

Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil¹

MARIA REGINA T. BOEGER^{2,4} e CELINA WISNIEWSKI³

(recebido: 23 de novembro de 2001; aceito: 20 de novembro de 2002)

ABSTRACT – (Comparison of leaf morphology of tree species from three distinct successional stages of tropical rain forest (Atlantic Forest) in Southern Brazil). We investigated the leaf morphology of trees from three distinct successional stages (early, intermediate, late) of a lowland rain forest located near the coast of Paraná State, Brazil. This forest grows on sandy soil with low nutrient content. Leaves from trees from the early successional stage present a higher degree of sclerophylly, having thicker leaves, smaller leaf area, higher stomata density, thicker palisade parenchyma, and higher prevalence of sclerenchyma than those of species from the intermediate and late successional stages. Variation of leaf morphology along the successional gradient is likely related to microclimatic changes and the interaction of plant-soil processes, which intensify in older successional stages.

Key words - Atlantic Forest, leaf morphology, sclerophylly, succession

RESUMO – (Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil). A morfologia foliar de espécies arbóreas foi investigada em três estádios sucessionais distintos (inicial, intermediário e avançado) de uma floresta ombrófila densa das terras baixas, no litoral do Estado do Paraná, crescendo sobre solo arenoso e oligotrófico. As espécies do estágio inicial apresentaram maior grau de escleromorfismo, com folhas mais espessas, menores em área, maior densidade estomática, maior espessura do parênquima paliçádico e maior incidência de espécies com tecido esclerenquimático em comparação com as espécies dos demais estádios sucessionais (intermediário e avançado). As variações na morfologia foliar ao longo do gradiente sucessional são relacionadas às mudanças microclimáticas e aos processos de interação planta-horizontes orgânicos do solo que se intensificam nos estádios mais avançados.

Palavras-chave - Esclerofilia, Floresta Atlântica, morfologia foliar, sucessão

Introdução

Vários estudos mostram que as plantas que crescem em solos arenosos, com baixa retenção de água e de nutrientes, possuem folhas com características xeromórficas, mesmo que pertençam a ambientes de florestas tropicais (Turner *et al.* 1995, Medina *et al.* 1990, Cao 2000). Algumas dessas formações vegetais, como por exemplo restinga e campinarana, possuem plantas com folhas espessas, textura coriácea, cutícula, hipoderme, parênquima paliçádico e esclerênquima bem desenvolvidos. Essas características xeromórficas são

consideradas vantajosas para as plantas, nessas áreas, pois reduzem a perda de água, o excesso de luz e a ação dos herbívoros. Baseadas nas características morfológicas e nos baixos teores de fósforo e nitrogênio foliares, muitas dessas formações vegetais foram classificadas como esclerófilas. Apesar da controvérsia sobre o termo esclerofilia, que no senso estrito significa “folhas duras” (Roth 1984), o conceito mais aceito (ou pelo menos mais utilizado) é aquele que relaciona plantas esclerófilas com deficiências hídricas sazonais, baixos teores de nutrientes no solo, defesa contra herbivoria ou mecanismos de proteção da longevidade das folhas, aumentando assim o carbono foliar por unidade de investimento (Edwards *et al.* 2000). Essas hipóteses não são excludentes e somam-se para explicar a presença da vegetação esclerófila nas formações florestais tropicais (Tanner & Kapos 1982, Medina *et al.* 1990, Turner 1994).

Segundo Loveless (1962), a esclerofilia pode ser uma resposta adaptativa aos solos pobres em nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo, uma vez que o metabolismo de nitrogênio nas plantas é regulado pela

1. Parte da tese de doutorado de M.R.T. Boeger, vinculada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal da Universidade Federal do Paraná.
2. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Caixa Postal 19031, 81531-990 Curitiba, PR, Brasil.
3. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, Departamento de Solos, Rua dos Funcionários, 1540, 80035-050 Curitiba, PR, Brasil.
4. Autor para correspondência: regina@bio.ufpr.br

disponibilidade do fósforo. As plantas esclerófilas são adaptadas a ambientes oligotróficos e com conteúdo de água instável, tendo um metabolismo associado a baixos níveis de nitrogênio e fósforo e possuindo folhas cuja estrutura reduz ou tolera a perda de água (Sobrado & Medina 1980).

Os solos arenosos, como os que ocorrem nas planícies litorâneas brasileiras, possuem uma vegetação cujas folhas têm baixo teor de nitrogênio e fósforo, teores intermediários de cátions e altos pesos específicos. Isso é consequência da baixa disponibilidade de alguns nutrientes no solo, como o fósforo, devido à alta lixiviação e intemperismo aos quais esses solos são impostos (Thompson *et al.* 1992). Assim, espera-se que a vegetação que se desenvolve nessas planícies possua folhas com características escleromórficas.

Adicionalmente, sabe-se que num processo sucessional secundário as espécies pioneiras tendem a restaurar a fonte de nutrientes no sistema, o que significa que estas espécies devem possuir requerimentos nutricionais muito baixos, além de usarem mecanismos muito eficientes para a utilização dos nutrientes que se encontram em pequena quantidade no solo. Isso, inclusive, explicaria porque algumas espécies conseguem se estabelecer em solos inférteis. As espécies pioneiras também melhoram as condições edáficas, através da produção de larga quantidade de matéria orgânica, facilitando o estabelecimento de espécies sucessionais tardias (Gómez-Pompa & Vásquez-Yanes 1981).

Os poucos estudos que relacionam a morfologia foliar com diferentes estádios sucessionais em florestas tropicais mostram que as espécies pioneiras são mais plásticas do que as espécies tardias (Straus-Debenedetti & Berlyn 1994, Rôças *et al.* 1997), sendo mais capazes de lidar com as variações extremas de luz, próprias dos estádios iniciais da sucessão (Bazzaz & Carlson 1982).

Este estudo faz parte de um projeto realizado no litoral paranaense cujo objetivo principal foi o de avaliar as modificações ocorridas na comunidade vegetal, solo e alguns aspectos da ciclagem de nutrientes ao longo de um gradiente sucessional da planície litorânea. Para o desenvolvimento do projeto maior, foram demarcadas três parcelas em três diferentes áreas cujas idades são: 17, 30 e 55 anos (ano base de 2000). A área de 17 anos, que representa o estádio inicial da sucessão, possui baixa diversidade, com 15 espécies arbóreas. A fisionomia da floresta estudada é homogênea, distinguindo-se apenas um estrato com árvores em torno de 4 m de altura. A área de 27 anos representa o estádio intermediário da

sucessão, com cerca de 23 espécies arbóreas. Possui dois estratos distintos, com árvores de maior porte. A área de 55 anos representa o estádio avançado da sucessão, com cerca de 50 espécies arbóreas que atingem 8 m de altura. Possui vários estratos e um sub-bosque bastante denso. Em cada uma destas áreas, foram realizados levantamentos florístico e fitossociológico do estrato arbóreo; caracterização morfológica, física e química do perfil do solo; características químicas e granulométricas das camadas superficiais do horizonte A do solo, produção de serapilheira e deposição de nutrientes; taxa de decomposição e liberação de nutrientes da serapilheira; caracterização morfológica e química e estimativa da espessura e quantidade acumulada dos horizontes orgânicos (Wisniewski, dados não publicados).

