas, como estômatos em criptas e folha isobilateral, que não foram observadas em nenhuma das demais espécies. Portanto, *L. rigida* foi espacialmente distanciada, funcionando quase como um grupo externo. As demais espécies não tiveram características fortemente compartilhadas, com exceção de *Luetzelburgia auriculata* e *Ziziphus joazeiro*, duas espécies perenifólias que são filogeneticamente distantes, mas compartilharam os atributos xeromorfos. No G3 foram inseridas as espécies perenifólias e as que apresentam folhas mais resistentes e cutícula espessa. Este grupo foi o menos influenciado pelas relações filogenéticas, pois nenhuma das espécies é proximamente relacionada.

Apesar da restrição do número de características e espécies observadas e da influência filogenética nos agrupamentos, podem ser destacadas algumas considerações gerais. O primeiro grupo (G1) apresenta como estratégia de economia hídrica principal a cobertura da epiderme por tricomas adensados, o segundo (G2) a presença de mucilagem na epiderme e o terceiro (G3) se caracteriza pela resistência foliar, maior quantidade de esclerênquima, parênquima clorofiliano paliádico múltiplo e cutícula espessa.

Regiões áridas e semiáridas são, do ponto de vista de um ecólogo vegetal, aquelas nas quais a insuficiência de água limita ou impede o crescimento ou sobrevivência das plantas (FOWLER, 1986). Portanto, a identificação de características xeromorfas e sua possível

associação com a economia hídrica são úteis na tentativa de explicar as relações entre as plantas e seu habitat, mais especificamente nas condições de semiaridez da caatinga que apresenta altas temperaturas e luminosidade durante o ano inteiro e pulsos chuvosos seguidos por períodos secos irregulares. As características funcionais de plantas refletem adaptações a variações no ambiente e trade-offs ecofisiológicos, evolucionários ou uma associação de ambos (LAVOREL et al., 2007).

As maneiras pelas quais espécies partilham os recursos disponíveis são os principais determinantes da diversidade e coexistência entre espécies (PIANKA, 1974). O conceito de grupos funcionais baseia-se em como um recurso ou qualquer outro componente ecológico é processado por diferentes espécies para prover um serviço ou função específicos no ecossistema (BLONDEL, 2003). A coexistência entre as espécies da caatinga provavelmente sofre influencia do principal recurso limitante compartilhado entre elas, a água. Tem que existir uma mínima separação entre a maneira de explorar um recurso para permitir a coexistência das espécies (MACARTHUR; LEVINS, 1964). A similaridade entre diferentes espécies é limitada, uma vez que maior grau de similaridade pode resultar na exclusão de uma espécie por outra (ABRAMS, 1983). A separação ou diferenciação de nichos entre as espécies é esperada para reduzir a competição e promover a coexistência entre elas (FOWLER, 1986). A separação de nichos entre as plantas tem primariamente a forma de separação de uso de recursos no espaço ou no tempo (FOWLER, 1986). Nesse contexto, é previsível que as plantas da caatinga sejam organizadas em grupos funcionais diversos de acordo com a utilização da água. Por outro lado, existem semelhanças entre as espécies encontradas em uma mesmo ambiente e expostas a condições e recursos análogos. O alto grau de similaridade entre comunidades provavelmente reflete restrições filogenéticas e o limitado número de zonas ou soluções adaptativas para condições ambientais comuns (BLONDEL, 2003). Essas soluções adaptativas limitadas podem levar a convergência ou sobreposição de nichos. A associação dessa diferenciação e sobreposição pode ocasionar a formação de grupos funcionais, que representam ao mesmo tempo similaridades, dentro de um mesmo grupo, e diversidade de estratégias, entre os diversos grupos.

Embora as análises de agrupamentos sejam ferramentas úteis para buscar entender padrões de atributos anatômicos, fisiológicos e fenológicos serão necessários estudos complementares mais fundamentados para assegurar a confirmação de padrões. A análise de agrupamento é um processo inerentemente subjetivo onde são escolhidas variáveis ecologicamente relevantes (FRANKS et al., 2009). Por enquanto, o que fica claro é que

realmente algumas características consideradas xeromorfas foram encontradas nas plantas de caatinga, mas estas não foram uniformes e nem muito conspícuas em uma mesma espécie.

