

Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae)¹

Cristina Filomena Justo^{2,4}, Ângela Maria Soares³, Manuel Losada Gavilanes³ e Evaristo Mauro de Castro³

Recebido em 23/07/2003. Aceito em 06/08/2004

RESUMO – (Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae)). A anatomia foliar do gênero *Xylopia* ainda é pouco explorada. A espécie *Xylopia brasiliensis* Sprengel, vulgarmente conhecida como pindaíba, ocorre tanto em mata primária como em vegetação modificada num amplo espectro de condições ambientais. O presente estudo descreve algumas características anatômicas da folha de *X. brasiliensis* e avalia quantitativamente o limbo foliar em função das diferenças ambientais, sazonais e de estatura das plantas. Verificou-se que a espécie apresenta plasticidade anatômica.

Palavras-chave : anatomia foliar, sombreamento, pindaíba, mata secundária, sub-bosque

ABSTRACT – (Leaf anatomical plasticity of *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae)). Leaf anatomy of *Xylopia* is still poorly explored. The species *Xylopia brasiliensis* Sprengel, commonly known as pindaíba occurs in primary forest and in modified vegetation in a wide range of environmental conditions. The present study describes some leaf anatomical characteristics of this species and quantitatively evaluates them in function of environmental, seasonal and plant height differences. This species has anatomical plasticity.

Key words: leaf anatomy, shading, pindaíba, secondary forest, understory

Introdução

Muitas espécies florestais têm capacidade de desenvolver folhas com características anatômicas diversas dependendo da luminosidade do ambiente (Jackson 1967; Chabot *et al.* 1979; Oberbauer & Strain 1986; Abrams & Mostoller 1995; Cao 2000; Klich 2000; Lee *et al.* 2000; Richardson *et al.* 2000; 2001). A avaliação quantitativa de tais características tem sido realizada na tentativa de elucidar a relação entre as trocas gasosas e a estrutura foliar (Abrams *et al.* 1994) e, assim, com a finalidade de identificar nas características anatômicas uma função preditiva de respostas ecofisiológicas ao estresse ambiental em nível de comunidade e de paisagem.

A espécie *Xylopia brasiliensis* Sprengel, vulgarmente conhecida como pindaíba, recebeu atenção em estudos com abordagem fitossociológica e fitoquímica, entre outros (Leboeuf *et al.* 1982; Dias & Oliveira-Filho 1996; Oliveira-Filho *et al.* 1997; Moreira *et al.* 2003; Oliveira-Filho & Fluminhan-Filho

1999; Rondon Neto *et al.* 2000; Vilela *et al.* 2000; Melo *et al.* 2001; Salimon & Negrelle 2001). Os indivíduos juvenis de *X. brasiliensis* geralmente formam vigorosa população no sub-bosque das florestas semi-decíduas do sul de Minas Gerais, sugerindo tratar-se de uma espécie clímax tolerante à sombra (Oliveira-Filho *et al.* 1996), embora Lorenzi (1992) classifique a espécie como heliófila ou mesmo pioneira.

A anatomia foliar em Annonaceae ainda é pouco estudada e a maioria dos trabalhos são descritivos, sem abordagem específica para o gênero *Xylopia* (Van Setten & Koek-Noorman 1986). Nessa família, as folhas geralmente são dorsiventrais, com estômatos paracíticos restritos à face abaxial da folha. Casos de epiderme multisseriada foram relatados em *Xylopia* e cristais de diversos tipos foram observados em diferentes gêneros da família (Metcalf & Chalk 1950; Watson & Dallwitz 2000). A ontogênese de idioblastos oleíferos no limbo foi estudada em *Annona muricata* L. (Bakker & Gerritsen 1990), os quais podem ser similares aos observados em folhas de

¹ Parte da Dissertação de Mestrado da primeira Autora

² Universidade Federal de Mato Grosso, Departamento de Ciências Biológicas e da Saúde/ICLMA, Campus Universitário, Rodovia MT 100, km 3,5, CEP 78689-000, Pontal do Araguaia, MT, Brasil. Bolsista PICDT

³ Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras, MG, Brasil

⁴ Autor para correspondência: cfjusto@uol.com.br

X. brasiliensis por Santos *et al.* (2004).

Devido à observação da ocorrência da espécie tanto em mata primária como em vegetação modificada num amplo espectro de condições ambientais, supõe-se que ela apresente plasticidade anatômica em resposta a tais diferenças ambientais. Neste contexto, o presente trabalho teve por objetivo avaliar algumas características anatômicas da folha de *X. brasiliensis* e suas variações em função das diferenças ambientais.

Material e métodos

Local de estudo e amostragem - Representantes de *X. brasiliensis* foram observados desde o sub-bosque com menos de 1% de luz solar até o dossel a pleno sol em um amplo espectro ambiental. Para o presente trabalho, foram estudados apenas indivíduos juvenis localizados em sub-bosque.

Foram selecionados 24 indivíduos de *X. brasiliensis*, sendo uma amostra de 12 plantas em uma área de mata semidecídua e 12 em um plantio de *Eucalyptus* sp. Ambas as áreas de estudo estão localizadas no campus da Universidade Federal de Lavras (21°13'40''S e 44°57'50''W GRW). O clima regional é do tipo Cwa, segundo a classificação de Köppen, com precipitação média anual de 1.530mm e 80% das chuvas concentradas de outubro a março, enquanto a estação seca se estende de abril a setembro. A temperatura média do ar do mês mais frio (julho) é de 15,8°C, enquanto a média do mês mais quente (fevereiro) é 22,1°C (Brasil 1992).

Em função da grande variação de estatura das plantas presentes nas áreas experimentais, a amostra foi subdividida em duas classes de estatura, com seis representantes em cada classe em cada ambiente. Como critérios para seleção dos indivíduos para composição das classes de tamanho, foram considerados a altura das plantas e o diâmetro do caule. Segundo Clark & Clark (1992), plantas com menos de 50cm de altura são consideradas plântulas e acima dessa altura são subdivididas em várias classes de juvenis.

O primeiro grupo amostral foi composto de plantas com altura máxima de 45cm e o diâmetro máximo de 0,5cm ao nível do solo no início dos estudos (pequenas). O segundo grupo era formado por indivíduos com 1,5 a 2,5m de altura e diâmetro de caule superior a 1,5cm, medido na altura de 20cm acima do nível do solo (grandes). As plantas foram marcadas de modo que estivessem em pares, com uma planta pequena próxima de uma grande, para que as condições em micro-escala fossem as mais

similares possíveis, visando minimizar o efeito das variações instantâneas da luminosidade sobre as avaliações de fotossíntese. A distância entre os pares era superior a 3m, com objetivo de evitar autocorrelação espacial da radiação solar (Baldocchi & Collineau 1994); entretanto devido à menor influência das variações instantâneas da luminosidade sobre as características anatômicas (Chabot *et al.* 1979), esse arranjo não foi considerado para a coleta e análise das variáveis anatômicas.

As seguintes siglas foram utilizadas no texto para identificar os tratamentos em função da estatura e do ambiente: PM: pequenas da mata; GM: grandes da mata; PE: pequenas do eucaliptal; GE: grandes do eucaliptal.

Estudo anatômico - Foram coletadas folhas de seis indivíduos de cada tratamento, no terço mediano da planta, na face leste da copa, na estação chuvosa (fevereiro/2002) e na seca (julho/2002). As folhas foram fixadas em FAA 70 por 72h e conservadas em álcool 70% (Johansen 1940). Foram realizadas seções transversais e paradérmicas à mão livre no terço mediano da folha, entre a nervura mediana e a borda do limbo. Usou-se folhas do quinto ao sétimo nó de cada ramo.

As seções transversais foram clarificadas em solução de hipoclorito de sódio por cerca de 1 min, em seguida, lavadas em água destilada, coradas com azul de astra e safranina e montadas em glicerina 50% (Kraus & Arduin 1997). Medições da espessura total do limbo foliar, das células epidérmicas de ambas as faces da folha, do tamanho das células e do número de camadas do parênquima paliçádico e esponjoso (medidas lineares em cm foram convertidas em µm por meio de fatores de correção obtidos com lâmina micrometrada) foram realizadas em seções de 12 folhas por tratamento com três seções no terço mediano de cada folha. Para tais medidas utilizou-se o microscópio SM Lux (todas as medições foram tomadas em um campo estabelecido por ocular de 10 x e objetiva de 40 x) (Leitz) com câmara clara.