No presente estudo foram selecionadas espécies arbóreas representativas de cada um desses estádios para avaliação da morfologia foliar. As folhas das espécies selecionadas dos três estádios foram caracterizadas morfológicamente e comparadas, evidenciando as alterações estruturais ao longo do gradiente sucessional e relacionando com o grau de escleromorfismo e com as condições ambientais reportadas para o local.

Material e métodos

Local de estudo - Esse estudo foi realizado no Parque Estadual do Palmito (25°35' S e 48°32' W Gr.), localizado no Município de Paranaguá, PR, com 1.780 ha, na planície litorânea do Estado do Paraná. A área de estudo é climaticamente caracterizada como Af: tropical, superúmido, sem estação seca e isenta de geadas, de acordo com a classificação de Köppen. A temperatura média anual é de 21,9 °C, sendo que a temperatura média do mês mais quente é de 25 °C e a do mês mais frio é de 18 °C (Maack 1981). A precipitação média anual é de 1.959 mm, sendo janeiro e fevereiro os meses mais chuvosos, com distribuição uniforme das chuvas ao longo do ano. A média anual da umidade relativa do ar é em torno de 85% (Maack 1981, IAPAR 1994). Os solos arenosos são predominantes na região. O solo foi classificado, nas três áreas estudadas, como espodosolo não hidromórfico, álico, A moderado, textura arenosa, relevo plano. Entretanto, entre as três áreas ocorrem diferenças na espessura e profundidade dos horizontes, assim como no grau de consistência do horizonte espódico. A vegetação desta região é classificada como Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (Veloso *et al.* 1991). Atualmente, o Parque encontra-se coberto com vegetação em diferentes estádios sucessionais, após o abandono das culturas ali praticadas, sendo os moradores locais.

Com base no levantamento fitossociológico prévio,

foram selecionadas as seguintes espécies para o estágio sucessional inicial (17 anos): *Ilex theezans* Mart. (Aquifoliaceae), *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae), *Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae) e *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (Theaceae); para o estágio sucessional intermediário (30 anos): *Ilex theezans* Mart. (Aquifoliaceae), *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (Theaceae), *Rapanea venosa* (A. DC.) Mez (Myrsinaceae), *Gomidesia fenzliana* O. Berg (Myrtaceae), *Clusia criuva* Cambess. (Clusiaceae), *Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae), *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae) e *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae) e para o estágio sucessional avançado (55 anos): *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Ocotea aciphylla* (Nees) Mez (Lauraceae), *Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae), *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae), *Pouteria beaurepairei* (Glaz. & Raunk.) Baehni (Sapotaceae), *Myrcia racemosa* (O. Berg) Kiaersk. (Myrtaceae), *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (Theaceae), *Pera glabrata* (Scholt.) Poepp. ex Baill. (Euphorbiaceae), *Ilex theezans* Mart. (Aquifoliaceae), *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae) e *Gomidesia fenzliana* O. Berg (Myrtaceae). O critério de seleção das espécies foi o número mínimo de indivíduos ($n = 5$) e o maior Índice de Valor de Importância da espécie, para cada estágio sucessional.

Para cada espécie estudada, em cada estágio sucessional, foram coletados ramos de sol. Trinta folhas, localizadas entre o quarto e sexto nós, de cinco indivíduos diferentes, foram utilizadas para análise da morfologia e anatomia foliares. A área foliar, para uma amostra de 20 folhas, foi calculada a partir da imagem digitalizada em Scanner de mesa, com o programa Sigma Scan (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA). No caso de folhas compostas os folíolos medianos foram interpretados como folhas simples (Bongers & Popma 1990). A classificação da área da folha seguiu aquela de Raunkiaer, modificada por Webb (1959), a qual considera as seguintes categorias: nanofilia: 0,25-2,25 cm²; microfilia: 2,25-20,25 cm²; notofilia: 20,25-45 cm²; mesofilia: 45-182,25 cm²; macrofilia: 182,25-1640,25 cm²; megafilia > 1640,25cm². O peso seco foi calculado após a secagem de 20 folhas, previamente digitalizadas, em estufa a 65 °C e pesadas em balança de precisão. Foram utilizados dois índices de esclerofilia: Área Específica Foliar (Witkowski & Lamont 1991), onde AEF = área foliar/peso seco foliar (cm².g⁻¹); Índice de Esclerofilia (IE) de Rizzini (1976), sendo IE = peso seco (g)/2 x área foliar (cm²). Rizzini (1976) definiu que plantas esclerófilas apresentam IE > 0,6 e plantas mesófilas IE < 0,6.

Para o estudo da epiderme, a superfície da região mediana da folha de cinco indivíduos diferentes, de cada espécie, por estágio sucessional, foi modelada com esmalte de unha incolor. A densidade estomática foi determinada através da contagem dos estômatos situados numa área de um mm², utilizando-se 20 campos, quatro por indivíduo, na face abaxial da folha. Para a medição dos estômatos, utilizou-se a dissociação de epiderme com uma solução de

ácido acético e água oxigenada 30 volumes na proporção de 1:1, numa temperatura de 60 °C, com tempo variável (5 a 10 dias dependendo da espécie) e coloração em safranina aquosa 50% (Franklin 1945). Para cada espécie, mediu-se o comprimento de 20 estômatos escolhidos aleatoriamente. O material foi analisado em microscópio fotônico equipado com câmara clara.

Para a análise da anatomia foliar, em cada estágio sucessional, seções da região mediana da folha com um cm² de área, provenientes de cinco folhas de diferentes espécimes para cada espécie, foram fixadas em F.A.A. 50% (formaldeído, ácido acético, etanol 50%, 1:1:18 v/v) (Johansen 1940) e preservadas temporariamente em etanol 50%. A montagem de lâminas permanentes seguiu as técnicas convencionais para glicolmetacrilato (Feder & O'Brien 1968). As seções transversais de oito mm de espessura foram coradas com fucsina básica e azul de astra em solução aquosa e montadas em Entellan. Foram obtidos dados quantitativos de parênquima paliçádico, parênquima lacunoso, cutícula e epiderme (faces abaxial e adaxial), além da espessura total do limbo. Nas medições ou análises da epiderme múltipla e hipoderme considerou-se apenas a presença de camadas abaixo da epiderme, uma vez que não foi possível o estudo ontogenético destes tecidos, sendo nomeadas de camadas sub-epidérmicas. A medição dos tecidos (em µm) e a descrição anatômica foliar foram feitas em microscópio fotônico, com auxílio de ocular micrométrica, e as fotomicrografias em microscópio fotônico acoplado à máquina fotográfica.

