

MARIA REGINA TORRES BOEGER

MORFOLOGIA FOLIAR E ASPECTOS NUTRICIONAIS DE  
ESPÉCIES ARBÓREAS EM TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS DE FLORESTA  
OMBRÓFILA DENSA DAS TERRAS BAIXAS, PARANAGUÁ, PR.

Tese apresentada ao Curso de  
Pós-Graduação em Engenharia Florestal,  
Setor de Ciências Agrárias, Universidade  
Federal do Paraná, como parte dos requisitos  
para a obtenção do Título de Doutor.

Orientadora: Profa. Dra. Celina Wisniewski  
Co-Orientador: Prof. Dr. Carlos Bruno Reissmann

CURITIBA  
MAIO DE 2000



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO E DO DESPORTO  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
SETOR DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
COORDENAÇÃO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ENGENHARIA FLORESTAL

**PARECER DE DEFESA DE TESE nº 94**

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, reuniram-se para realizar a arguição da Tese de **DOUTORADO**, apresentada pela candidata **MARIA REGINA TORRES BOEGER**, sob o título "**MORFOLOGIA FOLIAR E ASPECTOS NUTRICIONAIS EM TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA , PARANAGUÁ, PR**". para obtenção do grau de **Doutora** em Ciências Florestais, no Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal do Setor de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Paraná, Área de Concentração **CONSERVAÇÃO DA NATUREZA**.

Após haver analisado o referido trabalho e argüido a candidata são de parecer pela "**APROVAÇÃO**" da Tese.

Curitiba, 26 de maio de 2000.

Prof. Dr. Moacir Medri  
Primeiro Examinador  
Universidade Estadual de Londrina

Pesq. Dr. Edinelson José Maciel Neves  
Segundo Examinador  
EMBRAPA/CNPFFloresta

Profa. Dra. Graciela Ines Bolzon de Muniz  
Terceira Examinadora  
UFPR

Prof. Dr. Carlos Bruno Reissmann  
Quarto Examinador  
UFPR

Profa. Dra. Celina Wisniewski  
Orientadora e Presidente da Banca  
UFPR



**Ao Walter, Bruno  
e meus pais,  
dedico este trabalho.**

## AGRADECIMENTOS

A Profa. Dra. Celina Wisniewski pela orientação, carinho e amizade durante todo o período deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Carlos Bruno Reissmann, meu co-orientador, pela orientação na redação do capítulo sobre nutrientes e pela sua paciência com as “minhas deficiências nutricionais”.

Ao Laboratório de Nutrição Mineral de Plantas e em especial ao funcionário Aldair Marty Munhoz pela orientação nas análises químicas.

A Reflorestadora Banestado pela permissão do uso da área.

A Biblioteca do Setor de Ciências Biológicas, pela ajuda nos levantamentos bibliográficos e busca de periódicos.

Ao Departamento de Botânica pela oportunidade que me deu em realizar este estudo.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR, no preparo das fotografias do material em Microscopia Eletrônica de Varredura.

A Coordenação do Curso de Pós graduação em Engenharia Florestal, na pessoa do Prof. Dr. João Moreschi, pela ajuda nas diferentes fases deste projeto, em especial ao funcionário Reinaldo Mendes de Souza.

Ao Sr. Nathanael do Rosário, Seu “Catuto”, pelo aprendizado durante o trabalho de campo.

As professoras substitutas Rosângela Tardivo, Solange Ribas e e Leila Maranhos por assumirem a minha carga horária didática durante o meu afastamento integral.

Ao Prof. Dr. Sandro Menezes Silva pela identificação do material botânico.

Ao Prof. Dr. Yedo Alquini, pela ajuda, críticas e sugestões sobre os desenhos e descrições em anatomia foliar.

Aos Biólogo Nilson Belém Filho e ao Doutorando Cláudio Alves de Brito no auxílio do laminário.

Ao Doutorando Paulo Labiak Evangelista, na “escalada” das árvores para coletas de folhas de dossel.

Ao Prof. Paulo Guimarães, do Departamento de Estatística da UFPR, que, com muita paciência, orientou-me nas análises estatísticas.

Aos amigos do Curso, Leocádio Grodzki, Emílio Rotta e Ivan Crespo pelo carinho e companherismo durante as diferentes atividades que desenvolvemos juntos, principalmente nas nossas discussões de final de tese.

A professora Graziela Bolzon pelo incentivo, apoio e sugestões.

Aos professores Dr. Moacyr Medri, Dr. Carlos Alberto Ferreira e Dr. Edinelson Neves pelas críticas e sugestões na versão final.

Aos meus estagiários Luiz Carlos Alves e Roberto Martins, que me auxiliaram nas fases de coleta e fixação do material.

A Profa. Dra. Raquel R. B. Negrelle, pela amizade, incentivo e leitura crítica do texto final.

Ao Bruno, meu filho, pela compreensão, paciência e assistência em informática .

Ao Walter, meu marido, mateiro, desenhista, revisor, estatístico, editor entre tantas outras coisas.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS .....	viii
LISTA DE TABELAS .....	xiv
RESUMO .....	xvi
ABSTRACT .....	xvii
1 INTRODUÇÃO .....	1
2 MATERIAL E MÉTODOS .....	17
2.1 CARACTERIZAÇÃO DO LOCAL DE COLETA.....	17
2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS.....	25
2.3 VARIÁVEIS ESTUDADAS .....	26
2.3.1 ÁREA FOLIAR E ÍNDICE DE ESCLEROFILIA.....	26
2.3.2 MORFOLOGIA EXTERNA .....	27
2.3.3 ANATOMIA FOLIAR .....	28
2.3.4 EPIFILIA.....	30
2.3.5 TEORES DE NUTRIENTES FOLIARES.....	30
2.3.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA .....	31
3 RESULTADOS .....	32
4 DISCUSSÃO .....	75
4.1 ÁREA FOLIAR .....	75
4.2 ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR.....	79
4.3 ESTÔMATOS .....	83
4.4 MORFOLOGIA FOLIAR .....	87
4.5 ESTRUTURA DA FOLHA .....	90
4.5.1 ESPESSURA TOTAL DA FOLHA .....	90
4.5.2 CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA FOLIAR.....	92

4.5.1	ESPESSURA TOTAL DA FOLHA .....	90
4.5.2	CARACTERIZAÇÃO ANATÔMICA FOLIAR.....	92
4.5.3	CRISTAIS .....	97
4.6	TEORES DE NUTRIENTES FOLIARES.....	101
4.6.1	MACRONUTRIENTES .....	101
4.6.2	MICRONUTRIENTES .....	116
4.7	EPIFILIA .....	123
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	126
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	130
7	ANEXOS .....	142

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - Localização geográfica da área de estudo.....	18
FIGURA 2 - Foto aérea da área de estudo .....	19
FIGURA 3 - Vista geral da área de estágio sucessional inicial (14 anos) da área estudada no Parque Estadual do Palmito).....	24
FIGURA 4 - Vista geral da área de estágio sucessional intermediário (27anos) da área estudada no Parque Estadual do Palmito).....	24
FIGURA 5 - Vista geral da área de estágio sucessional avançado (52 anos) da área estudada no Parque Estadual do Palmito).....	24
FIGURA 6 - Área específica foliar (AEF), como Índice de Esclerofilia, de cada espécie estudada.....	35
FIGURA 07 - Aspecto geral do ramo de <i>Psidium cattleianum</i> .....	39
FIGURA 08 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de <i>Psidium cattleianum</i> .....	39
FIGURA 09 - Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar de <i>Psidium cattleianum</i> .....	39
FIGURA 10 - Desenho esquemático do estômato de <i>Psidiumcattleianum</i> .	39
FIGURA 11 - Vista frontal da face abaxial da epiderme, evidenciando os estômatos de <i>Psidium cattleianum</i> .....	39
FIGURA 12 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Psidium cattleianum</i> .....	39
FIGURA 13 - Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar, evidenciando tricoma glandular de <i>Psidium cattleianum</i> .....	39
FIGURA 14 - Aspecto geral do ramo de <i>Ocotea pulchella</i> .....	42
FIGURA 15 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de <i>Ocotea pulchella</i> .....	42
FIGURA 16 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Ocotea pulchella</i> .....	42
FIGURA 17 - Desenho esquemático do estômato de <i>Ocotea pulchella</i> .....	42
FIGURA 18 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando tricoma tector de <i>Ocotea pulchella</i> .....	42

FIGURA 19 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando a extensão de bainha do feixe vascular de <i>Ocotea pulchella</i> ....	42
FIGURA 20 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Ocotea pulchella</i> .....	42
FIGURA 21 - Aspecto geral do ramo de <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	44
FIGURA 22 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	44
FIGURA 23 - Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar de <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	44
FIGURA 24 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	44
FIGURA 25 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando esclereíde de <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	44
FIGURA 26 - Desenho esquemático do estômato de <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	44
FIGURA 27 - Aspecto geral do ramo de <i>Ilex theezans</i> .....	46
FIGURA 28 - Desenho esquemático do estômato de <i>Ilex theezans</i> .....	46
FIGURA 29 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando a camada de cera epicuticular de <i>Ilex theezans</i>	46
FIGURA 30 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Ilex theezans</i> .....	46
FIGURA 31 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de <i>Ilex theezans</i> .....	46
FIGURA 32 - Aspecto geral do ramo de <i>Rapanea venosa</i> .....	48
FIGURA 33 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Rapanea venosa</i> .....	48
FIGURA 34 - Desenho esquemático do estômato de <i>Rapanea venosa</i> ....	48
FIGURA 35 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o tricoma glandular de <i>Rapanea venosa</i> .....	48
FIGURA 36 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando a camada de cera epicuticular de <i>Rapanea venosa</i> .....	48
FIGURA 37 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Rapanea venosa</i> .....	48
FIGURA 38 - Aspecto geral do ramo de <i>Clusia criuva</i> .....	50

FIGURA 39 - Vista frontal da face adaxial epiderme da folha de <i>Clusia criuva</i> .....	50
FIGURA 40 - Desenho esquemático do estômato de <i>Clusia criuva</i> .....	50
FIGURA 41 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando a camada de cera epicuticular de <i>Clusia criuva</i> .....	50
FIGURA 42 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Clusia criuva</i> . .....	50
FIGURA 43 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando a face adaxial da epiderme de <i>Clusia criuva</i> .....	50
FIGURA 44 - Aspecto geral do ramo de <i>Gomidesia fenzliana</i> .....	52
FIGURA 45 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Gomidesia fenzliana</i> .....	52
FIGURA 46 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Gomidesia fenzliana</i> .....	52
FIGURA 47 - Desenho esquemático do estômato de <i>Gomidesia fenzliana</i> .....	52
FIGURA 48 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Gomidesia fenzliana</i> .....	52
FIGURA 49. Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de evidenciando o tricoma tector de <i>Gomidesia fenzliana</i> .....	52
FIGURA 50 - Aspecto geral do ramo de <i>Callophyllum brasiliense</i> .....	54
FIGURA 51- Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Callophyllum brasiliense</i> .....	54
FIGURA 52 - Desenho esquemático do estômato de <i>Callophyllum brasiliense</i> .....	54
FIGURA 53 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Callophyllum brasiliense</i> .....	54
FIGURA 54. Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando a face adaxial da epiderme de <i>Callophyllum brasiliense</i> .....	54
FIGURA 55 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o estômato de <i>Callophyllum brasiliense</i> .....	54
FIGURA 56 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Callophyllum brasiliense</i> .....	54
FIGURA 57 - Aspecto geral do ramo de <i>Amaioua guianensis</i> .....	56
FIGURA 58 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Amaioua guianensis</i> .....	56

FIGURA 59 - Desenho esquemático do estômato de <i>Amaioua guianensis</i>	56
FIGURA 60 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Amaioua guianensis</i> .....	56
FIGURA 61 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o tricoma tector de <i>Amaioua guianensis</i> .....	56
FIGURA 62 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Amaioua guianensis</i> .....	56
FIGURA 63 - Aspecto geral do ramo de <i>Myrcia racemosa</i> .....	58
FIGURA 64 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Myrcia racemosa</i> .....	58
FIGURA 65 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Myrcia racemosa</i> .....	58
FIGURA 66 - desenho esquemático do estômato de <i>Myrcia racemosa</i> .....	58
FIGURA 67 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Myrcia racemosa</i> .....	58
FIGURA 68 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciado o estômato de <i>Myrcia racemosa</i> .....	58
FIGURA 69 - Aspecto geral do ramo de <i>Ocotea aciphylla</i> .....	60
FIGURA 70 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Ocotea aciphylla</i> .....	60
FIGURA 71 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Ocotea aciphylla</i> .....	60
FIGURA 72 - Desenho esquemático do estômato de <i>Ocotea aciphylla</i> .....	60
FIGURA 73 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Ocotea aciphylla</i> .....	60
FIGURA 74 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o tricoma tector de <i>Ocotea aciphylla</i> .....	60
FIGURA 75 - Aspecto geral do ramo de <i>Pera glabrata</i> . .....	62
FIGURA 76 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Pera glabrata</i> .....	62
FIGURA 77 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando a escama de <i>Pera glabrata</i> .....	62
FIGURA 78 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Pera glabrata</i> .....	62

FIGURA 79 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Pera glabrata</i> .....	62
FIGURA 80 - Desenho esquemático do estômato de <i>Pera glabrata</i> .....	62
FIGURA 81 - Aspecto geral do ramo de <i>Pouteria beaureparei</i> .....	64
FIGURA 82 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Pouteria beaureparei</i> .....	64
FIGURA 83 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de <i>Pouteria beaureparei</i> .....	64
FIGURA 84 - Desenho esquemático do estômato de <i>Pouteria beaureparei</i> .....	64
FIGURA 85 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de <i>Pouteria beaureparei</i> .....	64
FIGURA 86 - Aspecto geral do ramo de <i>Tapirira guianensis</i> .....	66
FIGURA 87 - Vista frontal da face adaxial da epiderme do folíolo de <i>Tapirira guianensis</i> .....	66
FIGURA 88 - Vista frontal da face abaxial da epiderme do folíolo de <i>Tapirira guianensis</i> .....	66
FIGURA 89 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de <i>Tapirira guianensis</i> .....	66
FIGURA 90 - Vista frontal da face abaxial epiderme do folíolo, evidenciando a camada de cera epicuticular de <i>Tapirira guianensis</i> .....	66
FIGURA 91 - Desenho esquemático do estômato de <i>Tapirira guianensis</i> ...	66
FIGURA 92 - A) Valores médios e desvio padrão para a área específica foliar (AEF) nos diferentes estádios sucessionais. B) Valores médios e desvio padrão para os teores de N nos diferentes estádios sucessionais. C) Valores médios e desvio padrão para os teores de P nos Diferentes estádios sucessionais .....	82
FIGURA 93 - A) Valores médios e desvio padrão para a área foliar nos diferentes estádios sucessionais. B) Valores médios e desvio padrão para a espessura foliar nos diferentes estádios sucessionais. C) Valores médios e desvio padrão para a densidade estomática nos diferentes estádios sucessionais. D)Valores médios e desvio padrão para o comprimento das células estomáticas nos diferentes estádios sucessionais.....	86

FIGURA 94. Detalhe da serapilheira acumulada, no estágio inicial, evidenciando as raízes finas em contato com o material em decomposição. A seta indica as raízes .....	107
FIGURA 95. Detalhe da serapilheira acumulada, no estágio intermediário, as raízes finas em contato com o material em decomposição. A seta indica as raízes .....	107
FIGURA 96. Secção transversal da raiz fina que ocorre sobre a serapilheira acumulada, evidenciando a região do córtex.....	107
FIGURA 97. Detalhe da secção transversal da raiz fina que ocorre sobre a serapilheira acumulada, evidenciando a endoderme (*) .	107
FIGURA 98 - Organismos epífilos na face adaxial da epiderme de <i>P. cattleyanum</i> do estágio inicial .....	125
FIGURA 99 - Organismos epífilos na face adaxial da epiderme de <i>A. guianensis</i> do estágio avançado .....	125
FIGURA 100 - Organismos epífilos na face abaxial da epiderme de <i>P. cattleyanum</i> do estágio intermediário .....	125
FIGURA 101 - Organismos epífilos na face abaxial da epiderme de <i>T. guianensis</i> do estágio avançado .....	125
FIGURA 102 - Organismos epífilos na face abaxial da epiderme de <i>I. theezans</i> do estágio avançado .....	125
FIGURA 103 - Organismos epífilos na face abaxial da epiderme de <i>C. brasiliensis</i> do estágio intermediário .....	125
FIGURA 104 - Diagrama dos estádios sucessionais estudados com as respectivas variáveis atuantes na vegetação determinando o grau de esclerofilia ao longo do processo sucessional .....	129

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1- ALTURA E DIÂMETROS DA ALTURA DP PEITO (DAP) MÉDIOS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO.....	33
TABELA 2 - ÁREA FOLIAR, TAMANHO FOLIAR, BASEADO NA CLASSIFICAÇÃO DE RAUNKLAUER E ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO.....	34
TABELA 3 - COMPRIMENTO DOS ESTÔMATOS E DENSIDADE ESTOMÁTICA, POR ESPÉCIE E POR ESTÁGIO SUCESSIONAL. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO (COMPRIMENTO DO ESTÔMATO N = 20; DENSIDADEESTOMÁTICA=40) ....	37
TABELA 4 - MEDIDAS (em $\mu\text{m}$ ) DOS TECIDOS QUE COMPÕEM A FOLHA, POR ESPÉCIE E POR ESTÁGIO SUCESSIONAL. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO(N=10) .....	69
TABELA 5 - RELAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS .....	71
TABELA 6 - VALORES MÉDIOS DOS TEORES DOS MACRONUTRIENTES E RELAÇÃO C/N DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS (em $\text{g.Kg}^{-1}$ ). VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO (N=3).....	73
TABELA 7 - VALORES MÉDIOS DOS TEORES DOS MICRONUTRIENTES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO. Em $\text{mg.Kg}^{-1}$ (N=3) .....	74
TABELA 8 - CLASSES DE TAMANHO FOLIAR, SEGUNDO A CLASSIFICAÇÃO DE RAUNKLAUER, MODIFICADA POR WEBB(1959), EM DIFERENTES FLORESTAS TROPICAIS. LE = LEPTÓFILA; NA = NANÓFILA; MI = MICRÓFILA; NOTO = NOTÓFILA; MESO = MESÓFILA; MACRO = MACRÓFILA; MEGA = MEGÁFILA .....	78

TABELA 9. COMPARAÇÃO DOS VALORES MÉDIOS DA ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR, TEORES DE N E P E ESPESSURA DA FOLHA DAS ESPÉCIES ESTUDADAS COM AS DE OUTRAS FORMAÇÕES FLORESTAIS.....	80
TABELA 10. VALORES MÉDIOS DO ÍNDICE DE ESCLEROFILIA DOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES EM PARÊNTESES REPRESENTAM O DESVIO PADRÃO .....	81
TABELA 11- COMPARAÇÃO ENTRE AS CARACTERÍSTICAS FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, EM VALORES MÉDIOS, COM AS DE OUTRAS FLORESTAS TROPICAIS.....	99
TABELA 12 - COMPARAÇÃO DOS VALORES MÉDIOS DOS TEORES DE MACRONUTRIENTES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, COM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS TROPICAIS. ....	102
TABELA 13 - VALORES MÉDIOS DOS TEORES DE NA. VALORES EM PARÊNTESES REPRESENTAM O DESVIO PADRÃO (N=3)..	110
TABELA 14. COMPARAÇÃO DOS VALORES MÉDIOS DOS TEORES DE MICRONUTRIENTES EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS TROPICAIS .....	122

## RESUMO

Este estudo é parte de um projeto mais amplo desenvolvido no litoral paranaense, no Parque Estadual do Palmito, Município de Paranaguá, PR cujo objetivo foi avaliar comparativamente o sistema vegetação-solo em três áreas com diferentes idades (14, 27 e 52 anos após corte raso e utilização agrícola por três anos), caracterizando três estádios sucessionais distintos da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas sobre Podzol não hidromórfico. O trabalho aqui apresentado teve como objetivo maior investigar a morfologia foliar e o conteúdo de nutrientes foliares das espécies arbóreas que compõem os três diferentes estádios sucessionais acima citados, utilizando a folha como indicador morfológico, associando a ocorrência do escleromorfismo foliar com as condições edáficas já estudadas. Para isso foram selecionadas 4 espécies arbóreas na área de 14 anos, 8 na área de 27 anos e 11 na área de 52 anos, tendo como critério de escolha o Valor de Importância de cada espécie, conforme os levantamentos fitossociológicos anteriores. Foram coletadas folhas de sol de 5 indivíduos de cada espécie para a análise dos seguintes parâmetros: descrição morfológica e anatômica foliar, incluindo mensurações dos tecidos, área foliar, área específica foliar e os teores de macronutrientes (C, N, P, K, Ca e Mg) e micronutrientes (Fe, Zn, Cu e Mn) das folhas. Os caracteres quantitativos foram comparados por análise de variância multivariada (MANOVA). O estágio inicial, por estar em período inicial de regeneração, apresenta uma estrutura simples, com baixa diversidade, árvores de pequeno porte e presença de clareiras. As folhas são mais coriáceas, espessas e com maior densidade estomática, possuem maior abundância de tecido esclerenquimático, maior incidência de espécies com camada sub-epidérmica e parênquima paliádico formado por várias camadas de células. O valor médio de área foliar é menor, assim como os valores médios dos teores de N, P, K e micronutrientes quando comparados com os outros estádios mais avançados. O valor médio da Área Específica Foliar, considerada como Índice de Esclerofilia, é próximo dos valores estipulados para a vegetação esclerófila. Em contraste, as folhas das espécies estudadas no estágio avançado apresentam-se mais finas, com maior área foliar, predominando o mesófilo com apenas uma camada de parênquima paliádico, menor incidência de espécies com camada sub-epidérmica, esclerênquima e textura coriácea. A evolução da vegetação esclerófila para uma vegetação mesófila tem como principal agente a deposição da serapilheira sobre o solo mineral. No estágio inicial, a serapilheira acumulada é pouco espessa e descontínua, permitindo que em certas áreas o solo mineral fique exposto, aumentando assim a lixiviação do solo. Associado a isto, a vegetação ainda não forma um dossel fechado, ocorrendo clareiras, que aumentam a temperatura no interior da floresta e conseqüentemente diminui o teor de umidade. A serapilheira acumulada, por ser pouco espessa, retém pouca umidade e o processo de decomposição torna-se mais lento, o que interfere no retorno dos nutrientes para a vegetação. No estágio avançado, a serapilheira acumulada é mais espessa proporcionando um meio adequado para a retenção de água e para os processos de decomposição, garantindo assim um retorno mais rápido dos nutrientes, refletindo assim na estrutura da comunidade vegetal.

## ABSTRACT

This study is part of a wider project developed in the coastal area of the state of Paraná, in the Palmito State Park, Municipal district of Paranaguá, whose objective was to evaluate comparatively the vegetation-soil system in three areas of different ages (14, 27 and 52 years after shallow cut), characterizing three successional stages of the Lowland Rain Forest on non-hydromorphic Podzol. The main objective of the work here presented is to investigate the leaf morphology and nutrient contents of the tree species that compose the three different successional stages above mentioned, using the leaf as morphological indicator, associating the occurrence of the sclerophylly with the edaphic conditions previously studied. For that, 4 tree species were selected in the 14 year-old area, 8 in the 27 year-old area and 11 in the 52 year-old area, based on their Value of Importance, according to previous fitossociological surveys. Leaves exposed to the sunlight of 5 individuals were collected for the analysis of the following parameters: morphological and anatomical description, including measurements of the tissues, leaf area, specific leaf area, and leaf macronutrient (C, N, P, K, Ca and Mg) and micronutrient contents (Fe, Zn, Cu and Mn). The quantitative data was compared by multivariate analysis of variance (MANOVA). The initial stage, for being in the initial period of regeneration, presents a simple structure, with low diversity, short trees, and presence of gaps. The leaves are more coriaceous, thicker and with higher stomata density, they possess greater abundance of sclerenchyma, larger incidence of species with sub-epidermic layer, and formed by several layers of cells. The average value of leaf area is smaller, as well as the average values of N, P, K contents and micronutrients when compared with the other more advanced stages. The mean value of the leaf specific area, considered as Index of Sclerophylly, is close to the values stipulated for sclerophyllous vegetation. In contrast, the leaves of the species studied in the advanced stage are thinner, with larger foliar area, prevailing a mesophyll with just one layer of palisade parenchyma, smaller incidence of species with sub-epidermic layer, sclerenchyma and coriaceous texture. The evolution of the sclerophyllous vegetation into a mesophyllous vegetation has, as main agent, the deposition of the litter on the mineral soil. In the initial stage, the accumulated litter formed is thin and non uniform, allowing the mineral soil to be exposed in certain areas, increasing the possibility of runoff of the soil. Associated to this, the vegetation does not form a closed canopy, which increase the temperature inside the forest and consequently reduces humidity. The accumulated litter, being thin, retain little humidity and the decomposition process is slower, what interferes in the return of the nutrients to the vegetation. In the advanced stage, the accumulated litter is thicker providing an appropriate medium for the water retention and for the decomposition processes, guaranteeing a faster return of nutrients, thus influencing the plant community's structure.

## 1 INTRODUÇÃO

As características morfo-anatômicas dos vegetais são influenciadas largamente por fatores ambientais tais como clima, luz, pluviosidade, solo, relevo e altitude. Estes fatores variam espacial e temporalmente, podendo ser limitantes para o estabelecimento e crescimento vegetal. A folha, por ser um dos órgãos mais expostos no vegetal, está sujeita diretamente às estas variações do ambiente, tornando-se assim um importante indicador tanto em estudos auto-ecológicos ou sinecológicos por desenvolver estratégias específicas à determinadas condições ambientais (PYYKKO, 1979).

Apesar de algumas características da folha estarem bem definidas para as florestas tropicais, a maioria dos estudos apresentam dados pontuais. São poucos os trabalhos que comparam os seus resultados com florestas de outras regiões, utilizando os mesmos parâmetros. Alguns autores enfocam apenas o tamanho da folha e o relacionam com o clima (WERGER e ELLEMBROK, 1978; DOLPH e DILCHER, 1980); outros relacionam a morfologia foliar aos gradientes ambientais (GEESKE, APLET e VITOUSEK, 1994); ou utilizam outros caracteres, como morfologia externa e interna e concentração de nutrientes (SOBRADO e MEDINA, 1980; PEACE e MACDONALD, 1981; KÖRNER, BANNISTER e MARK, 1986; BONGERS e POPMA, 1988; MEDINA, GARCIA e CUEVAS, 1990) para descrever e comparar as florestas tropicais úmidas. Entretanto, estes trabalhos

comparativos apresentam dados apenas para as florestas tropicais da Amazônia, México, Nova Zelândia e Havai.

Os primeiros estudos sobre este tema relacionaram a forma e a margem da folha de espécies de dicotiledôneas e a distribuição destas de acordo com as zonas climáticas do mundo (BAILEY e SINNOTT, 1916). Posteriormente, RAUNKIAER (1934), citado por WEBB (1959), classificou as folhas por tamanho e relacionou a sua distribuição com o clima. Esta classificação ainda é utilizada. As investigações sobre a morfologia foliar como indicador fisionômico em florestas tropicais iniciaram com o livro de RICHARDS (1952), intitulado "The Tropical Rain Forest". Neste livro, o autor descreve o tipo de folha que predomina nas florestas tropicais: lâmina inteira, oblonga-lanceolada à elíptica, margens inteiras ou levemente serreadas, ápices acuminados, textura coriácea, face adaxial da epiderme foliar glabra e frequentemente brilhante e mesófilas em tamanho (classificação de Raunkiaer). Quando as folhas são compostas, os folíolos tendem a se aproximar, em tamanho e forma, às folhas simples. Outra característica marcante destacada por RICHARDS (1952) é a uniformidade da morfologia foliar dentro das diferentes famílias que compõem a floresta tropical, enquanto espécies dos mesmos gêneros, ocorrentes em florestas temperadas, apresentam morfologia diversa. O mesmo autor observou, ainda, que as folhas da parte mais externa do dossel são menores em tamanho, espessura e ápice do que as folhas da parte mais interna do mesmo.

GRUBB, LLOYD, PENNINGTON *et al.* (1963) encontraram resultados semelhantes estudando diferentes florestas tropicais das terras baixas (Shingupino - no Equador; Mucambo em Belém - Brasil; e nordeste da Austrália). Mais de 50% das espécies nas três florestas apresentavam folhas mesófilas em tamanho, enquanto que na floresta montana do nordeste da Austrália, predominavam folhas micrófilas (95% das espécies). As investigações de GENTRY (1969) para as florestas tropicais úmidas da Costa Rica também suportam as observações anteriores.

Entretanto, LONGMAN e JENIK (1974) comentam em seu livro "Tropical forest and its environment" que as folhas maduras variam consideravelmente em forma entre as espécies, suficiente algumas vezes para serem usadas na identificação das árvores. Eles, entretanto, concordam com RICHARDS (1952) sobre a frequência dominante do ápice acuminado nas folhas, neste tipo de floresta. Este tipo de ápice é relacionado com o rápido escoamento da água da chuva, permitindo que a folha seque mais rapidamente, além de reduzir a epifilia (DEAN e SMITH, 1978).

Posteriormente, vários autores usaram o tamanho e as características externas da folha para definir sub-tipos de florestas tropicais (WEBB, 1959, GENTRY, 1969, BRUNIG, 1973; GRUBB, 1977; PEACE e MACDONALD, 1981). O tamanho da folha, margem, tipo de lâmina, ápice, pecíolo e presença de pulvino são características utilizadas para definir, por exemplo, os vegetais presentes nos

sub-tipos de florestas tropicais na Austrália (WEBB, 1959). Na Amazônia, a classificação dos principais tipos de florestas sujeitas à inundações, utilizam os tipos de água (branca, clara e negra), como critério principal (PRANCE, 1980). Entretanto, PRANCE (1980) enfatiza a necessidade de análises minuciosas da vegetação de cada área para melhorar a sua classificação.

A comparação do tamanho da folha e da concentração de macronutrientes entre as florestas de várzea e de igapó da Amazônia brasileira mostrou que as folhas das árvores de igapó são mais duras, menores, mais pesadas e com teores mais baixos de nutrientes que as folhas das árvores de várzea. Tal situação explica-se pelo tipo de solo e qualidade da água de cada formação florestal (KLINGE, FURCH, HARMS et al., 1983).

Em relação à anatomia foliar, caracteres como densidade estomática, espessura da cutícula, presença de hipoderme, proporção entre os tecidos parenquimáticos paliádico e lacunoso e tecidos de sustentação, entre outros, também foram investigados (GRUBB, GRUBB e MIYATA, 1975; SOBRADO e MEDINA, 1980; PEACE e MACDONALD, 1981; BONGERS e POPMA, 1988).

Um dos caracteres mais marcantes em relação aos estômatos é a predominância de folhas hipoestomáticas (PYYKKO, 1979; SOBRADO e MEDINA, 1980; TURNER, ONG e TAN, 1995; BOEGER, ALVES e NEGRELLE, 1996) e a alta densidade estomática encontrada em florestas tropicais úmidas da Venezuela (PYYKKO, 1979) e no México (BONGERS e POPMA, 1988). Estas características

foram primeiramente associadas às xerófitas, devido ao número elevado de estômatos que permite maior eficiência na troca gasosa sob condições favoráveis de suprimento de água (MAUSETH, 1988).

A ocorrência de vários estratos do tecido paliçádico também está associado às condições xéricas, pois o maior número de camadas permite um aumento na atividade fotossintética em oposição à redução da lâmina foliar (FAHN, 1990). Outras características, como presença de hipoderme, alta incidência de esclerênquima e cutícula espessa, típicas de xeromorfismo, foram identificadas em algumas formações vegetais tropicais (GRUBB, GRUBB e MIYATA, 1975; SOBRADO e MEDINA, 1980; PEACE e MACDONALD, 1981).

A comparação entre as folhas de espécies arbóreas em diferentes alturas no dossel da floresta na Guiana Venezuelana mostrou variações na densidade estomática, no número de camadas de parênquima paliçádico e na espessura da parede das células epidérmicas, que foram associadas à diferença na intensidade luminosa (PYYKKO, 1979). Observações semelhantes foram feitas por LEITE e LLERAS (1978) e ROTH (1984). Já PYYKKO (1979) salienta a homogeneidade de alguns caracteres morfológicos da folha de plantas de florestas tropicais como ápice acuminado, margens inteiras, tricomas, estômatos somente na epiderme abaxial e mesófilas em tamanho.

Em contrapartida, COUTINHO (1962) concluiu, no seu estudo sobre ecologia de matas pluviais tropicais no Estado de São Paulo, que de uma

maneira geral, as folhas das espécies arbóreas não apresentam características xeromorfas notáveis. Densa pilosidade, tecido de sustentação desenvolvido e epiderme espessa ocorrem apenas em espécies típicas da vegetação secundária como *Affonsea edwalli*, *Inga sessilis* e *Miconia willdenowii*. Nas demais espécies, as folhas apresentam epiderme fina, são glabras, pobres em tecidos mecânicos, hipoestomáticas, com tecido paliçádico pouco desenvolvido e grande quantidade de espaços intercelulares.