Calculou-se a percentagem de ocorrência do número de camadas do parênquima paliçádico, em 36 observações de cada tratamento para cada estação do ano. Para avaliar a distribuição de frequência da espessura do parênquima paliçádico com uma ou duas camadas de células, os dados dos quatro tratamentos foram agrupados, num total de 144 repetições para cada estação do ano.

Estudos quantitativos dos estômatos foram realizados em seções paradérmicas da face abaxial

das folhas, montadas entre lâmina e lamínula diretamente com a solução corante (safranina 0,1% em água glicerizada). As observações foram realizadas com câmara clara em microscópio Olympus CBB.

O cálculo do índice estomático (IE) foi realizado por meio da fórmula de Cutter (1986) e a densidade estomática foi expressa em número de estômatos por mm^2 , segundo a técnica de Labouriau *et al.* (1961). A amostragem consistiu de 15 folhas por tratamento em dois campos do terço mediano de cada folha. Cada campo tinha $0,065\text{mm}^2$, totalizando $1,95\text{mm}^2$.

Para determinação do diâmetro polar e equatorial dos estômatos, mediu-se um estômato por campo em câmara clara do microscópio Olympus CBB, totalizando 30 estômatos por tratamento.

Fotomicrografias foram obtidas com filme colorido, ASA 100, em fotomicroscópio Olympus BX-41, com tempo de exposição automático. A escala micrometrada foi fotografada no mesmo filme. As fotos foram digitalizadas e convertidas em imagens P&B.

Fotossíntese e luminosidade - A taxa fotossintética foi avaliada mensalmente (janeiro/2002 a novembro/2002) em dias predominantemente claros entre 9:00 e 11:00h, utilizando um sistema portátil de análise de gases a infravermelho (IRGA, modelo LCA 4/A.D.C., Inc., Hoddesdon, U.K.) acoplado a uma câmara de folha larga (modelo PLC4B/A.D.C., Inc., Hoddesdon, U.K.). A partir das observações mensais foram calculados os valores médios correspondentes às estações seca e chuvosa para a assimilação líquida de CO_2 e a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA).

Essas avaliações foram realizadas em folhas completamente expandidas entre o quarto e o sexto nó de ramos na face leste, no terço mediano da copa, sendo avaliada uma folha por planta e seis plantas por tratamento. As plantas selecionadas no início do período de estudo foram utilizadas ao longo de todo o período experimental, sendo cinco avaliações na estação chuvosa e cinco na seca.

Análise dos dados - As características estruturais das folhas de *X. brasiliensis* foram analisadas segundo um delineamento inteiramente ao acaso. Foi utilizado o programa SISVAR versão 4.5 (Ferreira 2003) para análise de variância de três fatores (estação, tamanho e ambiente) e comparação de médias entre ambientes, estaturas e estações do ano pelo teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade. Utilizou-se correlação linear simples para testar a relação entre variáveis.

Resultados

As folhas de *X. brasiliensis* apresentaram organização dorsiventral (Fig. 1A-C); destacando-se a presença de idioblastos não pigmentados maiores do que as células clorofiladas (Fig. 1D). Observa-se ainda que a epiderme é unisseriada. As folhas são hipostomáticas, com estômatos do tipo paracítico (Fig. 1E). Foram observados tricomas toctores simples pluricelulares na superfície abaxial (Fig. 1F).

As células epidérmicas da face adaxial apresentaram formato irregular, com as paredes anticlinais sinuosas (Fig. 2A) e continham drusas, sendo uma por célula (Fig. 2B). Em seção transversal, os estômatos localizam-se no mesmo nível das demais células epidérmicas (Fig. 2C); enquanto que as células subsidiárias são bem menores do que as demais células epidérmicas (Fig. 2D).

A nervura mediana da folha em seção transversal apresentou feixe vascular único colateral, circundado por uma bainha contínua de fibras lignificadas (Fig. 2E).

O parênquima esponjoso é formado por células arranjadas frouxamente em uma distribuição irregular, com um sistema de amplos espaços entre elas. As células apresentaram prolongamentos brachiformes que entram em contato com células próximas, formando uma rede (Fig. 2F).

Os resultados mostram que a estatura das plantas influenciou significativamente todas as características dos estômatos (Tab. 1).

A densidade estomática foi menor na estação seca (Seca = $272,57 \pm 4,64$ estômatos mm^{-2} ; Chuva = $286,26 \pm 4,81$ estômatos mm^{-2} ; $P_{\text{Tukey}} < 0,05$), com diferença significativa entre estações apenas para as plantas do tratamento GM (Fig. 3A). Em relação ao ambiente, não foi verificada diferença significativa. Ao analisar o efeito da estatura sobre a densidade estomática, constata-se que as plantas pequenas apresentaram menor valor de densidade estomática (Pequenas = $254,93 \pm 4,36$ estômatos mm^{-2} ; Grandes = $303,89 \pm 4,05$ estômatos mm^{-2} ; $P_{\text{Tukey}} < 0,05$). Não foi observada, para esta variável, interação significativa dos fatores estação, tamanho e ambiente (Tab. 1). Observou-se ainda uma baixa correlação positiva de densidade estomática e assimilação média de CO_2 nas plantas analisadas ($r = 0,496$; $P > 0,05$).

Em relação ao índice estomático, a diferença entre estações não foi significativa (Tab. 1; $P > 0,05$). Valores mais baixos foram encontrados para as plantas do eucaliptal (Fig. 3B) nas duas estações do ano (Eucaliptal = $12,57 \pm 0,14\%$; Mata = $13,13 \pm 0,18\%$;

$P_{Tukey} < 0,05$). Observou-se efeito significativo do tamanho sobre essa característica, com valores mais baixos para as plantas pequenas (Pequenas = $12,59 \pm 0,16\%$; Grandes = $13,11 \pm 0,16\%$; $P_{Tukey} < 0,05$).

O diâmetro polar dos estômatos foi afetado pelos três fatores, com interação significativa estação \times ambiente (Tab. 1). Para as plantas grandes da mata

(GM) há diferença significativa entre estação seca e chuvosa (Fig. 3C; $P < 0,01$). Nas plantas do eucaliptal (PE e GE), observou-se diâmetro polar menor do que na mata (PM e GM), com diferença significativa entre as médias na estação seca (Eucaliptal = $22,84 \pm 0,23\mu\text{m}$; Mata = $24,08 \pm 0,22\mu\text{m}$; $P_{Tukey} < 0,05$). As plantas pequenas (PM e PE) apresentaram estômatos