A Análise de Variância Multivariada (MANOVA) foi utilizada para comparar os três estádios sucessionais. Assumiu-se que os grupos possuem a mesma matriz de covariância. A hipótese testada foi a de que não há efeito significativo da idade dos estádios (E) sobre o conjunto de variáveis observadas, ou seja: H₀: E₁ = E₂ = E₃. Para testar essa hipótese, foi utilizada a estatística lambda de Wilks, que tem distribuição de probabilidade aproximada F de Snedecor com graus de liberdade 2p e 2(n-p-2), onde p é o número de variáveis envolvidas e n é o número de espécies dos três estádios (23). Para cada variável, verificou-se as diferenças significativas de forma pareada entre os estádios, utilizando-se o teste de comparação múltipla LSD (menor diferença significativa) de Fisher.

Resultados e Discussão

Os valores médios das características morfológicas foliares analisadas, por estágio sucessional, estão sumarizados nas tabelas 1 e 2. A análise estatística mostrou que algumas variáveis apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) para os valores médios entre estádios: área foliar, área específica foliar, densidade estomática, espessura total e espessuras da epiderme da face adaxial e do parênquima paliçádico (tabelas 1, 2).

A área foliar média variou entre os estádios

Tabela 1. Área foliar, tamanho foliar (baseado na classificação de Raunkiaer, modificado por Webb (1959), área específica foliar (AEF), densidade estomática e comprimento dos estômatos das espécies estudadas nos diferentes estádios sucessionais. Valores entre parênteses correspondem ao desvio padrão (n = 20). Letras diferentes na mesma coluna (=mesma variável) significam que os valores médios de cada estágio são estatisticamente diferentes (p < 0,05).

Table 1. Leaf area, leaf size (based on the classification of Raunkiaer modified by Webb 1959), specific leaf area (AEF), stomatal density and stomatal length of the stomata of the studied species of different successional stages. Values between parentheses denote to the standard deviation (n = 20). Distinct letters in the same column (= same variable) mean the average for each stage are statistically different (p < 0,05).

Espécie	Área foliar (cm ²)	Classe tamanho	AEF (cm ² .g ⁻¹)	Densidade estomática (n.mm ⁻²)	Comprimento estômatos (µm)
Estádio inicial					
<i>Psidium cattleyanum</i>	22,8 (4,9)	notófila	53,5 (13,9)	647,9 (141,1)	27,5 (3,6)
<i>Ocotea pulchella</i>	6,7 (2,4)	micrófila	67,9 (5,0)	498,7 (84,7)	25,2 (1,9)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	10,9 (1,7)	micrófila	42,8 (7,7)	318,1 (74,1)	31,4 (2,8)
<i>Ilex theezans</i>	22,0 (5,9)	notófila	71,2 (22,9)	541,2 (95,8)	29,8 (1,9)
Média	15,7 (8,1)a		58,7 (17,9)a	503,3 (153,9)a	28,5 (3,5)a
Estádio intermediário					
<i>Psidium cattleyanum</i>	21,2 (4,8)	notófila	74,6 (50,8)	588,3 (94,8)	25,1 (1,9)
<i>Ocotea pulchella</i>	4,5 (1,3)	micrófila	94,4 (38,0)	497,0 (77,8)	22,9 (2,0)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	19,6 (4,1)	micrófila	60,3 (11,5)	249,1 (61,8)	31,3 (3,1)
<i>Ilex theezans</i>	31,3 (8,3)	notófila	83,9 (12,4)	413,7 (87,8)	24,1 (1,5)
<i>Rapanea venosa</i>	27,3 (8,8)	notófila	73,7 (13,1)	196,6 (49,1)	36,3 (2,7)
<i>Clusia criuva</i>	29,0 (6,9)	notófila	55,6 (5,4)	185 (37,8)	32,1 (1,4)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	24,7 (4,7)	notófila	66,3 (10,1)	600 (126)	23,5 (2,0)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	49,0(12,6)	mesófila	89,8 (30,9)	192,9 (58,5)	33 (2,9)
Média	25,8(13,6)a,b		71,7(25,1)a,b	365,3 (186,4)b	29,8(16,8)a
Estádio avançado					
<i>Amaioua guianensis</i>	47,1(18,2)	mesófila	108,6 (20,5)	226,2 (63,1)	23,9 (1,4)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	42,5(15,5)	notófila	83,9 (16,3)	218,3 (54,7)	33,5 (1,8)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	32,0 (6,5)	notófila	75,8 (9,8)	450 (70,2)	22,4 (1,1)
<i>Ilex theezans</i>	27,9(10,2)	notófila	76,3 (11,6)	400,8 (58,2)	27,1 (2,5)
<i>Myrcia racemosa</i>	22,6 (5,2)	notófila	138,6 (13,8)	484,1 (97,5)	16,9 (2,1)
<i>Ocotea aciphylla</i>	20,5 (4,9)	notófila	82,4 (12,7)	343,7 (79,3)	21,7 (1,0)
<i>Ocotea pulchella</i>	5,0 (1,9)	micrófila	91,5 (17,4)	465 (86,5)	24,2 (1,4)
<i>Pera glabrata</i>	16,0 (7,1)	micrófila	76,1 (6,0)	234,5 (64,1)	27,5 (1,9)
<i>Pouteria beaurepairei</i>	35,6(12,8)	notófila	89,3 (13,4)	268,7 (56,1)	22,3 (1,2)
<i>Tapirira guianensis</i>	23,1 (8,0)	notófila	82,5 (37,4)	355,4 (67,7)	25,2 (1,7)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	15,9 (5,0)	micrófila	59,4 (8,5)	236,6 (42,1)	29,8 (2,6)
Média	26,2(15,3)b		87,7 (26,0)b	334,9 (119,9)c	25,1 (4,6)a

estudados, sendo os valores do estágio inicial menores do que os demais estádios. Porém, apenas o estágio inicial é estatisticamente diferente do estágio avançado (p < 0,05). A classe de tamanho notófila foi predominante nos estádios intermediário e avançado, não havendo predominância entre microfilia e notofilia no estágio inicial (tabela 1). Nos estádios intermediário e avançado, ocorreu a inclusão de uma espécie da classe mesófila. Apesar da tendência de aumento na área foliar, as folhas são menores quando comparadas com outras

florestas tropicais, onde 60% ou mais das espécies são mesófilas (Webb 1959, Bongers & Popma 1990). Entretanto, para algumas florestas tropicais, a classe mesófila foi superestimada. Segundo a metodologia descrita pelos autores supra citados, as espécies classificadas como notófilas também foram incluídas na classe mesófila.