Através da observação de estruturas anatômicas, as folhas de algumas florestas tropicais estudadas foram classificadas como esclerófilas (SOBRADO e MEDINA, 1980; MARIN e MEDINA, 1981; KÖRNER, BANNISTER e MARK, 1986; MEDINA, GARCIA e CUEVAS, 1990; GEESKE, APLET e VITOUSEK, 1994; TURNER, ONG e TAN, 1995). Folhas esclerófilas apresentam hipoderme bem desenvolvida, maior espessura do parênquima paliçádico em relação ao parênquima lacunoso, alta incidência de drusas e/ou canais resiníferos e tecido de sustentação abundante (PEACE e MACDONALD, 1981).

A esclerofilia foi originalmente associada às formações vegetais do Mediterrâneo, sendo interpretada como uma adaptação a ambientes secos e quentes. Todavia, nestes ambientes, as folhas apresentam-se pequenas e duras, com hipoderme ausente, parênquima paliçádico pouco desenvolvido, sendo definidas posteriormente como xerófitas (SEDDON, 1974). Os conceitos xerófita, xeromorfia e esclerofilia foram exaustivamente discutidos por SEDDON (1974),

através de uma avaliação histórica dos conceitos. O termo xerófita foi utilizado por WARMING (1909), citado por SEDDON (1974), para classificar a vegetação em três grupos: hidrófitas, mesófitas e xerófitas. Esta última foi definida como plantas de ambientes secos. Atualmente, o conceito mais aceito é o de MAXIMOV (1939), citado por FAHN (1990), que define xerófitas como plantas que crescem em ambientes áridos e cuja transpiração é reduzida ao mínimo, sob condições de deficiência de água. Já xeromorfismo é usado para descrever qualquer planta que apresenta os caracteres xeromorfos listados por WARMING (1909), citado por SEDDON (1974): folhas pequenas, com células reduzidas em tamanho, lâminas espessas, estômatos confinados em criptas ou protegidos por apêndices epidérmicos, pilosas, com cutícula espessa, células epidérmicas lignificadas, parênquima paliádico bem desenvolvido e pouco espaço intercelular (SEDDON, 1974; FAHN, 1990). No entanto, é largamente aceito que estas características estruturais não são obrigatórias para todas as plantas de ambientes áridos (BARBOUR, BURK e PITTS, 1987).

O conceito de esclerofilia como folhas coriáceas também foi discutido por ROTH (1984) e ROTH (1990), que considera esclerófilas as folhas que apresentam uma grande quantidade de esclerênquima (tanto na forma de fibras como de esclereídes) e muitas das espécies ditas esclerófilas desenvolvem muito pouco este tecido. A textura coriácea pode ser decorrente do aumento da parede celular das células epidérmicas ou hipodérmicas, aumento do número de camadas

de tecidos como o parênquima paliçádico ou ainda do desenvolvimento do tecido vascular. Portanto, o termo esclerófila, na concepção de ROTH, deve ser usado após uma investigação anatômica detalhada da folha. A autora citada anteriormente também prefere classificar as plantas como xeromórficas (no sentido estrito), suculentas, mesomórficas ou hidromórficas, estabelecendo critérios de inclusão para cada categoria. Pelos critérios apresentados por ROTH (1984), as plantas esclerófilas seriam classificadas como xeromórficas.

O termo esclerofilia foi introduzido por SCHIMPER (1903), citado por SEDDON (1974), para definir plantas com folhas coriáceas, diferenciando-se das folhas suculentas ("chylrophyllly") ou de folhas ausentes ("aphylly") das plantas xerófitas, sendo entendida como uma sub-divisão das xerófitas.

Em estudos sobre a vegetação do Mediterrâneo (SEDDON, 1974), o termo esclerofilia foi largamente empregado para caracterizar as formações vegetais que apresentavam folhas duras, ou seja, coriáceas. Mais tarde, o termo esclerofilia foi utilizado para caracterizar a vegetação da Austrália (GRIEVE, 1955), citado por SEDDON (1974) dando início a uma discussão do uso ambíguo do termo, principalmente em florestas tropicais, ambientes reconhecidamente úmidos, contrariando a idéia principal do conceito ligado ao xeromorfismo.

A presença de espécies esclerófilas nas florestas australianas levantou a questão se a xeromorfia é a principal resposta para o estresse hídrico. Sobre esse assunto, outros fatores como luz, fogo e nutrientes do solo, foram propostos como

contribuidores ou influenciadores do xeromorfismo em florestas úmidas tropicais. A hipótese da baixa concentração de nutrientes do solo como fator que influencia o escleromorfismo foliar ganhou suporte com os trabalhos de BEADLE (1966), que demonstrou que os níveis de fosfato no solo são de grande importância na distribuição da vegetação esclerófila da Austrália. Experimentalmente, este autor mostrou que o suprimento de fosfato no solo afeta a lignificação, dureza e espessura da folha.

Adicionalmente, LOVELESS (1961) e LOVELESS (1962), comparando a composição química das espécies mesófilas e esclerófilas, concluiu que as últimas podem ser uma resposta adaptativa aos solos pobres em nutrientes, especialmente com baixo teor de fósforo. Assim, a vegetação esclerófila parece ter um metabolismo que funciona com baixos níveis de Nitrogênio e Fósforo em relação às mesófitas. Isto sugere que as espécies que crescem em solos muito pobres devem usar os minerais com extrema eficiência ou então devem ter uma compensação metabólica que as torna capazes de tolerar este tipo de solo (LOVELESS, 1961).

Atualmente, o termo esclerofilia está também relacionado com plantas cuja seleção e evolução ocorreram em solos pobres em nutrientes, característicos de algumas formações florestais tropicais. (SMALL, 1972; TANNER e KAPOS, 1982; MEDINA, GARCIA e CUEVAS, 1990). A esclerofilia, portanto, relaciona-se com folhas cujo metabolismo trabalha com baixas concentrações de nutrientes,

principalmente Nitrogênio, Fósforo e Potássio (MONTES e MEDINA, 1977).

Estes nutrientes são componentes vitais para a folha. Nitrogênio e Fósforo são importantes na fotossíntese e Potássio é um importante ativador de enzimas além de manter a pressão de turgor das células. Quando a disponibilidade de Nitrogênio é insuficiente, grandes quantidades de carboidratos são convertidos em substâncias de reserva, principalmente na forma de amido e gordura, utilizados no metabolismo secundário como a síntese de lignina. Se a deficiência é muito grande, as folhas são pequenas, com células menores e paredes espessas. (LARCHER, 1983). Segundo LOVELESS (1962), a esclerofilia pode ser uma resposta adaptativa as solos pobres em nutrientes, especialmente Nitrogênio e Fósforo, uma vez que o metabolismo de Nitrogênio, nas plantas, é regulado pela disponibilidade do Fósforo. As plantas esclerófilas são adaptadas a ambientes oligotróficos e com conteúdo de água instável, tendo um metabolismo com baixos níveis de Nitrogênio e Fósforo e possuindo folhas cuja a estrutura reduz ou tolera a perda de água (SOBRADO e MEDINA, 1980).

Considerando a fertilidade do solo, sabe-se que os solos arenosos, como por exemplo os que ocorrem nas planícies litorâneas brasileiras, possuem uma vegetação com baixo teor de Nitrogênio e Fósforo nas folhas, teores intermediários de cátions e altos pesos específicos das folhas. Isto é consequência da baixa disponibilidade de alguns nutrientes no solo, como o Fósforo, devido à alta lixiviação e intemperismo a que estes solos foram impostos (KLINGE, 1985;

VITOUSEK e SANFORD, 1986; THOMPSON, PROCTOR, VIANA et al., 1992).

A análise de nutrientes foliares tem se mostrado como um bom indicador do estresse nutricional de várias espécies, especialmente por comparação de plantas com pouco e ótimo suprimento de nutrientes. Entretanto, em florestas tropicais, poucos estudos tem sido realizados com esta perspectiva. THOMPSON PROCTOR, VIANA et al. (1992) e NOIJ, JANSEN, WESSELINK et al. (1993) apresentam os valores médios para os principais nutrientes da folha em florestas tropicais e discutem a variação destes valores de acordo com o tipo de solo. Entretanto, o problema maior é a heterogeneidade destas florestas, que apresentam uma grande variedade de espécies com diferentes formas de vida e ciclos vitais, ocorrendo numa variedade de solos e climas, em diferentes condições de estresse hídrico. Como resultado, o conteúdo de nutrientes correspondente a deficiências diferem caso a caso e a concentração ótima ainda não foi claramente delineada (DRECHSEL e ZECH, 1991).

A esclerofilia de plantas de ambientes com solos oligotróficos também está associada à alta concentração de compostos fenólicos, como uma defesa contra a herbivoria (McKEY, WATERMAN, MBI et al., 1978). O custo de reposição de nutrientes e das partes perdidas do vegetal pela ação de herbívoros é alta. Plantas destes ambientes possuem folhas perenes, sendo que as defesas químicas são valiosas para garantir a vida longa das folhas e evitar injúrias por parte dos herbívoros (JANSEN, 1974). Vários estudos confirmam a hipótese de que a

vegetação em solos com baixa concentração de nutrientes contém relativamente altas concentrações de compostos químicos que agem contra herbívoros e patógenos (McKEY, WATERMAN, MBI et al, 1978; COLEY, 1983). As folhas mais novas geralmente apresentam maior concentração de compostos fenólicos do que as folhas mais velhas. Estas, por sua vez, apresentam maior desenvolvimento de tecidos lignificados, conferindo à dureza a folha, o que também impede a herbivoria. Ocorre, então uma sucessão nas estratégias de defesas ao longo da ontogenia da folha (COLEY, 1983).

A teoria de alocação de recursos (COLEY, BRYANT e CHAPIN, 1985) prediz que a quantidade de defesas contra herbívoros depende da taxa de crescimento da planta, que por sua vez, depende da disponibilidade de nutrientes. O tipo de defesas que é produzida, qualitativa e quantitativamente, depende diretamente da taxa de crescimento da planta e indiretamente da disponibilidade das fontes de nutrientes; e que a sua composição química é baseada em maiores concentrações de Carbono ou Nitrogênio, dependendo da alta ou baixa disponibilidade destes no ambiente. Em locais com baixa disponibilidade de nutrientes, os compostos defensivos não seriam a base de Nitrogênio por terem um custo energético maior para o vegetal.

SALATINO (1993) relacionou a teoria de alocação de recursos com o escleromorfismo oligotrófico das plantas do Cerrado. As características esclerófilas das plantas deste ecossistema são explicadas como um mecanismo de

defesa contra a herbivoria, devido ao alto custo de reposição dos tecidos perdidos para o vegetal. Prevenindo-se contra a herbivoria, as plantas do cerrado estariam evitando as perdas de nutrientes, uma vez que estes são pouco disponíveis.

Segundo CHAPIN (1980), os solos inférteis são dominados por espécies de crescimento lento devido à sua baixa capacidade de fotossíntese e absorção de nutrientes. O requerimento anual de nutrientes destas espécies é baixo porque a produção de tecidos é lenta e a taxa da perda de nutrientes, através da lixiviação e senescência das folhas, é baixa. Por outro lado, essas plantas maximizam a aquisição de nutrientes, através da manutenção de uma grande biomassa radicular normalmente associada às micorrizas e uma lenta reposição de raízes. Quando ocorre um declínio na disponibilidade de nutrientes, as reservas dos tecidos e a taxa de crescimento podem decair levemente, mas a efetividade metabólica é mantida. Devido a estas estratégias, estas plantas tem maior sucesso em solos inférteis quando competem com espécies que requerem uma maior concentração de nutrientes.

Estas estratégias também foram identificadas em espécies pioneiras de florestas secundárias de solos inférteis, abandonados após o cultivo (GOMEZ-POMPA e VÁSQUEZ-YANES, 1974). As espécies pioneiras geralmente tem que restaurar a fonte de nutrientes e isto significa que estas espécies devem possuir requerimentos nutricionais muito baixos e usar sistemas muito eficientes para utilizar os nutrientes que se encontram em pequena quantidade no solo.

Experimentos na Costa Rica, com aplicação de fertilizantes numa plantação de *Cecropia obtusifolia*, não demonstraram um grande aumento na produtividade, ao comparar áreas fertilizadas com aquelas não fertilizadas (HARCOMBE, 1977). KELLMAN (1969) sugere que as espécies secundárias podem ciclar nutrientes em maior quantidade que as espécies primárias e que algumas plantas podem restaurar P e K nas camadas mais superficiais do solo. Isto explicaria porque algumas espécies podem se estabelecer em solos inférteis.

Outra característica importante das espécies secundárias é a sua grande resistência à herbivoria, provavelmente devido à alta incidência de compostos fenólicos. Esta característica é observada ao longo do processo sucessional, juntamente com a ocorrência de árvores com folhas perenes, em todos os estágios (GOMEZ-POMPA e VÁSQUEZ-YANES, 1974).

No processo sucessional dos solos inférteis, sabe-se que a competição por nutrientes é um dos fatores decisivos no seu desenvolvimento (RODE, 1995). TILMAN (1985) observou que a sucessão, neste caso, resulta de um gradiente temporal das disponibilidades relativas dos recursos limitantes de luz e nutrientes no solo.

Para a Floresta Atlântica, não se conhecem até o momento estudos que relacionem a morfologia foliar, o conteúdo de nutrientes e o processo sucessional. Os estudos sobre a morfologia foliar de algumas espécies arbóreas são apenas descritivos e não exploram aspectos que permitam comparações com outras áreas

(COUTINHO, 1962; BEHAR, 1971; SOUSA, 1971). A maioria dos trabalhos fitossociológicos não consideram a morfologia foliar nas suas análises e, portanto, não fornecem dados para uma investigação comparativa da fisionomia de diferentes formações florestais tropicais.

Este estudo é parte de um projeto desenvolvido no litoral paranaense cujo objetivo foi avaliar as modificações ocorridas na comunidade vegetal, no solo e em alguns processos do sistema, através da caracterização ambiental e de alguns fluxos de nutrientes da ciclagem biológica em três áreas com diferentes idades (14, 27 e 52 anos após corte raso e uso agrícola), caracterizando três estádios sucessionais distintos da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas sobre Podzol não hidromórfico da Planície Litorânea do Estado do Paraná. Para tanto, foram efetuados os seguintes estudos em cada estágio sucessional: composição florística e estrutura fitossociológica 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 da serapilheira acumulada (WISNIEWSKI, 1997).

Assim este estudo teve como objetivo avaliar a existência de correlação entre o número relativo de espécies esclerófilas e o estágio sucessional em florestas tropicais utilizando a folha como indicador morfológico e nutricional.

São objetivos específicos:

- a) Caracterizar as morfologias foliares predominantes entre as espécies estudadas, nos diferentes estádios sucessionais;
- b) Determinar quais são as diferenças morfo-anatômicas foliares entre os diferentes estádios sucessionais e relacionar com o grau de esclerofilia;
- c) Determinar os teores dos principais macronutrientes (Nitrogênio, Fósforo, Potássio, Magnésio, Cálcio e Carbono) e micronutrientes (Manganês, Zinco, Ferro e Cobre) nas folhas das espécies estudadas, nos diferentes estádios sucessionais;
- d) Correlacionar as características morfológicas, teores de nutrientes e o grau de esclerofilia, ao longo do processo sucessional.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 CARACTERIZAÇÃO DO LOCAL DE COLETA

Esse estudo foi realizado no Parque Estadual do Palmito (25° 35' S; 48° 32' O Gr.), de propriedade da empresa BANESTADO S.A. Reflorestadora, localizada no Município de Paranaguá, Pr, com 1780 ha, distando-se aproximadamente 4 Km da estrada estadual PR 407 (Figuras 1 e 2).

O parque localiza-se na planície litorânea do Estado do Paraná. Esta planície estende-se desde a Vila de Ararapira (25°12' S e 48°01' W), ao norte, até a barra do Rio Saí-Guaçú, ao sul (25°28' S e 48°35' W), com uma extensão de 90 km e uma largura entre 10 a 20 km, do sopé da serra até o oceano (BIGARELLA, 1978).

A maioria das planícies litorâneas arenosas originaram-se por depósitos do período Quaternário e são constituídas de feixes de cristas praias (cordões litorâneos), formando uma superfície de relevo muito suave, chamado de terraço de construção marinha (SUGUIO e MARTIN, 1990). Os cordões litorâneos foram sucessivamente abandonados no decorrer da pregradação da costa e posteriormente colonizados pela vegetação (FLEXOR, MARTIN, SUGUIO et al., 1984).

Os terraços marinhos quaternários variam entre 9 - 11 m, 5 - 7 m e 3 - 4 m,

FIGURA 1 - Localização geográfica da área de estudo.

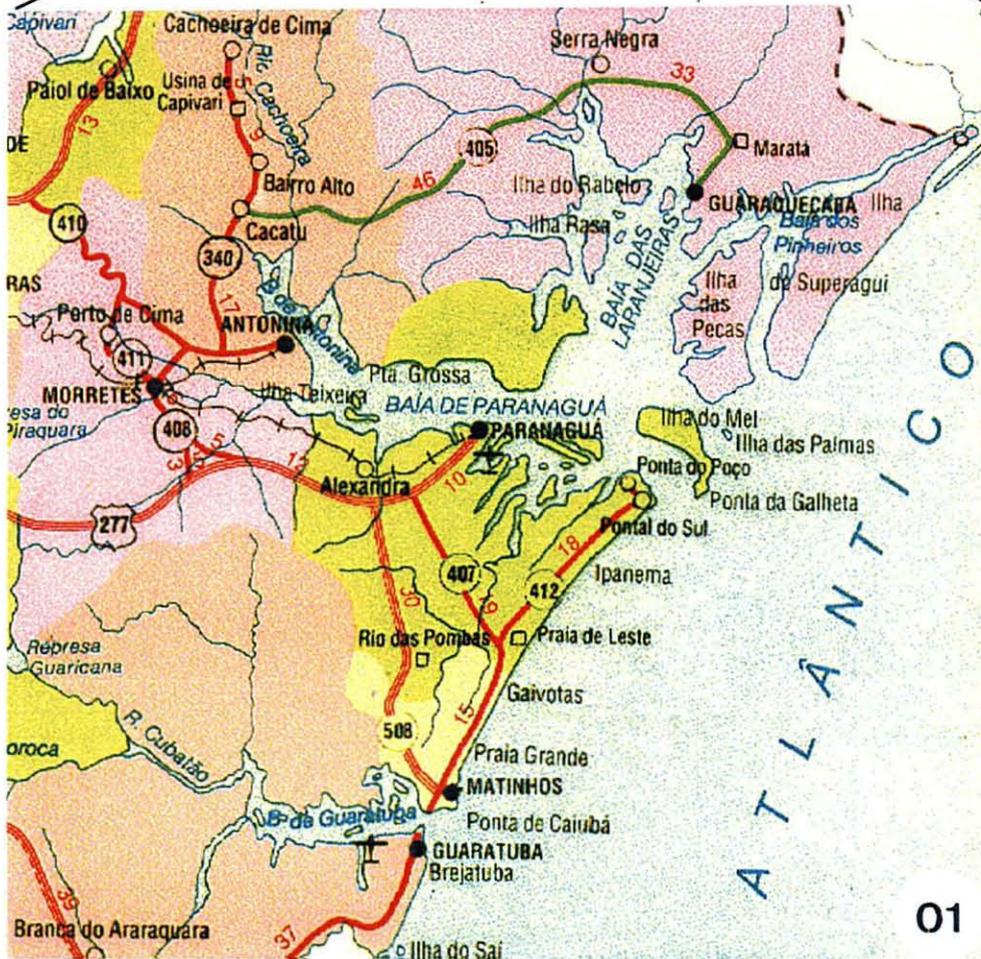
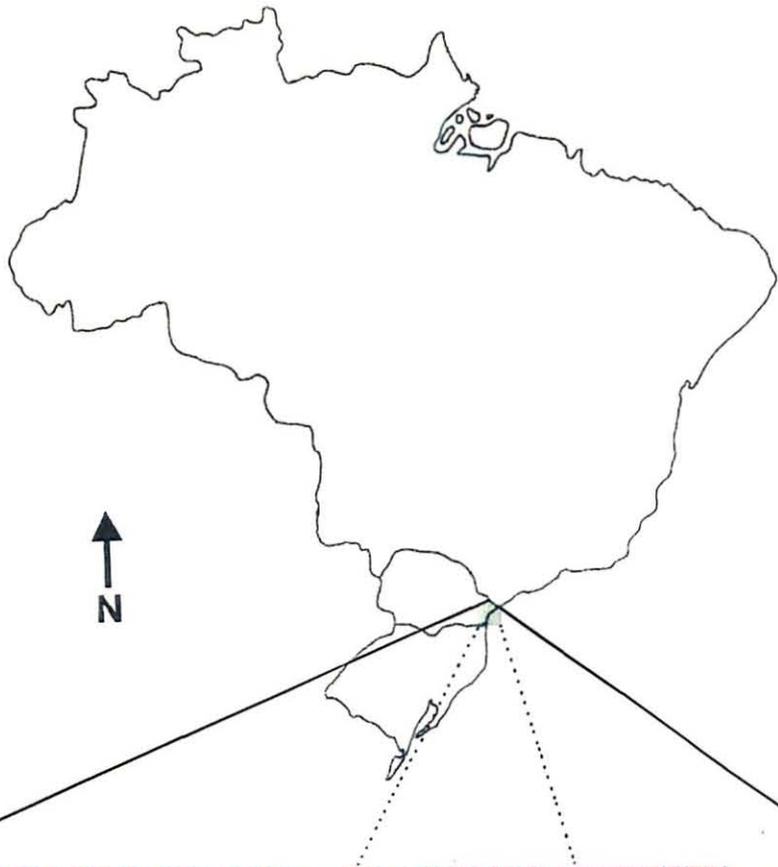




FIGURA 2 - Foto aérea da área de estudo.(ITC/PR) 15.242 mm. 30/06/1980.

declinando rumo ao oceano até 2,5 m, refletindo antigos níveis marinhos de 7 - 8 m e 3 - 1,5 m acima do nível do mar atual. Segundo SUGUIO e TESSLER (1984), as variações no nível relativo do mar são resultados de duas transgressões marinhas, a de Cananéia ( $8 \pm 2$  m - 120.000 AP) e a de Santos ( $4,5 \pm 0,5$  m - 5.100 AP).

O litoral paranaense apresenta dois domínios geológicos principais, o escudo cristalino (Serra do Mar) e a planície litorânea com influência marinha e continental. Vários fatores intervíram na deposição marinha como as fontes de areia, as correntes de deriva litorânea, as variações do nível relativo do mar e as armadilhas para retenção de sedimentos (SUGUIO e TESSLER, 1984). Para a região de Paranaguá, as fontes de areia mais importantes para a formação da planície litorânea parecem estar ligadas às areias provenientes da plataforma continental adjacente (SUGUIO e MARTIN, 1990). Os sedimentos continentais estão associados às encostas como os leques, talus, colúvios e sedimentos fluviais (ANGULO, 1992).

Considerando os dados da Estação Meteorológica de Paranaguá, entre os anos de 1989 a 1994, quando se encontrava em atividade, a área de estudo é climaticamente caracterizada como Af: tropical, superúmido, sem estação seca e isenta de geadas, de acordo com a classificação de Köeppen. A temperatura média anual é de 21,9 °C, sendo que a temperatura média do mês mais quente é acima de 22° C e a do mês mais frio é de 18° C (MAACK, 1981; SILVA, 1990; BRITTEZ, 1994). A precipitação média anual é de 1959,02 mm, sendo janeiro e fevereiro os meses mais chuvosos. Há uma distribuição uniforme das

chuvas ao longo do ano, caracterizando um ambiente bastante úmido. A média anual da umidade relativa do ar é em torno de 85% (IAPAR, 1994; MAACK, 1981). Os solos arenosos são os predominantes na região. O solo foi classificado, nas três áreas estudadas, como espodossolo não hidromórfico, álico, A moderado, textura arenosa, relevo plano. Entretanto, entre as três áreas ocorre diferenças na espessura e profundidade dos horizontes, assim como no grau de consistência do horizonte espódico. Os Anexos 1 e 2 apresentam as características químicas e morfológicas do solo de cada área estudada (cada área representa um estágio sucessional) e os Anexos 3 e 4 a caracterização química e espessura dos horizontes orgânicos (WISNIEWSKI, 1997).

A vegetação que originalmente cobria esta região e as planícies costeiras de um modo geral é classificada como Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas. Esta formação caracteriza-se por ser pouco exuberante, com árvores de porte médio (5 à 20 m. de altura), repetindo quase sempre o mesmo padrão florístico e estrutural por toda a sua extensão (VELOSO, RANGEL e LIMA, 1991). As variações locais podem ocorrer devido aos diferentes níveis do lençol freático. Atualmente, o Parque encontra-se coberto com vegetação em diferentes fases sucessionais, após o abandono das culturas ali praticadas, segundo os moradores locais.

Em estudos anteriores nesse Parque, foram demarcadas três parcelas em três diferentes áreas cuja idade, após o abandono do cultivo, são respectivamente: 14, 27 e 52 anos (ano base de 1997). Em cada uma destas

áreas foram realizados levantamentos florístico e fitossociológico (ZILLER, 1997), além do estudo de ciclagem de nutrientes e de caracterização do solo mineral e da serapilheira acumulada sobre o solo mineral (WISNIEWSKI, 1997). Baseadas nestas informações (ZILLER, 1997), as características das áreas estudadas são descritas a seguir.

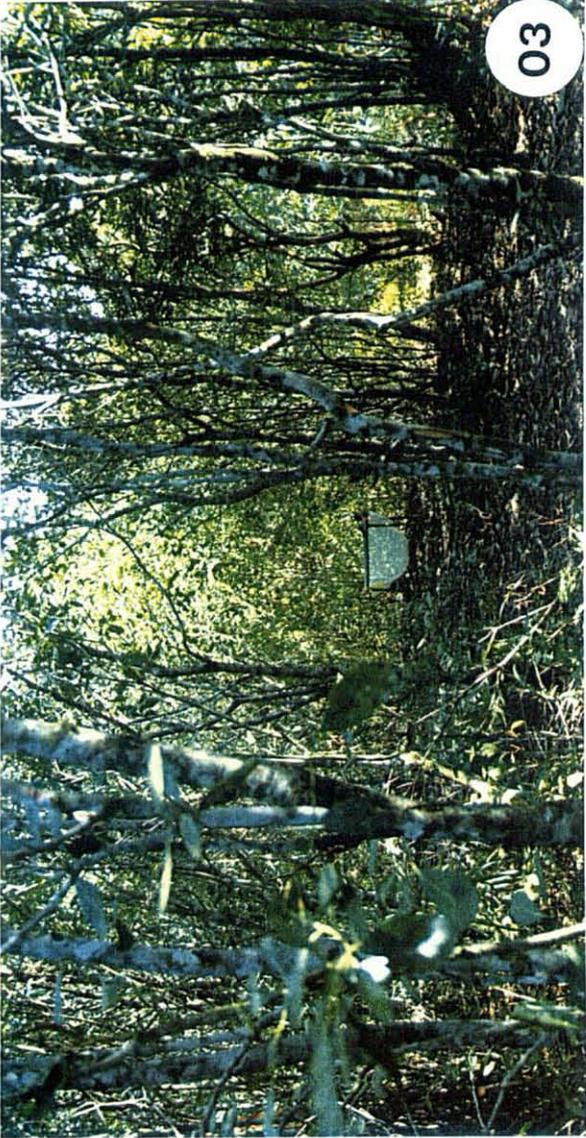
A área de 14 anos (Figura 3) representa o estágio sucessional inicial, com baixa fitodiversidade, composto por 15 espécies arbóreas, sendo que 4 espécies destacam-se pelo seu maior Valor de Importância: *Ilex theezans*, *Ternstroemia brasiliensis*, *Ocotea pulchella* e *Psidium cattleianum*. Dentre essas, *I. theezans* é a espécie predominante na área (Índice de Valor de Importância - IVI = 159,6). As árvores apresentam porte baixo, com altura de 4 m. e diâmetro em torno de 5 cm. A fisionomia da floresta é homogênea e distingue-se apenas um estrato. Ocorrem clareiras, devido ao espaçamento entre as árvores. Essas clareiras são dominadas por líquens (*Cladonia* sp). A família dominante é Aquifoliaceae, seguida de Myrtaceae e Euphorbiaceae.

A área de 27 anos (Figura 4) representa o estágio intermediário do processo sucessional, comportando uma floresta mais desenvolvida, com dois estratos distintos. Não há clareiras e o interior da floresta apresenta-se sombreado e úmido. As árvores são maiores, com altura média de 8 m. e diâmetro médio de 8,3 cm. Observa-se a presença de bromélias e epífitas, que são raras na área de 14 anos. A fitodiversidade é maior, composta de 23 espécies arbóreas. *I. theezans* continua sendo a espécie predominante (IVI = 72,9), porém não tão marcante como na fase anterior. Destacam-se, ainda,

nesta área: *Ternstroemia brasiliense*, *Rapanea venosa*, *Gomidesia fenzliana*; *Clusia criuva*, *Ocotea pulchella*, *Psidium cattleianum* e *Callophyllum brasiliense*. As famílias com maior número de espécies são: Myrtaceae, Myrsinaceae, Aquifoliaceae e Clusiaceae.

Finalmente, a área de 52 anos (Figura 5) representa o estágio mais avançado do processo sucessional estudado, formado por três estratos distintos, com o sub-bosque bastante denso. O solo é coberto por plantas herbáceas, como bromélias e aráceas, além da presença de epífitas e lianas. As árvores apresentam uma altura média de 6,6 m. e um diâmetro médio de 8,8 cm. O número de espécies arbóreas encontradas é de 50, sendo que a espécie mais importante é *Tapirira guianensis* (IVI = 29,1). Destacam-se, ainda, *Ocotea pulchella*, *Myrcia racemosa*, *Euterpe edulis*, *Callophyllum brasiliense*, entre outras. As famílias com maior número de espécies são Myrtaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae e Arecaceae.

- FIGURA 3 - Vista geral da área de estágio sucessional inicial (14 anos) da área estudada no Parque Estadual do Palmito.
- FIGURA 4 - Vista geral da área de estágio sucessional intermediário (27 anos) estudada no Parque Estadual do Palmito.
- FIGURA 5 - Vista geral da área de estágio sucessional avançado (52 anos) estudada no Parque Estadual do Palmito.



## 2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS

Para cada estágio sucessional, foram selecionadas as seguintes espécies, de acordo com o maior Índice de Valor de Importância na área estudada (vide Anexo 5).

Estádio sucessional inicial (14 anos):

*Ilex theezans* Mart ex Reissek (Aquifoliaceae),

*Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae),

*Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae),

*Ternstroemia brasiliensis* Camb. (Theaceae).

Estádio sucessional intermediário (27 anos):

*Ilex theezans* Mart ex Reissek (Aquifoliaceae),

*Ternstroemia brasiliensis* Camb. (Theaceae),

*Rapanea venosa* (DC) Mez. (Myrsinaceae),

*Gomidesia fenzliana* Berg. (Myrtaceae),

*Clusia criuva* (Sald.) Engl. (Clusiaceae),

*Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae),

*Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae),

*Callophyllum brasiliensis* Camb. (Clusiaceae).

Estádio sucessional avançado (52 anos):

*Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae),

*Ocotea aciphylla* (Ness) Mez. (Lauraceae),

*Ocotea pulchella* Mart. (Lauraceae),

*Callophyllum brasiliensis* Camb. (Clusiaceae),

*Pouteria beaurepairei* (Glaz & Raunk) Bachni (Sapotaceae),

*Myrcia racemosa* (Berg.) Kiaerzk (Myrtaceae),

*Ternstroemia brasiliensis* Camb. (Theaceae),

*Pera glabrata* (Schott.) Baill (Euphorbiaceae),

*Ilex theezans* Mart ex Reissek (Aquifoliaceae),

*Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae),

*Gomidesia fenzliana* Berg. (Myrtaceae).

Para cada espécie estudada, em cada estágio sucessional, foram coletados ramos de sol, voltados para a face norte, em abril de 1996. As folhas, localizadas a partir do quarto nó, no sentido ápice-base de cinco diferentes indivíduos, foram coletadas para análise da sua morfologia e determinação do teor de nutrientes. O material foi coletado com podão e, quando necessário, com equipamento de montanhismo. Os ramos foram prensados e exsiccados para a análise da morfologia foliar. De todos os indivíduos amostrados, mediu-se a altura com vara telemétrica e o diâmetro à altura do peito (DAP) com fita diamétrica.