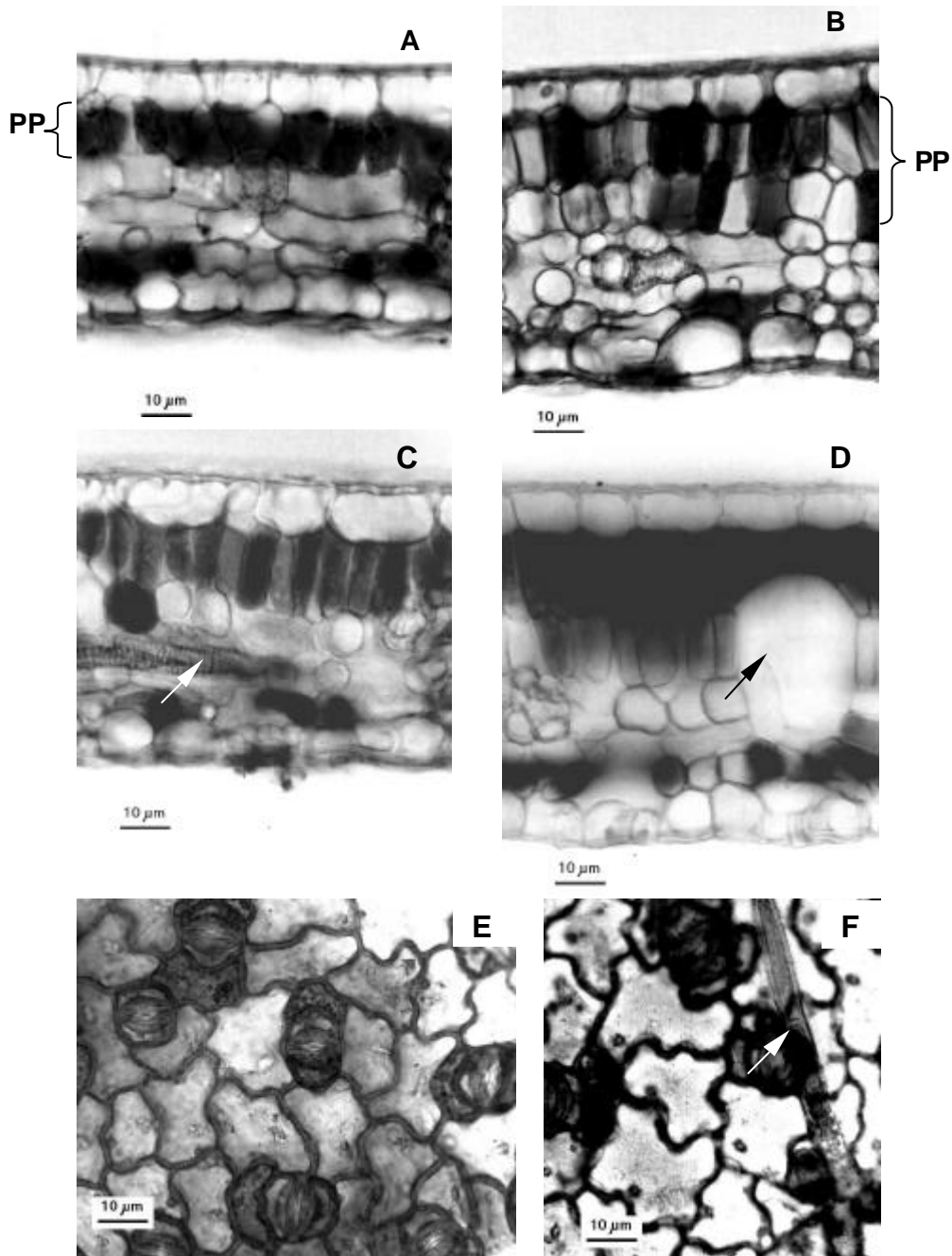


Figura 1. Fotomicrografias de seções transversais (A-D) e paradérmicas (E e F) do limbo foliar de *Xylopia brasiliensis* Sprengel. Diferença entre o parênquima paliçádico (PP) entre ambiente mais sombreado (A) e com maior luminosidade (B). (C) Nervura terminal no mesófilo (seta branca). (D) Idioblasto oleífero no mesófilo (seta negra). (E) Estômatos distribuídos na epiderme da face abaxial da folha. (F) Tricoma tector simples pluricelular (seta branca).

com diâmetro polar maior do que as plantas grandes (GM e GE), com diferença significativa entre estaturas na estação chuvosa (Pequenas = $23,42 \pm 0,24\mu\text{m}$; Grandes = $22,58 \pm 0,24\mu\text{m}$; $P_{\text{Tukey}} < 0,05$).

O diâmetro equatorial dos estômatos apresentou interação significativa tripla dos fatores estação, tamanho e ambiente (Tab. 1). Em termos gerais,

observa-se que um maior diâmetro equatorial na estação chuvosa (Fig. 3D); entretanto, para as plantas grandes da mata (GM), o diâmetro equatorial foi maior na estação seca. Na comparação entre ambientes, verifica-se que as plantas grandes da mata (GM) apresentam maior diâmetro equatorial do que as grandes do eucaliptal (GE) na estação seca. Na

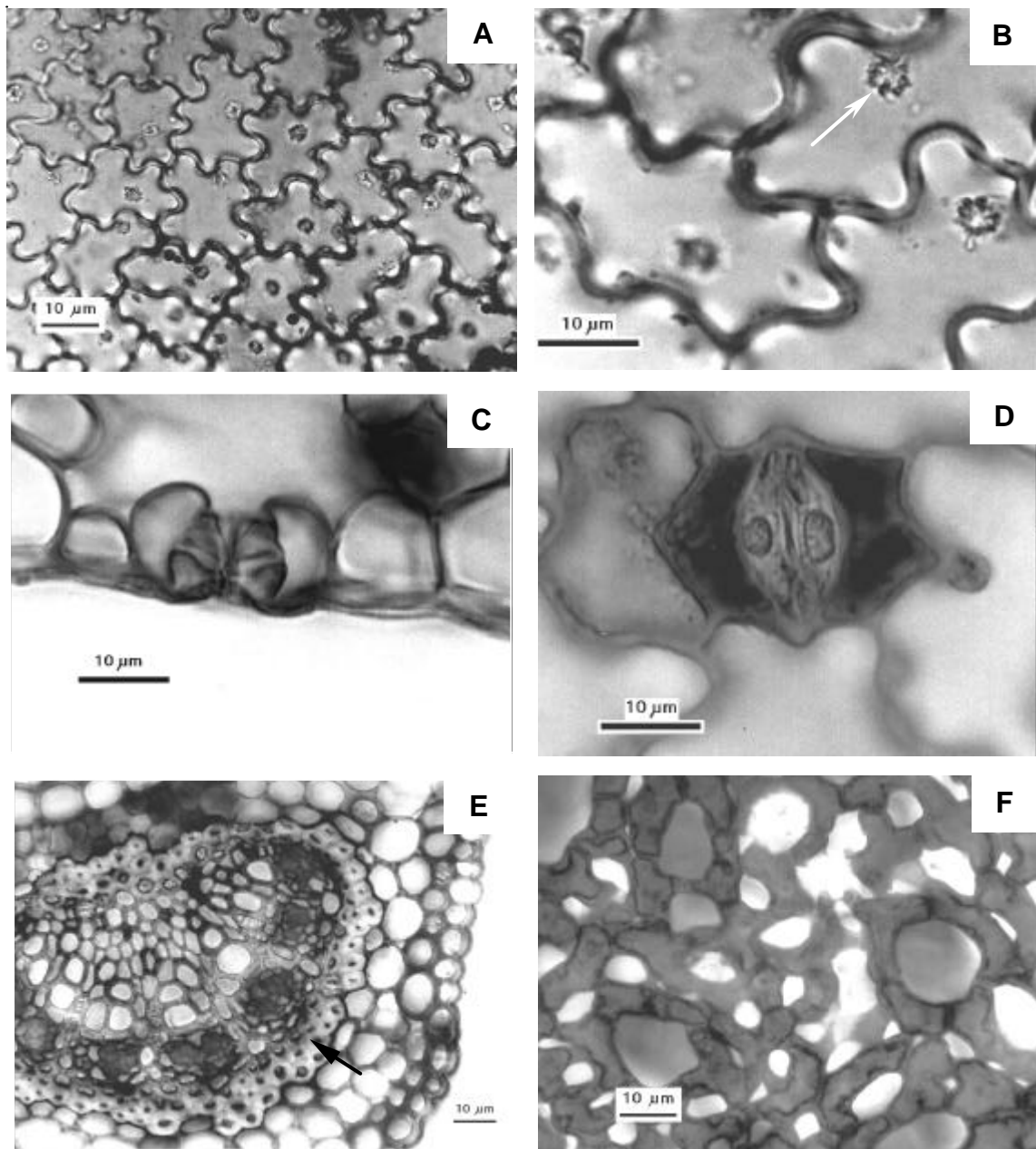


Figura 2. Seções paradérmicas (A, B, D e F) e transversais (C e E) de folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel. (A) Células da epiderme da face adaxial da folha com paredes anticlinais sinuosas. (B) Drusa solitária em célula da superfície adaxial (seta branca). (C) Complexo estomático na epiderme da face abaxial da folha. (D) Estômato paracítico característico de Annonaceae. (E) Nervura mediana com feixe vascular único, circundado por fibras lignificadas (seta negra). (F) Células do parênquima esponjoso com prolongamentos braciformes.

estação chuvosa, observou-se diferença entre estaturas na mata com valores maiores observados para as plantas pequenas (PM).

Os resultados mostram que a estação do ano teve efeito significativo sobre todas as características estruturais do limbo, exceto sobre a espessura do parênquima esponjoso (Tab. 2).

O limbo de *X. brasiliensis* é relativamente delgado e sua espessura foi significativamente afetada pelos três fatores, com interações significativas estação \times ambiente e tamanho \times ambiente (Tab. 2). Observou-se maior espessura do limbo na estação chuvosa para todos os tratamentos (Fig. 4A). A diferença entre as estações foi significativa para os tratamentos PM, PE e GE

Tabela 1. Análise de variância das características dos estômatos de folhas de indivíduos juvenis de *Xylopi* *brasiliensis* Sprengel em sub-bosque de mata e de eucaliptal em duas estações do ano. N = 240 observações para cada variável.