5 CONCLUSÃO

As espécies da caatinga possuem algumas características xeromorfas e possivelmente relacionadas com a economia hídrica. Tais atributos não se encontram homogeneamente distribuídos entre as espécies. Foram distinguidos três grupos funcionais com relação a tais características. O primeiro (G1) composto por espécies caducifólias tardias com indumento denso. O segundo (G2) agrupa principalmente as caducifólias, e um elemento marcante foi a presença de mucilagem nas células epidérmicas. No terceiro (G3) estão as perenifólias e duas caducifólias tardias com folhas mais resistentes e cutícula espessa. Estes agrupamentos tiveram influência filogenética, entretanto algumas relações de proximidade não podem ser atribuídas ao parentesco indicando outras similaridades, provavelmente funcionais, com relação ao uso do principal fator limitante do semiárido nordestino: a água. As diversas maneiras de explorar um mesmo recurso sugerem diferenciação de nicho, enquanto o compartilhamento de características pode refletir o número limitado de soluções adaptativas que direcionariam possíveis convergências. A associação destas pressões seletivas deve ser relacionada ao surgimento de características compartilhadas, formando um mesmo grupo funcional, e diferenciação de nichos originando os diversos grupos.

Apesar das indicações de que os atributos anatômicos observados nas folhas das espécies da caatinga se relacionam com a economia hídrica, estudos associados da fisiologia de tais plantas esclareceriam as funções efetivas dos atributos que elas apresentam e quantificariam a contribuição de cada um para as relações hídricas vegetais.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P. The theory of limiting similarity. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 14, p. 359-376, 1983.
- ANGELES, G.; LEÓN-GÓMEZ, C. Bark anatomy of four tropical Vitaceae from Veracruz, México. **IAWA J.**, v. 18, n. 3, p. 215-228, 1997.
- ARAÚJO, F. S.; COSTA, R. C.; FIGUEIREDO, M. A.; NUNES, E. P. Vegetação e flora fanerogâmica da área Reserva Serra das Almas, Ceará. In: ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. (Eds.). **Análise das variações da biodiversidade do bioma caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 92-119.
- AXELROD, D. I. Edaphic aridity as a factor in angiosperm evolution. **Amer. Nat.**, v. 106, n. 949, p. 311-320, 1972.
- BAKKER, M. E.; GERRITSEN, A. F. The development of mucilage cells in *Hibiscus schizopetalus*. **Acta Bot. Neerl.**, v. 41, p. 31-42, 1992.
- BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C. A.; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. In: Leal, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Editora Universitária UFPE, 2003. p. 657-694.
- BLONDEL, J. Guilds or functional groups: does it matter? **Oikos**, v. 100, n. 2, p. 223-231, 2003.
- BORCHERT, R.; RIVERA G.; HAGNAUER, W. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. **Biotropica**, v. 34, n. 1, p. 27-39, 2002.
- BREDENKAMP, C. L.; VAN WYK, A. E. Structure of mucilaginous epidermal cell walls in *Passerina* (Thymelaeaceae). **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 129, p. 223-238, 1999.
- BRUBAKER, C. L.; Lersten, N. R. Paraveinal mesophyll: review and survey of the subtribe Erythrinae (Phaseolae, Papilionoideae, Leguminosae). **Plant Syst. Evol.**, v. 196, n. 1-2, p. 31-62, 1995.

BUKATSCH, F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos**, v. 61, p. 225, 1972.

BURROWS, G. E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia. **Int. J. Plant Sci.**, v. 162, p. 411-430, 2001.

CASTRO, M. M.; MACHADO, S. R. Células e tecidos secretores. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Eds.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: UFV, 2003. p. 307-325.

CHESSON, P.; GEBAUER, R. L. E.; SCHWINNING, S.; HUNTLY, N.; WIEGAND, K.; ERNEST, M. S. K.; SHER, A.; NOVOPLANSKY, A., WELTZIN, J. F. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 236-253, 2004.

CHOONG, M. F.; LUCAS, P. W.; ONG, J. S. Y.; PEREIRA, B.; TAN, H. T. W.; TURNER, I. M. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. **New Phytol.**, v. 121, p. 597-610, 1992.

CHRISTODOULAKIS, N. N.; TSIMBANI, H.; FASSEAS, C. Leaf structural peculiarities in *Sarcopoterium spinosum*, a seasonally dimorphic subshrub. **Ann. Bot.**, v. 65, 291-296, 1990.

CLARK, G. **Staining procedures**, 3. ed. Baltimore: The Williams & Wilkins Co, 1973.

CLIFFORD, S. C.; ARNDT, S. K.; POPP, M.; JONES, H. G. Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stress. **J. Exp. Bot.**, v. 53, p. 131-138, 2002.