### 2.3 VARIÁVEIS ESTUDADAS

2.3.1 Área Foliar e Índice de Esclerofilia - a área foliar foi calculada a partir da imagem digitalizada em Scanner de mesa, acoplado ao computador pelo programa SIGMASCAN-PRO (1995). Os valores médios, para cada espécie, em cada estágio sucessional, foram calculados para uma amostra de 20 folhas. No caso de folhas compostas, foi considerado o quinto folíolo a partir do ápice, que foi interpretado como folha simples (BONGERS e POMPA, 1988). A classificação da área foliar

seguiu a metodologia proposta por RAUNKIAER, citada por WEBB (1959), que considera as seguintes categorias: 1. nanofilia: 0,25 - 2,25 cm<sup>2</sup>; 2. microfilia: 2,25 - 20,25 cm<sup>2</sup>; 3. notofilia: 20,25 - 45 cm<sup>2</sup>; 4. mesofilia: 45 - 182,25 cm<sup>2</sup>; 5. macrofilia: 182,25 - 1640,25 cm<sup>2</sup>; 6. megafilialia > 1640,25 cm<sup>2</sup>.

O peso seco foi calculado após a secagem de vinte folhas, previamente digitalizadas, em estufa à 65° C e pesadas em balança de precisão. O Índice de esclerofilia, definido pela Área Específica da Folha (WITKOWSKI e LAMONT, 1991) foi calculado baseado na seguinte fórmula:

$$AEF \text{ (cm}^2\text{/g)} = \frac{\text{ÁREA FOLIAR (cm}^2\text{)}}{\text{PESO FOLIAR (g)}}$$

Quanto menor o valor do índice, maior é a esclerofilia da folha. Entretanto, os autores da fórmula mencionada não estipulam limites para a esclerofilia e mesofilia. Por esta razão, também usou-se o Índice de Esclerofilia (IE) proposto por RIZZINI (1976). Este autor determina que o valor para esclerofilia é  $\geq 0,6$ , enquanto que para mesofilia é  $< 0,6$ .

$$IE = \frac{\text{PESO SECO (g)}}{2 \times \text{ÁREA FOLIAR (cm}^2\text{)}}$$

2.3.2 Morfologia Externa - com o material fresco e/ou exsiccado, foram examinados, para cada espécie, em cada estágio sucessional, os seguintes caracteres: lâmina (forma e simetria), base e ápice (forma), ausência ou presença de pecíolo, tricomas e glândulas (presença e posição), venação e filotaxia, com base na classificação de HICKEY (1973).

2.3.3 Anatomia Foliar - secções de 1 cm<sup>2</sup> de área da região mediana da folha de cinco folhas de diferentes indivíduos, por espécie, em cada estágio sucessional, foram fixadas em F.A.A. 50% (formol, ácido acético e álcool 50%), conservadas em álcool 50% (JOHANSEN, 1940) e processadas utilizando-se a técnica de montagem de lâminas semi-permanentes e permanentes.

Para a montagem de lâminas semi-permanentes, o material vegetal foi cortado transversalmente com lâmina de barbear, clarificado em hipoclorito de sódio 10%, corado com azul de toluidina 0,5% solução aquosa, montado em gelatina glicerinada e vedado com esmalte de unha incolor (DOP e GAUTIER, 1928). Para cada indivíduo, de cada espécie, foram medidas os seguintes tecidos e camadas: parênquima paliçádico, parênquima lacunoso, cutícula da face adaxial e face abaxial da epiderme, faces abaxial e adaxial da epiderme, número de estratos de tecido clorofiliano, esclerênquima e demais tecidos-ocorrentes.

Não foi considerada a diferença ontogenética, nas medições ou análises, entre epiderme múltipla e hipoderme, uma vez que não foi possível o estudo ontogenético destes tecidos. Considerou-se apenas a presença da camada abaixo da epiderme sendo nomeada de camada sub-epidérmica. A medição dos tecidos foi feita em microscópio fotônico, com auxílio de ocular micrométrica. A montagem de lâminas permanentes, para a descrição anatômica, seguiu as técnicas convencionais para glicolmetacrilato (FEDER e O'BRIEN, 1968).

Posteriormente, realizou-se o seccionamento em micrótomo rotatório Spencer-820, na espessura de 8  $\mu$ m. As secções transversais foram coradas com fucsina básica e azul de astra em solução aquosa, seca em estufa à 40° C. e

montadas entre lâmina e lamínula em Entellan.

Para o estudo da epiderme, secções medianas das folhas de cinco indivíduos diferentes, de cada espécie, por estágio sucessional, foram processadas de acordo com as seguintes técnicas:

a. modelagem com esmalte de unha incolor (para evidenciar a presença e densidade dos estômatos) - A densidade estomática foi determinada através da contagem dos estômatos situados numa área de  $1 \text{ mm}^2$ , utilizando-se 20 campos, 4 por indivíduo, na face abaxial da folha, na região mediana do limbo.

b. dissociação de epiderme (para evidenciar os tipos e a medição do tamanho dos estômatos presentes) - utilizou-se uma solução de ácido acético e água oxigenada 30 vol. 1:1, numa temperatura de  $60^\circ \text{C}$ , com tempo variável (5 a 10 dias dependendo da espécie), corada, posteriormente, com safranina 0,5 %, em solução aquosa (FRANKLIN, 1945). Após a montagem das lâminas, o material foi analisado em microscópio fotônico, sendo as fotomicrografias obtidas com máquina fotográfica acoplada ao microscópio e desenhos feitos em câmara clara.

Para cada espécie, foi medido o comprimento de 20 estômatos, escolhidos aleatoriamente. A montagem de lâminas permanentes e semi-permanentes, assim como a interpretação destas, e a confecção de fotos e desenhos, foram realizados no Laboratório de Microtécnicas e no Laboratório de Botânica Estrutural do Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas.

c. Microscopia Eletrônica de Varredura - o material foi fixado em F.A.A. 50%, desidratado em série etanólica crescente até etanol absoluto, seco via ponto crítico com  $\text{CO}_2$  em equipamento Balzers CPD-010 (SILVEIRA, 1989). As amostras

foram montadas em suporte metálico, fixadas com uma mistura de esmalte incolor e 0,4 g. de grafite, metalizadas com ouro, à vácuo, em equipamento Balzers Sputtering SCD-030. As observações e fotos foram realizadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Philips 505, no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR.

2.3.4 Epifilia - As folhas quando mensuradas para área foliar foram também avaliadas visualmente quanto à presença de indivíduos epífilos. A avaliação foi qualitativa (ausência/presença). Utilizou-se também a análise da superfície foliar em microscopia eletrônica de varredura, descrita no item c da anatomia foliar.

2.3.5 Teores de Nutrientes Foliare - Para cada espécie estudada, por estágio sucessional, coletou-se folhas a partir do quarto nó, no sentido ápice-base, de ramos de cinco indivíduos diferentes. As folhas foram secas à 60°C, até peso constante, moídas em moinho Wiley, homogeneizadas e submetidas à análise química para a determinação dos teores dos seguintes nutrientes: Nitrogênio (N), Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Sódio (Na), Carbono (C), Ferro (Fe), Manganês (Mn), Cobre (Cu) e Zinco (Zn) utilizando-se a metodologia descrita por HILDEBRAND (1976).

As amostras foram combinadas duas a duas, totalizando 3 amostras por espécie, por estágio sucessional, devido à insuficiência de material vegetal de algumas espécies. A determinação do N foi feita pelo processo macro Kjeldahl. Os demais elementos foram determinados após digestão em mufla (via seca) à 500°C e solubilização em HCl 10% e as leituras foram realizadas em espectrofotômetro de absorção atômica 2380 Perkin-Elmer. O Fósforo foi determinado no mesmo

extrato, pelo método colorimétrico vanadato-molibdato de amônio (cor amarela), sendo as leituras feitas em espectrofotômetro UV/VIS 554 Perkin-Elmer. O Carbono total foi determinado pelo método de Walkley e Black (1965), via úmida. As amostras foram analisadas no Laboratório de Nutrição de Plantas do Departamento de Solos, UFPr, com exceção do Carbono que foi analisado no Laboratório de Solos e Tecnologia Vegetal do Instituto Agronômico do Paraná, Londrina, PR.

2.3.6 Análise estatística - foram calculadas as médias e desvio padrão de todas as variáveis quantitativas. Para a análise dos três estádios sucessionais foi utilizada a técnica estatística de Análise de Variância Multivariada (MANOVA) para comparar mais de dois grupos independentes em função de várias variáveis. Para a comparação das espécies arbóreas dos três estádios sucessionais assumiu-se que os grupos possuem a mesma matriz de covariância. Assim, a hipótese que se desejou testar é de que não há efeito significativo da idade dos estádios (E) para o conjunto de variáveis observadas, ou seja:  $H_0: E_1 = E_2 = E$ . Para testar esta 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 verificação das diferenças significativas de forma pareada entre as áreas foi utilizado o teste de comparação múltipla LSD (menor diferença significativa).

### 3 RESULTADOS

As alturas médias variaram de 3,9 à 12,3 m, enquanto que os diâmetros médios das espécies estudadas variaram de 5,1 à 19,2 cm, considerando todos os estádios sucessionais (Tabela 1). Considerando-se as médias obtidas, tanto para altura como para diâmetro, percebe-se que as maiores diferenças foram com a variável DAP (Tabela 1).

A classe de tamanho notófila é predominante nos estádios intermediário e avançado, não havendo predominância entre microfilia e notofilia no estágio inicial. Nos estádios intermediário e avançado ocorre a inclusão de uma espécie da classe mesófila (Tabela 2).

Considerando a Área Específica Foliar (AEF) como Índice de Esclerofilia (Tabela 2), observa-se um aumento no AEF e conseqüentemente um aumento no índice de esclerofilia ao longo do gradiente sucessional (Figura 6). A diferença entre os estádios inicial e avançado é estatisticamente significativa ( $p < 0,05$ ) para os valores médios de AEF (Anexo 6).

Os valores médios da densidade estomática de cada estágio sucessional diminuem ao longo da sucessão e são estatisticamente diferentes entre si ( $p < 0,05$ ; Tabela 3; Anexo 6) e são inversamente proporcionais à idade do estágio. Já o comprimento dos estômatos não apresenta o mesmo comportamento evidenciado para a densidade estomática (Tabela 3).

Os valores médios das medidas dos diversos tecidos que compõem a folha, por espécie e para cada estágio sucessional são apresentados na Tabela

TABELA 1. ALTURA E DIÂMETROS DA ALTURA DO PEITO (DAP) MÉDIOS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, NOS DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO. (N = 5)

Espécie	Altura (m)	D.A.P. (cm)
<i>Estádio inicial</i>		
<i>Psidium cattleianum</i>	3.9 (0.2)	4.7 (0.8)
<i>Ocotea pulchella</i>	4.5 (0.9)	3.9 (0.3)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	4.1 (0.7)	5.8 (1.2)
<i>Ilex theezans</i>	4.7 (0.4)	8.0 (2.1)
Média	4.3 (0.6)	5.6 (2.0)
<i>Estádio intermediário</i>		
<i>Psidium cattleianum</i>	5.1 (0.8)	5.2 (0.9)
<i>Ocotea pulchella</i>	6.6 (1.1)	5.8 (1.3)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	5.0 (0.5)	6.9 (1.9)
<i>Ilex theezans</i>	5.1 (0.5)	5.1 (1.0)
<i>Rapanea venosa</i>	6.0 (1.7)	5.1 (1.4)
<i>Clusia criuva</i>	6.4 (1.4)	7.3 (3.5)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	5.8 (0.7)	8.0 (1.6)
<i>Callophyllum brasiliense</i>	5.2 (1.3)	3.7 (0.5)
Média	5.6 (1.1)	5.9 (2.0)
<i>Estádio avançado</i>		
<i>Amaioua guianensis</i>	5.9 (1.2)	6.0 (1.3)
<i>Callophyllum brasiliense</i>	11.1 (3.4)	16.0 (8.5)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	5.7 (0.6)	9.9 (3.4)
<i>Ilex theezans</i>	7.1 (1.0)	10.2 (4.3)
<i>Myrcia racemosa</i>	5.5 (0.2)	7.6 (1.8)
<i>Ocotea aciphylla</i>	11.0 (3.6)	13.7 (7.1)
<i>Ocotea pulchella</i>	12.4 (2.0)	19.2 (1.1)
<i>Pera glabrata</i>	6.7 (0.6)	9.3 (1.2)
<i>Pouteria beaurepairei</i>	9.2 (1.3)	11.6 (3.8)
<i>Tapirira guianensis</i>	9.7 (2.0)	13.6 (5.0)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	6.4 (0.5)	9.2 (2.6)
Média	8.2 (2.9)	11.5 (5.4)

TABELA 2 - ÁREA FOLIAR, TAMANHO FOLIAR, BASEADO NA CLASSIFICAÇÃO DE RAUNKIAUER E ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO. (N = 20).

Espécie	Área foliar (cm <sup>2</sup> )	Clas. Tamanho	AEF (cm <sup>2</sup> /g)
Estádio inicial			
<i>Psidium cattleianum</i>	22,81 (4,98)	notófila	53,53 (13,92)
<i>Ocotea pulchella</i>	6,77 (2,45)	micrófila	67,93 (5,00)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	10,91 (1,78)	micrófila	42,80 (7,71)
<i>Ilex theezans</i>	22,08 (5,94)	notófila	71,27 (22,95)
Média	15,74 (8,11)		58,73 (17,92)
Estádio intermediário			
<i>Psidium cattleianum</i>	21,22 (4,87)	notófila	74,60 (50,83)
<i>Ocotea pulchella</i>	4,57 (1,34)	micrófila	94,48 (38,09)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	19,64 (4,17)	micrófila	60,30 (11,56)
<i>Ilex theezans</i>	31,34 (8,31)	notófila	83,99 (12,43)
<i>Rapanea venosa</i>	27,34 (8,85)	notófila	73,71 (13,17)
<i>Clusia criuva</i>	29,05 (6,93)	notófila	55,65 (5,41)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	24,75 (4,76)	notófila	66,36 (10,15)
<i>Callophyllum brasiliense</i>	49,00 (12,61)	mesófila	89,83 (30,97)
Média	25,86 (13,69)		71,70 (25,13)
Estádio avançado			
<i>Amaloua guianensis</i>	47,18 (18,22)	mesófila	108,64 (20,52)
<i>Callophyllum brasiliense</i>	42,56 (15,53)	notófila	83,95 (16,33)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	32,03 (6,57)	notófila	75,82 (9,85)
<i>Ilex theezans</i>	27,97 (10,25)	notófila	76,34 (11,65)
<i>Myrcia racemosa</i>	22,60 (5,28)	notófila	138,69 (13,85)
<i>Ocotea aciphylla</i>	20,53 (4,91)	notófila	82,41 (12,77)
<i>Ocotea pulchella</i>	5,07 (1,93)	micrófila	91,56 (17,40)
<i>Pera glabrata</i>	16,04 (7,10)	micrófila	76,14 (6,02)
<i>Pouteria beaurepairei</i>	35,61 (12,86)	notófila	89,35 (13,45)
<i>Tapirira guianensis</i>	23,19 (8,02)	notófila	82,56 (37,48)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	15,92 (5,01)	micrófila	59,46 (8,57)
Média	26,25 (15,32)		87,72 (26,05)

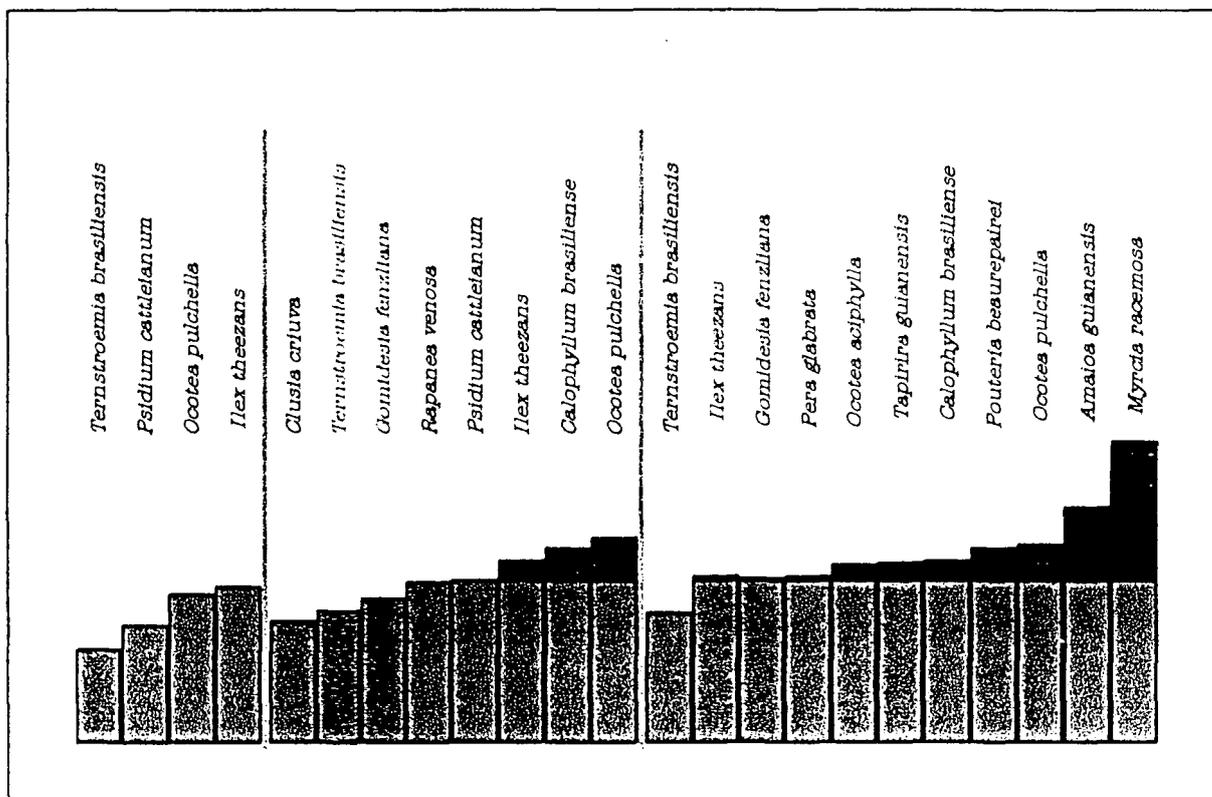


FIGURA 6 - Área Específica Foliar (AEF), como Índice de Esclerofilia, de cada espécie estudada. Os três grupos separados por uma linha vertical correspondem (da esquerda para a direita) aos estádios sucessionais inicial, intermediário e avançado.

4.

A Tabela 5 apresenta uma comparação da morfologia foliar das diferentes espécies estudadas. Uma vez que não há diferenças marcantes na morfologia externa foliar de espécies que se repetem em mais de um estágio sucessional, esta tabela não apresenta uma descrição por estágio sucessional.

A seguir, as análises da morfologia e anatomia foliar de cada espécie estudada são descritas. Quando uma espécie ocorre em mais de um estágio sucessional, as diferenças são evidenciadas.

TABELA 3 - COMPRIMENTO DOS ESTÔMATOS E DENSIDADE ESTOMÁTICA, POR ESPÉCIE E POR ESTÁDIO SUCESSIONAL. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO. (COMPRIMENTO DO ESTÔMATO N = 20; DENSIDADE ESTOMÁTICA N=40)

Espécie	Comprimento Estômato ( $\mu\text{m}$ )	Dens. estomática ( $\text{mm}^2$ )
Estádio inicial		
<i>Psidium cattleianum</i>	27,5 (3,6)	647,9 (141,1)
<i>Ocotea pulchella</i>	25,2 (1,9)	498,7 (84,7)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	31,4 (2,8)	318,1 (74,1)
<i>Plex theezans</i>	29,8 (1,9)	541,2 (95,8)
Média	28,5	503
Estádio intermediário		
<i>Psidium cattleianum</i>	25,1 (1,9)	588,3 (94,8)
<i>Ocotea pulchella</i>	22,9 (2,0)	497,0 (77,7)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	31,3 (3,1)	249,1 (61,8)
<i>Plex theezans</i>	24,1 (1,5)	413,7(87,8)
<i>Rapanea venosa</i>	36,3 (2,7)	196,6 (49,0)
<i>Clusia criuva</i>	32,0 (1,4)	185 (37,8)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	23,5 (2,0)	600 (126,0)
<i>Callophyllum brasiliense</i>	33,0 (2,9)	192,9(58,5)
Média	29,8	365
Estádio avançado		
<i>Amaloua guianensis</i>	23,9 (1,4)	226,2 (63,1)
<i>Callophyllum brasiliense</i>	33,5 (1,8)	218,3 (54,7)
<i>Gomidesia fenzliana</i>	22,4 (1,1)	450 (70,2)
<i>Plex theezans</i>	27,1 (2,5)	400,8 (58,2)
<i>Myrcia racemosa</i>	16,9 (2,1)	484,1 (97,5)
<i>Ocotea aciphylla</i>	21,7 (1,0)	343,7 (79,3)
<i>Ocotea pulchella</i>	24,2 (1,4)	465 (86,5)
<i>Pera glabrata</i>	27,5 (1,9)	234,5 (64,0)
<i>Pouteria beaurepairei</i>	22,3 (1,1)	268,7 (56,1)
<i>Tapirira guianensis</i>	25,2 (1,7)	355,4 (67,7)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	29,8 (2,6)	236,6 (42,0)
Média	24,6	334

## *Psidium cattleianum*

### Morfologia foliar

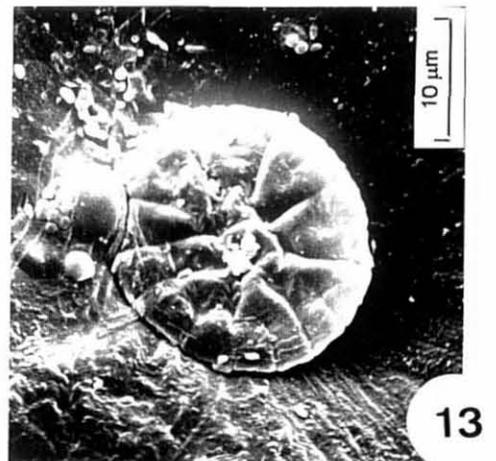
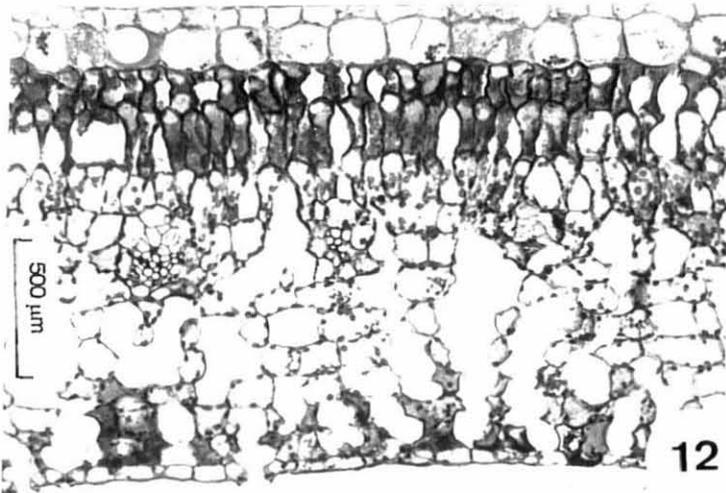
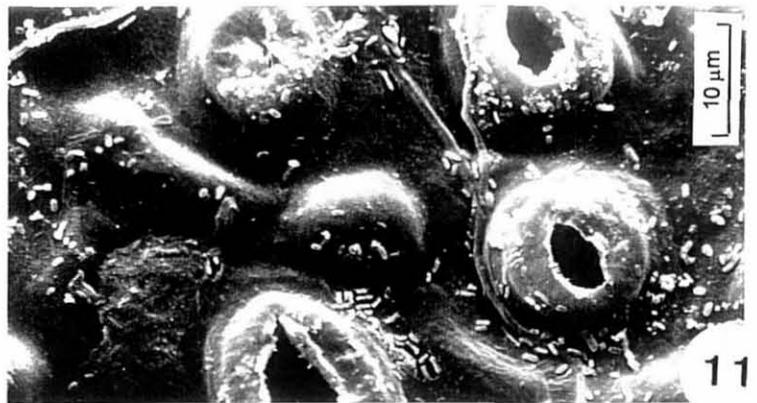
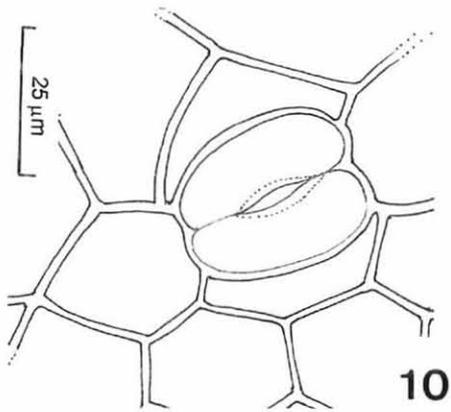
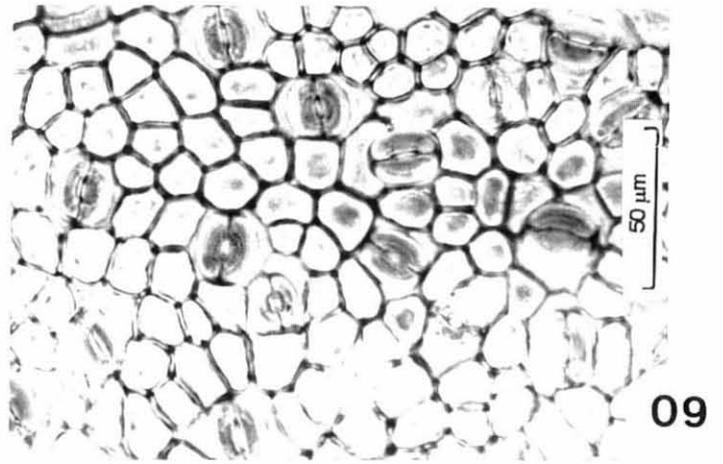
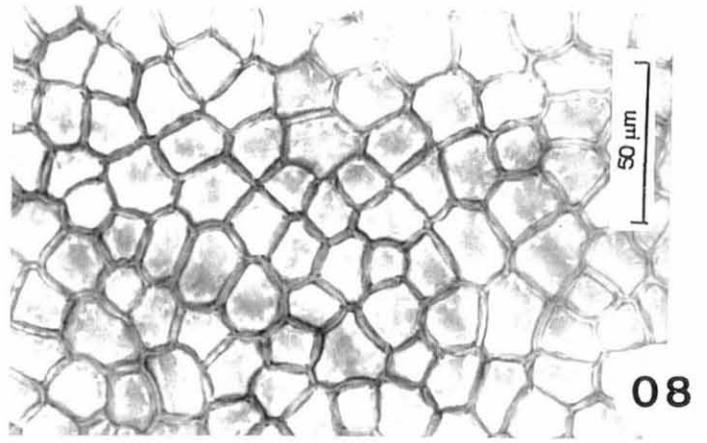
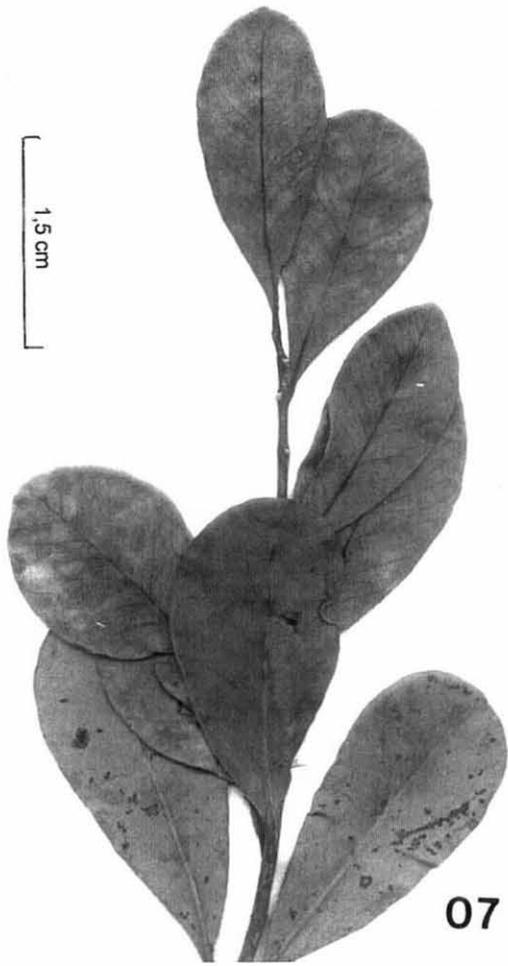
A folha é simples, simétrica, com forma obovada, base cuneada e ápice obtuso e a textura coriácea (Figura 7). A margem é lisa. O pecíolo é normal, a filotaxia oposta cruzada e a venação do tipo pinada campodódroma brochidódroma.

### Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada, nas duas faces. Na face adaxial da epiderme, ocorre uma camada sub-epidérmica composta por células maiores que as epidérmicas, sem cloroplastos (Figura 12). A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é mais espessa que a cutícula da face abaxial (Tabela 4). Em vista superficial, a parede celular das células epidérmicas comuns apresenta-se reta, em ambas as faces da folha (Figuras 8 e 9). Na face adaxial da epiderme observa-se na parede periclinal externa regiões fracamente coradas (Figura 8). Os estômatos, do tipo paracítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figuras 9, 10 e 11). Os tricomas glandulares (Figura 13) ocorrem em ambas as faces da epiderme. Em relação ao tamanho foliar, as folhas são micrófilas nos 2 estádios sucessionais (Tabela 4).

O mesofilo é dorsiventral, formado por parênquima paliádico com 2 a 3 estratos celulares no estágio sucessional inicial e cerca de 2 estratos no estágio intermediário. O parênquima lacunoso com 9 a 10 estratos de células nos dois estádios sucessionais. Os feixes vasculares estão acompanhados por feixes de fibras. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio, do tipo drusas, assim como as estruturas secretoras estão presentes no mesofilo (Figura 12).

- Figura 7 - Aspecto geral do ramo de *Psidium cattleianum*.
- Figura 8 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de *Psidium cattleianum*, em microscopia fotônica.
- Figura 9 - Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar de *Psidium cattleianum*, em microscopia fotônica.
- Figura 10 - Desenho esquemático do estômato de *Psidium cattleianum*.
- Figura 11 - Vista frontal da face abaxial da epiderme, evidenciando os estômatos de *Psidium cattleianum*, em microscopia eletrônica de varredura.
- Figura 12 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Psidium cattleianum*, em microscopia fotônica.
- Figura 13 - Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar, evidenciando tricoma glandular de *Psidium cattleianum*, em microscopia eletrônica de varredura.



## *Ocotea pulchella*

### Morfologia foliar

A folha é simples, simétrica, com forma elíptica, base aguda ápice agudo e textura coriácea. A margem é lisa. O pecíolo é normal, a filotaxia alterna e a venação do tipo pinada campódroma brochidódroma (Figura 14).