Fonte de Variação	GL	Densidade estomática (estômatos.mm ⁻²)		Índice estomático (%)		Diâmetro polar dos estômatos (μ m)		Diâmetro equatorial dos estômatos (μ m)	
		QM	P	QM	P	QM	P	QM	P
Estação	1	11244,97	0,022	1,34	0,509	12,78	0,046	0,94	0,490
Tamanho	1	143844,48	0,000	16,59	0,021	28,35	0,003	9,93	0,025
Ambiente	1	154,24	0,787	19,17	0,013	33,06	0,001	2,72	0,240
Estação \times Tamanho	1	2191,31	0,308	1,03	0,563	1,30	0,524	1,61	0,365
Estação \times Ambiente	1	22,82	0,917	3,28	0,302	14,81	0,032	3,39	0,189
Tamanho \times Ambiente	1	1687,52	0,371	4,70	0,217	0,96	0,583	1,32	0,413
Estação \times Tamanho \times Ambiente	1	2373,85	0,289	4,43	0,231	7,11	0,136	11,52	0,016
Média \pm erro padrão		279,41 \pm 3,37		12,85 \pm 0,12		23,23 \pm 0,12		13,98 \pm 0,09	

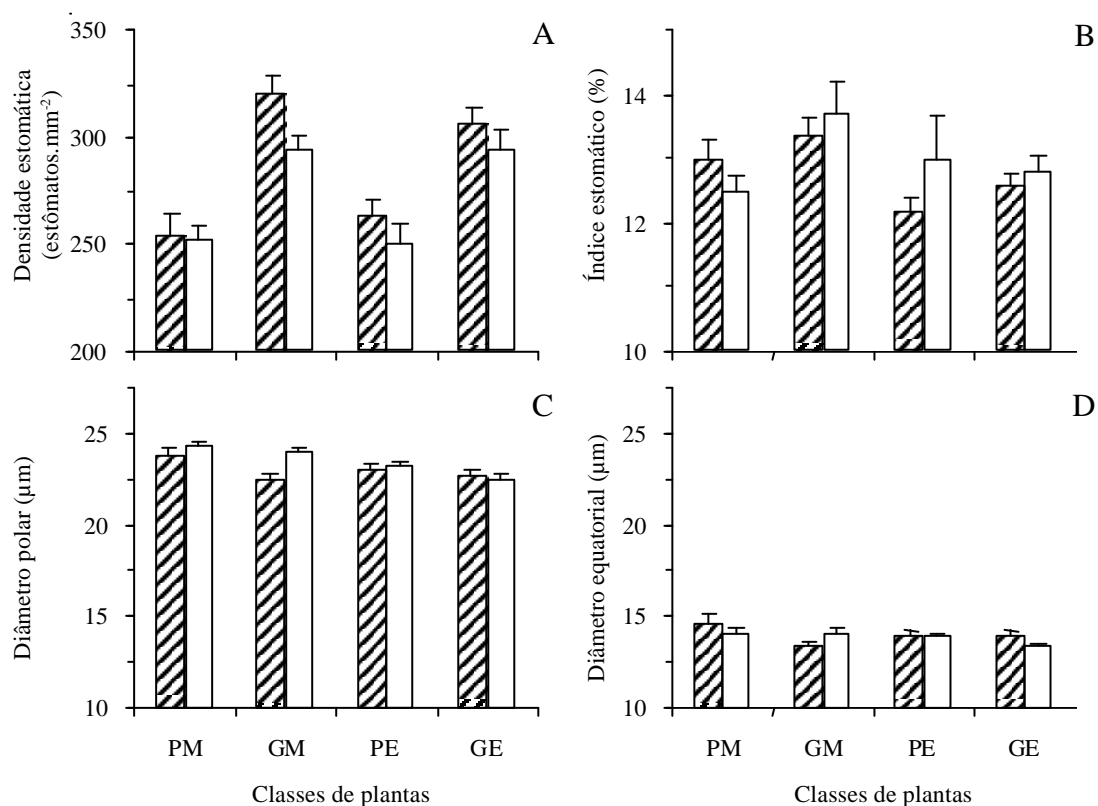


Figura 3. (A) Densidade estomática, (B) índice estomático, (C) diâmetro polar e (D) diâmetro equatorial dos estômatos em seção paradérmica de folhas de indivíduos juvenis de *Xylopi* *brasiliensis* Sprengel no sub-bosque de mata e de eucaliptal em duas estações do ano. Cada barra representa a média de 30 campos de observação \pm erro padrão. Classes de plantas: PM = pequenas da mata, GM = grandes da mata, PE = pequenas do eucaliptal, GE = grandes do eucaliptal. \square = estação chuvosa, \square = estação seca.

Tabela 2. Análise de variância das características estruturais do limbo de folhas de indivíduos juvenis de *Xylopiya brasiliensis* Sprengel em sub-bosque de mata e de eucaliptal em duas estações do ano. N = 288 observações para cada variável.

Fonte de Variação	Espessura total do limbo (µm)		Espessura do parênquima paliçádico (µm)		Espessura do parênquima esponjoso (µm)		Altura anticlinal das células epidérmicas da face adaxial (µm)		Altura anticlinal das células epidérmicas da face abaxial (µm)		Espessura do parênquima paliçádico/espessura do limbo		
	GL	QM	P	QM	P	QM	P	QM	P	QM	P	QM	P
Estação (E)	1	1790,36	0,000	559,62	0,003	2,63	0,820	112,49	0,000	237,84	0,000	0,0097	0,158
Tamanho (T)	1	3795,60	0,000	11368,81	0,000	2658,91	0,000	36,79	0,004	1,52	0,632	0,7068	0,000
Ambiente (A)	1	1759,48	0,000	2382,92	0,000	0,04	0,978	38,10	0,004	128,83	0,000	0,1230	0,000
E × T	1	134,66	0,065	0,3200	0,944	10,39	0,651	3,43	0,383	5,31	0,371	0,0005	0,752
E × A	1	212,57	0,021	37,40	0,447	370,83	0,007	53,19	0,001	40,17	0,014	0,0161	0,070
T × A	1	1682,34	0,000	463,40	0,008	476,22	0,002	6,62	0,225	5,47	0,364	0,0110	0,134
E × T × A	1	0,50	0,910	46,21	0,399	63,73	0,262	0,89	0,656	0,21	0,859	0,0030	0,433
Média ± erro padrão		103,08 ± 0,50		36,35 ± 0,63		39,92 ± 0,46		17,36 ± 0,14		17,66 ± 0,17		0,3494 ± 0,0058	

($P < 0,01$). As plantas pequenas do eucaliptal (PE) apresentaram limbo foliar mais espesso do que as pequenas da mata (PM) tanto na seca como na chuva ($P < 0,001$); por outro lado as plantas grandes (GM×GE) não diferiram entre si em ambas as estações ($P > 0,05$). Em relação à estatura, o limbo foliar foi mais espesso para as plantas grandes na mata em ambas as estações ($P < 0,001$); enquanto no eucaliptal, a diferença entre estaturas (PE×GE) só foi significativa na estação seca ($P < 0,01$), com maiores valores para as plantas grandes. A espessura do limbo apresentou correlação significativa com a incidência de radiação solar

(DFFFA) ($r = 0,728$; $P < 0,05$). Também se observou correlação positiva da espessura do limbo e a taxa de média de assimilação de CO_2 ($r = 0,890$; $P < 0,05$). Além disso, observou-se correlação positiva da espessura do limbo e da espessura do parênquima paliçádico ($r = 0,881$; $P < 0,01$).