CLOSE, D. C.; MCARTHUR, C. Rethinking the role of many plants phenolics – protection of photodamage not herbivores? **Oikos**, v. 99, n. 1, p. 166-172, 2002.

CODY, M. L.; MOONEY, H. A. Convergence versus nonconvergence in mediterranean-climate ecosystems. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 9, p. 265-321, 1978.

DUQUE, G. J. **O Nordeste e as lavouras xerófilas**, 3. ed. Coleção Mossoroense, v. CXLIII, 1980.

EHLERINGER, J. R.; BJÖRKMAN, O.; MOONEY, H. A. Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. **Science**, v. 192, p. 376-377, 1976.

EHLERINGER, J. R.; BJÖRKMAN, O. Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. **Oecologia**, v. 36, p. 151-162, 1978.

EHLERINGER, J. R. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in desert plants. In: RODRIGUEZ, E.; HEALEY, P. L.; MEHTA, I. (Eds.). **Biology and chemistry of plant trichomes**. New York: Plenum Press, 1984. p. 113-132.

ESAU, K. **Plant Anatomy**, 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1965.

ESAU, K. **Anatomy of Seed Plants**, 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977.

EVERT, R. F. **Esau's Plant Anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function and development**. New Jersey: John Wiley & Sons, 2006.

FAHMY, G. M. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. **J. Arid Environ.**, v. 36, p. 499-525, 1997.

FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Ann. Bot.**, v. 57, p. 631-637, 1986.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebüder Borntraeger, 1992.

FERRI, M. G. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação. **Bol. Fac. Filos. Ciênc. Univ. S. Paulo**, v. 12, p. 1-170, 1955.

FERRI, M. G. Water balance of plants from "caatinga". II. Further information on transpiration and stomatal behavior. **Rev. Biol. Brasil.**, v.13, p. 237-244, 1953.

FERRI, M. G.; LABOURIAU, L. G. Water balance of plants from "caatinga". I. Transpiration of some of the most frequent species of the "caatinga" of Paulo Afonso (Bahia) in the rainy season. **Rev. Biol. Brasil.**, v. 12, p. 301-312, 1952.

FRANCESCHI, V. R.; WITTENBACH, V. A.; GIAQUINTA, R. T. Paraveinal mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. III.

Immunohistochemical localization of specific glycopeptides in the vacuole after depodding. **Plant Physiol.**, v. 72, n. 5, p. 586-589, 1983.

FRANCHESCHI, V. R.; NAKATA, P. A. Calcium oxalate in plants: formation and function. **Annu. Rev. Plant Biol.**, v. 56, 41-71, 2005.

FRANKS, A. J.; YATES, C. J.; HOBBS, R. J. Defining plant functional groups to guide rare plant management. **Plant Ecol.**, v. 204, n. 2, p. 207-216, 2009.

FRANKS, S. J.; SIM, S.; WEIS, A. E. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. **P. Natl. Acad. Sci. USA**, v.104, n. 4., p. 1278-1282, 2007.

FOWLER, N. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 17, p. 89-110, 1986.

FUNCEME – Fundação de Meteorologia e Recursos Hídricos, 2008. Disponível em: <<http://www.funceme.br>>. Acesso em: 15 de outubro de 2008.

GERLACH, D. **Botanische mikrotechnik**. Stuttgart: Georg Thieme Verlag, 1984.

GIBSON, A. C. Anatomy of photosynthetic old stems of nonsucculent dicotyledons from North American deserts. **Bot. Gaz.**, v. 144, p. 347-362, 1983.

GIVINISH, T. J. Adaptative significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. **Silva Fenn.**, v. 36, n. 3, p. 703-743, 2002.

GORSHKOVA, T.; MORVAN, C. Secondary cell-wall assembly in flax phloem fibres: role of galactans. **Planta**, v. 223, p. 149-158, 2006.

GRISI, B. M. Ecofisiologia da caatinga: comportamento hídrico de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. e *Schinopsis brasiliensis* Engl. **Ciênc. Cult.**, v. 28, p. 417-425, 1976.

GREGORY, M.; BAAS, P. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the Dicotyledons. **Israel J. Bot.**, v. 38, p. 125-174, 1989.

HARBORNE, J. B. **Phytochemical methods: a guide to modern techniques of plant analysis**, 2. ed. London: Chapman and Hall, 1984.