O tamanho foliar, em florestas tropicais, é negativamente relacionado à latitude e à altitude e positivamente relacionado à pluviosidade média anual

Table 2. Medidas (em µm) dos tecidos que compõem a folha, por espécie e por estágio sucessional. Valores entre parênteses correspondem ao desvio padrão (n = 10). Letras diferentes na mesma coluna (=mesma variável) significam que os valores médios de cada estágio são estatisticamente diferentes (p < 0,05). (*) inclui as camadas sub-epidérmicas. (**) valores médios não considerando as espessuras de *Clusia criuva*.

Table 2. Size (µm) of leaf tissues for each species and successional stage. Values between parentheses denote standard deviation (n = 10). Distinct letters in the same column (= same variable) mean that the average for each stage are statistically different (p < 0,05). (*) includes sub-epidermal layers. (***) averages, disregarding thickness of *Clusia criuva*.

Espécie	Espessura total	Cutícula da face adaxial	Cutícula da face abaxial	Epiderme da face adaxial (*)	Epiderme da face abaxial	Parênquima palicádico	Parênquima lacunoso
Estádio inicial							
<i>Psidium cattleianum</i>	511,6 (84,5)	5,2 (1,1)	2,7 (1,0)	84,4 (19,8)*	12,7 (2,3)	153,8 (31,9)	264,8 (46,8)
<i>Ocotea pulchella</i>	268,2 (30,5)	5,0 (1,1)	2,1 (0,0)	16,3 (4,2)	10,4 (1,4)	122,9 (18,2)	108,7 (17,7)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	657,3 (60,7)	7,7 (1,4)	2,7 (1,0)	24,8 (3,7)	12,1 (2,1)	173,1 (27,1)	430,2 (49,4)
<i>Ilex theezans</i>	432,8 (18,9)	10,0 (1,6)	4,6 (1,3)	31,7 (4,8)	19,4 (3,9)	104,9 (19,9)	251,1 (27,4)
Média	467,5 (151,7)a	7,0 (2,4)a	3,0 (1,3)a	39,3 (28,8)a	13,7 (4,3)a	138,7 (35,9)a	263,7(120,9)a
Estádio intermediário							
<i>Psidium cattleianum</i>	425,9 (35,5)	4,4 (1,2)	4,60 (1,3)	61,23 (14,5)*	11,9 (2,0)	129,8 (22,1)	212,4 (36,5)
<i>Ocotea pulchella</i>	240,8 (29,2)	4,8 (1,0)	3,1 (1,1)	12,3 (1,8)	8,4 (1,0)	106,2 (14,7)	98,2 (16,7)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	447,3 (17,5)	4,8 (1,0)	2,3 (0,7)	20,1 (3,1)	13,4 (2,4)	71,9 (16,3)	83,0 (8,5)
<i>Ilex theezans</i>	378,8 (41,0)	6,3 (1,0)	2,3 (0,7)	30,3 (2,5)	18,8 (4,9)	79,8 (28,9)	238,2 (35,2)
<i>Rapanea venosa</i>	476,5 (38,1)	16,3 (2,6)	9,8 (1,4)	25,9 (4,2)	20,7 (1,2)	85,5 (8,2)	299,1 (23,4)
<i>Clusia criuva</i>	557,9 (39,7)	7,9 (1,3)	3,8 (0,9)	126,4 (14,7)*	10,0 (0,9)	113,2 (24,6)	282,8 (22,5)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	485,1 (19,0)	4,4 (1,5)	2,1 (0,0)	44,1 (7,3)*	10,0 (0,9)	100,7 (12,6)	308,5 (18,5)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	299,9 (22,1)	6,1 (1,5)	4,4 (1,8)	29,7 (3,9)*	16,7 (3,7)	45,8 (3,5)	184,5 (13,2)
Média	414,0 (102,1)b	6,9 (4,0)a	4,0 (2,6)a	43,8 (35,3)a	13,7 (4,9)a	91,7 (30,3)b	245,5 (78,6)a
Média**	393,4 (92,1)b		31,9 (16,4)b				
Estádio avançado							
<i>Amatoua guianensis</i>	179,1 (19,1)	4,0 (1,8)	9,4 (1,1)	20,0 (8,5)	10,9 (1,3)	70,8 (16,3)	65,3 (14,7)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	316,2 (19,9)	7,0 (1,7)	8,7 (2,4)	27,8 (3,4)*	10,2 (1,5)	70,8 (15,9)	192,4 (20,4)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	418,2 (30,2)	4,6 (0,9)	2,1 (0,0)	28,4 (3,6)*	8,1 (1,5)	85,9 (11,0)	269,9 (21,1)
<i>Ilex theezans</i>	353,1 (28,8)	8,1 (2,3)	4,8 (1,7)	31,3 (5,4)	14,8 (2,5)	76,5 (13,4)	212,5 (21,7)
<i>Myrcia racemosa</i>	128,5 (9,0)	2,3 (0,7)	2,3 (0,0)	11,7 (1,5)	8,4 (1,7)	25,7 (3,0)	75,0 (9,0)
<i>Ocotea aciphylla</i>	241,7 (24,5)	6,7 (2,1)	4,6 (0,9)	11,9 (2,2)	10,0 (1,3)	71,3 (18,3)	124,3 (22,8)
<i>Ocotea pulchella</i>	208,2 (17,2)	4,0 (1,5)	2,9 (0,0)	14,8 (1,8)	9,2 (1,1)	74,0 (15,6)	102,8 (11,0)
<i>Pera glabrata</i>	325,7 (29,1)	5,8 (2,1)	4,0 (1,2)	21,9 (3,6)	14,8 (3,3)	112,5 (18,9)	167,4 (21,8)
<i>Pouteria beaurepairei</i>	228,8 (12,8)	9,2 (2,6)	5,2 (1,5)	15,7 (3,4)	12,9 (2,6)	40,7 (4,4)	142,1 (13,0)
<i>Tapirira guianensis</i>	217,7 (30,5)	5,2 (1,1)	2,3 (0,7)	19,4 (2,8)	10,9 (1,3)	93,0 (18,2)	96,3 (25,9)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	479,1 (34,4)	7,10(1,1)	2,3 (0,7)	21,1 (2,1)	12,5 (1,7)	96,5 (31,8)	334,2 (21,4)
Média	289,1 (104,7)c	6,1 (2,7)a	4,3 (2,7)a	21,3 (6,9)c	11,6 (3,2)a	78,1 (30,4)b	165,9 (82,0)a

(Webb 1959, Dolph & Dilcher 1980). Além disso, o tamanho da folha também é influenciado por outros fatores como umidade do ar e do solo e temperatura (Camerik & Weger 1981). Neste estudo, a predominância das classes micrófila e notófila parece ter influência da temperatura, que é mais baixa nesta região comparada com as temperaturas mais elevadas da região equatorial.