A razão parênquima paliçádico/limbo não apresentou diferença significativa entre as estações para todos os tratamentos (Fig. 4B). As plantas pequenas apresentaram valores significativamente mais baixos do que as plantas grandes (Pequenas = $0,300 \pm 0,006$; Grandes = $0,400 \pm 0,006$; $P_{Tukey} < 0,05$)

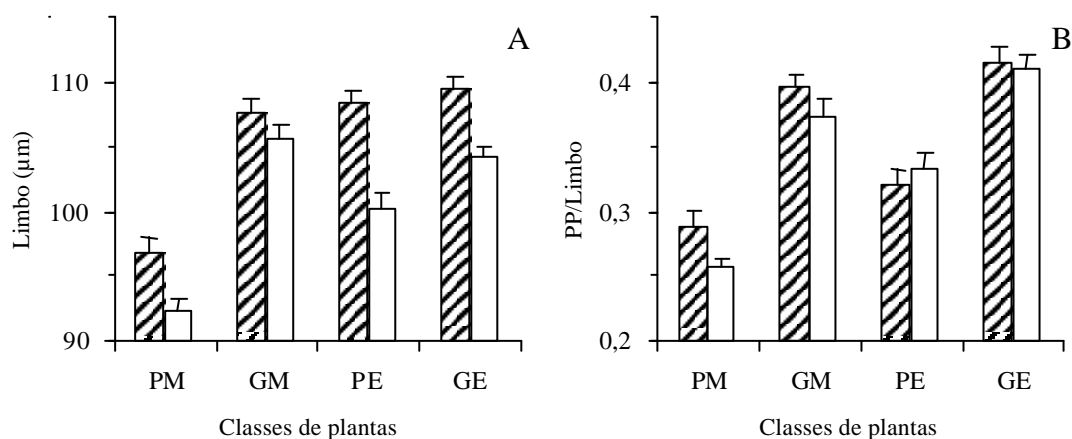


Figura 4. (A) Espessura do limbo em folhas de indivíduos juvenis de *Xylopiya brasiliensis* Sprengel em ambiente de mata e de eucaliptal em duas estações do ano. (B) Razão entre a espessura do parênquima paliçádico (PP) e a espessura do limbo. Cada barra representa a média de 36 campos de observação ± erro padrão. Classes de plantas: PM = pequenas da mata, GM = grandes da mata, PE = pequenas do eucaliptal, GE = grandes do eucaliptal. ▨ = estação chuvosa, □ = estação seca.

e em relação ao fator ambiente, na mata a razão parênquima paliçádico/limbo foi menor (Mata = $0,329 \pm 0,008$; Eucaliptal = $0,370 \pm 0,007$; $P_{Tukey} < 0,05$). Não se observou interação significativa entre os fatores (Tab 2).

Em geral, observa-se uma redução da altura anticlinal das células epidérmicas de ambas as faces da folha na estação seca (Fig. 5A e B), com interação significativa estação \times ambiente (Tab. 2). Na estação chuvosa não se verificou diferença significativa entre ambientes e estaturas para a altura das células epidérmicas da face abaxial ($P > 0,05$). Na estação seca, a espessura da epiderme da face abaxial foi maior na mata do que no eucaliptal (Mata = $17,79 \pm 0,30\mu\text{m}$; Eucaliptal = $15,71 \pm 0,29\mu\text{m}$; $P_{Tukey} < 0,05$), não havendo diferença entre as estaturas.

Para a epiderme da face adaxial, os três fatores estudados foram significativos, com interação significativa estação \times ambiente (Tab. 2). A diferença entre estações foi significativa apenas para o eucaliptal (Eucaliptal seca = $15,94 \pm 0,25\mu\text{m}$; Eucaliptal chuva = $18,05 \pm 0,29\mu\text{m}$; $P_{Tukey} < 0,05$). A altura anticlinal das células epidérmicas da face adaxial foi maior para as

plantas pequenas (Pequenas = $17,72 \pm 0,21\mu\text{m}$; Grandes = $17,00 \pm 0,17\mu\text{m}$; $P_{Tukey} < 0,05$). A variação sazonal da espessura das epidermes não contribuiu significativamente para a variação de espessura do limbo ($r = 0,106$ e $r = 0,062$, respectivamente para as faces adaxial e abaxial da epiderme, $P > 0,05$).

As plantas de menor estatura (PM e PE) apresentaram parênquima paliçádico com menor espessura do que as plantas maiores (Fig. 5C; Pequenas = $30,07 \pm 0,74\mu\text{m}$; Grandes = $42,64 \pm 0,71\mu\text{m}$; $P_{Tukey} < 0,05$). Observou-se efeito dos três fatores e interação significativa tamanho \times ambiente (Tab. 2), com valores mais elevados na estação chuvosa do que na seca (Chuva = $37,75 \pm 0,88\mu\text{m}$; Seca = $34,96 \pm 0,90\mu\text{m}$; $P_{Tukey} < 0,05$). As plantas do eucaliptal apresentaram parênquima paliçádico com maior espessura do que na mata (Eucaliptal = $39,23 \pm 0,80\mu\text{m}$; Mata = $33,48 \pm 0,92\mu\text{m}$; $P_{Tukey} < 0,05$). No tratamento PM, o parênquima paliçádico era formado por apenas uma camada de células aproximadamente isodiamétricas (Fig. 1A), enquanto no tratamento GE, o parênquima paliçádico constituía-se de duas camadas de células com formato colunar (Fig. 1B). Esses dois

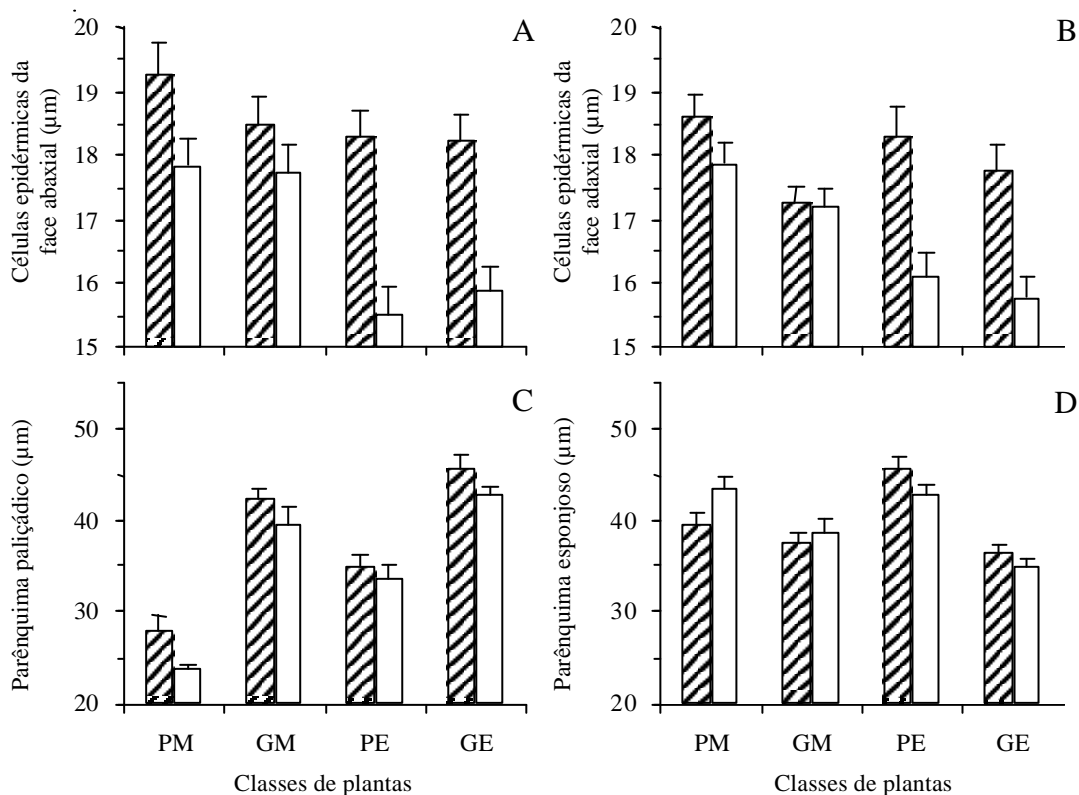


Figura 5. Altura anticlinal das células epidérmicas da face abaxial (A) e adaxial (B), espessura do parênquima paliçádico (C) e esponjoso (D) em seção transversal de folhas de indivíduos juvenis de *Xylopia brasiliensis* Sprengel em sub-bosque de mata e de eucaliptal em duas estações do ano. Cada barra representa a média de 36 campos de observação \pm erro padrão. Classes de plantas: PM = pequenas da mata, GM = grandes da mata, PE = pequenas do eucaliptal, GE = grandes do eucaliptal. \square = estação chuvosa, \square = estação seca.

tratamentos apresentaram respostas extremas em relação às características observadas, enquanto os tratamentos GM e PE mostraram situação intermediária.

Verificou-se que o número de camadas celulares do parênquima paliçádico variou entre os tratamentos, com predominância de camada única nas plantas pequenas (PM e PE) e de duas camadas nas plantas grandes (GM e GE), no entanto este padrão foi menos acentuado para os tratamentos GM e PE na estação seca (Fig. 6A e C). Devido à distribuição bimodal da espessura do parênquima paliçádico (Fig. 6B e D), pode-se dizer que a espessura média calculada para este tecido (Fig. 5C) foi em parte determinada pela frequência de ocorrência de uma ou duas camadas de células nos diferentes tratamentos.