HUSSIN, K. H.; SANI, Z. M. Comparative leaf anatomical studies of some *Sterculia* L. species (Sterculiaceae). **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 127, n. 2, p. 159-174, 1998.

IZAGUIRRE, M. M.; MAZZA, C. A.; SVATOS, A.; BALDWIN, I. T.; BALLARÉ, C. L. Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. **Ann. Bot.**, v. 99, n. 1, p. 103-109, 2007.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill, 1940.

JOHNSON, H. B. Plant pubescence: an ecological perspective. **Bot. Rev.**, v. 41, p. 233-258, 1975.

JORDAAN, A.; THEUNISSEN, J. D. Phenolic deposits and tannin in the leaves of five xerophytic species from Southern Africa. **Bot. Bull. Acad. Sinica**, v. 33, p. 55-61, 1992.

JORDAN, G. J.; DILLON, R. A.; WESTON, P. H. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. **Am. J. Bot.**, v. 92, p. 789-796, 2005.

JORDAN, G.J., WESTON, P.H., CARPENTER, R.J., DILLON, R. A., BRODRIBB, T.J. The evolutionary relations of sunken, covered, and encrypted stomata to dry habitats in Proteaceae. **Am. J. Bot.**, v. 95, p. 521-530, 2008.

JUNQUEIRA, C. U. O uso de cortes finos de tecidos na Medicina e Biologia. **Meios e Métodos**, v. 66, p. 167-171, 1990.

KARNOVSKY, M. J. A. Formaldehyde glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **J. Cell Biol.**, v. 27, p. 137-138, 1965.

KOZLOWSKI, T. T. **Water metabolism in plants**. New York: Harper & Row, Publishers, Inc., 1964.

KUO-HUANG, L. L.; KU, M. S. B.; FRANCHESCI, V. R. Correlations between calcium oxalate crystals and photosynthetic activities in palisade cells of shade-adapted *Peperomia glabella*. **Bot. Stud.**, v. 48, p. 155-164, 2007.

LANDRUM, J. V. Four succulent families and 40 million years of evolution and adaptation to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny? **Taxon**, v. 51, p. 463-473, 2002.

LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T. D. A. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends Ecol. Evol.**, v. 12, n. 12, p. 474-478, 1997.

LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; CORNELISSEN, J. H. C.; GARNIER, E.; HARRISON, S. P.; MCINTYRE, S.; PAUSAS, J. G.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; ROUMET, C.; URCELAY, C. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D.; PITELKA, L. (Eds.). **Terrestrial Ecosystems in a Changing World**. Berlin: Springer-Verlag, 2007.

LEEGOOD, R. C. Roles of the bundle sheath cells in leaves of C3 plants. **J. Exp. Bot.**, v. 59, n. 7, p. 1663-1673, 2008.

LERSTEN, N. R.; HORNER, H. T. Calcium oxalate crystal types and trends in their distribution patterns in leaves of *Prunus* (Rosaceae: Prunoideae). **Plant Syst. Evol.**, v. 224, p. 83-96, 2000.

LERSTEN, N. R.; HONER, H. T. Crystals macropatterns in leaves of Fagaceae and Nothofagaceae: a comparative study. **Plant Syst. Evol.**, v. 271, n. 3-4, p. 239-253, 2008.

LEVIN, D. A. The role of trichomes in plant defense. **Q. Rev. Biol.**, v. 48, p. 3-15, 1973.

LEVITT, J. **Responses of plants to environmental stresses**. New York: Academic Press Inc., 1980.

LIMA, R. S.; OLIVEIRA, P. L.; RODRIGUES, L. R. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. **Rev. Bras. Bot.**, v. 32, n. 2, p. 361-374, 2009.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**, 2. ed. Nova Odessa: Editora Plantarum, 1998.

LUCENA, M. F. A.; SALES, M. F. Tricomas foliares em espécies de *Croton* L. (Crotonoideae – Euphorbiaceae). **Rodriguésia**, v. 57, p. 11-25, 2006.

LUCHI, A. E., 2004. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. **Rev. Bras. Bot.**, v. 27, n. 2, p. 271-280, 2004.

LYSHEDE, O. B. Xeromorphic features of three stem assimilants in relation to their ecology. **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 78, n. 2, p. 85-98, 1979.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. **P. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 51, n. 6, p. 1207-1210, 1964.

MACHADO, I. C.; BARROS, L. M. Phenology of caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57-68, 1997.