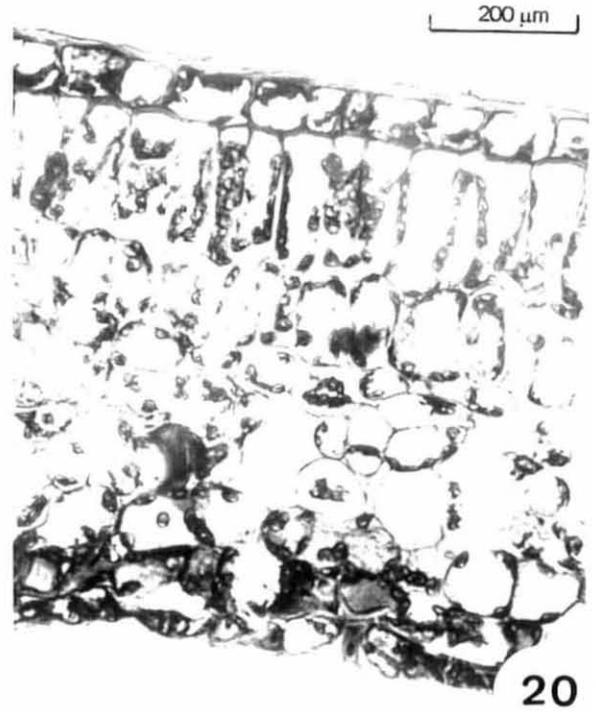
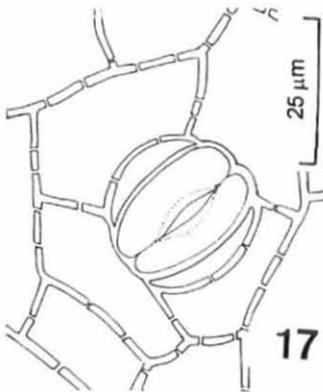
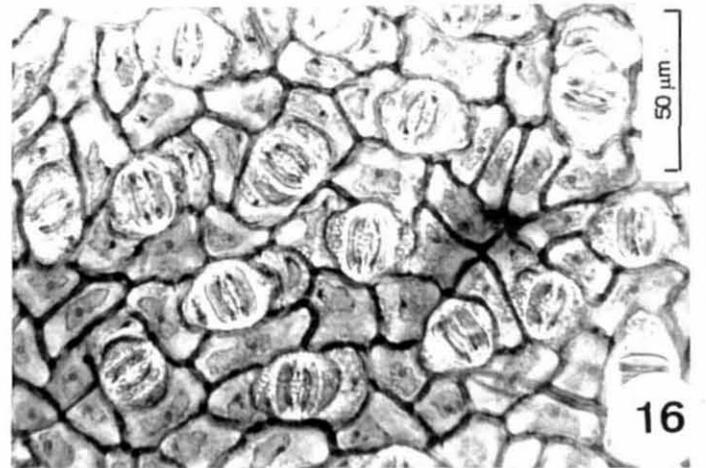
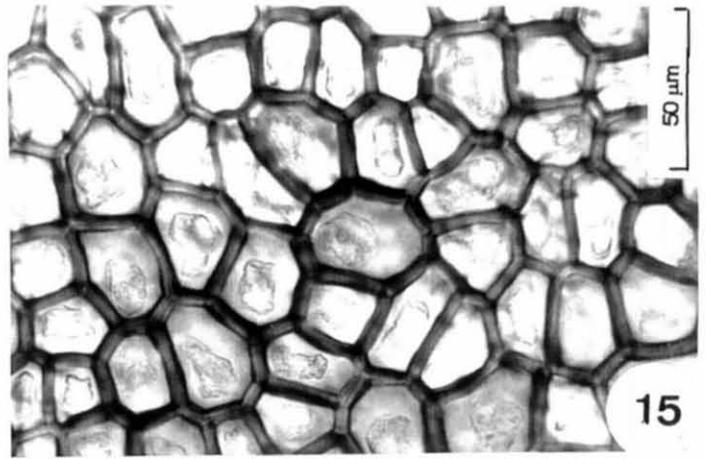
### Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada. A face adaxial da epiderme é formada por células maiores que as células que compõem a face abaxial (Tabela 4). A parede periclinal interna das células de ambas as faces da epiderme apresentam reforços (Figura 19 e 20). As células epidérmicas comuns, em ambas as faces da epiderme, apresentam paredes celulares levemente sinuosas, interrompidas por campos de pontuação primários (Figuras 15,16 e 17). A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é mais espessa que a cutícula da face abaxial (Tabela 4). Os estômatos do tipo paracítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figuras 16 e 17). Os tricomas tectores (Figura 18) estão presentes na face abaxial da epiderme.

O mesofilo é dorsiventral, formado por parênquima paliádico com 2 a 3 estratos de células nos estádios inicial e intermediário e por 2 estratos de células no estágio avançado e por parênquima lacunoso com 5 a 6 estratos de células, em todos os estádios, em secção transversal (Figura 20). Os feixes vasculares estão envolvidos por uma bainha esclerênquimática que estende-se até a epiderme em ambas as faces, caracterizando uma extensão de bainha do feixe vascular (Figura 19). Encontram-se dispersos no mesofilo idioblastos grandes,

com conteúdo escuro, provavelmente sendo compostos fenólicos.

- Figura 14 - Aspecto geral do ramo de *Ocotea pulchella*.
- Figura 15 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de *Ocotea pulchella*, em microscopia fotônica.
- Figura 16 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Ocotea pulchella*, em microscopia fotônica.
- Figura 17 - Desenho esquemático do estômato de *Ocotea pulchella*.
- Figura 18 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando tector de *Ocotea pulchella*, em microscopia eletrônica de varredura.
- Figura 19 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando a extensão de bainha do feixe vascular de *Ocotea pulchella*, em microscopia fotônica.
- Figura 20 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Ocotea pulchella*, em microscopia fotônica.



## *Ternstroemia brasiliensis*

### Morfologia foliar

A folha é simples, simétrica, com forma obovada, base cuneada e ápice agudo. A textura é coriácea. A margem é serrada, do terço superior da folha até o ápice (Figura 21). O pecíolo é normal, a filotaxia alterna e a venação do tipo pinada campódroma brochidódroma.

### Anatomia foliar

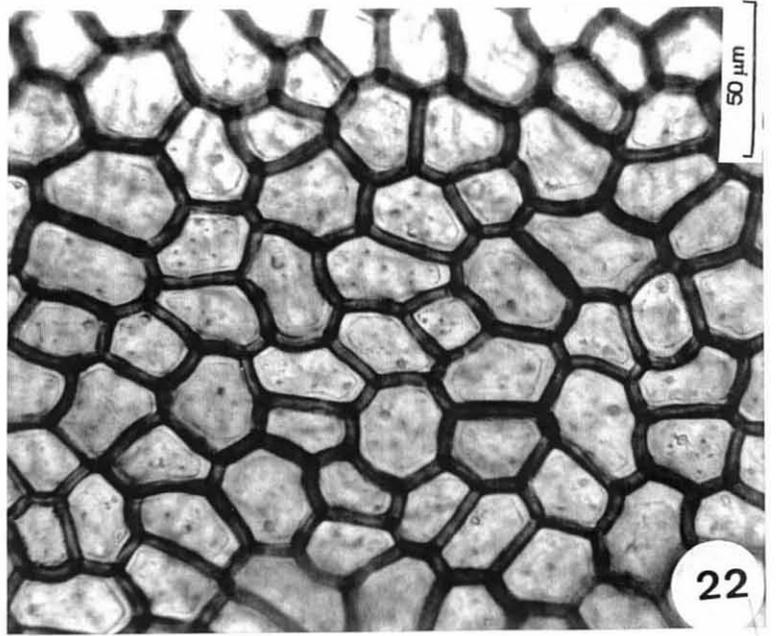
A epiderme é uniestratificada. A face adaxial possui células maiores do que as células da face abaxial, quando observadas em secção transversal (Tabela 4). Em vista frontal, as células epidérmicas comuns apresentam paredes retas a levemente sinuosas (Figura 22). A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é mais espessa que a cutícula da face abaxial (Tabela 4) e em ambas as faces ocorre estrias cuticulares. Além disso, ocorre entre as células epidérmicas as flanges cuticulares. Os estômatos, do tipo anomocítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figuras 23 e 26).

O mesofilo é dorsiventral, formado por parênquima paliçádico com 2 a 3 estratos de células no estágio sucessional inicial e por 1 estrato de células nos demais estádios e por parênquima lacunoso com 14 à 16 estratos de células em todos os estádios. (Figura 24). Os feixes vasculares estão envoltos por fibras, além da presença de esclereídes espalhados no mesofilo (Figura 25). Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio, do tipo drusas, estão presentes no mesofilo.

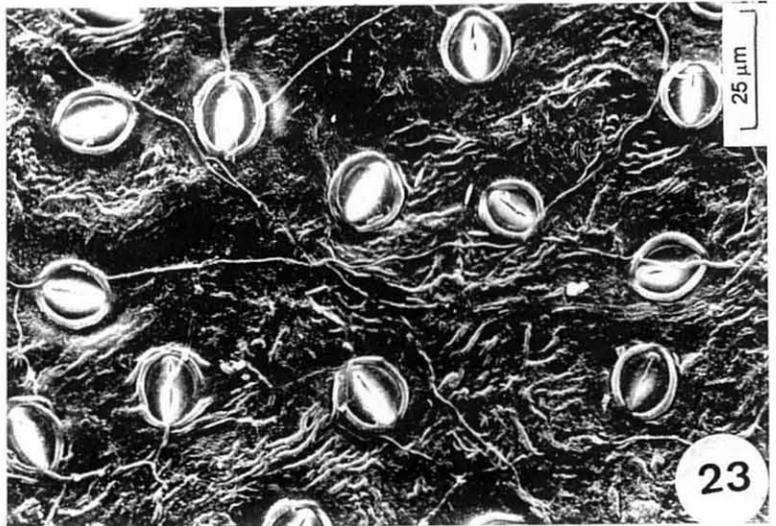
- FIGURA 21 - Aspecto geral do ramo de *Ternstroemia brasiliensis*.
- FIGURA 22 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de *Ternstroemia brasiliensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 23 - Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar de *Ternstroemia brasiliensis*, em microscopia eletrônica de varredura.
- FIGURA 24 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Ternstroemia brasiliensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 25 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando esclereíde de *Ternstroemia brasiliensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 26 - Desenho esquemático do estômato de *Ternstroemia brasiliensis*.



21



22



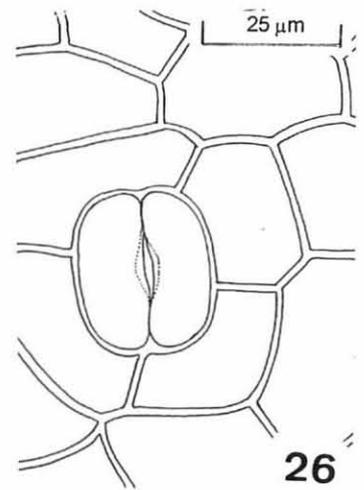
23



24



25



26

## *Ilex theezans*

### Morfologia foliar

A folha é simples, simétrica, com forma obovada, base aguda e ápice retuso. A margem é lisa (Figura 27). O pecíolo é normal, a filotaxia alterna, textura coriácea e a venação do tipo pinada campódromo brochidóromo.

### Anatomia foliar

Esta espécie apresenta epiderme uniestratificada. A face adaxial possui células maiores que as células da face abaxial (Tabela 4), quando observadas em secção transversal. Em ambas as faces da epiderme, observa-se células grandes, com conteúdo escuro, entre as células epidérmicas comuns (Figura 30). Em vista frontal, as células epidérmicas comuns apresentam parede celular intensamente sinuosa, em ambas as faces da epiderme (Figuras 28 e 31). A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é mais espessa que a cutícula da face abaxial (Tabela 4) e em ambas as faces ocorre a camada de estrias cuticulares (Figura 29). Os estômatos, do tipo anomocítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figura 28).

O mesofilo é dorsiventral (Figura 30), formado por parênquima paliádico com 2 a 3 estratos de células no estágio sucessional inicial e por 1 à 2 estratos de células nos demais estádios e por 9 a 12 estratos de parênquima lacunoso nos três estádios. Os feixes vasculares espalhados no mesofilo são acompanhados por feixes de fibras. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio, do tipo drusas, estão presentes no mesofilo.

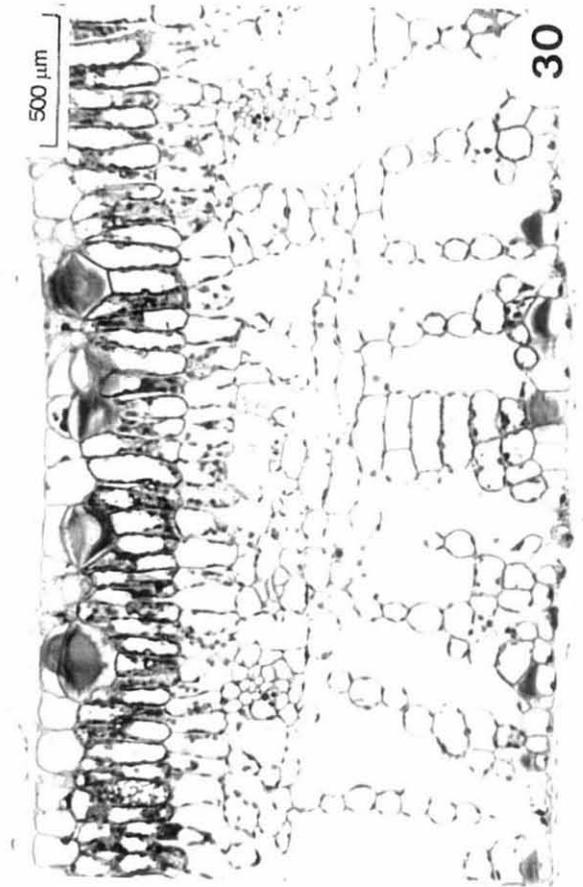
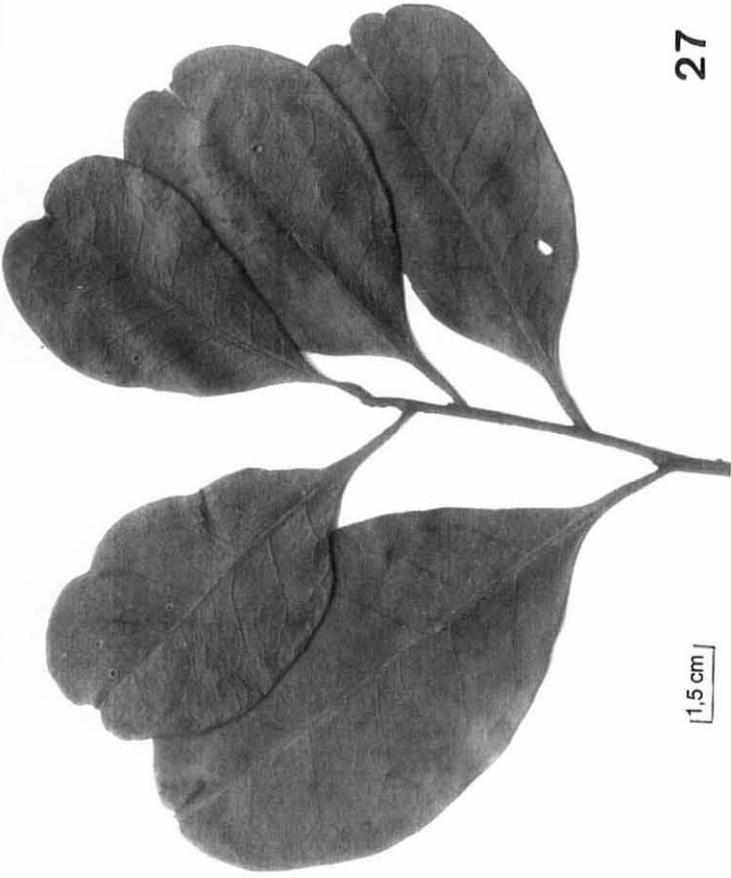
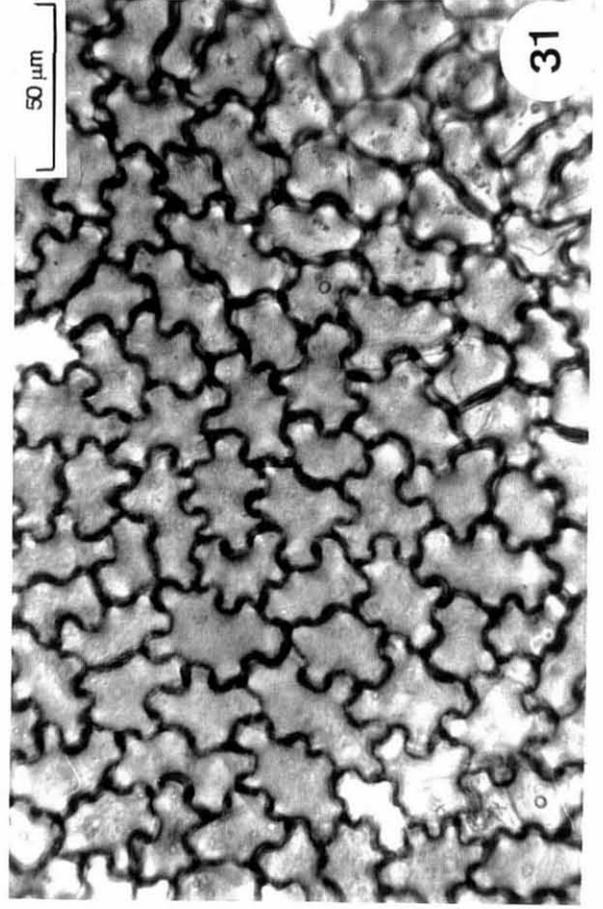
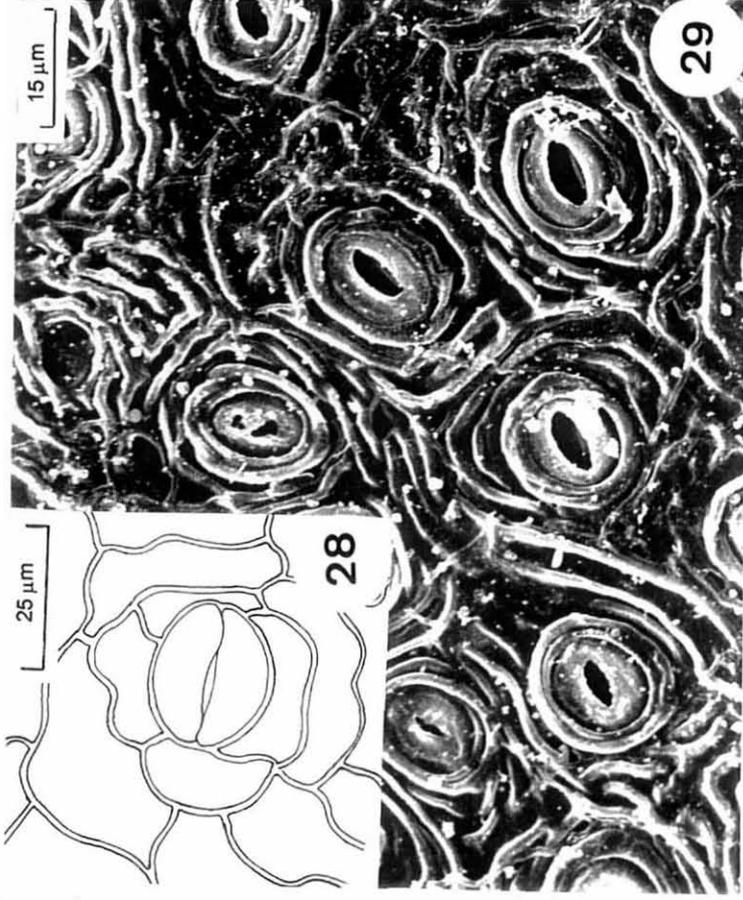
FIGURA 27 - Aspecto geral do ramo de *Illex theezans*.

FIGURA 28 - Desenho esquemático do estômato de *Illex theezans*.

FIGURA 29 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando as estrias cuticulares de *Illex theezans*, em microscopia eletrônica de varredura.

FIGURA 30 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Illex theezans*, em microscopia fotônica.

FIGURA 31 - Vista frontal da face adaxial da epiderme foliar de *Illex theezans*, em microscopia fotônica.



## *Rapanea venosa*

### Morfologia foliar

A folha simples, simétrica, com forma obovada, base aguda e ápice agudo (Figura 32). A margem é lisa e a textura coriácea. O pecíolo é normal, a filotaxia alterna e a venação do tipo pinada campidódrôma brochidódrôma.

### Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada, sendo que a face adaxial é mais espessa do que a face abaxial (Tabela 4), em secção transversal. Em vista superficial, as células epidérmicas comuns apresentam parede celular intensamente sinuosa (Figura 33). Entre as células epidérmicas, encontram-se células maiores, com conteúdo escuro, provavelmente, compostos fenólicos. A cutícula que recobre a face adaxial é também mais espessa do que a face abaxial (Tabela 4) e ambas as faces apresentam estrias cuticulares (Figuras 33 e 36). Os estômatos, do tipo anomocítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figura 34). Os tricomas glandulares (Figura 35) ocorrem em ambas as faces da epiderme.

O mesofilo é dorsiventral, formado por parênquima paliçádico, composto por 1 estrato de células e por parênquima lacunoso, com cerca de 9 estratos de células, em secção transversal. Os feixes vasculares maiores estão envoltos por uma bainha de esclerênquima. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (drusas), assim como as estruturas secretoras, estão presentes no mesofilo (Figura 37).

FIGURA 32 - Aspecto geral do ramo de *Rapanea venosa*.

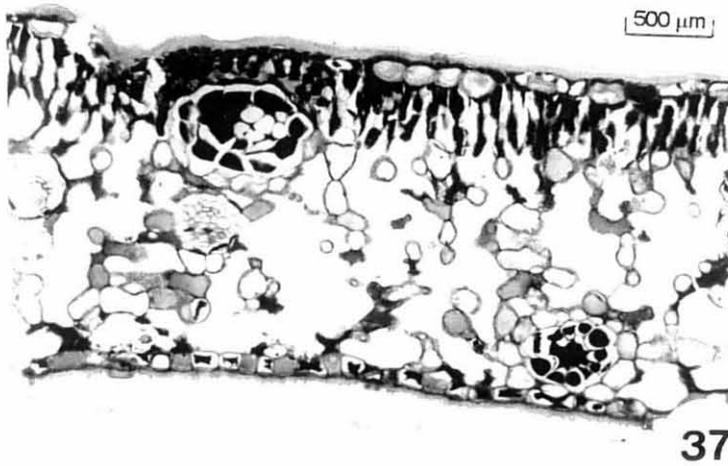
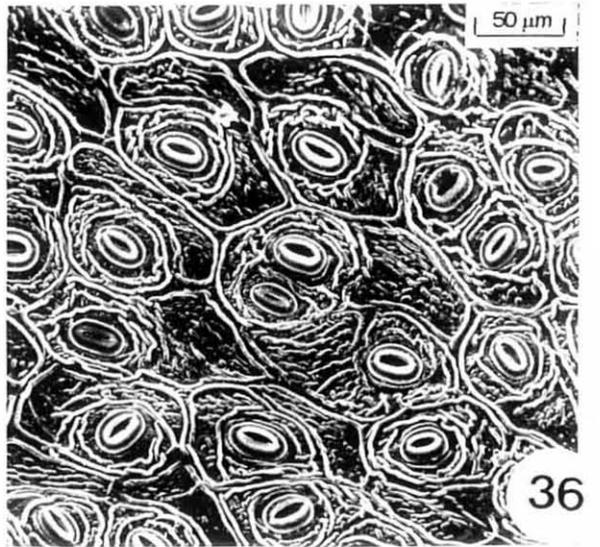
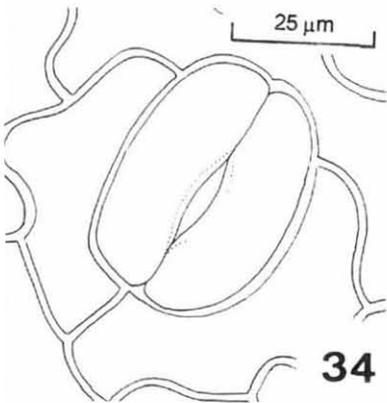
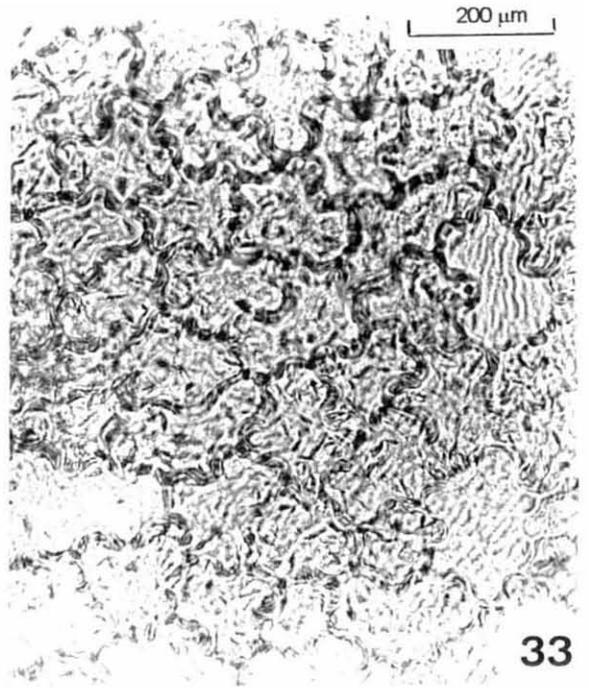
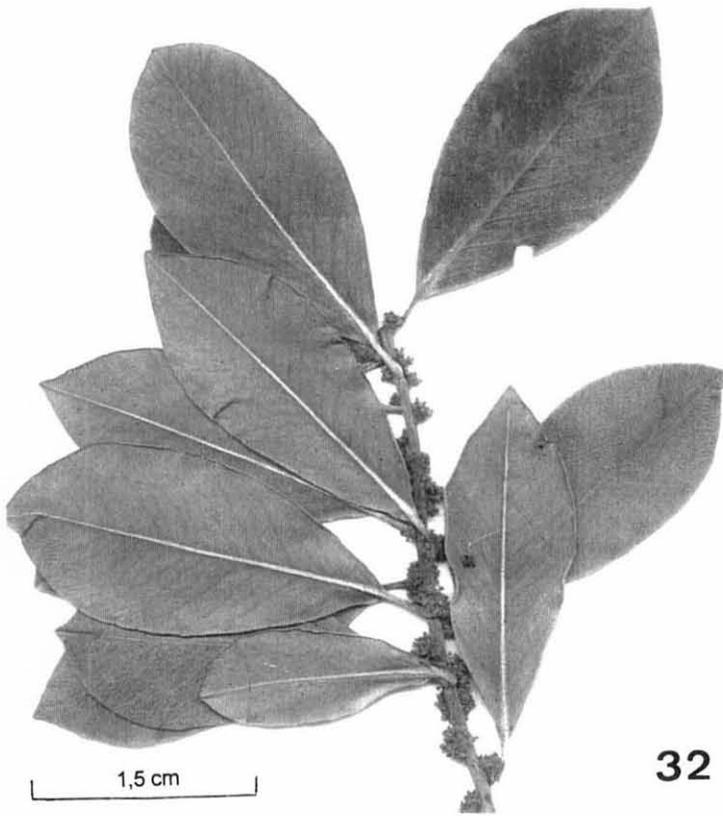
FIGURA 33 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Rapanea venosa*, em microscopia fotônica.

FIGURA 34 - Desenho esquemático do estômato de *Rapanea venosa*.

FIGURA 35 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o tricoma glandular de *Rapanea venosa*, em microscopia eletrônica de varredura.

FIGURA 36 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando as estrias cuticulares de *Rapanea venosa*, em microscopia eletrônica de varredura.

FIGURA 37 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Rapanea venosa*, em microscopia fotônica.



## *Clusia criuva*

### Morfologia foliar

A folha simples, simétrica, com forma obovada, base cuneada e ápice agudo e/ou obtuso (Figura 38). A margem é lisa e a textura coriácea. O pecíolo é normal, a filotaxia oposta cruzada e a venação do tipo pinada campódroma brochidódroma.

### Anatomia foliar

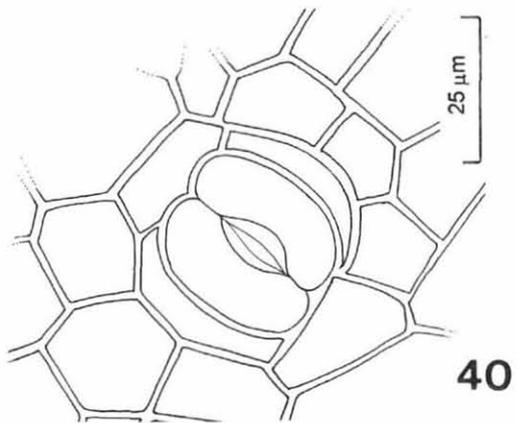
A epiderme é uniestratificada, sendo que ocorre de 4 à 5 estratos de células sub-epidérmicas (Figura 43) na face adaxial, em secção transversal. A face abaxial também é uniestratificada. Em vista superficial, a parede celular das células epidérmicas comuns apresenta-se reta a levemente sinuosa (Figura 39). A cutícula que recobre a face adaxial é mais espessa do que a face abaxial (Tabela 4). Em ambas as faces, ocorrem estrias cuticulares (Figura 41). Os estômatos, do tipo paracítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figuras 40 e 41).

O mesofilo é dorsiventral (Figura 42), formado por parênquima paliçádico, composto por 2 estratos de células e de parênquima lacunoso, com cerca de 15 estratos de células, em secção transversal. Os feixes vasculares maiores estão envoltos por fibras esclerenquimáticas. Espalhados na epiderme e no mesofilo, encontram-se células com conteúdo escuro, provavelmente compostos fenólicos. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (drusas), assim como as estruturas secretoras, estão presentes no mesofilo.

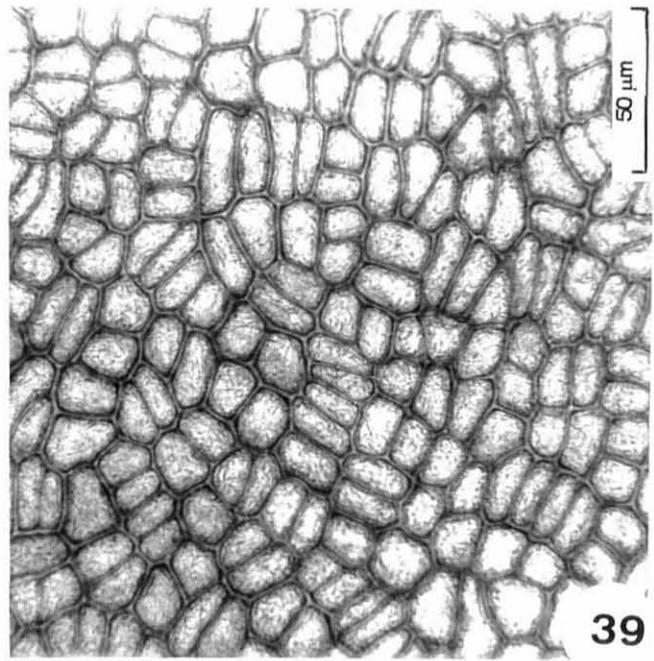
- FIGURA 38 - Aspecto geral do ramo de *Clusia criuva* .
- FIGURA 39 - Vista frontal da face adaxial epiderme da folha de *Clusia criuva*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 40 - Desenho esquemático do estômato de *Clusia criuva*.
- FIGURA 41 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando as estrias cuticulares de *Clusia criuva*, em microscopia eletrônica de varredura.
- FIGURA 42 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Clusia criuva*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 43 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando a face adaxial da epiderme de *Clusia criuva*, em microscopia fotônica.