Observou-se correlação positiva da espessura do parênquima paliçádico e a taxa de média de assimilação de CO₂, sendo significativa na estação seca ($r = 0,994$; $P < 0,05$) e não-significativa para a estação chuvosa ($r = 0,483$; $P > 0,05$).

O número de camadas de parênquima esponjoso variou entre dois e cinco, com maior frequência de

três e quatro camadas em todos os tratamentos. A espessura do parênquima esponjoso foi afetada significativamente pelo tamanho das plantas, sendo observadas interações significativas estação x ambiente e tamanho x ambiente (Tab. 2). Ocorreu diferença significativa entre estações apenas para o tratamento PM, com valores maiores na estação seca ($P < 0,05$; Fig. 5D). A diferença entre ambientes foi significativa para PM x PE na estação chuvosa ($P < 0,01$) e para GM x GE na estação seca ($P < 0,05$). Entre estaturas observa-se valor maior para as plantas pequenas da mata apenas na estação seca ($P < 0,01$), enquanto no eucaliptal a diferença entre estaturas foi significativa em ambas as estações do ano ($P < 0,01$).

Discussão

Os resultados obtidos indicam que a espécie apresentou plasticidade anatômica expressa por várias características foliares.

Aspectos qualitativos - A espécie estudada não difere de outras Annonaceae com relação ao tipo de estômatos e a dorsiventralidade nas folhas (Metcalfé

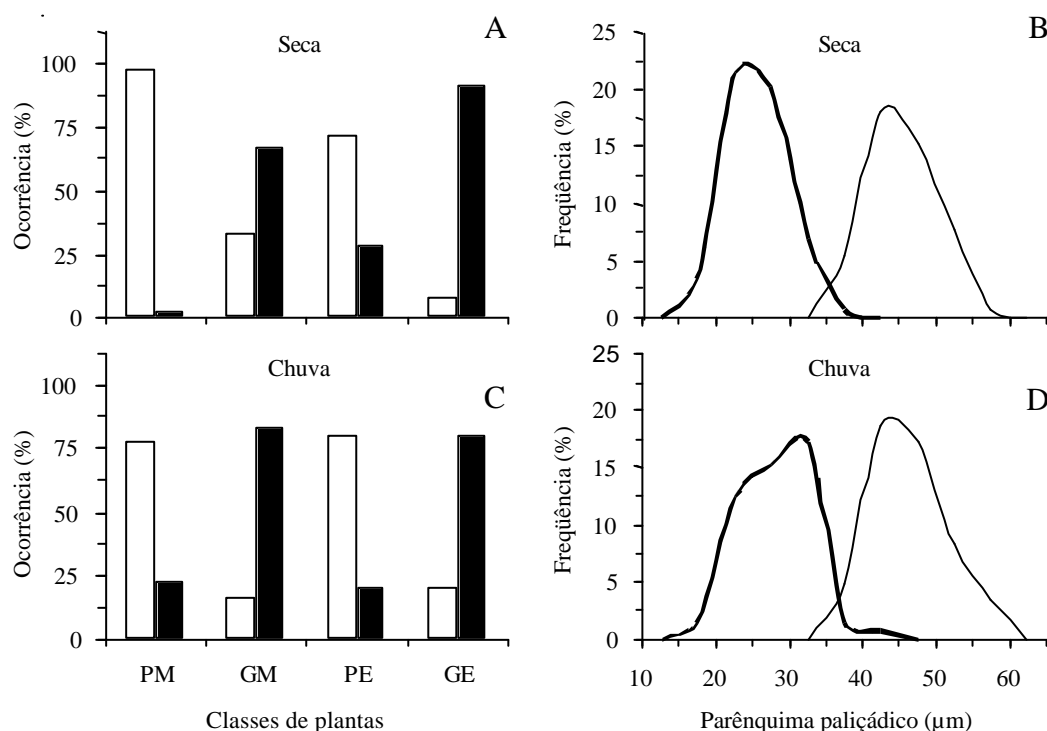


Figura 6. (A e C) Percentagem de ocorrência de uma ou duas camadas de células do parênquima paliçádico em folhas de indivíduos juvenis de *Xylopia brasiliensis* Sprengel em sub-bosque de mata e de eucaliptal em duas estações do ano. Dados referentes a 36 observações em cada estação do ano para cada classe de planta. (B e D) Distribuição de frequência de espessura do parênquima paliçádico com uma ou duas camadas de células. Dados referentes a 144 observações em cada estação do ano. Classes de plantas: PM = pequenas da mata, GM = grandes da mata, PE = pequenas do eucaliptal, GE = grandes do eucaliptal. Número de camadas de células do parênquima paliçádico □ = UMA, ■ = DUAS; — = UMA, — = DUAS.

1987; Watson e Dallwitz 2000); além disso, a organização da nervura mediana com feixe vascular único é típica do gênero *Xylopi* (Metcalf 1987) e muito comum em dicotiledôneas (Mauseth 1988).

As folhas de *X. brasiliensis* apresentaram epiderme unisseriada, embora existam relatos de epiderme multisseriada para o gênero (Metcalf & Chalk 1950). Silva & Grotta (1975 citados por Metcalf 1987) afirmam que em *Xylopi*, os cristais ocorrem na epiderme de ambas as faces da folha; entretanto, no presente trabalho, as drusas foram observadas apenas nas células epidérmicas da face adaxial. Foram observados tricomas simples característicos do gênero (Metcalf 1987).

As nervuras terminais não causam alterações na distribuição dorsiventral do parênquima clorofiliano (Fig. 1C), por outro lado, os idioblastos já relatados por Santos *et al.* (2004) podem preencher um grande volume do mesofilo (Fig. 1D). Em várias outras Annonaceae, células de óleo ou mucilagem estão presentes no limbo e/ou na nervura mediana e geralmente as células de óleo são menores e de paredes mais espessas do que as mucilaginosas (Hussin *et al.* 2000). No entanto, neste estudo os idioblastos foram observados apenas no limbo.

Diversos estudos que relatam a ocorrência de alterações na organização do mesofilo em função da luminosidade (Chabot *et al.* 1979; Cao 2000; Hanba *et al.* 2002). Em *Acer rufinerve* Tub. & Zucc. (Aceraceae), uma espécie exigente em luz, as plantas submetidas a 7% do sol pleno apresentaram folhas muito delgadas, com parênquima paliçádico formado por células aproximadamente isodiamétricas, enquanto nas folhas de sol pleno, as células desse tecido apresentavam-se alongadas anticlinalmente (Hanba *et al.* 2002), respectivamente comparáveis aos tratamentos PM e GE no presente trabalho (Fig. 1A e 1B).

Por outro lado, em espécies tolerantes à sombra, a plasticidade do mesofilo pode ser menor (Hanba *et al.* 2002). Lee *et al.* (2000) sugerem que plantas sujeitas a ambientes mais heterogêneos apresentam maior plasticidade em resposta à luz, tais como trepadeiras (Lee 1988) e espécies pioneiras (Buisson & Lee 1993). Entretanto, é interessante ressaltar que há divergência sobre o status sucessional de *X. brasiliensis* (Lorenzi 1992; Oliveira-Filho *et al.* 1996).

A presença de prolongamentos bracriformes nas células do parênquima esponjoso (Fig. 2F) indica que ocorreu estiramento mecânico no plano periclinal durante a expansão foliar (Esau 1977; Cutter 1986). No parênquima paliçádico em seção paradérmica, as

células não apresentaram tal característica, esse resultado pode ser associado ao fato de que as mitoses anticlinais nesse tecido cessaram mais tardiamente durante a ontogênese (Yano & Terashima 2004).

Aspectos quantitativos - A densidade estomática mais baixa nas plantas pequenas (PM e PE) pode estar relacionada com a idade das plantas, pois para essa variável o fator ambiente não foi relevante. Richardson *et al.* (2000; 2001) observaram que a densidade estomática diferia em função da idade das plantas para várias espécies. Segundo Cutter (1987), o estado nutricional de plantas mais velhas é mais favorável e a quantidade de sacarose disponível para o desenvolvimento do primórdio foliar determina se ele terá características de folha juvenil ou adulta. Em outros estudos verifica-se efeito da luminosidade sobre a densidade estomática com menores valores em condições de sub-bosque (Cao 2000); entretanto não há uma resposta direta da densidade estomática em função do aumento do sombreamento (Hanba *et al.* 2002).