Os valores médios da Área Específica Foliar (AEF) são menores no estágio inicial em relação aos demais estádios (tabela 1), mas apenas os estádios inicial e avançado são estatisticamente diferentes ($p < 0,05$). Utilizando a AEF como índice de esclerofilia, as espécies que ocorrem no estágio inicial são mais esclerófilas do que as que ocorrem no estágio avançado. Do estágio intermediário para o avançado, os valores médios de AEF não variaram consideravelmente, indicando que a partir do estágio intermediário, a vegetação tende à mesofilia. Marin & Medina (1981), utilizando esse mesmo índice, encontraram resultados semelhantes, onde os valores estipulados para esclerofilia (20-45, $X = 35,3$) estão mais próximos aos valores obtidos para o estágio inicial, enquanto que os valores estipulados para mesofilia (70-190, $X = 127,3$) estão mais próximos aos obtidos para os estádios intermediário e avançado.

Utilizando-se os valores propostos por Rizzini (1976) para o índice de esclerofilia (IE), a vegetação do estágio inicial também é mais esclerófila ($0,91 \pm 0,25$) do que os estádios intermediário ($0,76 \pm 0,24$) e avançado ($0,61 \pm 0,18$). A comparação dos dados obtidos com os de outras formações florestais mostrou que o valor médio de AEF para o estágio inicial é próximo aos valores obtidos para a vegetação esclerófila da Amazônia (tabela 3). Para os demais estádios, os valores médios são próximos aos valores obtidos para a vegetação mesófila do México (tabela 3).

Os valores médios da densidade estomática de cada estágio sucessional diferem entre si ($p < 0,05$, tabela 1) e são inversamente proporcionais à idade do estágio (tabela 1). As densidades estomáticas mais altas do estágio inicial são relacionadas às condições xéricas, pois quanto maior a frequência estomática por unidade de área, maior a eficiência de trocas gasosas no período em que os estômatos estão abertos, devido às condições mais favoráveis do ambiente (Lleras 1977). Entretanto, a densidade estomática está também relacionada com o tamanho, posição e controle de abertura dos estômatos (Kozłowski & Pallardy 1997), o que afeta a absorção de CO_2 . Os comprimentos médios dos estômatos (tabela 1) não diferem entre os estádios e não

apresentam uma relação aparente com a densidade estomática, apesar de vários estudos indicarem uma relação inversa entre estas duas variáveis (Tanner & Kapos 1982). Estômatos menores e maiores densidades estomáticas geralmente são associadas às folhas xeromórficas, enquanto que o inverso é observado em mesófitas (Fahn & Cutler 1992).

Os valores médios dos estádios intermediário e avançado obtidos para a densidade estomática estão próximos aos valores de outras florestas tropicais (montana, terras baixas e restinga). Para o estágio inicial, os valores médios são superiores aos encontrados para as vegetações esclerófilas (tabela 3).

Os estômatos, em todas as espécies estudadas e em todos os estádios sucessionais, ocorrem no mesmo nível das outras células epidérmicas e na face abaxial da epiderme foliar, sendo, portanto, todas as folhas hipoestomáticas. Essas formam o padrão mais comum de distribuição de estômatos para plantas terrestres, o que representa uma proteção contra as condições microambientais, tais como a temperatura mais elevada na face adaxial (devido à intensa exposição solar quando se tratam de folhas de sol do dossel) (Lleras 1977) e o grau de umidade (que na face abaxial é maior quando comparada com a face adaxial) (Smith & McClean 1989).

A tabela 2 apresenta os valores médios para as espessuras totais e dos tecidos das folhas das espécies estudadas. Esses dados sugerem que há uma diminuição na espessura total da folha, durante o processo de sucessão, pois os valores médios da espessura total são menores e significativamente diferentes ($p < 0,05$) quanto maior é a idade da floresta. O valor médio para a espessura total da folha do estágio avançado é 40% menor e significativamente diferente ($p < 0,05$) do que a espessura média observada no estágio inicial. As médias da espessura total da folha das espécies estudadas nos três estádios sucessionais variaram entre 120 a 659 μm , o que representa uma grande amplitude (tabela 1), com valores próximos a espessuras da vegetação esclerófila (em torno de 500 μm) e da vegetação mesófila (em torno de 200 μm) (tabela 3).

A área foliar, a espessura da lâmina, assim como a densidade estomática são características plásticas e com uma forte relação entre si. A espessura total apresenta uma relação inversamente proporcional com a área foliar e uma relação diretamente proporcional com a densidade estomática (tabelas 1, 2). Essas relações também foram observadas em outras formações florestais, tais como em florestas alto-montanas tropicais (Tanner & Kapos 1982) e na vegetação

Tabela 3. Comparação dos valores médios das características foliares das espécies estudadas, com os de outras formações florestais. (nc = não calculado).

Table 3. Comparison of averages of leaf characteristics of the studied species, with those of other forest formations (nc = not calculated).

Autor, Data e Local	N. de spp.	Espessura da folha (μm)	AEF ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$)	Densidade estomática ($\text{n}\cdot\text{mm}^{-2}$)	Parênquima paliçádico (μm)	Camada epidérmica	Cristais (% de espécies)
Vegetação esclerófila							
Turner <i>et al.</i> 1995 (Malasia - Restinga)	07	273	80	344	96,6	28	nc
Peace & Macdonald 1981 (Malasia - Restinga)	04	475	nc	428	nc	50	nc
Sobrado & Medina 1980 (Amazônia - Campinarana)	08	457,4	45,6	454	nc	62,5	50
Medina <i>et al.</i> 1990 (Amazônia - "Bana")	15	578	nc	346	121,5	46,6	93,3
Vegetação mesófila (Fl. ombrófila densa)							
Bongers & Popma 1990 (México)	68	207,6	78,8	409	71,4	23	nc
Grubb 1977 (Nova Bretanha)	40	230	nc	408	nc	25	53
Pyykko 1979 (Venezuela)	15	80 - 360	nc	382	nc	14,2	85,7
Boeger 2000 (Paraná, Brasil):							
Estádio inicial	04	467,5	58,7	503	138,7	50	75
Estádio intermediário	08	414,0	71,7	365	91,7	50	75
Estádio avançado	11	289,1	87,7	334	78,1	18,1	63,6

esclerófila da Amazônia (Sobrado & Medina 1980). A redução da área foliar de plantas de ambientes xéricos, assim como a maior densidade e o menor tamanho dos estômatos são entendidos como mecanismos de retenção de água, diminuindo assim a transpiração. A menor área foliar é também associada com o aumento da espessura da lâmina, devido à presença dos tecidos de sustentação (que são mais abundantes nesses ambientes) e ao incremento do número de camadas do parênquima paliçádico (Fahn & Cutler 1992). Folhas pequenas também ocorrem em solos inférteis, como consequência da compactação celular causada por deficiência de nutrientes (Turner 1994). Algumas dessas características (menor área foliar, maior densidade estomática, maior espessura total da lâmina) são observadas nas folhas das espécies do estágio inicial, o que indica um maior grau de escleromorfismo.