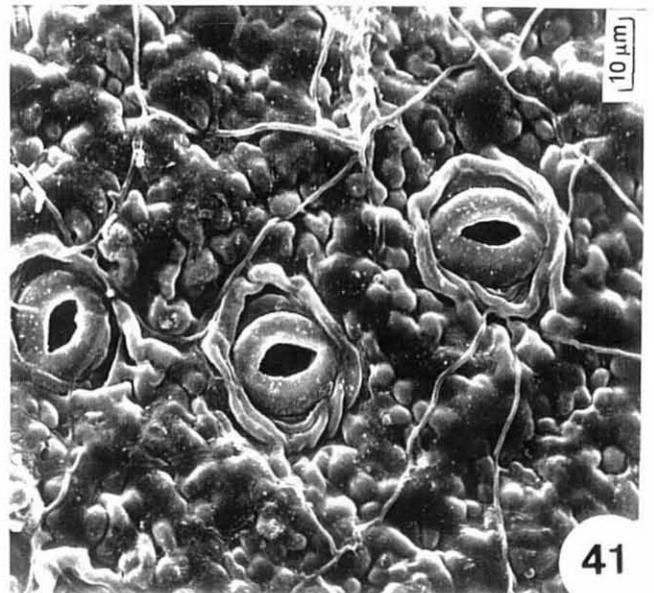
38



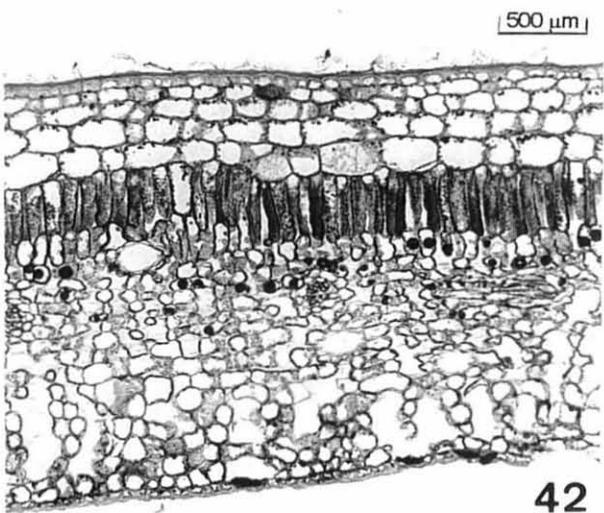
40



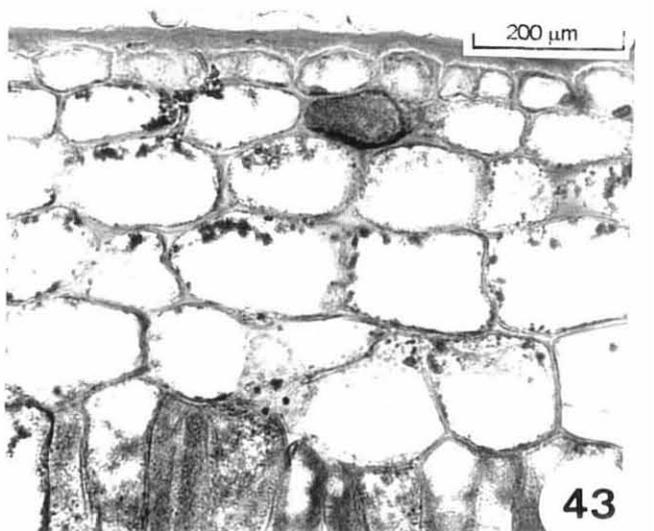
39



41



42



43

## *Gomidesia fenziiana*

### Morfologia foliar

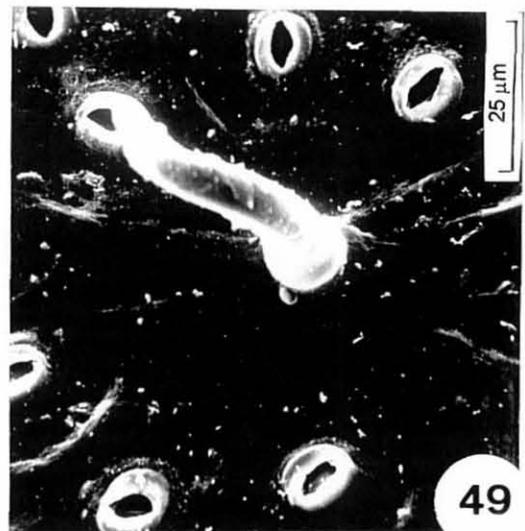
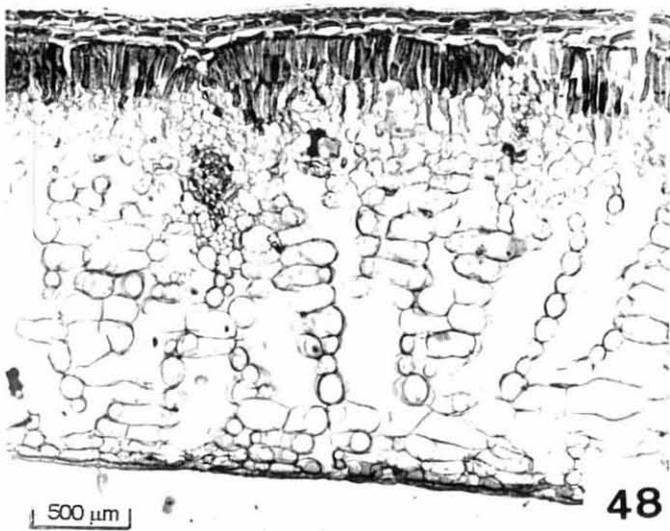
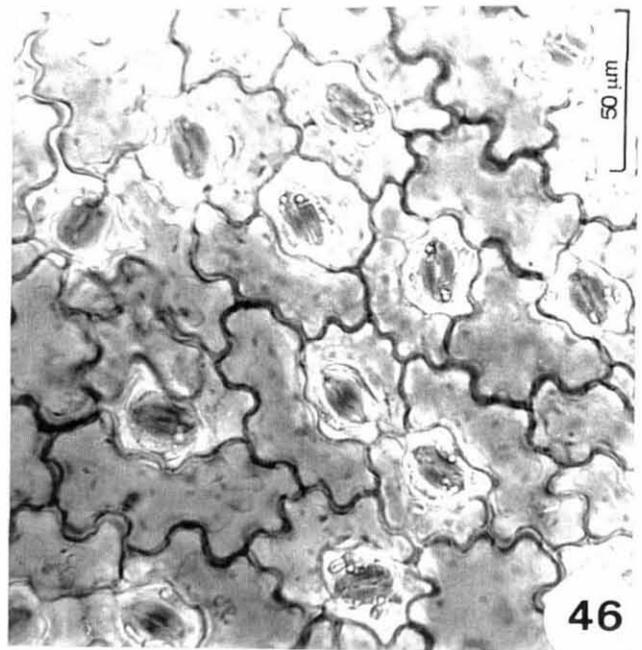
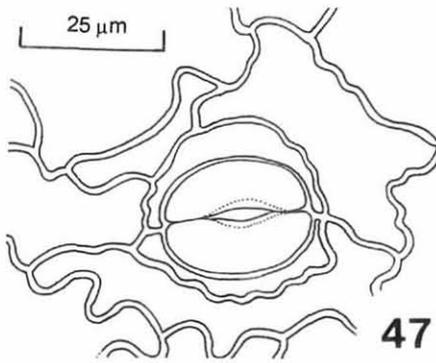
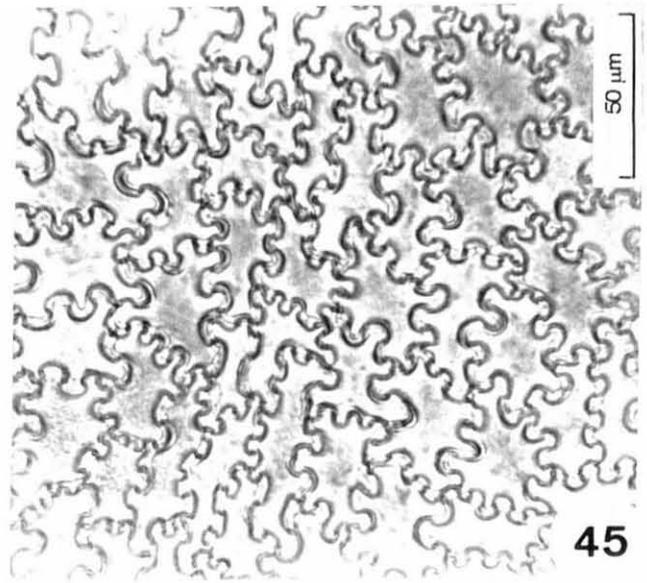
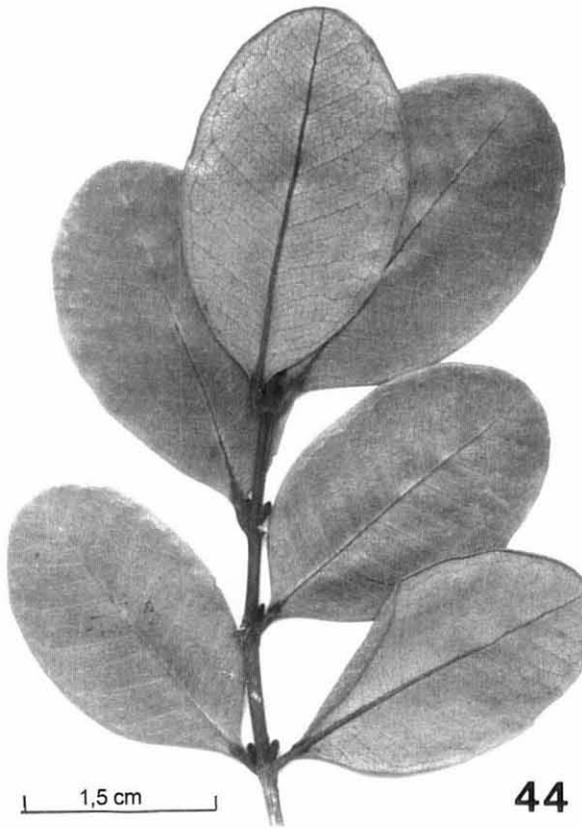
A folha é simples, simétrica, com forma elíptica, base aguda, ápice obtuso (Figura 44) e textura coriácea. A margem é lisa. Os tricomas tectores estão presentes em ambas as faces da folha (Figura 49). O pecíolo é normal, a filotaxia oposta cruzada e a venação do tipo pinada campodóroma brochidódroma.

### Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada, em ambas as faces da epiderme. Na face adaxial, ocorre uma camada sub-epidérmica, sem cloroplastos, formada por 1 estrato de células (Figura 48). Uma terceira camada pode ocorrer, entretanto, não formando um estrato contínuo, sendo interrompido por células do parênquima paliçádico. Em vista superficial, as células comuns da epiderme apresentam parede celular intensamente sinuosa, em ambas as faces (Figuras 45 e 46). A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é mais espessa que a cutícula da face abaxial (Tabela 4). Os estômatos, do tipo paracítico (Figuras 46 e 47), estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática.

O mesofilo é dorsiventral (Figura 48), formado por 2 a 3 estratos de parênquima paliçádico no estágio sucessional intermediário e por 1 a 2 estratos de parênquima paliçádico no estágio sucessional avançado. O parênquima lacunoso é formado por 14 a 15 estratos em todos os estádios. Os feixes vasculares maiores estão envoltos por uma bainha esclerênquimática que estende-se desde a epiderme adaxial e até o parênquima lacunoso, na outra extremidade. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio assim como estruturas secretoras estão presentes.

- FIGURA 44 - Aspecto geral do ramo de *Gomidesia fenzliana*.
- FIGURA 45 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Gomidesia fenzliana*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 46 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Gomidesia fenzliana*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 47 - Desenho esquemático do estômato de *Gomidesia fenzliana*.
- FIGURA 48 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Gomidesia fenzliana*, em microscopia fotônica. .
- FIGURA 49. Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o tricoma tector de *Gomidesia fenzliana*. em microscopia eletrônica de varredura.



## *Callophyllum brasiliense*

### Morfologia foliar

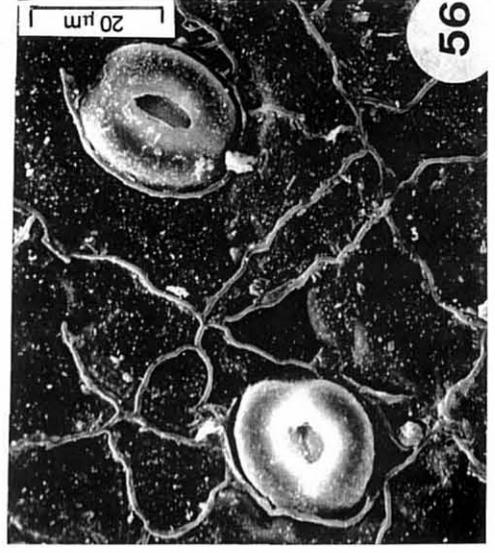
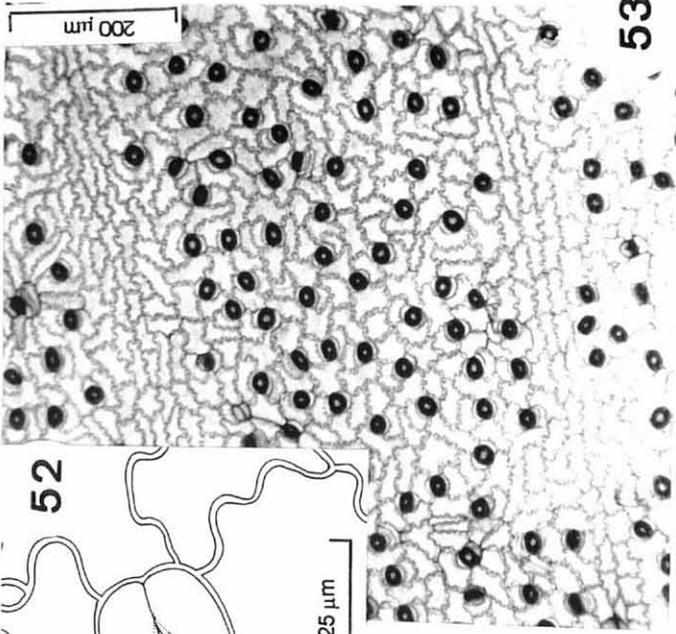
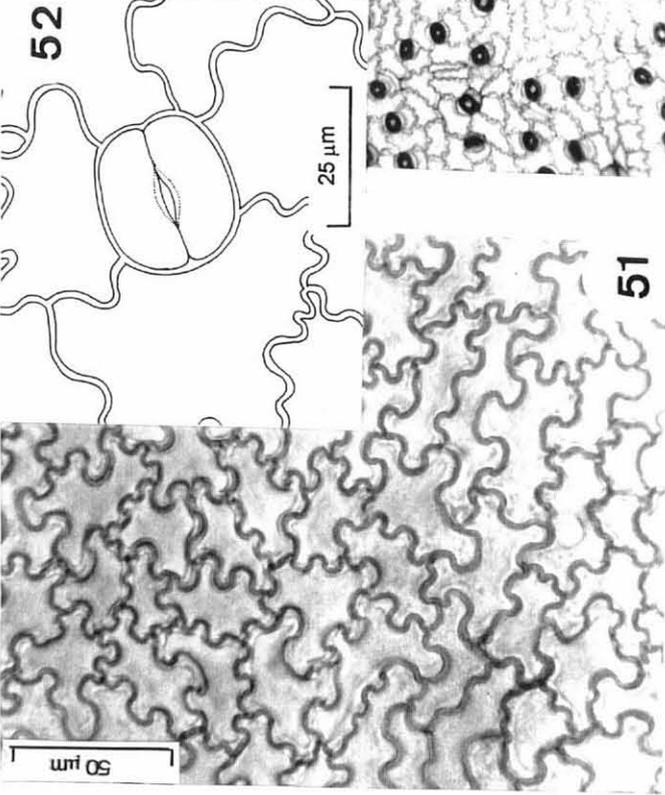
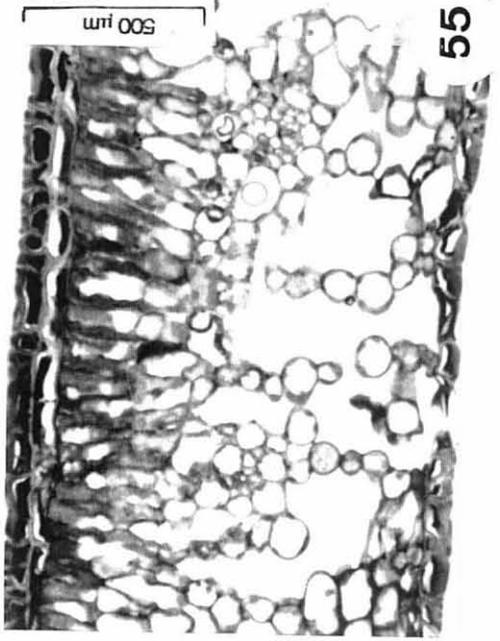
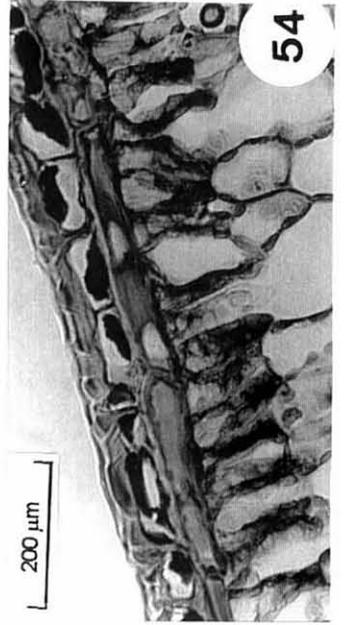
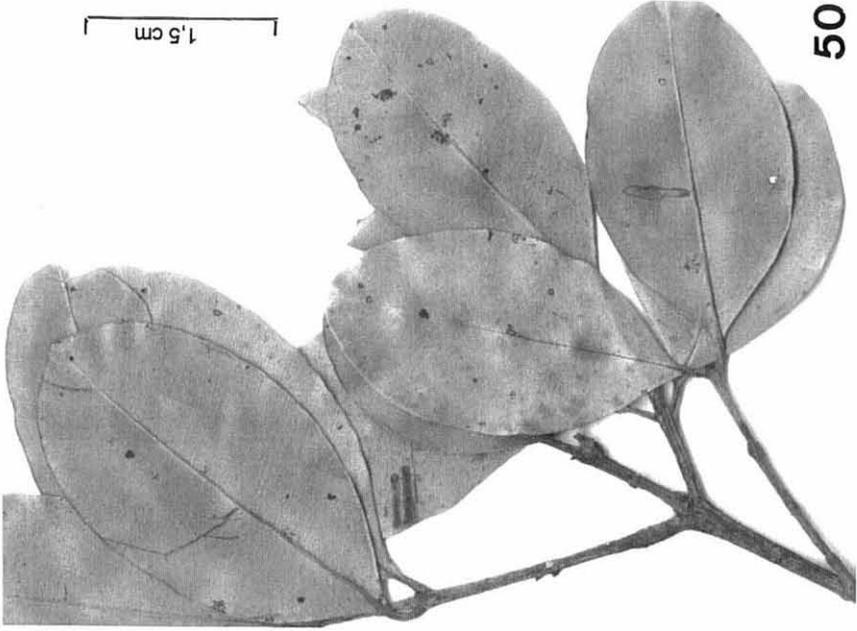
A folha é simples, simétrica, com forma elíptica, base aguda ápice agudo e/ou acuminado (Figura 50) e textura coriácea. A margem é lisa. O pecíolo é normal, a filotaxia oposta e a venação do tipo craspedodróma simples.

### Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada, sendo que a camada subepidérmica é formada por 1 estrato de células (Figura 54). As paredes das células epidérmicas apresentam-se bem espessadas. Em vista superficial, a parede celular das células epidérmicas comuns apresenta-se intensamente sinuosa (Figuras 51 e 53). A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é ligeiramente mais espessa que a cutícula da face abaxial (Tabela 4). Os estômatos, do tipo anomocítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figuras 52, 53 e 56).

O mesofilo é dorsiventral (Figura 55), formado por 1 a 2 estratos de parênquima paliádico no estágio intermediário, sendo que a camada mais interna às vezes apresenta-se interrompida. Este fato não foi observado no estágio avançado. O parênquima lacunoso é formado por 11 a 12 estratos de células nos dois estádios sucessionais. Os feixes vasculares de pequeno e médio porte estão envolvidos por uma bainha parênquimática. As estruturas secretoras estão presentes.

- FIGURA 50 - Aspecto geral do ramo de *Callophyllym brasiliense*.
- FIGURA 51 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Callophyllym brasiliense*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 52 - Desenho esquemático do estômato de *Callophyllym brasiliense*.
- FIGURA 53 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Callophyllym brasiliense*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 54. Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando a face adaxial da epiderme de *Callophyllym brasiliense*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 55 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Callophyllym brasiliense*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 56 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o estômato de *Callophyllym brasiliense*, em microscopia eletrônica de varredura.



*Amaioua guianensis*

## Morfologia foliar

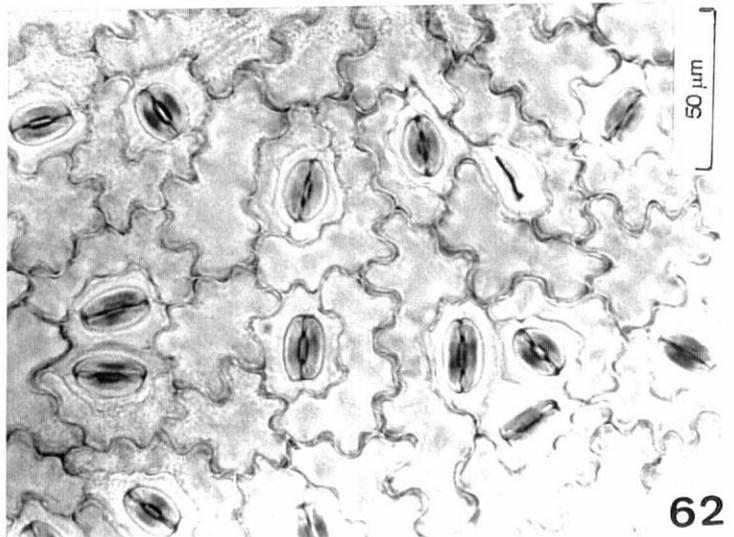
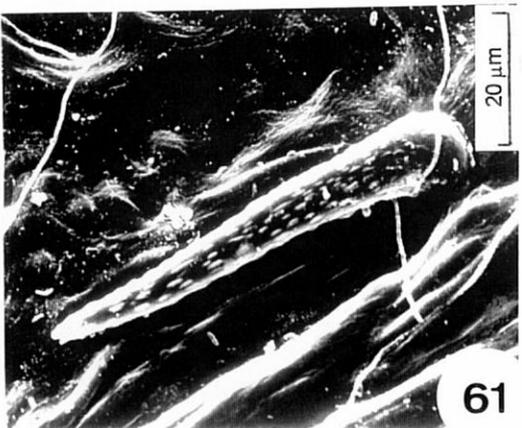
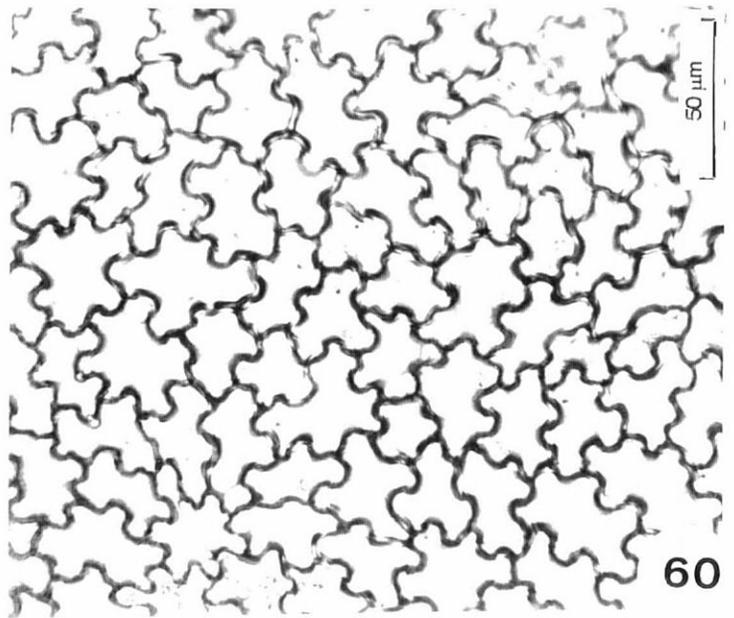
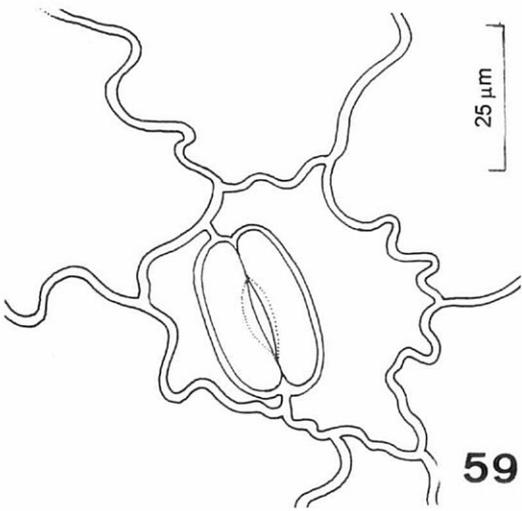
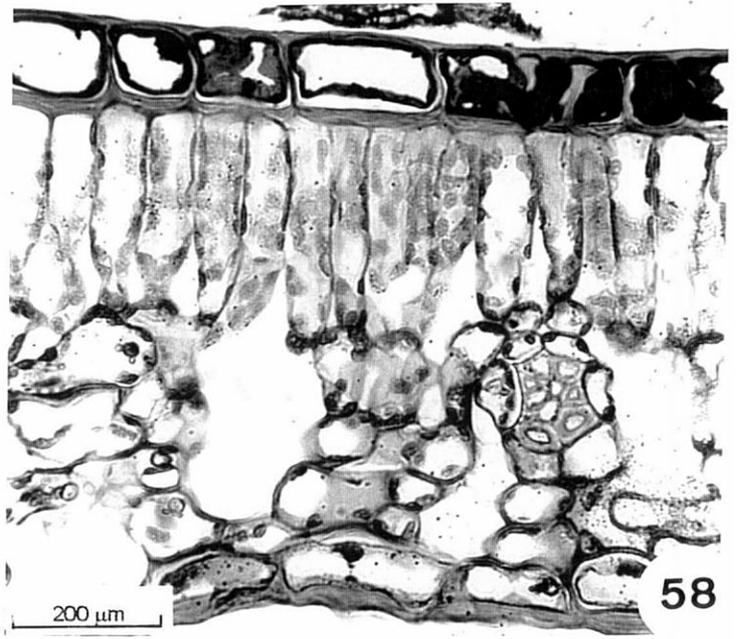
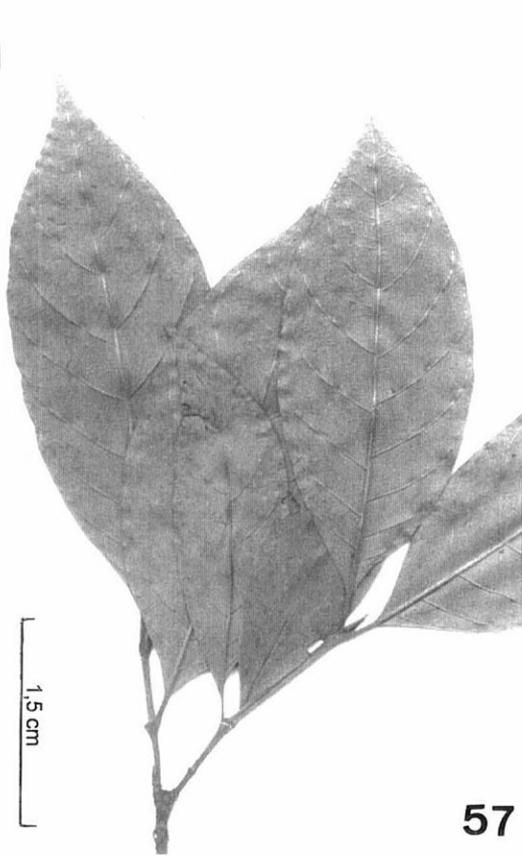
A folha é simples, simétrica, com forma elíptica, base aguda e ápice acuminado (Figura 57). A margem é lisa e a textura cartácea. Os tricomas tectores estão presentes em ambas as epidermes (Figura 61). O pecíolo é normal, a filotaxia oposta cruzada e a venação do tipo pinada campódroma brochidódroma.

## Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada. A face adaxial possui células maiores do que a face abaxial (Tabela 4), em secção transversal. Em vista superficial, a parede celular das células epidérmicas comuns apresenta-se intensamente sinuosa (Figuras 60 e 62). A cutícula que recobre ambas as faces da folha apresenta-se irregular, sendo que a face abaxial é mais espessa do que a face adaxial (Tabela 4). Os estômatos, do tipo paracítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figuras 59 e 62).

O mesofilo é dorsiventral (Figura 58), formado por parênquima paliçádico, composto por 1 estrato de células e por parênquima lacunoso, com cerca de 4 à 5 estratos de células, em secção transversal. Os feixes vasculares de pequeno porte estão envoltos por uma bainha de feixes de esclerênquima.

- FIGURA 57 - Aspecto geral do ramo de *Amaioua guianensis*.
- FIGURA 58 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Amaioua guianensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 59 - Desenho esquemático do estômato de *Amaioua guianensis*.
- FIGURA 60 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Amaioua guianensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 61 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o tricoma tector de *Amaioua guianensis*, em microscopia eletrônica de varredura.
- FIGURA 62 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Amaioua guianensis*, em microscopia fotônica.



## *Myrcia racemosa*

### Morfologia foliar

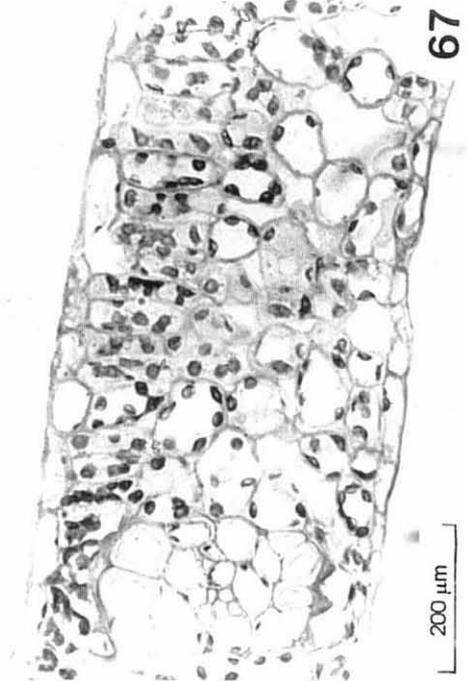
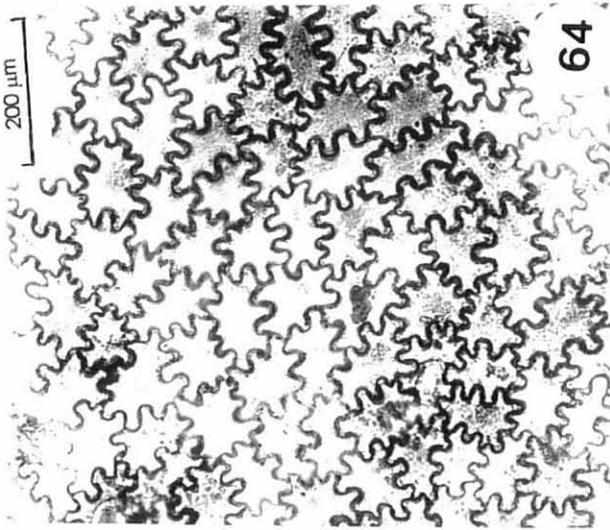
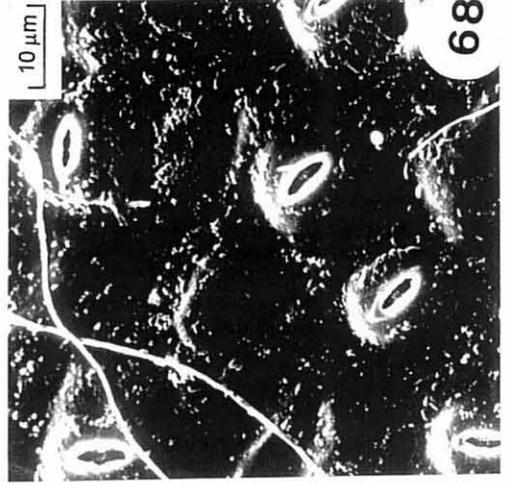
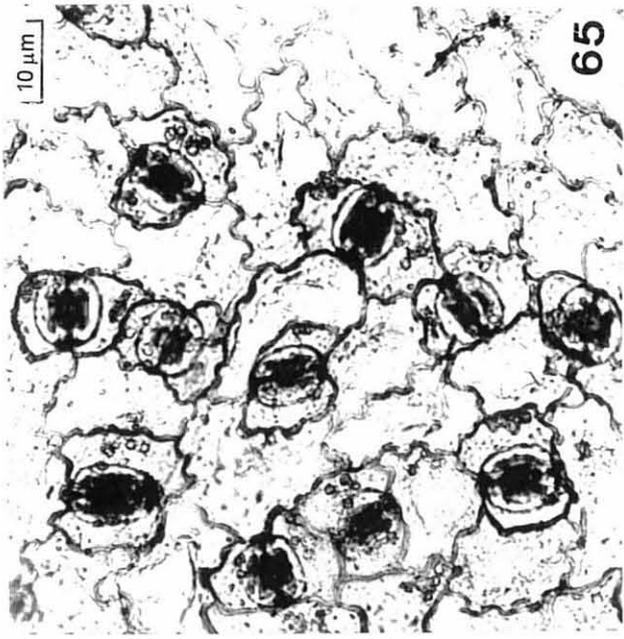
A folha é simples, simétrica, com forma elíptica, base aguda e ápice acuminado (Figura 63). A margem é lisa e a textura cartácea. Os tricomas tectores estão presentes ao longo das nervuras das folhas. O pecíolo é normal, a filotaxia oposta e a venação do tipo pinada campodódroma brochidódroma.

### Anatomia foliar

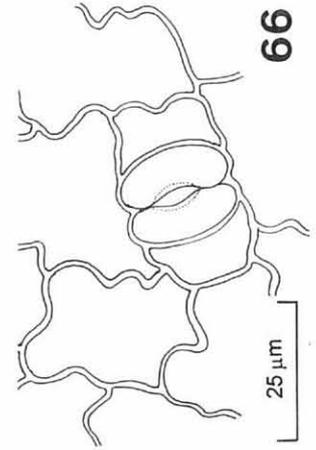
A epiderme é uniestratificada. A face adaxial possui células maiores do que a face abaxial (Tabela 4), em secção transversal. Em vista superficial, a parede celular das células epidérmicas comuns apresenta-se intensamente sinuosa (Figuras 64 e 65). A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme possui espessura semelhante a cutícula da face abaxial (Tabela 4). Os estômatos, do tipo paracítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figuras 65, 66 e 68).

O mesofilo é dorsiventral (Figura 67) formado por parênquima paliçádico, composto por 1 estrato de células e de parênquima lacunoso, com cerca de 5 à 6 estratos de células, em secção transversal. Os feixes vasculares de pequeno porte estão acompanhados por uma bainha de feixes de esclerênquima. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio, do tipo drusas, estão presentes no mesofilo, assim como estruturas secretoras.