Embora a correlação positiva entre a densidade estomática e a assimilação de CO₂ seja baixa, esses resultados concordam com as observações de Abrams *et al.* (1994), segundo os quais a densidade estomática geralmente está positivamente relacionada com as trocas gasosas (Araus *et al.* 1986), pois o aumento da densidade está associado com maior condutância estomática (Boardman 1977; E.M. Castro, comunic. pessoal).

O índice estomático mais baixo para as plantas do eucaliptal nas duas estações do ano pode ser atribuído a uma diferença de demanda evaporativa do ar entre os dois ambientes, pois o eucaliptal apresentava sub-bosque pouco denso em comparação com a mata, possivelmente resultando em um microclima mais seco. Segundo Cutter (1986), o índice estomático é razoavelmente constante para uma dada espécie, sendo afetado principalmente pela umidade.

O diâmetro polar médio dos estômatos de *X. brasiliensis* foi superior ao esperado para o gênero (Tab. 1), pois em *Xylopi*, os estômatos são geralmente pequenos (menos de 20µm) em comparação com outras Annonaceae, nas quais predominam estômatos com tamanho intermediário (25-30µm), enquanto em *Annona* entre outros gêneros ocorrem estômatos com mais de 35µm (Mat-Salleh 1990). Além disso, neste estudo observou-se que as dimensões dos estômatos mostraram plasticidade em resposta às condições ambientais.

O diâmetro polar dos estômatos menor nas plantas do eucaliptal (PE e GE) pode ser associado à economia

de água nesse ambiente. Em geral, folhas com estômatos menores apresentam maior eficiência de uso da água e a diferença no tamanho da abertura estomática apresenta maior efeito sobre a difusão de água do que sobre a difusão de CO₂ (Bidwell 1974 citado por Abrams *et al.* 1994). Este autor observou que o diâmetro polar dos estômatos estava positivamente correlacionado à assimilação de carbono e à condutância estomática; no entanto nem todos os trabalhos encontraram relação significativa entre essa variável anatômica e as trocas gasosas (Abrams 1988).

Em espécies de status sucessional intermediário, o diâmetro polar dos estômatos foi maior a pleno sol do que na sombra; espécies pioneiras e tardias observadas no mesmo estudo não apresentaram diferenças nas dimensões estomáticas em função do sombreamento, mostrando menor plasticidade nessa característica (Abrams & Mostoller 1995). O diâmetro polar médio dos estômatos de *X. brasiliensis* (Tab. 1) é similar ao observado para *Ternstroemia aneura* Miq. (Theaceae), uma espécie presente no dossel e no sub-bosque de florestas de Bornéu; no entanto várias espécies de dossel não apresentaram diferença entre folhas de sol e de sombra e aparentemente não há uma relação direta entre o tamanho dos estômatos e o nicho ecológico ocupado pela espécie (Cao 2000).

A variação de resposta do diâmetro equatorial dos estômatos indica que essa característica talvez seja menos definida do que o diâmetro polar, devido à variação da turgidez celular, a qual é determinante para os movimentos de abertura e fechamento estomático (Taiz & Zeiger 1998).

A espessura total do limbo das folhas de *X. brasiliensis* apresentou elevada plasticidade em função dos três fatores analisados. Segundo Yamashita *et al.* (2002), pequenas variações na espessura da folha resultam em significativas variações na fotossíntese em algumas espécies, enquanto outras apresentam grande plasticidade na espessura foliar com pouca variação na capacidade fotossintética. *X. brasiliensis* apresentou correlação positiva entre a assimilação de CO₂ e a espessura do limbo e também entre a assimilação e a espessura do parênquima paliçádico, no entanto as diferenças sazonais não são comparáveis a outros estudos. Ashton *et al.* (1998) observaram que as folhas das árvores mais velhas de *Betula papyrifera* Marsh. (Betulaceae) apresentaram limbo mais espesso e parênquima paliçádico mais desenvolvido em espessura do que as plantas mais jovens, de modo similar às diferenças entre as classes de estatura em *X. brasiliensis*. Em *Elaeagnus*

angustifolia L. (Elaeagnaceae), a espessura do limbo foi significativamente maior nas folhas de sol (Klich 2000).

O parênquima paliçádico foi o tecido de maior plasticidade em resposta aos fatores estação, tamanho e ambiente. As características observadas no tratamento PM são comuns em plantas de ambientes de pouca luminosidade, enquanto as características do mesofilo das folhas de GE estão relacionadas com a maior exposição à radiação solar (Chabot *et al.* 1979; Cutter 1987). O número de camadas do parênquima paliçádico diferiu entre os tratamentos e segundo Esau (1977) e Cutter (1987), essa característica é definida em fases muito precoces do desenvolvimento do foliar, com mitoses periclinais no meristema sub-marginal. No estudo realizado por Yano & Terashima (2004) com *Chenopodium album* L. (Chenopodiaceae), observou-se que as mitoses periclinais ocorrem simultaneamente às anticlinais na ontogênese do parênquima paliçádico e o plano de divisão celular altera-se em resposta à intensidade luminosa percebida pelas folhas maduras.

Geralmente, o desenvolvimento do parênquima paliçádico sob baixa irradiância resulta em redução do comprimento anticlinal das células, principalmente em espécies intolerantes à sombra, com maior plasticidade de espessura do tecido do que as espécies tolerantes ao sombreamento em regiões de clima temperado (Jackson 1967). Folhas com parênquima paliçádico mais espesso apresentam coeficiente de extinção da luz mais alto, portanto, espera-se que tais folhas tenham maior taxa fotossintética (Bolhar-Nordenkampf & Draxler 1993), conforme observado no presente trabalho.

A estação do ano teve efeito significativo sobre todas as características estruturais do limbo, exceto sobre a espessura do parênquima esponjoso. O tipo de ambiente também não afetou significativamente esse tecido. Estes resultados estão de acordo com Jackson (1967), segundo o qual o sombreamento pode causar alguma redução na espessura do parênquima esponjoso, sem alteração evidente no tamanho e no arranjo das células, portanto o tecido esponjoso parece ser menos modificado do que o parênquima paliçádico sob efeito da baixa irradiância.

O efeito da sazonalidade tem sido estudado para a época de floração, produção e queda de folhas (Battey 2000; Marques *et al.* 2004), mas é raramente abordado para a anatomia foliar; pode-se supor um efeito indireto através da variação da intensidade luminosa e do déficit hídrico. Segundo Baldocchi & Collineau (1994), a irradiância no sob-bosque varia espacial e

temporalmente, aumentando a complexidade da análise do ambiente luminoso. Chazdon & Fetcher (1984) verificaram que o sub-bosque de uma floresta tropical recebe mais radiação solar durante a estação seca; no presente trabalho observou-se deciduidade parcial do dossel na estação seca, principalmente na mata.

Em síntese verifica-se que as diferenças na estrutura interna das folhas podem ter diversas causas. Atribui-se à intensidade luminosa e à qualidade espectral da luz efeitos complexos sobre as características foliares (Cao 2000; Lee *et al.* 2000; Klich 2000). Diante dos resultados obtidos neste estudo, conclui-se que as características anatômicas das folhas de *X. brasiliensis* apresentam plasticidade de resposta em função do estágio de desenvolvimento da planta e das condições ambientais.

Agradecimentos

Aos estudantes Alexandre P. Filipe, Ângela M. de S. Reis e Simone A. Asmar, pelo auxílio no trabalho realizado no Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras.