A espessura média da epiderme na face adaxial, nos três estádios, foi maior do que os valores médios na face abaxial. O mesmo ocorreu com a espessura da cutícula das faces adaxial e abaxial (tabela 2). A maior

média de espessura da epiderme na face adaxial ocorreu no estágio intermediário. Entretanto, isso se deve à inclusão de *Clusia criuva*, que possui uma camada sub-epidérmica composta por quatro estratos de células (figura 1, tabela 2). Esses estratos aumentaram o valor médio da espessura da epiderme na face adaxial, no estágio intermediário. Com a remoção do valor de *C. criuva*, o valor médio da espessura da folha reduz para $31,9 (\pm 16,4) \mu\text{m}$ e os valores médios para a epiderme na face adaxial passam a ser estatisticamente diferentes entre os três estádios ($p < 0,05$). Essa alteração também influencia os valores médios da espessura total para o estágio intermediário, diminuindo o valor médio para $393,4 \mu\text{m} (\pm 92,1)$, ocorrendo uma redução dos valores médios tanto da espessura total como da epiderme da face adaxial ao longo do gradiente sucessional (tabela 2).

No levantamento fitossociológico, *Clusia criuva* foi reportada no estágio intermediário com alta densidade (170 ind/ha) e com valor de importância de 14,41 e no estágio avançado, com menor densidade

(37 ind/ha) e valor de importância (4,36). Apesar dessa espécie ocorrer em solos arenosos e bem drenados, típicos das restingas, ela não foi encontrada no estágio inicial (dados não publicados). Entre as características xeromórficas descritas para as espécies do estágio inicial, a presença da camada sub-epidérmica e conseqüentemente da maior espessura da folha que ocorrem em *C. criuva* indicam um certo grau de xeromorfismo da espécie. As camadas sub-epidérmicas, e folhas espessas, geralmente, apresentam maior prevalência nas espécies da vegetação esclerófila do que os demais tipos vegetacionais (figura 2, tabela 3).

A camada sub-epidérmica, tanto de origem protodérmica ou de origem no meristema fundamental, quando é formada por células grandes com paredes celulares finas, é geralmente relacionada com o armazenamento de água em plantas suculentas (Fahn 1990, Fahn & Cutler 1992). Porém, quando ocorre em folhas coriáceas, a camada sub-epidérmica apresenta células menores com parede celular mais espessa. Essa organização estrutural é considerada como uma proteção do tecido fotossintético da folha quando a taxa de metabolismo é limitada pela deficiência de nutrientes e luz excessiva (Feller 1996).

As espessuras médias da cutícula (tanto da face adaxial como da face abaxial da epiderme) são semelhantes entre os três estádios ($p > 0,05$). A cutícula da face adaxial é aproximadamente o dobro em espessura da cutícula da face abaxial, para a maioria das espécies, em todos os estádios sucessionais. A única exceção ocorreu em *A. guianensis*, onde a cutícula da face abaxial é mais espessa que a cutícula da face adaxial (tabela 2). Essa diferença de espessura é comumente considerada uma prevenção contra a transpiração (Larcher 2000), uma vez que todas as folhas estudadas encontram-se expostas à radiação solar plena. Além disso, a cutícula espessa pode funcionar como um repelente de água, auxiliando na secagem mais rápida da folha (Smith & McClean 1989) e como defesa contra a herbivoria, pois a cutícula incrementa a espessura da folha, contribuindo com a sua textura

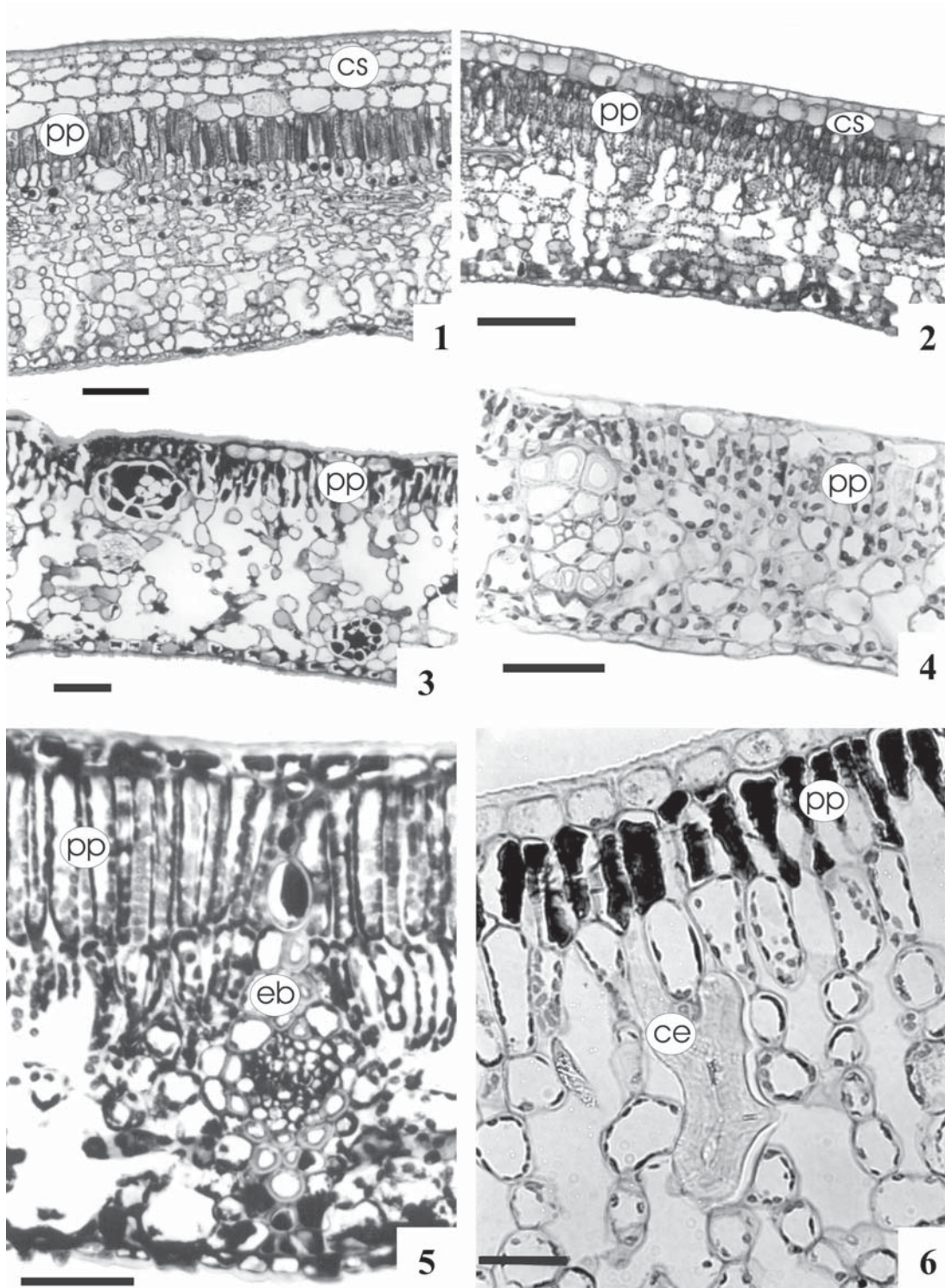
coriácea (Coley & Barone 1996).