MARCATI, C. M.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V.; BENETATI, L. 2001. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae) de floresta e cerrado. **Rev. Bras. Bot.**, v. 24, n. 3, p. 311-320.

MACNISH, A. J.; IRVING, D. E.; JOYCE, D. C.; VITHANAGE, V.; WEARING, A. H. Identification of intracellular calcium oxalate crystals in *Chamelaucium uncinatum* (Myrtaceae). **Aust. J. Bot.**, v. 51, p. 565-572, 2003.

MANETAS, Y. The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. **New Phytol.**, v. 158, p. 503-508, 2003.

MARTIN, C.; GLOVER, B. J. Functional aspects of cell patterning in aerial epidermis. **Curr. Opin. Plant Biol.**, v. 10, p. 70-82, 2007.

MAUSETH, J. D. **Plant Anatomy**. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1988.

MAUSETH, J. D. Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a relictual, leaf-bearing cactus. **J. Plant Res.**, v. 112, p. 307-315, 1999.

MAYEKISO, B.; MAGWA, M. L.; COOPOOSAMY, R. The morphology and ultrastructure of glandular and non-glandular trichomes of *Pteronia incana* (Asteraceae). **Afr. J. Plant Sci.**, v. 2, n. 7, p. 52-60, 2008.

MENEZES, N. L.; SILVA, D. C.; PINNA, G. F. A. M. Folha. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Eds.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: UFV, 2003. p. 303-325.

MEINZER, C. F. Functional convergence in plant responses to the environment. **Oecologia**, v. 134, n. 1, p. 1-11, 2003.

MOLLENHAUER, H. H. The fine structure of mucilage secreting cells of *Hibiscus esculentus* pods. **Protoplasma**, v. 53, p. 353-362, 1967.

MOTT, K. A.; GIBSON, A. C.; O'LEARY, J. W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant Cell Environ.**, v. 5, p. 455-460, 1982.

MULROY, T. W.; RUNDEL, P. W. Annual plants: adaptations to desert environments. **BioScience**, v. 27, n. 2, p. 109-114, 1977.

NAKATA, P. A. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. **Plant Sci.**, v. 164, n. 6, p. 901-909, 2003.

OLIVEIRA, A. F. M.; MEIRELLES, S. T.; SALATINO, A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, v. 75, n. 4, p. 431-439, 2003.

PARKHURST, D. F. Adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **J. Ecol.**, v. 66, p. 367-383, 1978.

PAVIANI, T. I. Anatomia vegetal e cerrado. **Ciênc. Cult.**, v. 30, p. 1077-1086, 1978.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrol. Earth Syst. Sc.**, v. 11, n. 5, p. 1633-1644, 2007.

PEREIRA, R. M. A.; ARAÚJO FILHO, J. A.; LIMA, R. V.; PAULINO, F. D. G.; LIMA, A. O. N.; ARAÚJO, Z. B. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. **Ciência Agronômica**, v. 20, p. 11-20, 1989.

PIANKA, E. R. Niche overlap and diffuse competition. **P. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 71, n. 5, p. 2141-2145, 1974.

PIERUSCHKA, R.; SCHURR, U.; JENSEN, M.; WOLFF, W. F.; JAHNKE, S. Lateral diffusion of CO₂ from shaded to illuminated leaf parts affects photosynthesis inside homobaric leaves. **New Phytol.**, v. 169, n. 4, p. 779-788, 2006.

PIERUSCHKA, R.; CHAVARRIA-KRAUSER, A.; SCHURR, U.; JAHNKE, S. Photosynthesis in lightfleck areas of homobaric and heterobaric leaves. **J. Exp. Bot.**, v. 61, n. 4, p. 1031-1039, 2010.

PIZZOLATO, T. D.; BURBANO, J. L.; BERLIN, J. D.; MOREY, P. R.; PEASE, R. W. An electron microscope study of the path of water movement in transpiring leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **J. Exp. Bot.**, v. 27, p. 145-161, 1976.

RAWITSCHER, F.; HUECK, K.; MORELLO, J.; PAFFEN, K. H. Algumas observações sobre a ecologia da vegetação das caatingas. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, v. 24, n. 3, p. 287-301, 1952.

REIS, A. C. S. Clima da Caatinga. **An. Acad. Bras. Ciênc.**, v. 48, n. 2, p. 325-335, 1976.

ROBICHAUX, R. H.; MORSE, S. R. Extracellular polysaccharide and leaf capacitance in an Hawaiian bog species, *Argyroxiphium grayanum* (Compositae-Madiinae). **Am. J. Bot.**, v. 77, p. 134-138, 1990.