Referências bibliográficas

- Abrams, M.D. 1988. Genetic variation in leaf morphology and plant and tissue water relations during drought in *Cercis canadensis* L. **Forest Science** **34**(1): 200-207.
- Abrams, M.D.; Kubiske, M.E. & Mostoller, S.A. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. **Ecology** **75**(1): 123-133.
- Abrams, M.D. & Mostoller, J.A. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understorey sites during a drought. **Tree Physiology** **15**(6): 361-370.
- Ashton, P.M.S.; Olander, L.P.; Berlyn, G.P.; Thadani, R. & Cameron, I.R. 1998. Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock. **Canadian Journal of Botany** **76**(7): 1180-1187.
- Araus, J.L.; Alegre, L.; Tapia, L.; Calafell, R.; Serret, M.D. 1986. Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants. **American Journal of Botany** **73**(12): 1760-1770.
- Bakker, M.E. & Gerritsen, A.F. 1990. Ultrastructure and development of oil idioblasts in *Annona muricata* L. **Annals of Botany** **66**(6): 673-686.
- Baldocchi, D. & Collineau, S. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopy: spatial and temporal attributes. Pp. 21-71. In: M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.). **Exploitation of environmental heterogeneity by plants**. San Diego, Academic Press.
- Bathey, N.H. 2000. Aspects of seasonality. **Journal of Experimental Botany** **51**(352): 1769-1780.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology** **28**: 355-377.
- Bolhar-Nordenkamp, H.R. & Draxler, G. 1993. Functional leaf anatomy. Pp. 91-112. In: D.O. Hall; J.M.O. Scurlock; H.R. Bolhar-Nordenkamp; R.C. Leegood & S.P. Long. **Photosynthesis and production in a changing environment**. London, Chapman e Hall.
- Brasil. 1992. **Normais climatológicas - 1960-1991**. Brasília, Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Secretaria Nacional de Irrigação. Departamento Nacional de Meteorologia.
- Buisson, D. & Lee, D.W. 1993. The developmental responses of papaya leaves to simulated canopy shade. **American Journal of Botany** **80**(8): 947-952.
- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany** **78**(10): 1245-1253.
- Chabot, B.F.; Jurik, T.W. & Chabot, J.F. 1979. Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. **American Journal of Botany** **66**(8): 940-945.
- Chazdon, R. & Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in lowland tropical rain forest in Costa Rica. **The Journal of Ecology** **72**(2): 553-564.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain-forest. **Ecological Monographs** **62**(3): 315-344.
- Cutter, E.G. 1986. **Anatomia vegetal**. Parte I - Células e tecidos. 2. ed. São Paulo: Roca, 304 p.
- Cutter, E. G. 1987. **Anatomia vegetal**. Parte II - Órgãos, Experimentos e interpretação. 2. ed. São Paulo, Roca.
- Dias, H.C.T. & Oliveira-Filho, A.T. 1996. Fenologia de quatro espécies arbóreas de uma floresta semidecídua montana em Lavras, MG. **Cerne** **2**(1). Disponível em <<http://www.dcf.ufra.br/cerne/rev-v2n1-1996.htm>>. Acesso em 12/09/2002.
- Esau, K. 1977. **Anatomy of seed plants**. 2. ed. New York, John Wiley.
- Ferreira, D.F. 2003. **SISVAR 4.5 - Sistema de análises estatísticas**. Lavras, UFRA.
- Hanba, Y.T.; Kogami, H. & Terashima, I. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. **Plant, Cell and Environment** **25**(8): 1021-1030.
- Hussin, K.J.; Samah, N.A.; Mat-Salleh, K. 2000. Comparative leaf anatomy of *Uvaria* Linn., *Cyathostemma* Griff. and *Ellipeia* Hook. f et Thomson (Annonaceae) from Malaysia. **Journal of Tropical and Subtropical Botany** **8**(3): 215-224. Disponível em <<http://pkukmweb.ukm.my/~pakdin/pub/uvaria%20Anatomy.pdf>>. Acesso em 18/06/2004.
- Jackson, L.W.R. 1967. Relation of leaf structure to shade tolerance of dicotyledonous tree species. **Forest Science** **13**(3): 321-323.

- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw-Hill.
- Klich, M.G. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany** 44(3): 171-183.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica, RJ, EDUR.
- Labouriau, L.G.; Oliveira, J.C. & Salgado-Labouriau, M.L. 1961. Transpiração de *Schizolobium parahiba* (Vell.) Toledo: comportamento na estação chuvosa, nas condições de Caeté, Minas Gerais, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 33(2): 237-257.
- Leboeuf, M.; Cave, A.; Bhaumik, P.K.; Mukherjee, B. & Mukherjee, R. 1982. The phytochemistry of the Annonaceae. **Phytochemistry** 21(12): 2783-2813.
- Lee, D.W. 1988. Simulating forest shade to study the developmental ecology of tropical plants: juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology** 4 (3): 281-292.
- Lee, D.W.; Oberbauer, S.F.; Johnson, P.; Khirnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap, S.K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany** 87(4): 447-455.
- Lorenzi, H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa, Plantarum.
- Marques, M.C.M.; Roper, J.J.; Salvalaggio, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant Ecology** 173(2): 203-213.
- Mat-Salleh, K. 1990. **Anatomical features and their significance in the classification of the Annonaceae**. Disponível em <<http://pkukmweb.ukm.my/pakdin/notes/AnnonaceaeAnatomy.pdf>>. Acesso em 18/06/2004.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant anatomy**. Menlo Park, Benjamin Cummings.
- Melo, A.C.; Cota, B.B.; Oliveira, A.B. & Braga, F.C. 2001. HPLC quantitation of kaurane diterpenes in *Xylopia* species. **Fitoterapia** 72(1): 40-45.
- Metcalfe, C.R. 1987. **Anatomy of the dicotyledons**. III Magnoliales, Illiciales and Laurales. 2. ed. Oxford, Clarendon Press
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1950. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford, Clarendon Press, 2 v.
- Moreira, I.C.; Lago, J.H.G.; Young, M.C.M. & Roque, N.F. 2003. Antifungal aromadendrane sesquiterpenoids from leaves of *Xylopia brasiliensis*. **Journal of Brazilian Chemical Society** 14(5): 828-831.
- Oberbauer, S.F. & Strain, B.R. 1986. Effects of canopy position and irradiance on the leaf physiology and morphology of *Pentaclera macroloba* (Mimosaceae). **American Journal of Botany** 73(3): 409-416.
- Oliveira-Filho, A.T.; Camisão-Neto, A.A. & Volpato, M.M.L. 1996. Structure and dispersion of four tree populations in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brazil. **Biotropica** 28(4): 762-769.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fluminhan-Filho, M. 1999. Ecologia da vegetação do Parque Florestal Quedas do Rio Bonito. **Cerne** 5(2): 51-64.
- Oliveira-Filho, A.T.; Mello, J.M. & Scolforo, J.R.S. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). **Plant Ecology** 131: 45-66.
- Richardson, A.D.; Berlyn, G.P.; Ashton P.M.S.; Thadani, R. & Cameron, I.R. 2000. Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age. **Canadian Journal of Botany** 78(3): 305-317.
- Richardson, A.D.; Ashton, P.M.S.; Berlyn, G.P.; McGruddy, M.E. & Cameron, I.R. 2001. Within-crown foliar plasticity of Western Hemlock, *Tsuga heterophylla*, in relation to stand age. **Annals of Botany** 88(6): 1007-1015.
- Rondon-Neto, R.M.; Botelho, S.A.; Fontes, M.A.L.; Davide, A.C. & Faria, J.M.R. 2000. Estrutura e composição florística da comunidade arbustivo-arbórea de uma clareira de origem antrópica, em uma floresta estacional semidecídua montana, Lavras-MG, Brasil. **Cerne** 6(2): 79-94.
- Salimon, C.I. & Negrelle, R.R.B. 2001. Natural regeneration in a quaternary coastal plain in Southern Brazilian Atlantic rain forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 44(2): 155-163.
- Santos, B.R.; Paiva, R.; Castro, E.M.; Cardoso, M.G; Rezende, R.K.S. & Paiva, P.D.O. 2004. Aspectos da anatomia e do óleo essencial em folhas de pindaíba (*Xylopiabrasiliensis* Spreng.). **Ciência e Agrotecnologia** 28(2): 345-349.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 1998. **Plant physiology**. 2nd. Ed. Sunderland, Sinauer.
- Van Setten, A.K. & Koek-Noorman, J. 1986. Studies in Annonaceae VI. A leaf anatomical survey of genera of Annonaceae in Neotropics. **Botanische Jahrbücher für Systematische, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie** 108(1): 17-50.
- Vilela, E.A.; Oliveira-Filho, A.T.; Carvalho, D.A.; Guilherme, F.A.G. & Appolinário, V. 2000. Caracterização estrutural de floresta ripária do alto Rio Grande, em Madre de Deus de Minas, MG. **Cerne** 6(2): 41-54.
- Watson, L. & Dallwitz, M. J. 2000. **The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification and information retrieval**. Version: 14th Dec. 2000. Disponível em <<http://biodiversity.uno.edu/delta/angio/www.annonaceae.htm>>. Acesso em 11/09/2002.
- Yamashita, N.; Koike, N. & Ishida, A. 2002. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. **Plant Cell and Environment** 25(10): 1341-1356.
- Yano, S. & Terashima, I. 2004. Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. **Plant, Cell and Environment** 27(6): 781-793.