Dentre as medidas dos tecidos que compõem a lâmina foliar, o valor médio de espessura do parênquima paliçádico do estágio sucessionais inicial (tabela 2) é a única que difere estatisticamente dos demais estádios ($p < 0,05$). A espessura média do parênquima paliçádico é 44% menor nas folhas das plantas do estágio avançado do que naquelas do estágio inicial, predominando, no estágio avançado, espécies com um ou dois estratos deste parênquima (figuras 3, 4), enquanto que no estágio inicial predominam folhas com dois a três estratos (figuras 2, 5, tabela 2). O tecido paliçádico, formado por vários estratos de células, pode ser uma resposta à alta intensidade luminosa, como indicam os estudos comparativos de folhas de sol e sombra da mesma espécie (Larcher 2000). As folhas de sol, assim como as folhas com características xeromorfas, apresentam menor área foliar quando comparadas às folhas de sombra e as mesófilas (Mauseth 1988, Turner 1994). Em ambas as situações, o maior número de estratos do parênquima paliçádico parece compensar a redução da área foliar, contribuindo assim no incremento da espessura total da folha (Fahn 1990, Fahn & Cutler 1992). A espessura do parênquima lacunoso, apesar de não ser estatisticamente diferente ($p > 0,05$) entre os três estádios, também é menor nos estádios intermediário e avançado (tabela 2).

A presença do tecido esclerenquimático é marcante em apenas quatro espécies: na forma de células esclerenquimáticas em *T. brasiliensis* (figura 6) e na forma de extensão de bainha em *O. pulchella* (figura 5), *O. aciphylla* e *G. fenzliana*. Nesta última, a extensão de bainha é incompleta. Nas demais espécies, o esclerenquima ocorre na forma de bainha ao redor dos feixes condutores e, em alguns casos, apenas nos feixes condutores de maior porte.

A abundância de tecido esclerenquimático é uma característica amplamente aceita como um elemento de natureza xeromorfa (Sobrado & Medina 1980, Fahn 1990, Medina *et al.* 1990, Turner *et al.* 1995). Esse tecido (incluindo a ocorrência de extensões de bainha)

Figures 1-6. Cross sections of leaves. 1. *Clusia criuva*, from intermediate successional stage, with sub-epidermal layer (cs) composed of four cell layers and palisade parenchyma (pp) composed of a single layer. 2. *Psidium cattleianum*, from the early successional stage, with a single sub-epidermal layer (cs) and palisade parenchyma (pp) composed of two cell layers. 3. *Rapanea venosa*, from the intermediate stage with a single layer of palisade parenchyma (pp). 5. *Ocotea pulchella*, from the early successional stage with sheath extensions (eb) and palisade parenchyma (pp) composed of two cell layers. 6. *Ternstroemia brasiliensis*, from the early successional state, with palisade parenchyma (pp) composed of two cell layers and sclerenchymatic cells (ce) in the mesophyll. Bar = 500 μ m (1, 2 and 3) and 200 μ m (4, 5 and 6).



Figuras 1-6. Secções transversais de folhas. 1. *Clusia criuva*, do estágio sucessional intermediário, com camada sub-epidérmica (cs) formada por quatro estratos de células e com parênquima paliçádico (pp) formado por um estrato de células. 2. *Psidium cattleianum*, do estágio sucessional inicial, com uma camada sub-epidérmica (cs) e parênquima paliçádico (pp) formado por dois estratos de células. 3. *Rapanea venosa*, do estágio intermediário, com um único estrato de parênquima paliçádico (pp). 4. *Myrcia racemosa*, do estágio avançado, com um único estrato de parênquima paliçádico (pp). 5. *Ocotea pulchella*, do estágio sucessional inicial, com extensão de bainha (eb) e parênquima paliçádico (pp) formado por dois estratos de células. 6. *Ternstroemia brasiliensis*, do estágio sucessional inicial, com parênquima paliçádico (pp) formado por dois estratos de células e com células esclerenquimáticas (ce) no mesófilo. Barra = 500 µm (1, 2 e 3) e 200 µm (4, 5 e 6).

confere às folhas uma maior dureza, o que reflete na sua textura e aumenta a espessura da folha (Tanner & Kapos 1982). Entre as espécies estudadas, a presença do esclerenquima não é uma característica dominante, principalmente nos estádios intermediário e avançado. Todavia, no estágio inicial, duas espécies (*T. brasiliensis* e *O. pulchella*) apresentam tecido esclerenquimático bem desenvolvido e isto é um indicativo, juntamente com outras características já descritas anteriormente, do maior grau de escleromorfismo das espécies estudadas neste estágio inicial.

Mais de 60 % das folhas das plantas estudadas, em todos os estádios sucessionais, apresentaram cristais de oxalato de cálcio, na forma de drusas (tabela 3). Os cristais de oxalato de cálcio são comuns nas células vegetais de vários órgãos (Mauseth 1988, Fahn 1990) e têm como principal função remover o excesso de cálcio do sistema. Outras funções comumente associadas à presença destes cristais são: defesa da planta contra a herbivoria e estratégia de manutenção de nutrientes, como reserva de cálcio ou oxalato para a planta (Volk *et al.* 2002). Os cristais foram reportados nas folhas de várias formações vegetais tropicais (tabela 3). Na vegetação esclerófila amazônica, a presença de cristais nas folhas é abundante e entendida como uma característica que evidencia o escleromorfismo foliar (Medina *et al.* 1990). Tanner & Kapos (1982), estudando a vegetação de florestas alto-montanas da Jamaica, observaram que 76% das espécies apresentavam cristais e a presença destes foi relacionada com a defesa contra a herbivoria.

Dentre as características morfo-anatômicas analisadas, a área foliar, a área específica foliar (AEF), a densidade estomática, a espessura total da folha, a espessura do parênquima paliçádico, presença de camadas sub-epidérmicas e a quantidade de tecido esclerenquimático são os parâmetros que podem ser utilizados para avaliar o grau de escleromorfismo da vegetação nos estádios sucessionais estudados. Essas características também foram utilizadas por Turner (1994) para classificar os grupos maiores dos tipos vegetacionais de folhas largas, além da espessura da epiderme e cutícula, razão entre o tecido paliçádico e lacunoso e teores de N e P.

Fahn & Cutler (1992) identificam algumas dessas características (menor área foliar, maior densidade estomática, maior espessura total e do parênquima paliçádico e presença de camadas sub-epidérmicas e de tecido esclerenquimático) como estratégias para

aumentar a resistência cuticular contra a perda de água em xerófitas.