ROTONDI, A.; ROSSI, F.; ASUNIS, C.; CESARACCIO, C. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. **J. Mediterr. Ecol.**, v. 4, n. 3-4, p. 25-35, 2003.

ROWE, N.; SPECK, T. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. **New Phytol.**, v. 166, n. 1, p. 61-72, 2005.

SALATINO, A.; MONTEIRO, W. R.; BOMTEMPI JR., N. Histochemical localization of phenolic deposits in shoot apices of common species of Asteraceae. **Ann. Bot.**, v. 61, p. 557-559, 1988.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. In: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Eds.). **Seasonally dry tropical forest**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 35-63.

SANDQUIST, D. R.; EHLERINGER, J. R. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. **New Phytol.**, v. 135, p. 635-644, 1997.

SANTOS, A. V. P.; GRISI, B. M. Anatomia foliar ecológica de algumas plantas da caatinga. **Rev. Biol. Brasil.**, v. 36, n. 4, p. 773-787, 1976.

SARMIENTO, G. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. **J. Ecol.**, v. 60, n. 2, p. 367-410, 1972.

SCHWINNING, S.; EHLERINGER, J. R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid environments. **J. Ecol.**, v. 89, n. 3, p. 464-480, 2001.

SCHWINNING, S.; SALA, O. E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 211-220, 2004.

SCHWINNING, S.; SALA, O. E.; LOIK, M. E.; EHLERINGER, J. R. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulsedynamics in arid/semi-arid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, p. 191-193, 2004.

SHEPHERD, G. J. **Fitopac 1. Manual do usuário**. Campinas: UNICAMP, 2001.

SHERWIN, H. W.; FARRANT, J. M. Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*. **Plant Growth Regul.**, v. 24, n. 3, p. 203-210, 1998.

SHIELDS, L. M. Leaf xeromorphy in dicotyledon species from a gypsum sand deposit. **Am. J. Bot.**, v. 38, p. 175-190, 1951.

SILVA, E. C.; NOGUEIRA, R. J. M. C.; AZEVEDO NETO, A. D.; BRITO, J. Z.; CABRAL, E. L. 2004. Aspectos ecofisiológicos de dez espécies em uma área de caatinga no município de Cabaceiras, Paraíba, Brasil. **Iheringia**, v. 59, n. 2, p. 201-205, 2004.

SINGH, K. P.; KUSHWAHA, C. P. Emerging paradigms of the tree phenology in dry tropics. **Curr. Sci. India**, v. 89, n. 6, p. 964-974, 2005.

SNYDER, K. A.; TARTOWSKI, S. L. Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. **J. Arid Environ.**, v. 65, n.2, p. 219-234, 2006.

STACE, C. A. The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the Combretaceae III. The genus *Combretum* in America. **Brittonia**, v. 21, p. 130-143, 1969.

STEBBINS JR., G. L. Aridity as a stimulus to plant evolution. **Am. Nat.**, v. 86, p. 33-44, 1952.

TERASHIMA, I. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. **Photosynth. Res.**, v. 31, p. 195-212, 1992.

THEUNISSEN, J. D. Histochemical localization of phenolic deposits in the leaf blades of three grass species from Southern Africa. **Bot. Bull. Acad. Sinica**, v. 31, p. 143-147, 1990.

TILNEY, P. M. A contribution to the leaf and young stem anatomy of the Combretaceae. **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 138, n. 2, p. 163-196, 2002.

TURNER, G. W.; GERSHENZON, J.; CROTEAU, R. B. Development of peltate glandular trichomes of Peppermint. **Plant Physiol.**, v. 124, p. 665-679, 2000.

VALENTE, M. C.; CARVALHO, L. D'A. F. Plantas da caatinga. I - Apocynaceae. Anatomia e desenvolvimento de *Aspidosperma pyrifolium* Mart. var. *molle* Muell. Arg. - "Pereiro". **Rev. Biol. Brasil.**, v. 33, p. 285-301, 1973.

VENTRELLA, M. C.; MARINHO, C. R. Morphology and histochemistry of glandular trichomes of *Cordia verbenacea* DC. (Boraginaceae) leaves. **Rev. Bras. Bot.**, v. 31, p. 457-467, 2008.

WIEGAND, K. M. The relation of hairy and cutinized coverings to transpiration. **Bot. Gaz.**, v. 49, p. 430-444, 1910.