- FIGURA 63 - Aspecto geral do ramo de *Myrcia racemosa*.
- FIGURA 64 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Myrcia racemosa*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 65 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Myrcia racemosa*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 66 - Desenho esquemático do estômato de *Myrcia racemosa*.
- FIGURA 67 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Myrcia racemosa*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 68 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciado o estômato de *Myrcia racemosa*, em microscopia eletrônica de varredura.



63



66

## *Ocotea aciphylla*

### Morfologia foliar

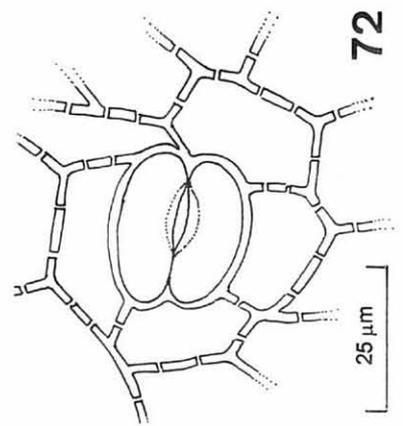
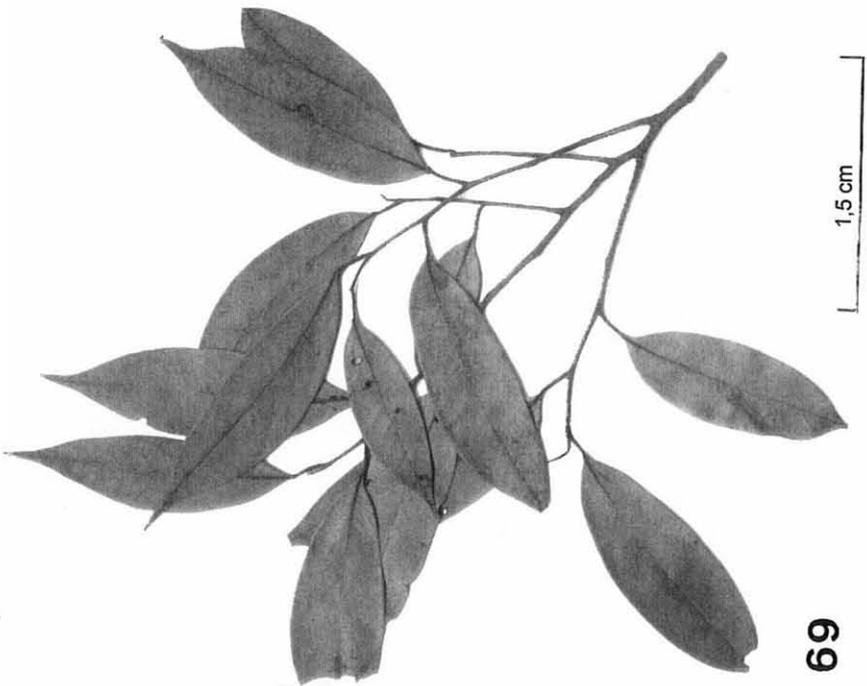
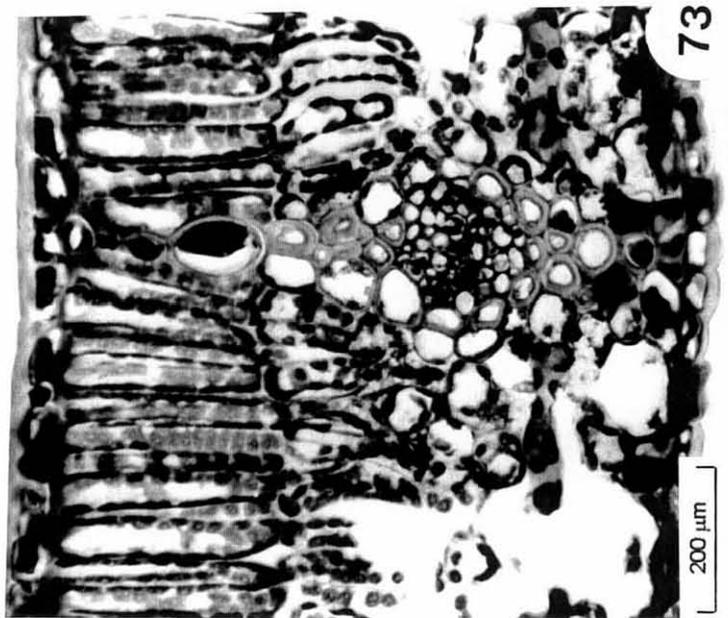
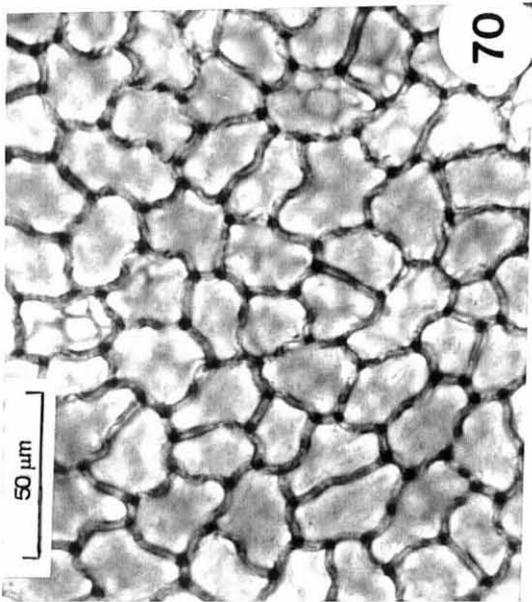
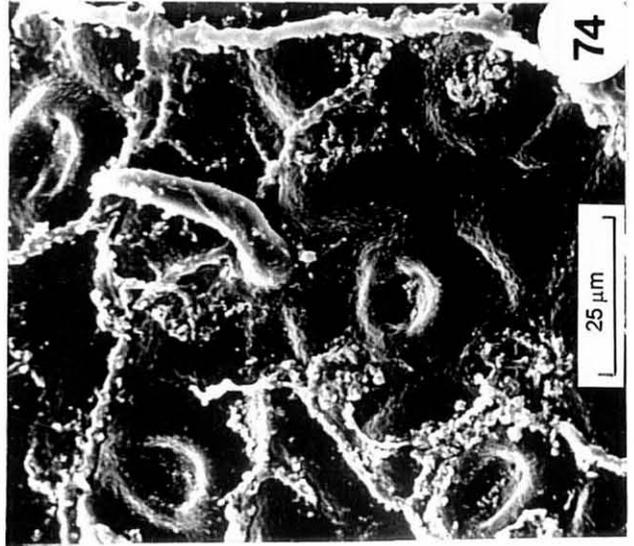
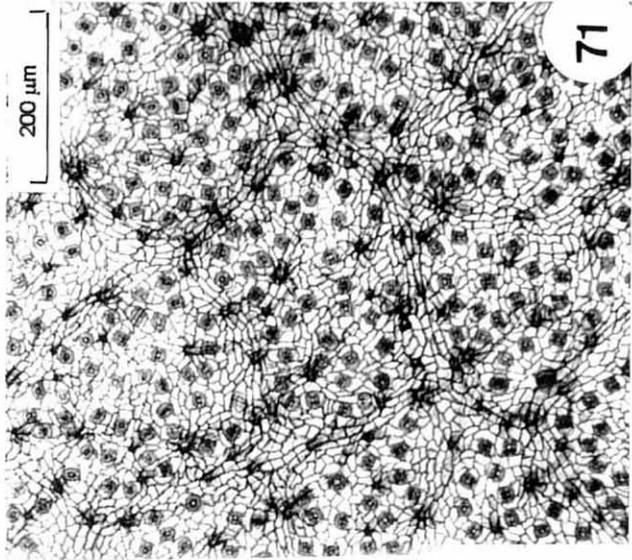
A folha é simples, simétrica, com forma elíptica, base aguda e ápice acuminado (Figura 69). A margem é lisa e a textura coriácea. Os tricomas tectores estão presentes na face abaxial da folha (Figura 74). O pecíolo é normal, a filotaxia alterna e a venação do tipo pinada camptódroma brochidódroma.

### Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada. A face adaxial e a face abaxial da epiderme apresentam espessuras semelhantes (Tabela 4), em secção transversal. A cutícula que recobre ambas as faces da epiderme é espessa (Tabela 4). Em vista superficial, as células epidérmicas comuns tanto da face adaxial como da face abaxial, apresentam parede celular pouco sinuosa, interrompidas por campos de pontuação primários (Figuras 70 e 72). A parede periclinal interna de ambas as faces da epiderme apresentam reforços. Os estômatos, do tipo anomocítico (Figura 72), estão presentes na face abaxial (Figura 71), caracterizando a folha como hipoestomática.

O mesofilo é dorsiventral (Figura 73), formado por parênquima paliádico, composto por 1 à 2 estratos de células e de parênquima lacunoso, com 6 a 7 estratos de células, em secção transversal. Os feixes vasculares de médio porte estão envolvidos por uma bainha esclerênquimática (Figura 73) que estende-se até a epiderme em ambas as faces, caracterizando a extensão de bainha do feixe vascular. Encontram-se dispersos no mesofilo idioblastos grandes, com conteúdo escuro, provavelmente sendo compostos fenólicos.

- FIGURA 69 - Aspecto geral do ramo de *Ocotea aciphylla*.
- FIGURA 70 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Ocotea aciphylla*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 71 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Ocotea aciphylla*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 72 - Desenho esquemático do estômato de *Ocotea aciphylla*.
- FIGURA 73 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Ocotea aciphylla*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 74 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciando o tricoma tector de *Ocotea aciphylla*, em microscopia eletrônica de varredura.



*Pera glabrata*

## Morfologia foliar

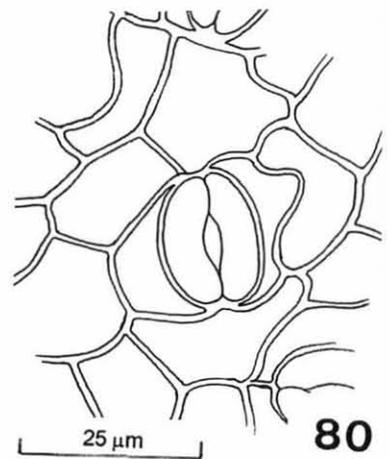
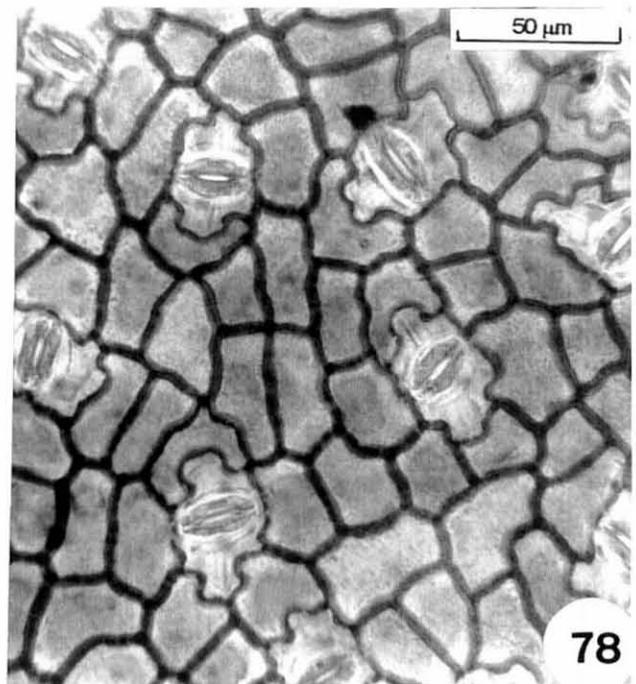
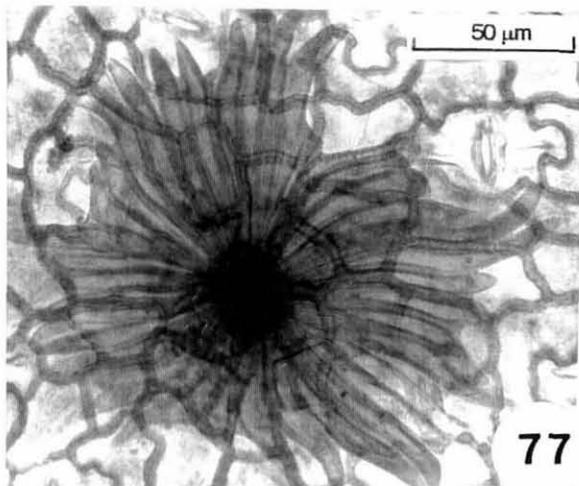
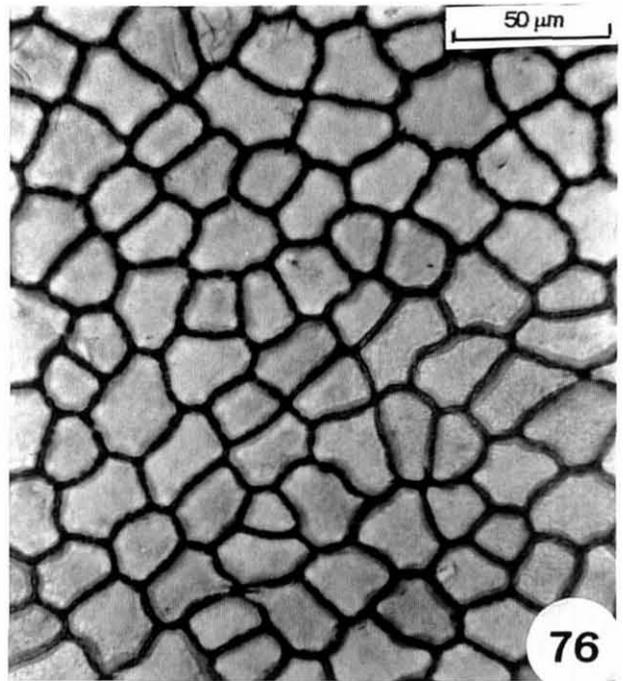
A folha é simples, simétrica, com forma elíptica, base aguda e ápice agudo e/ou acuminado (Figura 75). A margem é lisa e a textura coriácea. O pecíolo é normal, a filotaxia alterna e a venação do tipo pinada campódroma brochidódroma.

## Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada. A face adaxial possui células mais espessas do que a face abaxial (Tabela 4), em secção transversal. As células epidérmicas na face adaxial apresentam reforços na parede periclinal interna. Em vista superficial, a parede celular das células epidérmicas comuns apresenta-se levemente sinuosa (Figuras 76 e 78). Entre as células epidérmicas, encontram-se células maiores, com conteúdo escuro, provavelmente, compostos fenólicos. A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é ligeiramente mais espessa do que a cutícula da face abaxial (Tabela 4). Em ambas as faces da epiderme, encontram-se tricomas escamiformes (Figura 77). Os estômatos, do tipo paracítico, estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figura 78 e 80).

O mesofilo é dorsiventral (Figura 79), formado por parênquima paliádico, composto por 2 a 3 estratos de células e de parênquima lacunoso, com cerca de 10 à 11 estratos de células, em secção transversal. Os feixes vasculares de pequeno porte estão acompanhados por feixes de fibras. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio, do tipo drusas, estão presentes no mesofilo.

- FIGURA 75 - Aspecto geral do ramo de *Pera glabrata*.
- FIGURA 76 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Pera glabrata*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 77 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha, evidenciado a escama de *Pera glabrata*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 78 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Pera glabrata*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 79 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Pera glabrata*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 80 - Desenho esquemático do estômato de *Pera glabrata*.



## *Pouteria beaurepairei*

### Morfologia foliar

A folha é simples, simétrica, com forma obovada, base aguda e ápice agudo e/ ou acuminado (Figura 81). A margem é lisa e a textura coriácea. O pecíolo é normal, a filotaxia alterna e a venação do tipo pinada campódroma brochidódroma.

### Anatomia foliar

A epiderme é uniestratificada. A face adaxial possui células cuja espessura é semelhante a da face abaxial (Tabela 4), em secção transversal. Em vista superficial, a parede celular das células epidérmicas comuns, tanto da face adaxial como da face abaxial, apresenta-se levemente sinuosa (Figura 83 e 85). Entre as células epidérmicas, encontram-se células maiores, com conteúdo escuro, provavelmente, compostos fenólicos. A cutícula que recobre a face adaxial é mais espessa do que a face abaxial (Tabela 4). Os estômatos, do tipo anomocítico (Figura 84), estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática.

O mesofilo é dorsiventral, formado por parênquima paliçádico, composto por 1 estrato de células e por parênquima lacunoso, com cerca de 10 estratos de células, em secção transversal, sendo que os estratos mais periféricos deste tecido, em contato com a face abaxial da epiderme, são formados por células menores (Figura 82). Os feixes vasculares de pequeno porte estão envoltos por uma bainha esclerenquimática. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (drusas) estão presentes.

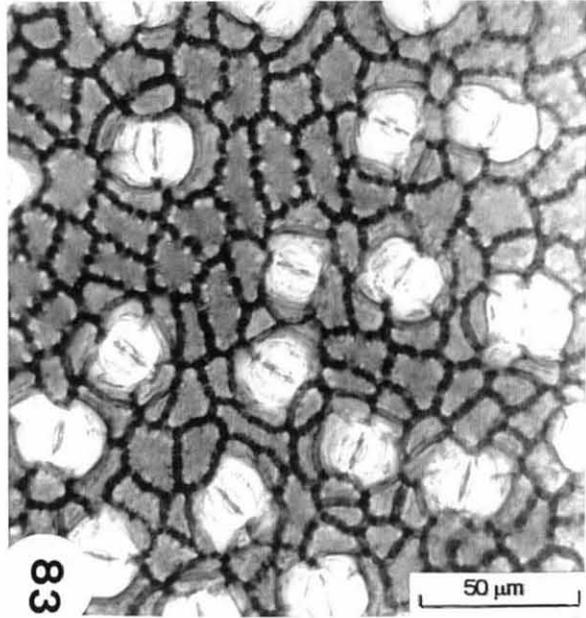
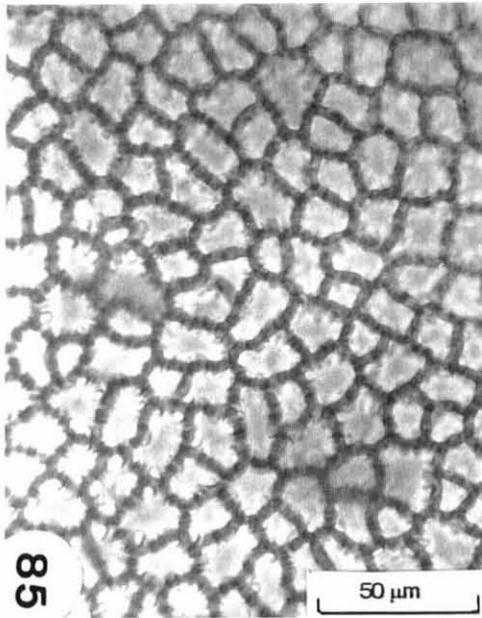
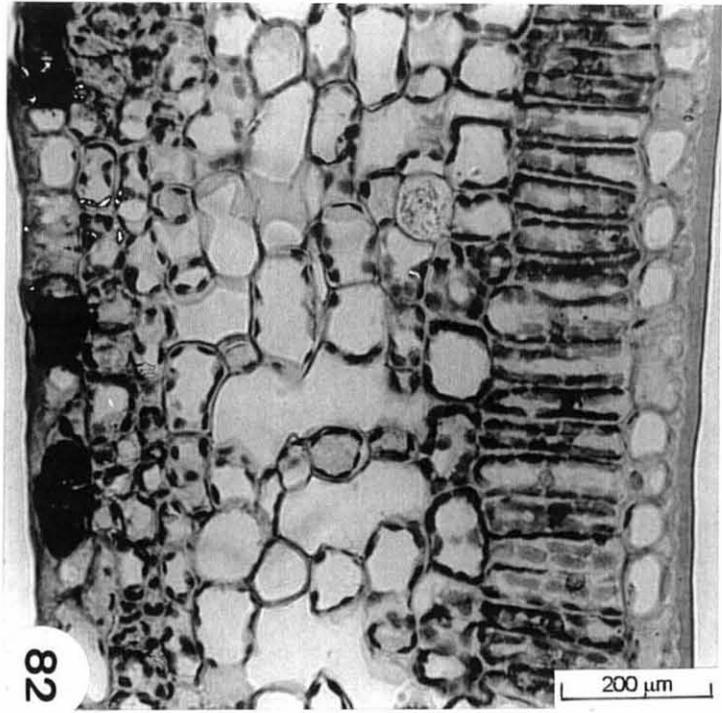
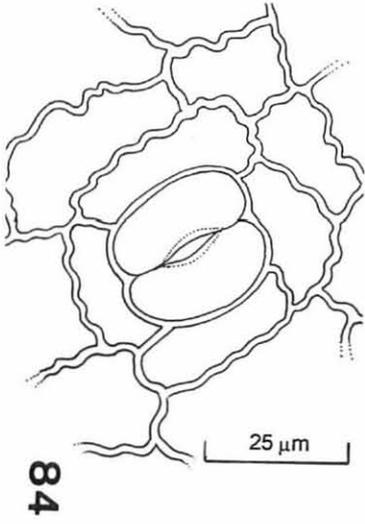
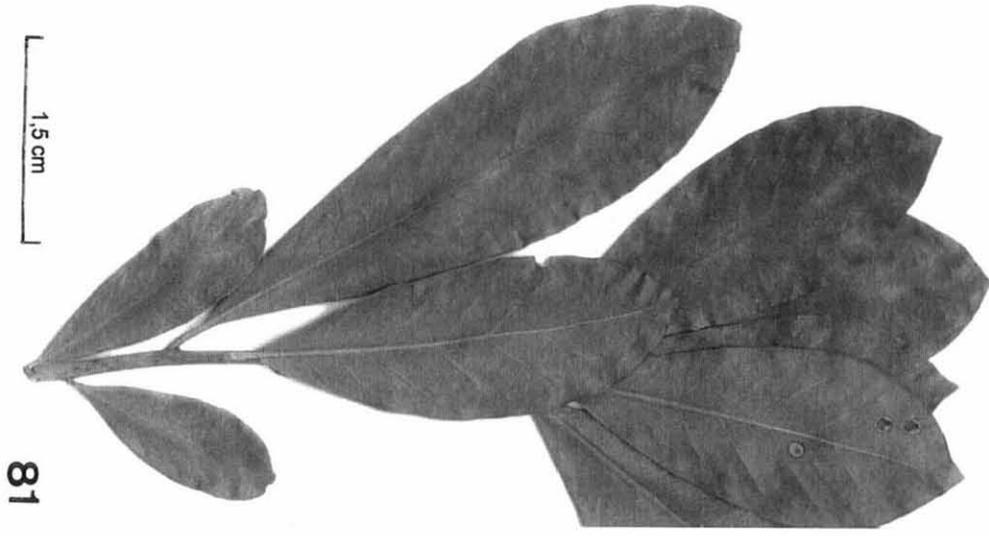
FIGURA 81 - Aspecto geral do ramo de *Pouteria beureparei*.

FIGURA 82 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Pouteria beureparei*, em microscopia fotônica.

FIGURA 83 - Vista frontal da face abaxial da epiderme da folha de *Pouteria beureparei*, em microscopia fotônica.

FIGURA 84 - Desenho esquemático do estômato de *Pouteria beureparei*.

FIGURA 85 - Vista frontal da face adaxial da epiderme da folha de *Pouteria beureparei*, em microscopia fotônica.



## *Tapirira guianensis*

### Morfologia do folíolo

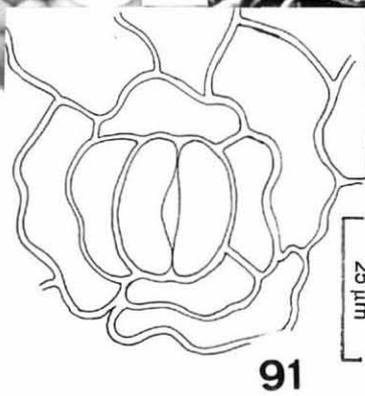
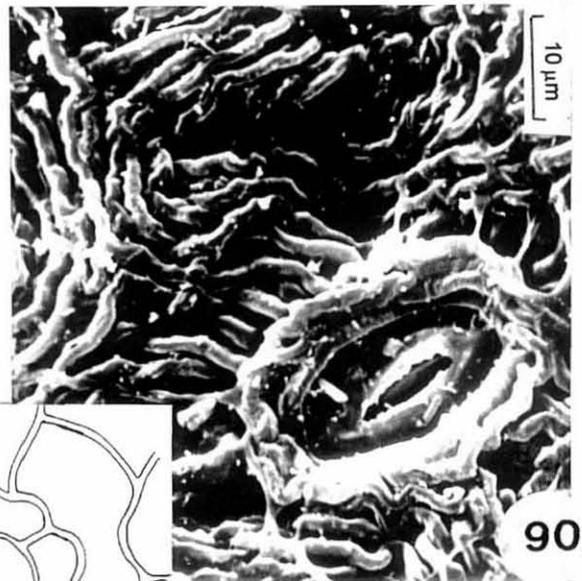
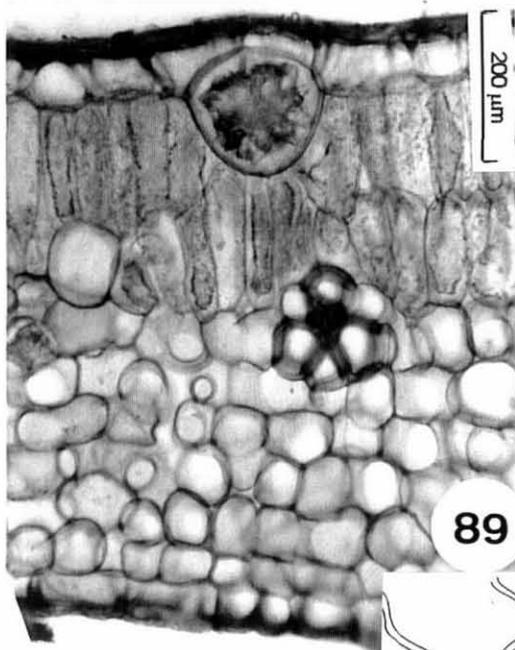
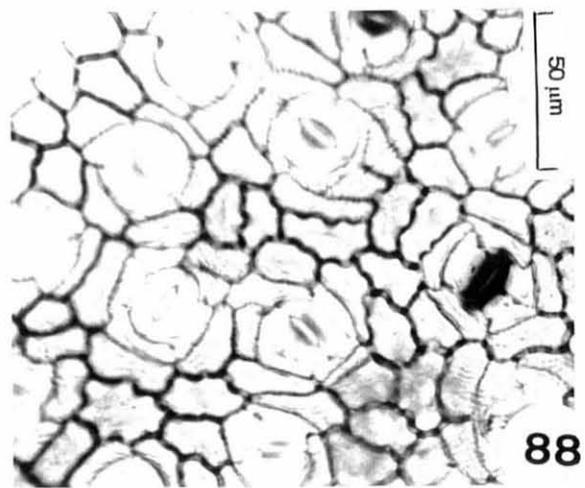
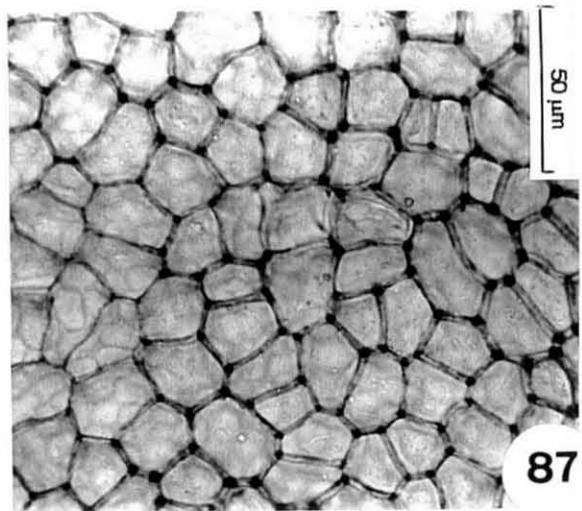
A folha é composta, imparipenada, assimétrica, com forma elíptica, base assimétrica e ápice acuminado (Figura 86). A margem é lisa e a textura cartácea. Os folíolos são opostos e os ramos apresentam filotaxia alterna. O pecíolo é normal e a venação do tipo pinada campidroma brochidroma.

### Anatomia do folíolo

A epiderme é uniestratificada. A face adaxial possui células maiores do que a face abaxial (Tabela 4), em secção transversal. Em vista frontal, a parede celular das células epidérmicas comuns apresenta-se levemente sinuosa em ambas as faces da epiderme (Figuras 87 e 88). A cutícula que recobre a face adaxial é mais espessa do que a face abaxial (Tabela 4) e em ambas as faces ocorre a estrias cuticulares (Figura 90). Ocorre também, na cutícula, as flanges epicuticulares em ambas as faces da epiderme (Figura 89). Os estômatos, do tipo anomocítico (Figura 88 e 91), estão presentes na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática.

O mesofilo é dorsiventral (Figura 89), formado por parênquima paliádico, composto por 2 à 3 estratos de células e por parênquima lacunoso, com cerca de 7 à 8 estratos de células, em secção transversal. Os feixes vasculares de menor porte estão acompanhados por feixes de esclerênquima. Idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (drusas), assim como as estruturas secretoras, estão presentes no mesofilo.

- FIGURA 86 - Aspecto geral do ramo de *Tapirira guianensis*.
- FIGURA 87 - Vista frontal da face adaxial da epiderme do folíolo de *Tapirira guianensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 88 - Vista frontal da face abaxial da epiderme do folíolo de *Tapirira guianensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 89 - Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando o mesofilo de *Tapirira guianensis*, em microscopia fotônica.
- FIGURA 90 - Vista frontal da face abaxial da epiderme do folíolo, evidenciado as estrias cuticulares de *Tapirira guianensis*, em microscopia eletrônica de varredura.
- FIGURA 91 - Desenho esquemático do estômato de *Tapirira guianensis*.



A Tabela 4 apresenta os valores médios das espessuras dos tecidos que compõem a folha das espécies estudadas, assim como os valores médios para a espessura total. Considerando-se as médias de cada estágio sucessional, há uma diminuição na espessura total da folha, assim como na espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso com o avanço da idade da floresta. Entretanto, apenas a espessura do parênquima paliçádico e a espessura total diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ); a espessura do parênquima lacunoso, apesar de existir uma tendência de redução, não é significativamente diferente entre os estádios ( $p > 0,05$ ). Os valores médios para a face adaxial da epiderme foram maiores nos três estádios do que os valores médios da face abaxial, assim como para os valores médios da cutícula. Para a face adaxial da epiderme, considerando-se os valores médios, a maior espessura ocorreu no estágio intermediário. Entretanto, isto deve-se à presença de *Clusia criuva*, que possui uma camada sub-epidérmica composta por 4 estratos de células, o que incrementou o valor médio da espessura da face adaxial da epiderme neste estágio. Quando os valores de *C. criuva* são removidos, o valor médio para o estágio intermediário cai para  $31,9 (\pm 16,4) \mu\text{m}$  e os valores médios para a face adaxial da epiderme são estatisticamente diferentes entre os três estádios ( $p < 0,05$ ). Esta alteração também influencia nos valores médios da espessura total para o estágio intermediário, reduzindo o valor médio para  $393,4 \mu\text{m} (\pm 92,1)$ .

Os valores médios de espessura da cutícula da face adaxial da epiderme, espessura da cutícula da face abaxial da epiderme e espessura da face abaxial da epiderme mantiveram-se constantes dentre os três estádios. A única exceção ocorreu em *A. guianensis* onde a cutícula da face abaxial é mais espessa que a cutícula da face adaxial (Tabela 4).

No estágio sucessional avançado, ocorreu uma redução próxima à metade do valor médio do estágio inicial para a espessura total. Tal redução de espessura é observada também para outros tecidos como a face adaxial da epiderme, parênquima paliçádico e parênquima lacunoso, o que reflete na redução dos valores médios da espessura total da folha.

No estágio intermediário, o valor médio da espessura do parênquima paliçádico encontrou-se próximo ao valor médio do estágio avançado devido à redução do número de estratos em relação ao estágio inicial.

A análise da morfologia externa (Tabela 5) mostrou que as espécies estudadas apresentam uma homogeneidade na sua forma. A maioria das espécies apresenta folhas simétricas com limbo simples e pecíolo normal, sendo que apenas uma espécie (*Tapirira guianensis*) possui folhas assimétricas e compostas. A lâmina foliar da maioria das espécies apresentou margem lisa, forma elíptica ou obovada, base cuneada ou aguda e textura coriácea ou cartácea. A filotaxia variou entre alterna e oposta cruzada e o padrão de venação predominante é pinado campódromo brochidódromo. A característica de maior variação foi o ápice, com a ocorrência de quatro tipos morfológicos (agudo, obtuso, acuminado e mucronado).