As características morfológicas foliares das espécies estudadas diferem entre os estádios sucessionais. As espécies do estágio inicial apresentam um maior grau de esclerofilia do que as espécies dos demais estádios. Isso parece estar relacionado com as condições microclimáticas e edáficas da área. O estágio inicial apresenta um dossel aberto, com clareiras; a temperatura é mais alta e a umidade relativa do ar é mais baixa do que nos demais estádios. O solo possui um maior potencial de lixiviação pela pouca cobertura da serapilheira, o que acarreta na decomposição mais lenta da serapilheira e menor retenção de nutrientes (Wisniewski, dados não publicados). As análises de nitrogênio e fósforo foliares das espécies e dos horizontes orgânicos deste estágio mostraram-se mais baixas que nos demais (Boeger 2000). Esses dados corroboram com a hipótese de que o escleromorfismo no estágio inicial pode estar relacionado à baixa disponibilidade de nitrogênio e fósforo, o que causaria produção de folhas pequenas, compactas e com maior quantidade de tecido esclerenquimático (Turner 1994), associadas às condições de alta temperatura e estresse hídrico sazonal.

A fitodiversidade dos estádios intermediário e avançado é maior, ocorrendo a formação de um dossel mais fechado; as condições microclimáticas destes estádios são claramente distintas daquelas observadas no estágio inicial com a formação de um horizonte orgânico mais espesso e uniforme sobre o solo (Wisniewski, dados não publicados). Uma vez que o solo mineral apresenta uma composição físico-química semelhante nas três áreas, a serapilheira acumulada mais espessa, tanto no estágio intermediário como no avançado, parece proporcionar um meio adequado para a retenção de água e para os processos de decomposição, garantindo assim um retorno mais rápido dos nutrientes (Rode 1995), o que aparentemente favorece o desenvolvimento de uma vegetação mesófila nestes estádios.

Agradecimentos – As autoras agradecem ao Sr. Nathanael do Rosário pelo auxílio no trabalho de campo, ao Laboratório de Botânica Estrutural (UFPR) pelo uso dos equipamentos, ao Dr. Willian Rodrigues pela revisão dos nomes das espécies, ao Dr. Delane Kritsky pela revisão do abstract, aos revisores anônimos pelas sugestões e críticas e a Funpar pelo financiamento parcial do projeto.

Referências bibliográficas

- BAZZAZ, F.A. & CARLSON, R.W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313-316.
- BOEGER, M.R.T. 2000. Morfologia foliar e aspectos nutricionais de espécies arbóreas em três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa das terras baixas, Paranaguá, PR. Tese de doutorado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- BONGERS, F. & POPMA, J. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151:354-365.
- CAMERIK, A.M. & WERGER, M.J.A. 1981. Leaf characteristics of the flora of the high plateau of Itatiaia, Brasil. *Biotropica* 13:39-48.
- CAO, K-F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Canadian Journal of Botany* 78:1245-1253.
- COLEY, P.D. & BARONE, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- DOLPH, G.E. & DILCHER, D.L. 1980. Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica* 12:91-99.
- EDWARDS, C., READ, J. & SANSON, G. 2000. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* 123:158-167.
- FAHN, A. 1990. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- FAHN, A. & CUTLER, D. 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- FEDER, N. & O'BRIEN, T.P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55:123-142.
- FELLER, I.C. 1996. Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L. (Red Mangrove). *Biotropica* 28:13-22.
- FRANKLIN, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 155:51.
- GÓMEZ-POMPA, A. & VÁZQUEZ-YANES, C. 1981. Successional studies of a rain forest in México. *In* Forest Succession. Concepts and application (D.C. West, H.H. Shugart & D.B. Botkin, eds.). Springer-Verlag, New York, p.246-266.
- GRUBB, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:83-107.
- IAPAR - INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ. 1994. Cartas climáticas do Estado do Paraná. Documento 18. Londrina.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw Hill Book, New York.
- KOZLOWSKI, T. & PALLARDY, S.G. 1997. *Physiology of woody plants*. Academic Press, San Diego.
- LARCHER, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. Rima Artes e Textos, São Carlos.
- LLERAS, E. 1977. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. *Acta Amazonica* 7:473-476.
- LOVELESS, A.R. 1962. Further evidences to support a nutritional interpretation of sclerophylls. *Annals of Botany* 26:549-561.
- MAACK, R. 1981. *Geografia Física do estado do Paraná*. Livraria José Olympio Editora e Secretaria da Cultura e do Esporte do Estado do Paraná, Curitiba.
- MARIN, D. & MEDINA, E. 1981. Duracion foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seco tropical. *Acta Científica Venezolana* 32:508-514.
- MAUSETH, J.D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park.
- MEDINA, E., GARCIA, V. & CUEVAS, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf, structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest of the upper Rio Negro region. *Biotropica* 22:51-64.
- PEACE, W.J.H. & MACDONALD, F.D. 1981. An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak Forest. *Biotropica* 13:100-109.
- PYYKKO, M. 1979. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. *Acta Botanica Fennica* 112:1-41.
- RIZZINI, C.T. 1976. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. v.1. Edusp/Hucitec, São Paulo.
- RÔÇAS, G., BARROS, C.F. & SCARANO, F.R. 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees* 11:469-473.
- RODE, M.W. 1995. Aboveground nutrient cycling and forest development on poor sandy soil. *Plant and Soil* 168/169:337-343.
- ROTH, I. 1984. Stratification of tropical forest as seen in leaf structure. *Tasks for Vegetation Science*. Ed. H. Lieth. Junk, The Hague.
- SMITH, W.K. & McCLEAN, T.M. 1989. Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. *American Journal of Botany* 76:465-469.
- SOBRADO, M.A. & MEDINA, E. 1980. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "bana" vegetation of Amazonas. *Oecologia* 45:341-345.

- STRAUS-DEBENEDETTI, S. & BERLYN, G.P. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *American Journal of Botany* 81:1582-1591.
- TANNER, E.V.J. & KAPOV, V. 1982. Leaf structure of jamaican montane rain-forest trees. *Biotropica* 14:16-24.
- THOMPSON, J., PROCTOR, J., VIANA, V., MILLIKEN, W., RATTER, J.A. & SCOTT, D.A. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology* 80:689-703.
- TURNER, I.M. 1994. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography* 21:413-419.
- TURNER, I.M., ONG, B.L. & TAN, H.Y.W. 1995. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. *Biotropica* 27:2-12.
- VELOSO, H.P., RANGEL FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- VOLK, G.M., LYNCH-HOLM, V.J., KOSTMAN, T.A., GOSS, L.J. & FRANCESCHI, V.R. 2002. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biology* 4:34-45.
- WEBB, L.J. 1959. A physiognomic classification of australian rain forests. *Journal of Ecology* 47:551-570.
- WITKOWSKI, E.T.F. & LAMONT, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88:486-493.