TABELA 4. MEDIDAS ( $\mu\text{m}$ ) DOS TECIDOS QUE COMPÕEM A FOLHA, POR ESPÉCIE E POR ESTÁDIO SUCESSIONAL. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO. (N = 10)

Espécie	Espessura total	Face adaxial da epiderme*	Cutícula da face adaxial	Parênquima paliçádico	Parênquima lacunoso	Face abaxial da epiderme	Cutícula da face abaxial
<i>Estádio inicial</i>							
<i>P. cattleianum</i>	511,6 (84,5)	84,4 (19,8)	5,2 (1,1)	153,8 (31,9)	264,8 (46,84)	12,7 (2,3)	2,7 (1,0)
<i>O. pulchella</i>	268,2 (30,5)	16,3 (4,2)	5,0 (1,0)	122,8 (18,1)	108,6 (17,76)	10,4 (1,3)	2,0 (0)
<i>T. brasiliensis</i>	657,3 (60,7)	24,8 (3,7)	7,7 (1,4)	173,0 (27,0)	430,2 (49,44)	12,1 (2,1)	2,7 (1,0)
<i>I. theezans</i>	432,7(18,1)	31,7 (4,8)	10,0 (1,6)	104,9 (19,9)	251,1 (27,41)	19,4 (3,9)	4,6 (1,3)
Média	467,4 (151,7)	39,3 (28,8)	7,0 (2,4)	138,6 (35,9)	263,7 (120,95)	13,6 (4,2)	3,0 (1,3)
<i>Estádio intermediário</i>							
<i>P. cattleianum</i>	425,9 (35,4)	61,2 (14,5)	4,3 (1,1)	129,7 (22,1)	212,3 (36,5)	11,9 (1,9)	4,5 (1,3)
<i>O. pulchella</i>	240,8 (29,2)	12,3 (1,8)	4,8 (1,0)	106,1 (14,6)	98,2 (16,6)	8,3 (0,9)	3,1 (1,1)
<i>T. brasiliensis</i>	447,3 (17,5)	20,0 (3,1)	4,8 (1,0)	71,8 (16,3)	82,9 (8,4)	13,3 (2,4)	2,2 (0,6)
<i>I. theezans</i>	378,7 (40,9)	30,3 (2,4)	6,2 (0,9)	79,8 (28,9)	238,2 (35,1)	18,8(4,9)	2,2 (0,6)
<i>R. venosa</i>	476,4 (38,1)	25,9 (4,2)	16,3 (2,5)	85,4 (8,2)	299,0 (23,3)	20,6 (1,1)	9,8 (1,4)
<i>C. artuva</i>	557,9 (39,6)	126,3 (14,7)	7,9 (1,3)	113,1 (24,6)	282,8 (22,4)	10,0 (0,8)	3,7 (0,8)
<i>G. fenziiana</i>	485,0 (19,0)	44,1 (7,2)	4,3 (1,5)	100,7 (12,6)	308,5 (18,5)	10,0 (0,8)	2,0 (0)
<i>C. brasiliense</i>	299,9 (22,1)	29,6 (3,9)	6,0 (1,5)	45,7 (3,4)	184,5 (13,2)	16,7 (3,6)	4,3 (1,8)
Média	414,0(102,0)	43,7(35,3)	6,8 (4,0)	91,6 (30,2)	245,4 (78,6)	13,7 (4,8)	4,0 (2,6)

\* incluindo a espessura da camada sub-epidérmica

Continua

TABELA 4. MEDIDAS ( $\mu\text{m}$ ) DOS TECIDOS QUE COMPÕEM A FOLHA, POR ESPÉCIE E POR ESTÁDIO SUCESSIONAL. VALORES ENTRE PARÊNTESES CORRESPONDEM AO DESVIO PADRÃO. (N = 10)

Espécie	Espessura total	Face adaxial da epiderme*	Cutícula da face adaxial	Parênquima Palicádico	Parênquima Lacunoso	Face abaxial da epiderme	Cutícula da face abaxial
Estádio avançado							
<i>A. guianensis</i>	179,1 (19,1)	19,9 (8,5)	3,9 (1,8)	70,8 (16,3)	65,3 (14,7)	10,8 (1,3)	9,4 (1,1)
<i>C. brasiliense</i>	316,2 (19,9)	27,7 (3,4)	8,9 (1,7)	70,8 (16,9)	192,4 (20,4)	10,2 (1,5)	8,7 (2,3)
<i>G. fanzliana</i>	418,2 (30,1)	28,4 (3,5)	4,5 (0,8)	85,8 (10,9)	269,9 (21,0)	8,1 (1,5)	2,0 (0)
<i>I. theezans</i>	353,0 (28,7)	31,3 (5,3)	8,1 (2,3)	76,4 (13,3)	212,5 (21,6)	14,8 (2,5)	4,8 (1,7)
<i>M. racemosa</i>	128,5 (9,0)	11,7 (1,4)	2,2 (0,6)	25,7 (2,9)	75,0 (9,0)	8,3 (1,7)	2,2 (0)
<i>O. aciphylla</i>	241,6 (24,5)	11,9 (2,2)	6,6 (2,1)	71,2 (18,2)	124,3 (22,8)	10,0 (1,3)	4,5 (0,8)
<i>O. pulchella</i>	208,2 (17,1)	14,8 (1,8)	3,9 (1,5)	73,9 (15,6)	102,8 (10,9)	9,1 (1,0)	2,9 (0)
<i>P. glabrata</i>	325,6 (29,1)	21,9 (3,5)	5,8 (2,1)	112,4 (18,9)	167,4 (21,7)	14,8 (3,3)	3,9 (1,1)
<i>P. beaurepatrei</i>	228,8 (12,8)	15,6 (3,4)	9,1 (2,6)	40,7 (4,4)	142,1 (12,9)	12,9 (2,5)	5,2 (1,4)
<i>T. guianensis</i>	217,6 (30,5)	19,4 (2,7)	5,2 (1,1)	93,0 (18,2)	96,3 (25,9)	10,8 (1,3)	2,2 (0,6)
<i>T. brasiliensis</i>	479,0 (34,3)	21,1 (2,0)	7,1 (1,0)	96,5 (31,8)	334,2 (21,3)	12,5 (1,7)	2,2 (0,6)
Média	289,1 (104,7)	21,2 (6,9)	6,0 (2,7)	78,0 (30,4)	165,9 (82,0)	11,6 (3,1)	4,3 (2,7)

\* incluindo a espessura da camada sub-epidérmica.

TABELA 5 - RELAÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS.

Espécie	Límbo	Simetria	Lâmina	Base	Ápice	Margem	Textura	Pilosidade	Pecíolo	Filotaxia	Venação
<i>C. criuva</i>	simples	simétrica	obovada	cuneada	agudo/ obtusos	lisa	coriácea	ausente	normal	op.cruzada	brochi.
<i>G. fenzliana</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	obtusos	lisa	coriácea	presente	normal	op.cruzada	brochi.
<i>O. acyphylla</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	acuminado	lisa	coriácea	presente	normal	alterna	brochi.
<i>P. beaureiparei</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	agudo/ acuminado	lisa	coriácea	ausente	normal	alterna	brochi.
<i>T. guianensis</i>	composta	assimétrica	elíptica	assim.	acuminado	lisa	cartácea	ausente	normal	alterna	brochi.
<i>P. glabrata</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	agudo/ acuminado	lisa	coriácea	ausente	normal	alterna	brochi.
<i>A. guianensis</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	acuminado	lisa	cartácea	presente	normal	op.cruzada	brochi.
<i>M. racemosa</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	acuminado	lisa	cartácea	presente	normal	oposta	brochi.
<i>I. theezans</i>	simples	simétrica	obovada	cuneada	mucronado	lisa	coriácea	ausente	normal	alterna	brochi.
<i>T. brasiliensis</i>	simples	simétrica	obovada	cuneada	agudo/ acuminado	serre- ada	coriácea	ausente	normal	alterna	brochi.
<i>O. pulchella</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	agudo	lisa	coriácea	presente	normal	alterna	brochi.
<i>P. cattleianum</i>	simples	simétrica	obovada	cuneada	obtusos	lisa	coriácea	ausente	normal	op.cruzada	brochi.
<i>R. venosa</i>	simples	simétrica	obovada	aguda	agudo	lisa	coriácea	ausente	normal	alterna	brochi.
<i>C. brasiliensis</i>	simples	simétrica	elíptica	aguda	agudo	lisa	coriácea	ausente	normal	oposta	casped. simples

#### 4.5 TEORES DE NUTRIENTES FOLIARES

A concentração dos macronutrientes de cada espécie estudada por estágio sucessional é apresentada na Tabela 6. Os teores de macro e micronutrientes, de uma maneira geral, não são uniformes entre as espécies estudadas. Considerando os três estádios sucessionais, o macronutriente com maior variação de teor foi o cálcio e o de menor foi o nitrogênio. Dentro de cada estágio sucessional, o macronutriente com maior variação de teor foi o cálcio no estágio avançado e o de menor foi o nitrogênio no estágio inicial. Comparando-se os diferentes estádios sucessionais, observa-se uma tendência no aumento nos valores médios dos teores de nitrogênio, fósforo e potássio, a medida que avança a sucessão. Isto não ocorre com o cálcio, carbono e o magnésio, cujos teores médios tendem a diminuir.

Entre os micronutrientes (Tabela 7), nos três estádios sucessionais, o elemento que apresentou maior variação de teor na folha foi o manganês, sendo que a espécie com maior teor deste elemento foi *C. criuva*, no estágio intermediário, enquanto que a espécie com menor teor foi *Ternstroemia brasiliensis*, no estágio inicial.

A menor variação foi proporcionada pelo ferro, sendo que o menor teor ocorreu nas folhas de *T. brasiliensis*, no estágio inicial, enquanto que o maior foi registrado para *C. criuva* no estágio intermediário.

Comparando-se os três estádios sucessionais, também observa-se uma tendência do aumento dos valores médios dos teores dos micronutrientes, em geral, a medida que avança a sucessão.

TABELA 6. VALORES MÉDIOS DOS TEORES DOS MACRONUTRIENTES E RELAÇÃO C/N DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. (em g.Kg<sup>-1</sup>). VALORES EM PARÊNTESES REPRESENTAM O DESVIO PADRÃO. (N = 3)

Espécie	P	N	K	Ca	Mg	C (%)	C/N
Estádio inicial							
<i>Psidium cattleianum</i>	0,21 (0,002)	10,3 (0,31)	4,1(0,09)	11,65 (4,24)	4,90 (0,70)	49,18 (0,43)	47,77 (1,12)
<i>Ocotea pulchella</i>	0,20 (0,005)	13,44 (1,25)	3,75 (1,58)	6,06 (0,16)	3,17 (1,51)	52,08 (0,72)	39,01 (4,23)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	0,15 (0,000)	14,51 (9,12)	2,52 (0,30)	8,5 (1,08)	3,79 (0,44)	55,59 (0,47)	47,36 (21,63)
<i>Ilex theezans</i>	0,15 (0,001)	9,17 (1,87)	2,3 (0,28)	7,71 (2,02)	6,25 (0,25)	51,78 (1,06)	57,79 (9,61)
Média	0,18 (0,004)	11,86 (4,61)	3,17 (1,06)	8,48 (2,95)	4,53 (1,43)	52,16 (2,45)	47,98 (12,40)
Estádio intermediário							
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	0,24 (0,006)	11,25 (4,05)	4,57 (1,62)	6,92 (3,77)	3,58 (0,29)	52,90 (1,74)	50,64 (15,42)
<i>Rapanea venosa</i>	0,21 (0,001)	12,18 (1,21)	3,58 (0,54)	6,06 (1,58)	2,29 (0,36)	51,20 (0,74)	42,36 (4,59)
<i>Clusia aritva</i>	0,17 (0,001)	11,08 (0,71)	3,83 (0,64)	13,25 (0,45)	4,52 (0,34)	50,71 (0,16)	46,03 (2,99)
<i>Ocotea pulchella</i>	0,21 (0,002)	14,25 (1,43)	3,21 (1,14)	2,38 (0,90)	2,13 (0,78)	52,14 (0,18)	36,84 (3,66)
<i>Psidium cattleianum</i>	0,19 (0,002)	10,68 (1,52)	6,91 (2,81)	6,13 (0,94)	3,71 (0,69)	47,08 (0,80)	44,63 (5,74)
<i>Ilex theezans</i>	0,18 (0,000)	13,07 (1,77)	3,37 (0,55)	6,15 (0,13)	5,5 (0,33)	52,55 (2,24)	40,54 (3,83)
<i>Gomidesia fenziiana</i>	0,23 (0,001)	13,48 (0,91)	5,91 (0,62)	3,0 (0,50)	2,5 (0,22)	49,39 (1,54)	36,75 (2,67)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,14 (0,000)	10,18 (1,06)	3,35 (0,16)	4,79 (0,69)	4,25 (0,45)	52,12 (0,34)	51,53 (4,81)
Média	0,21 (0,005)	12,01 (2,09)	4,34 (1,69)	6,09 (3,42)	3,56 (1,21)	51,01 (2,12)	43,68 (7,76)
Estádio avançado							
<i>Myrcia racemosa</i>	0,32 (0,002)	12,33 (0,41)	4,25 (0,39)	14,84 (1,26)	4,17 (0,47)	47,38 (0,39)	38,45 (0,94)
<i>Ocotea aciphylla</i>	0,20 (0,003)	15,27 (0,34)	4,53 (0,32)	3,25 (0,45)	1,13 (0,50)	52,44(0,47)	34,35 (0,97)
<i>Pouteria beaurepairi</i>	0,29 (0,001)	17,83 (1,79)	8,62 (2,35)	9,59 (4,68)	3,5 (1,42)	51,67 (0,84)	29,15 (2,43)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	0,19 (0,002)	11,22 (1,13)	6,35 (2,44)	6,46 (0,84)	3,25 (0,21)	51,96 (1,69)	46,69 (6,06)
<i>Ilex theezans</i>	0,20 (0,003)	11,03 (1,56)	4,45 (0,95)	5,9 (2,15)	4,69 (0,80)	52,65 (0,42)	48,35 (6,43)
<i>Ocotea pulchella</i>	0,31 (0,003)	17,59 (0,38)	4,57 (1,45)	2,96 (0,64)	1,67 (0,83)	51,54 (0,52)	29,31 (0,92)
<i>Tapirira gulanensis</i>	0,29 (0,001)	14,91 (0,83)	5,48 (0,41)	14,21 (3,00)	3,38 (0,87)	48,17 (0,79)	32,36 (1,61)
<i>Amaloe gulanensis</i>	0,17 (0,001)	13,07 (0,81)	4,27 (0,60)	3,92 (0,95)	1,88 (1,02)	52,05 (0,50)	39,91 (2,12)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,20 (0,001)	11,43 (1,29)	4,54 (1,55)	7,05 (2,50)	2,30 (0,63)	50,82 (0,31)	44,81 (4,76)
<i>Pera glabrata</i>	0,25 (0,002)	18,94 (1,69)	4,48 (1,06)	7,00 (1,77)	3,46 (1,01)	50,26 (0,74)	26,69 (2,70)
<i>Gomidesia fenziiana</i>	0,26 (0,001)	10,65 (1,30)	6,19 (2,53)	6,38 (0,66)	1,84 (0,36)	47,74 (0,59)	45,30 (5,60)
Média	0,24 (0,005)	14,02 (3,09)	5,25 (1,81)	7,41 (4,25)	2,84 (1,29)	50,61 (1,99)	37,76 (8,19)

TABELA 7. VALORES MÉDIOS DOS TEORES DOS MICRONUTRIENTES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES EM PARÊNTESES REPRESENTAM O DESVIO PADRÃO. EM  $\text{mg.kg}^{-1}$  (N = 3).

Espécie	Zn	Fe	Cu	Mn
Estádio inicial				
<i>P. cattleianum</i>	6,7 (0,7)	40,4 (2,6)	7,1 (1,4)	224,2 (51,3)
<i>O. pulchella</i>	10,0 (8,2)	55,4 (1,9)	4,6 (0,7)	93,7 (73,2)
<i>T. brasiliensis</i>	6,2 (0,0)	54,2 (10,6)	5,8 (1,9)	16,7 (2,6)
<i>I. theezans</i>	15,8 (3,1)	40,0 (4,5)	6,2 (1,2)	466,2 (187,6)
Média	9,7 (5,5)	47,5 (9,2)	5,9 (1,5)	200,2 (198,9)
Estádio intermediário				
<i>T. brasiliensis</i>	10,4 (4,0)	59,9 (6,8)	4,6 (1,9)	49,2 (40,9)
<i>R. venosa</i>	11,7 (1,4)	55,2 (8,9)	7,3 (1,3)	473,7 (403,5)
<i>C. criuva</i>	32,1 (1,9)	62,9 (1,4)	6,2 (2,5)	867,5 (212,2)
<i>O. pulchella</i>	13,7 (3,3)	85,8 (30,5)	5,0 (2,5)	136,2 (31,1)
<i>P. cattleianum</i>	9,6 (0,7)	54,2 (1,9)	7,1 (1,4)	106,2 (9,9)
<i>I. theezans</i>	20,4 (6,8)	47,1 (9,2)	8,3 (2,6)	430,0 (46,5)
<i>G. fenzliana</i>	7,9 (1,9)	61,2 (5,4)	10,0 (1,2)	181,2 (50,6)
<i>C. brasiliense</i>	10,0 (0,0)	47,1 (8,3)	9,2 (4,4)	41,7 (2,6)
Média	14,5 (8,2)	59,1 (15,7)	7,2 (2,7)	285,7 (306,3)
Estádio avançado				
<i>M. racemosa</i>	10,0 (1,2)	79,2 (9,2)	6,7 (3,1)	475,0 (51,0)
<i>O. aciphylla</i>	10,9 (1,4)	57,1 (7,5)	9,6 (2,8)	146,1 (73,1)
<i>P. beaurepairei</i>	10,9 (3,6)	79,6 (1,9)	9,6 (2,6)	107,5 (33,3)
<i>T. brasiliensis</i>	11,2 (7,6)	50,0 (6,9)	9,2 (5,0)	223,7 (344,3)
<i>I. theezans</i>	16,7 (3,8)	52,5 (5,7)	5,8 (0,7)	562,3 (116,6)
<i>O. pulchella</i>	11,2 (1,2)	74,2 (11,3)	7,1 (1,4)	114,6 (4,7)
<i>T. gulanensis</i>	13,3 (1,9)	49,2 (8,8)	5,4 (3,1)	55,8 (20,0)
<i>A. gulanensis</i>	8,7 (1,2)	75,8 (12,5)	10,4 (5,9)	45,7 (10,6)
<i>C. brasiliense</i>	14,2 (0,7)	48,7 (12,7)	12,1 (3,1)	27,3 (3,6)
<i>P. glabrata</i>	9,6 (1,4)	45,8 (4,4)	6,2 (1,2)	149,2 (74,0)
<i>G. fenzliana</i>	9,8 (2,6)	75,0 (10,9)	6,7 (1,9)	477,5 (35,7)
Média	11,5 (3,4)	62,5 (15,5)	8,1 (3,4)	216,8 (211,3)

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 ÁREA FOLIAR

Os valores médios da área foliar para cada estágio sucessional tende a aumentar do estágio inicial para o estágio avançado, porém apenas o estágio inicial é estatisticamente diferente do estágio avançado ( $p < 0,05$ ).

Considerando-se a classificação de RAUNKIAUER, modificado por WEBB (1959) as folhas notófilas e micrófilas predominam em todos os estágios sucessionais (Tabela 2). O tamanho foliar, para florestas tropicais, é negativamente relacionado à latitude e altitude e positivamente relacionado à pluviosidade média anual (WEBB, 1959; DOLPH e DILCHER, 1980). Além disso, parece existir um favorecimento para as espécies de folhas largas em virtude de uma distribuição uniforme da pluviosidade ao longo do ano (GIVINISH, 1984). GIVINISH e VERMEIJ (1976) consideram que o tamanho ótimo da folha é baseado no balanço econômico entre o ganho de carbono e a perda de água.

Apesar da tendência do aumento na área foliar, as folhas das espécies estudadas são menores quando comparadas com outras florestas tropicais onde predominam folhas mesófilas (mais de 50% das espécies), conforme a Tabela 8. Para algumas florestas tropicais, a classe mesófila foi superestimada pois, segundo a metodologia descrita pelos autores, as espécies com folhas notófilas também estão incluídas na classe mesófila.

As classes de tamanho aqui encontradas são semelhantes com as florestas alto-montanas e montanas de regiões tropicais (Tabela 8), cujas as condições de vento e solo, são condicionantes no tamanho das folhas (SUGDEN 1985; KÖRNER, BANNISTER e MARK, 1986; KAPPELLE e LEAL, 1996). Porém, o tamanho de folhas também é influenciado por outros fatores como temperatura e umidade do ar, e do solo (GATES, 1968; ORLIANS e SOLBRIG, 1977, citado por CAMERIK e WERGER, 1981).

A análise da fitocomunidade arbórea na Reserva Volta Volha, SC (NEGRELLE, 1995), ambiente semelhante ao estudado, também mostrou resultados similares aos apresentados neste estudo (Tabela 8) mas diferente dos dados obtidos por CAIN, CASTRO, PIRES *et al.* (1956), para a região de Caiobá (PR). Possivelmente, as diferenças ocorreram devido ao critério de inclusão das espécies e o tamanho da amostra estudada. A predominância das classes micrófila e notófila nos estádios estudados pode também ser relacionada com a temperatura, que é mais baixa nesta região, comparada com as temperaturas mais elevadas da região equatorial. MAACK (1981) menciona que a região de Paranaguá é classificada, climaticamente como zona tropical de transição sempre úmida., com temperatura média mínima de 17° C. Porém, comparando os três estádios sucessionais, a condicionante principal que permite um aumento da área foliar de um estádio para o outro é, possivelmente, a disponibilidade de água no solo devido à presença de um horizonte orgânico mais espesso e uniforme a partir do estádio intermediário (WISNIEWSKI, 1997).

Solos de baixa fertilidade como as restingas de espodossolos são mais expostos à seca devido à menor capacidade em reter água, fazendo com que as plantas desenvolvam mecanismos de conservação de água, como por exemplo, redução da sua área foliar (BRÜNIG, 1973).

TABELA 8. CLASSES DE TAMANHO FOLIAR, SEGUNDO A CLASSIFICAÇÃO DE RAUNKLAUER MODIFICADA POR WEBB (1959), EM DIFERENTES FLORESTAS TROPICAIS. LE = LEPTÓFILA; NA = NANÓFILA; MI = MICRÓFILA; NOTO = NOTÓFILA; MESO = MESÓFILA; MACRO = MACRÓFILA; MEGA = MEGÁFILA

Autor e data	Local	Nº de sp	Classes de tamanho em percentagem de espécies							
			Le	Na	Mi	Noto	Meso	Noto+Meso	Macro	Mega
Bongers e Popma, 1988	México. Flor. Trop. Terras Baixas	68	0	2,6	9,0	46,2	33,3	79,5	7,7	1,3
Cain <i>et al.</i> , 1986	Pará, Brasil. Flor. Trop. de Terra Firme	86	2,33	0	10,6	---	---	76,68	11,63	0
	Caioabá, Brasil. Flor. Trop. Terras Baixas	48	0	4,2	8,3	---	---	75,0	12,5	0
Gentry, 1969	Costa Rica. Flor. Trop. Seca	18	0	11,5	23,7	---	---	58,8	8,4	0
Negrelle, 1995	Reserva Volta Velha, SC - Brasil. Flor. Trop. Terras Baixas	97	0	0	39,2	41,2	17,5	58,7	2,1	0
Grubb <i>et al.</i> , 1963	Equador. Flor. Trop. Terras Baixas	31	0	0	9	14	50	64	27	0
Webb, 1959	Austrália. Flor. Trop. Terras Baixas	---	0	0	2	39	59	98	0	0
Este estudo- est. inicial	Pr, Brasil - Flor. Trop. Terras Baixas	04	0	0	50	50	0	50	0	0
Este estudo - est. intermediário		08	0	0	25	62,5	12,5	75,0	0	0
Este estudo - est. avançado		11	0	0	27,3	63,6	9,1	72,7	0	0

## 4.2 ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR

A Tabela 03 mostra a área específica da folha (AEF) das espécies estudadas, onde observa-se um incremento dos valores médios, ao longo do gradiente sucessional. Porém, esses valores médios diferem apenas entre os estádios sucessionais inicial e avançado ( $p < 0,05$ ).

Utilizando a AEF como índice de esclerofilia, observa-se que as espécies que ocorrem no estágio inicial são mais esclerófilas do que as que ocorrem no estágio avançado (Figura 06). Do estágio intermediário para o avançado, os valores médios de AEF não variam consideravelmente, indicando que a partir do estágio intermediário, a vegetação tende à mesofilia.

MARIN e MEDINA (1981) utilizaram AEF como um indicador de escleromorfismo foliar. Para eles, os baixos valores de AEF (20,63 - 44,56) nas folhas indicaram esclerofilia enquanto que valores mais altos (73,93 - 190,94) indicaram mesofilia. Entretanto, estes autores não indicam um valor máximo para as esclerófilas.

Utilizando-se os critérios de MARIN e MEDINA (1981), os valores médios (Tabela 9) encontrados para o estágio inicial estão mais próximos dos valores encontrados para esclerofilia, enquanto que para os estádios intermediário e avançado, os valores médios estão mais próximos dos valores estipulados para mesofilia.

Devido à correlação positiva e alta de AEF e os teores de P e N, AEF é considerado um indicador dos teores de P e N foliares (MARIN e MEDINA,

TABELA 9. COMPARAÇÃO OS VALORES MÉDIOS DA ÁREA ESPECÍFICA FOLIAR, TEORES DE N E P E ESPESSURA DA FOLHA DAS ESPÉCIES ESTUDADAS COM AS DE OUTRAS FORMAÇÕES FLORESTAIS.

Autor e data	Local	Formação Vegetal	Nº de spp	AEF (cm <sup>2</sup> /g)	N (g/Kg)	P (g/Kg)	Espessura da Folha (µm)
Bongers & Popma, 1998	Los Tuxtlas, México	Floresta tropical úmida	68	78,84	17,36	1,33	207,6
Turner <i>et al.</i> , 1998	Malasia	Restinga	7	80	8,1	0,28	273
Marin & Medina, 1981	Venezuela	Fl. Trop. seca/ Veg. esclerófila	4	35,39	11,83	0,7	----
		Fl. Trop. seca/ Veg. mesófila	7	127,39	21	1,57	----
Sobrado & Medina, 1980	Amazonia	Campinarana	12	45,66	8,35	0,44	457,37
Este estudo - est. inicial	Paraná, BR	Fl. ombrófila densa das terras baixas	4	58,73	11,86	0,18	467,49
Este estudo est. interm.			8	71,7	12,01	0,21	414,03
Este estudo est. avançado			11	87,72	14,02	0,24	289,12

1981). Esta relação também foi observada neste estudo, onde existe uma relação positiva entre o incremento do AEF (Figura 92A) e dos teores de N e P (Figura 92 B e C). Estes dados corroboram com a hipótese da esclerofilia estar associada à baixa disponibilidade de N e P, o que causaria uma produção maior de material esclerenquimático, através da alta disponibilidade do C no chão da floresta (alta relação C/N).

O índice de esclerofilia (IE) para cada estágio utilizando-se o peso específico foliar (RIZZINI, 1976) são apresentados na Tabela 10.

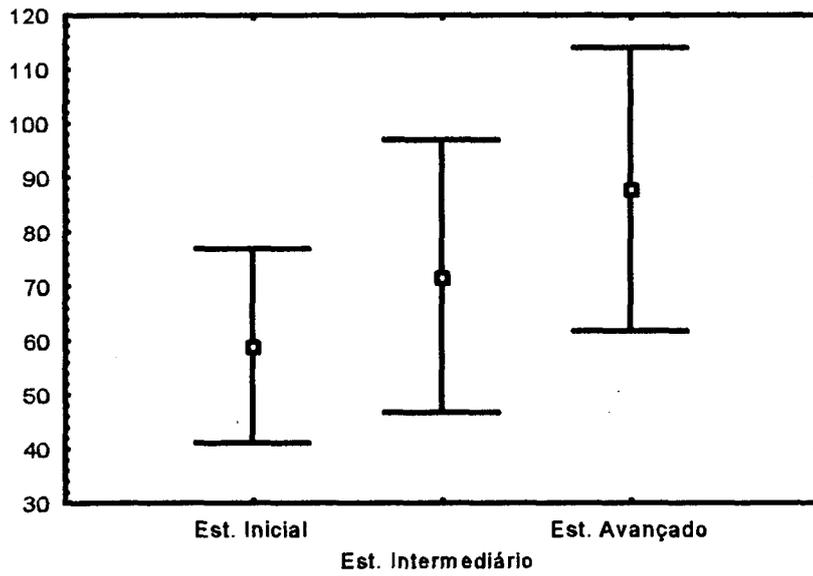
TABELA 10. VALORES MÉDIOS DO ÍNDICE DE ESCLEROFILIA DOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS. VALORES EM PARENTÊSES REPRESENTAM O DESVIO PADRÃO.

Estádio sucessional	IE* (g/cm <sup>2</sup> )
inicial	0,91 (0,25)
intermediário	0,76 (0,24)
avanzado	0,61 (0,18)

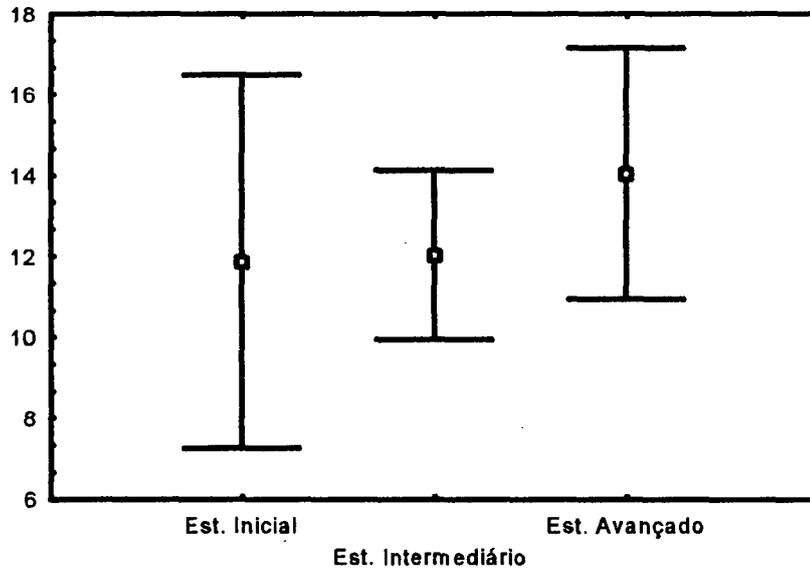
Por este critério, a vegetação do estágio inicial apresenta um maior grau de esclerofilia do que o estágio avançado, sendo que estes resultados são similares aos encontrados para AEF. CAMERIK e WERGER (1981) também utilizaram este índice na vegetação alto-montana de Itatiaia e consideraram espécies com índice  $\geq 0,7$  de xerófitas verdadeiras, o que totalizou 30% das espécies estudadas. No entanto, estes índices levam em consideração apenas a expansão foliar e a densidade dos tecidos de sustentação ou mecânicos, não considerando outras características foliares que também podem ser interpretadas como indicadores de esclerofilia.

FIGURA 92. A) Valores médios e desvio padrão para a área específica foliar (AEF) nos diferentes estádios sucessionais.  
B) Valores médios e desvio padrão para os teores de N foliares nos diferentes estádios sucessionais.  
C) Valores médios e desvio padrão os teores de P foliares nos diferentes estádios sucessionais.

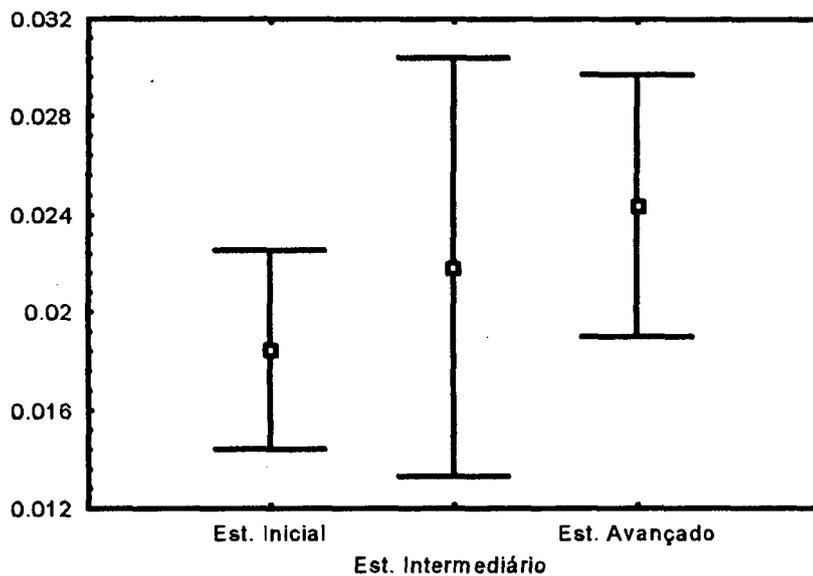
A) Área Específica Foliar ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )



B) Nitrogênio ( $\text{g}/\text{Kg}$ )



C) Fósforo ( $\text{g}/\text{Kg}$ )



±Std. Dev.

Mean

### 4.3 ESTÔMATOS

Os estômatos em todas as espécies estudadas e em todos os estádios sucessionais ocorreram na face abaxial da epiderme foliar, sendo portanto, todas as folhas hipoestomáticas. Esta ocorrência é a mais comum no padrão de distribuição de estômatos encontradas em plantas terrestres e pode estar relacionada com o grau de umidade, que na face abaxial é maior, quando comparada com a face adaxial (SMITH e McCLEAN, 1989). Para COUTINHO (1962), o hipoestomatismo está relacionado com a cutícula espessa na face adaxial da epiderme, que impede que a folha acumule água na sua superfície, evitando assim um alto grau de epifilia. A presença de estômato na face abaxial da folha parece ser também uma proteção contra o recobrimento e a obliteração dos poros estomáticos por organismos epífilos. Além disso, a ocorrência de folhas hipoestomáticas parece ser um fator de proteção contra as condições microambientais como a temperatura mais elevada na face adaxial devido à intensa exposição solar, quando se trata de folhas de sol do dossel (LLERAS, 1977).

Os valores médios para a densidade estomática tendem a diminuir com o avanço da sucessão (Tabela 3). A diferença é estatisticamente diferente entre os estádios sucessionais ( $p < 0,05$ ). As altas densidades estomáticas 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

(GRUBB, GRUBB e MIYATA, 1975, LLERAS, 1977; KORNER, BANNISTER e MARK, 1986). O estágio inicial apresenta pouca cobertura orgânica do solo, além do maior espaçamento entre os indivíduos, o que impede a formação de um sub-bosque mais fechado e, conseqüentemente, há maior formação de clareiras o que contribui para as condições microclimáticas mais xéricas, quando comparado com os outros estádios. Adicionalmente, neste estágio, o horizonte espódico (Bh) é mais profundo (Anexo 1) o que também colabora com a menor umidade do solo (WISNIEWSKI, 1997).

ROTH (1990), estudando a variação morfológica foliar em relação às condições microclimáticas de uma floresta úmida na Venezuela, observou que as folhas das espécies pertencentes ao dossel apresentavam uma maior densidade estomática quando comparada com as folhas das espécies dos estratos mais inferiores da floresta. Estudos avaliando a densidade estomática em folhas de *Pera glabrata* em dois ambientes distintos (cerrado e floresta mesófila semi-decídua) mostraram que as folhas de cerrado apresentaram maior densidade estomática devido às condições mais xéricas deste ecossistema (MINA-RODRIGUES, 1986).

A análise dos valores médios da densidade estomática das espécies que se repetem nos estádios estudados tende a diminuir em *I. theezans*, *T. brasiliensis* e *P. cattleianum*, principalmente do estágio inicial para o estágio intermediário. Entretanto, deve-se considerar o alto valor dos desvios padrão (Figura 93 B) que sobrepõe os valores máximo e mínimo das espécies citadas. O que parece realmente interferir na diferença estatística dos valores médios de um estágio para o outro são as espécies que entram no sistema nos estádios

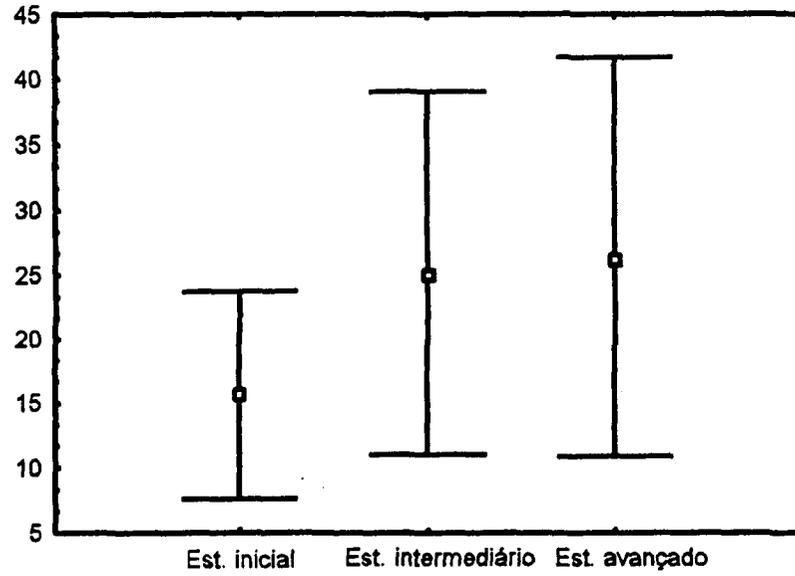
mais avançados que apresentam menor densidade estomática devido às diferentes condições ambientais, como comentado anteriormente.

Considerando os três estádios sucessionais, a densidade estomática parece estar negativamente relacionada com a área foliar (Figuras 93A e 93C). Esta relação também foi obtida para estudos de folhas de sol e sombra (LLERAS, 1977; LEITE e LLERAS, 1978). Quanto ao tamanho dos estômatos e densidade estomática não parece existir relação alguma para as espécies estudadas (Figuras 93 C e 93 D). Os valores médios para comprimento de estômatos não difere entre os estádios. Entretanto, vários estudos indicam que existe uma relação negativa entre o comprimento das células estomáticas com a densidade dos estômatos (GRUBB, GRUBB e MIYATA, 1975; TANNER e KAPOS, 1982; SUGDEN, 1985).

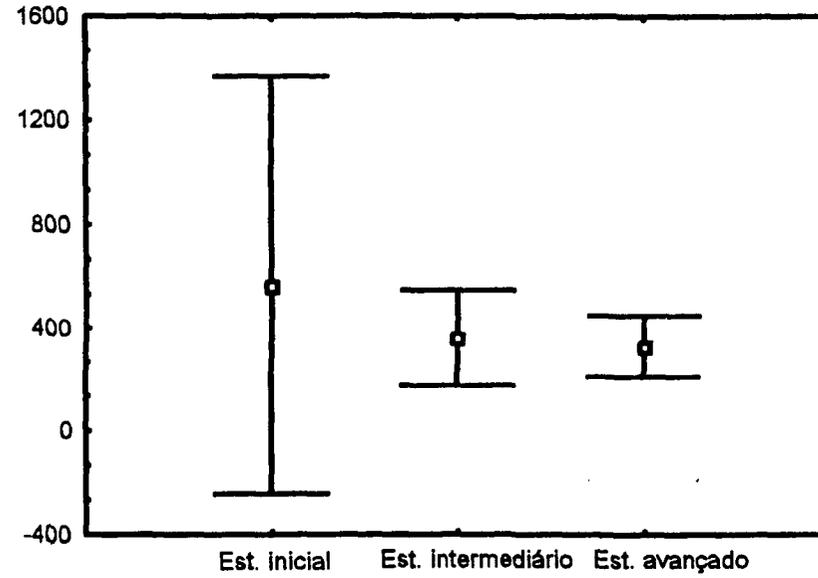
Os valores médios obtidos para a densidade estomática quando comparados com os de outras florestas tropicais (floresta tropical úmida e restinga) são semelhantes, principalmente para os estádios intermediário e avançado (Tabela 11). Para o estágio inicial, os valores são superiores aos encontrados para a vegetação esclerófila da amazônia (Tabela 11).

FIGURA 93. A) Valores médios e desvio padrão para a área foliar nos diferentes estádios sucessionais. B) Valores médios e desvio padrão para a espessura da folha nos diferentes estádios sucessionais. C) Valores médios e desvio padrão para a densidade estomática nos diferentes estádios sucessionais. D) Valores médios e desvio padrão para o comprimento das células estomáticas nos diferentes estádios sucessionais.

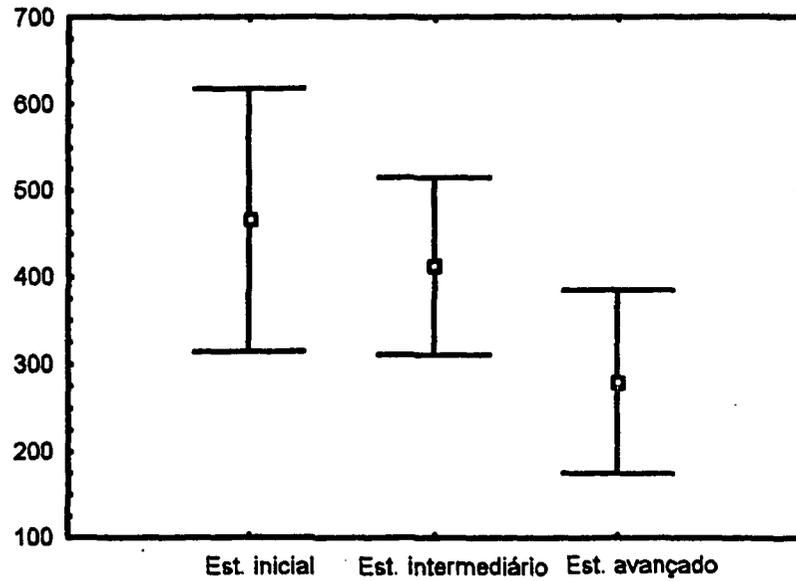
A) Área foliar (cm<sup>2</sup>)



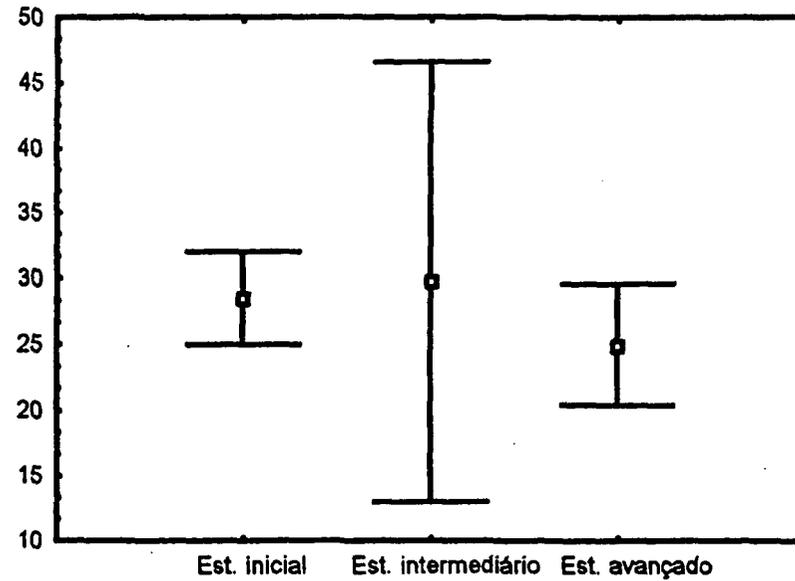
B) Densidade estomática (n<sup>o</sup>/mm<sup>2</sup>)



C) Espessura da folha (μm)



D) Comprimento das células estomáticas (μm)



±Std. Dev.

Mean

#### 4.4 MORFOLOGIA FOLIAR

A morfologia foliar encontrada nos estádios estudados é semelhante à descrita para algumas florestas tropicais como na Amazônia, Costa Rica e México (ROTH, 1984; BONGERS e POPMA, 1988; KAPPELLE e LEAL, 1996). A homogeneidade encontrada já havia sido observada por RICHARDS (1952) em relação à forma elíptica, margem lisa, ápice acuminado e textura coriácea. A predominância de folhas inteiras também foi observada em outras áreas tropicais (GENTRY, 1969; LONGMAN e JENIK, 1974; MEDINA, GARCIA e CUEVAS, 1990; ROTH, 1990).

Dentre as características morfológicas foliares, a presença do ápice acuminado é marcante em regiões de alta umidade e associado com o escoamento da água da chuva, permitindo uma rápida secagem e evitando assim epifilia (DEAN e SMITH, 1978). Entretanto, a presença do ápice acuminado em folhas de sombra de espécies do dossel, assim como folhas de espécies do sub-bosque, é bem maior e explicada pela alta umidade neste estrato (ROTH, 1984). GESSNER (1966) citado por ROTH (1984) considera que a ocorrência de ápices acuminados acelera a secagem da superfície foliar e isto é uma vantagem para os processos de fotossíntese e respiração.

Entre as espécies estudadas, a ocorrência de ápice acuminado é maior no estágio sucessional avançado (63% das espécies), sendo que apenas *M. racemosa* apresenta um ápice acuminado bem prolongado. A maior ocorrência do ápice acuminado neste estágio parece não estar relacionada com as condições

microclimáticas, uma vez que em todas as espécies analisadas foram utilizadas folhas de sol. Apesar de não terem sido efetuados estudos em folhas de sombra e de sol, sabe-se que em indivíduos pertencentes ao sub-bosque é comum encontrar o ápice acuminado mais pronunciado do que folhas de indivíduos do dossel, com maior exposição solar (BOEGER, ALVES e NEGRELLE, 1998).

A forma da folha predominante, considerando-se as espécies estudadas nos três estádios sucessionais, modifica-se de obovada nos estádio sucessional inicial para a forma elíptica no estádio sucessional avançado. A forma elíptica é a forma mais comum encontrada nas florestas tropicais (LONGMAN e JENIK, 1974; PYYKKO, 1979; ROLLET, HÖGERMANN e ROTH, 1989). A predominância da forma obovada das folhas no estádio inicial, pode estar relacionada com o pequeno número de espécies amostradas. Comparando-se áreas em estádios mais avançados de sucessão e, obviamente, com maior diversidade de espécies, observa-se uma dominância da forma elíptica. Isto também foi evidenciado para 89 espécies estudadas num trecho de floresta litorânea ao Norte de Santa Catarina, onde 77% das espécies apresentaram forma elíptica (BOEGER, ALVES e NEGRELLE, 1996).

A textura coriácea das folhas é interpretada como o resultado da combinação de vários caracteres anatômicos (ROTH, 1984; MEDINA, GARCIA e CUEVAS, 1990; TURNER, 1994). A cutícula espessa sobre a epiderme, a presença de camadas subepidérmicas, o parênquima paliçádico composto por vários estratos assim como a ocorrência do tecido de sustentação, tanto na forma de esclereídes ou feixes de fibras dispersos no mesofilo, extensões de bainha e

bainhas esclerenquimáticas dos feixes condutores, podem fornecer um caráter coriáceo à folha (ROTH, 1984). Folhas coriáceas ocorrem principalmente nos estádios inicial e intermediário. No estágio avançado, as folhas coriáceas estão presentes, entretanto, 27% das espécies apresentam folhas cartáceas. As folhas cartáceas, presentes neste estágio, apresentam uma estrutura anatômica mais simples, sem camada subepidérmica, geralmente com uma camada de parênquima paliçádico, tecido esclerenquimático pouco desenvolvido, além de possuírem uma maior área foliar.

A presença de folhas coriáceas parece estar também relacionada com a defesa contra a herbivoria (COLEY, 1983) e com períodos de menor precipitação (curtos períodos de seca e fortes ventos) além do estado de perenifolia das folhas (ROTH, 1984).

## 4.5 ESTRUTURA DA FOLHA

### 4.5.1 Espessura Total da Folha

As espessuras médias das espécies estudadas nos três estádios sucessionais variam entre 128 à 657  $\mu\text{m}$ , o que representa uma grande amplitude (Tabela 4), envolvendo espessuras relacionadas com a vegetação esclerófila (em torno de 500  $\mu\text{m}$ ) e com vegetação mesófila (em torno de 200  $\mu\text{m}$ ), (Tabela 11). Porém, considerando-se os valores médios para a espessura total, estes tendem a diminuir do estágio inicial para o avançado, o que sugere uma relação inversa entre a área foliar e a espessura total (Figuras 93A e 93B). Esta relação também foi observada em outras formações florestais tais como em florestas alto-montanas tropicais (TANNER e KAPOS, 1982) e na vegetação esclerófila da Amazônia (SOBRADO e MEDINA, 1980).

As espécies que apresentam maior espessura possuem algumas características anatômicas em comum tais como: camada sub-epidérmica formada por um ou mais estratos de células, parênquima paliçádico formado por dois ou mais estratos de células e cutícula da face adaxial da epiderme espessa. TURNER (1994), no seu trabalho de revisão sobre a forma das folhas de espécies arbóreas dos principais tipos de florestas do mundo, observou que a espessura da cutícula e das células epidérmicas está fortemente correlacionadas com a espessura total da folha. Na sua análise, porém, a espessura da epiderme inclui as camadas sub-epidérmicas. Dentre os tipos de floresta, as de terras baixas são as que apresentam as folhas mais finas, enquanto que as florestas como mangues

e restingas e algumas florestas do Mediterrâneo, apresentam folhas mais espessas. Este fator parece estar relacionado com a infertilidade do solo e períodos de estresse hídrico (TURNER, 1994). Neste estudo, as espécies com menor espessura apresentam o parênquima paliádico constituído principalmente por um único estrato de células e a espessura da epiderme adaxial reduzida e ocorrem, na sua maioria, no estágio avançado.

#### 4.5.2 Caracterização Anatômica Foliar

No estágio inicial, as características anatômicas marcantes são a presença da camada sub-epidérmica de *P. cattleianum*, presença do tecido de sustentação, na forma de esclereídes no mesofilo de *T. brasiliensis*, extensões de bainha esclerenquimática em *O. pulchella*, parênquima paliádico composto por mais de um estrato e cutícula espessa em todas as espécies estudadas neste estágio.

As características acima citadas são enfatizadas como características de natureza xeromorfa (ESAU, 1960; MAUSETH, 1988; ROTH, 1984) e descritas para ambientes como caatinga amazônica (SOBRADO e MEDINA, 1980) e restingas (TURNER, ONG e TAN, 1995).

A camada sub-epidérmica, tanto de origem protodérmica (formando a epiderme múltipla) ou de origem do meristema fundamental (formando a hipoderme) (METCALFE e CHALK, 1979; FAHN, 1990), quando é formada por células grandes com paredes celulares finas é relacionada com o armazenamento de água em plantas de folhas suculentas (FAHN, 1990). Porém, quando ocorre em folhas duras e esclerófilas, apresenta células menores com parede celular mais espessa e é entendida como uma estrutura protetora do tecido fotossintético da folha quando a taxa de metabolismo é limitada pela deficiência de nutrientes e luz excessiva (FELLER, 1996). Adicionalmente, a vegetação esclerófila apresenta maior número de espécies com camada sub-epidérmica do que a vegetação mesófila (Tabela 11). A presença da camada sub-epidérmica em algumas espécies estudadas como *P. cattleyanum* e *C. criuva* que

ocorrem nos estádios inicial e intermediário, incrementa os valores médios da espessura da face adaxial da epiderme nestes estádios. A camada sub-epidérmica das demais espécies, principalmente no estágio avançado, não se apresenta tão espessa.

Os valores médios da espessura para a face adaxial da epiderme não são estatisticamente diferentes ( $p > 0,05$ ), porém observa-se uma tendência da redução da espessura deste tecido, ao longo dos estádios sucessionais (Tabela 4). Associado com a cutícula desta face, que também não se modifica em termos de espessura ao longo do gradiente sucessional (Tabela 4), observa-se aqui, provavelmente mais uma resposta microclimática, uma vez que todas as folhas estão expostas ao sol, do que propriamente uma resposta à outras variáveis. A redução em espessura da face adaxial da epiderme é devido a ocorrência de espécies no estágio avançado com folhas mais finas, como consequência destas possuírem maior área foliar. A cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é aproximadamente o dobro em espessura do que a cutícula que recobre a face abaxial da epiderme, em todas as espécies estudadas e em todos os estádios sucessionais. A cutícula da face adaxial da epiderme é mais espessa que a da face abaxial, provavelmente porque atua como uma prevenção contra a transpiração (METCALFE e CHALK, 1979; LARCHER, 1983; CRAWLEY, 1986), uma vez que todas as folhas estudadas encontram-se expostas a radiação solar plena. Além disso, a cutícula espessa pode funcionar como um repelente de água, auxiliando na secagem mais rápida da folha (SMITH e McCLEAN, 1989). A cutícula espessa também é associada como uma defesa contra à herbivoria,

pois a cutícula incrementa a espessura da folha, contribuindo com a sua textura coriácea. Folhas com este tipo de textura tendem a ser evitadas pelos herbívoros (COLEY, 1983). Cutículas espessas também foram observadas nas folhas de outras formações florestais (Tabela 11).

Outro fator a ser salientado é que algumas espécies, tais como *I. theezans*, apesar de apresentarem uma epiderme uniestratificada em ambas as faces, tem células grandes, aproximando-as em espessura da epiderme de *C. brasiliensis*, que possui camada sub-epidérmica. Tanto a face abaxial da epiderme, assim como a cutícula que a recobre, apresentam espessuras similares nos três estádios.

A presença do tecido de sustentação esclerenquimático parece ser marcante em apenas 4 espécies: na forma de esclereídes em *T. brasiliensis*, na forma de extensão de bainha em *O. pulchella*, *O. aciphylla* e *G. fenzliana*, sendo que nesta última, a extensão de bainha é incompleta. Nas demais espécies, o esclerênquima ocorre na forma de bainha ao redor dos feixes condutores e em alguns casos, apenas nos feixes condutores de maior porte.

A presença abundante do tecido esclerenquimático é amplamente aceito entre os investigadores como um elemento de natureza xeromorfa (EAMES e McDANIELS, 1947; ESAU, 1960; SOBRADO E MEDINA, 1980; FAHN, 1990; MEDINA, GARCIA e CUEVAS, 1990; TURNER, ONG e TAN, 1995). O tecido esclerenquimático, tanto na forma de esclereídes como na forma de fibras (incluindo a ocorrência de extensões de bainha), confere às folhas uma maior dureza, o que reflete na sua textura, além de aumentar a espessura da folha,

(GRUBB, GRUBB e MIYATA, 1975; TANNER e KAPOK, 1982). A textura coriácea, como consequência da abundância de tecido esclerenquimático, relaciona-se também como uma defesa contra a herbivoria (SUGDEN, 1985).

Entre as espécies estudadas, a presença do esclerênquima não é uma característica dominante, principalmente nos estádios intermediário e avançado. No estágio inicial, duas espécies (*T. brasiliensis* e *O. pulchella*) apresentam tecido esclerenquimático bem desenvolvido e isto parece ser um indicativo, juntamente com outras características já descritas anteriormente, do maior grau de esclerofilia das espécies estudadas no estágio inicial. Entretanto, considerando o conceito estrito de ROTH (1984) para esclerofilia, apenas as duas espécies acima citadas podem ser classificadas como esclerófilas no estágio inicial.

Dentre os tecidos que compõem a lâmina foliar, o valor médio de espessura do parênquima paliçádico do estágio sucessional inicial é o único que difere estatisticamente dos estádios intermediário e avançado ( $p < 0,05$ ). Apesar do número de estratos variar entre 2 e 3 em muitas das espécies de todos os estádios sucessionais, existe uma diferença nos valores médios da espessura deste tecido, que diminui ao longo dos estádios sucessionais. Do estágio inicial para o avançado, ocorre uma redução da espessura do parênquima paliçádico (44%), predominando no estágio avançado a ocorrência de espécies com 1 ou 2 estratos deste parênquima, enquanto que no estágio inicial predominam folhas com 2 a 3 estratos.

O tecido paliçádico formado por vários estratos de células pode ser

uma resposta à alta intensidade lumínica e isto é evidenciado em estudos comparativos de folhas de sol e sombra da mesma espécie (LARCHER, 1983; ASTHON e BERLYN, 1992), pois as folhas de sol apresentam menor área foliar que as folhas de sombra (THOMAS e ICKES, 1995). As folhas com características xeromorfas também apresentam menor área foliar quando comparadas com folhas mesófilas (MAUSETH, 1988; TURNER, 1994; KAPELLE e LEAL, 1996). Em ambas as situações, o aumento do número de estratos do parênquima paliçádico tende a compensar a redução da área foliar, contribuindo assim com o incremento da espessura total da folha (FAHN, 1990; BOEGER, ALVES e NEGRELLE, 1998).

Assim, parece que o que determina a redução da espessura deste tecido em valores médios ao longo do gradiente sucessional é a inclusão de algumas espécies nos estádio avançado, que possuem apenas um estrato de parênquima paliçádico (*A. guianensis*, *M. racemosa*, *P. beuareparei*). O mesmo ocorre para as espécies que se repetem nos três estádios estudados que também sofrem redução do número de estratos do parênquima paliçádico. No estádio avançado, os valores médios da espessura deste tecido aproxima-se das espessuras encontradas para a vegetação mesófila, enquanto que os valores médios no estádio inicial estão próximos aos da vegetação esclerófila (Tabela 11).

As possíveis causas do aumento da área foliar ao longo do gradiente sucessional foram discutidas no item 4.1 - área foliar deste capítulo.

O parênquima lacunoso apesar de não ser estatisticamente

diferente entre os três estádios, também apresenta uma redução na sua espessura. Novamente, a diminuição dos valores médios da espessura deste tecido, principalmente no estágio avançado, deve-se às espécies que ocorrem neste estágio possuírem folhas com maior área foliar e portanto mais finas, o que reflete em todos os tecidos componentes da lâmina foliar.

Das características anatômicas acima discutidas, a espessura total da folha, a espessura da cutícula, da epiderme, da camada sub-epidérmica e do parênquima paliádico, quantidade de tecido esclerenquimático são as mais marcantes para avaliar o grau de esclerofilia da vegetação. TURNER (1994) utilizou além destas características mencionadas a área específica foliar e os teores foliares de N e P para representar os grupos maiores dos tipos vegetacionais de folhas largas, associando o grau de esclerofilia de cada grupo.

#### 4.5.3 Cristais

Os cristais de oxalato de cálcio são considerados produtos do metabolismo (FRANCESCHI e HORNER, 1980) e são muito comuns nas células vegetais de vários órgãos (MAUSETH, 1988; FAHN, 1990). Esses cristais são relatados nas folhas de várias formações vegetais tropicais (Tabela 11). Na vegetação esclerófila da caatinga, a presença de cristais nas folhas é abundante e entendida como uma característica especial para evidenciar o escleromorfismo foliar (MEDINA, GARCIA E CUEVAS, 1990). TANNER e KAPOK (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 à herbivoria.

A presença de cristais, principalmente na forma de drusas, ocorreu na maioria das espécies e em todos os estádios sucessionais. Nos estádios inicial e intermediário, 75% das espécies possuem cristais, enquanto que no estágio avançado, 63% das espécies apresentaram esta estrutura. A avaliação dos cristais de oxalato de cálcio, neste estudo, foi feita apenas averiguando a presença ou ausência do cristal na lâmina foliar. Entretanto, os teores de Ca na folha foram determinadas e são apresentados e discutidos no item 4. 6 (Nutrientes foliares) deste capítulo.

FRANCESCHI e HORNER (1980) indicam que a principal função dos cristais é remover o excesso de Ca do sistema. Outras funções estão associadas à defesa da planta contra a herbivoria e, conseqüentemente, como uma estratégia de manutenção de nutrientes e como reserva de Ca ou Oxalato para a planta. Esta última função foi destacada para algumas espécies, onde o processo de degradação do oxalato de cálcio é similiar ao do grão de amido.

TABELA 11. COMPARAÇÃO ENTRE AS CARACTERÍSTICAS FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, EM VALORES MÉDIOS, COM AS DE OUTRAS FORMAÇÕES FLORESTAIS.

Autor	Local	Formação Vegetal	Nº de spp	Espessura da Folha ( $\mu\text{m}$ )	Dens. Estomática ( $\text{mm}^{-2}$ )
Bongers & Popma, 1988	Los Tuxlas, México	Floresta tropical úmida	68	207,60	409
Turner <i>et al.</i> , 1998	Malasia	Restinga	07	273	344
Grubb, 1977	Nova Bretanha	Flor. om. den. terras Baixas	40	230	408
Peace & Macdonald, 1981	Malasia	Restinga	04	475	428
Sobrado & Medina, 1980	Amazonia	Campinarana	08	457,37	454
Pyykko, 1979	Venezuela	Floresta tropical úmida	15	80 - 360	382
Medina <i>et al.</i> , 1990	Amazonia	Vegetação esclerófila	15	578	346
Este estudo - est. inicial	Paraná, BR	Fl. ombrófila densa das terras baixas	04	467,49	503
Este estudo - est. intermediário			08	414,03	365
Este estudo - est. avançado			11	289,12	334

Continua

TABELA 11. COMPARAÇÃO ENTRE AS CARACTERÍSTICAS FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, EM VALORES MÉDIOS, COM AS DE OUTRAS FORMAÇÕES FLORESTAIS.

cutícula (1) ( $\mu\text{m}$ )	Face abaxial da epid. ( $\mu\text{m}$ )	Par. Pali- cádico ( $\mu\text{m}$ )	Par. lacu- noso ( $\mu\text{m}$ )	Face abaxial da epid. ( $\mu\text{m}$ )	cutícula (2)	Camada sub-epidér- mica **	Tricomas**	Cristais**
-----	30,17	71,37	91,63	14,40	----	23	5	----
2 - 22	5 - 134	49 - 146	49 - 183	2 - 37	1 - 12	28	42,8	----
38	----	----	----	---	2,2	25	----	53
9	----	----	----	---	6	50	----	----
----	17,75	----	----	10,50	----	62,5	50	50
2 - 14	----	----	----	----	1 - 8	14,28	57,14	85,72
-----	9,92	121,53	----	5,61	----	46,66	26,6	93,33
7,00	39,34	138,67	263,70	13,68	3,03	25	25	75
6,87	43,74	91,66	245,49	13,74	4,04	50	25	75
6,08	21,28	78,09	165,95	11,60	4,35	18,18	45,45	63,63

(1) Face adaxial da epiderme; (2) Face abaxial da epiderme

(\*\*) - percentagem de espécies que apresentam a característica

## 4.6 TEORES DE NUTRIENTES FOLIARES

### 4.6.1 Macronutrientes

A análise estatística (MANOVA) mostra que alguns dos teores médios de macronutrientes diferem estatisticamente entre os três estádios sucessionais, sendo eles: N, P, Mg e K (Anexo 06). Entretanto, estes apresentam comportamentos distintos entre si (Tabela 12). O único a apresentar os teores médios significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) entre os três estádios é o Mg, cujos teores diminuem ao longo do gradiente sucessional. Os teores médios de N e K, mesmo apresentando tendência de aumento, diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ) apenas do estágio avançado para os demais estádios. O teor médio do P, apesar de mostrar uma tendência de aumento ao longo da sucessão, só difere estatisticamente ( $p < 0,05$ ) entre os estádios inicial e avançado.

Os resultados encontrados para os teores médios de N nas folhas nos dois primeiros estádios, estão dentro dos limites encontrados nas florestas tropicais sobre espodossolos (VITOUSEK e SANFORD, 1986), sendo que no estágio avançado, o teor médio de N ultrapassa o limite superior (Tabela 12). Neste estágio, os teores médios de N aproximam-se dos valores encontrados para restinga paludosa (BRITTEZ, 1994) e para florestas ombrófilas densas de terras baixas (GRUBB, 1977; THOMPSON, PROCTOR, VIANA et al., 1992). Para o estágio inicial, os teores médios de N estão próximos aos encontrados para restinga seca (BRITTEZ, 1994), floresta esclerófila seca (MARIN e MEDINA, 1981) e para florestas tropicais sobre espodossolos (VITOUSEK e SANFORD, 1986), conforme a Tabela 12.

TABELA 12. COMPARAÇÃO DOS VALORES MÉDIOS DOS TEORES DE MACRONUTRIENTES FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS COM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS TROPICAIS (em g.kg<sup>1</sup>).

Autor e data	Tipo de Floresta	Local	n° sp	N	P	K	Ca	Mg
Vitousek e Sanford, 1986	Tropical úmida	Média (mín-máx)	----	10,2 (7,7-12,9)	0,6 (0,2-1,2)	6,0 (3,5-7,2)	6,0 (3,7-10,3)	2,3 (1,4-3,6)
Noij <i>et al.</i> , 1993	Tropical úmida	mín/máx.	----	6 - 25	0,2 - 2	4 - 19	1,0 - 2,3	1 - 9
Kapelle e Leal, 1996	Alto-montana, sec.	Costa Rica	14	12,1	1,1	11,3	----	----
Peace e Macdonald, 1981	Restinga	Malásia	09	8,7	0,22	3,50	7,5	2,0
Marin e Medina, 1981	Mesófila seca	Venezuela	07	21,0	1,57	----	13,93	----
	Esclerófila seca		04	11,8	0,70	----	13,93	----
Sobrado e Medina, 1980	Caatinga	Amazonas	12	8,35	0,44	8,95	3,50	----
Bongers e Popma, 1988	Omb.Den.Ter.Baixas	México	68	17,36	1,33	10,5	----	----
Grubb, 1977	Omb.Den.Ter.Baixas	N. Guiné	10	15,5	0,71	3,3	----	----
Thompson <i>et al.</i> , 1992	Omb.Den.Ter.Baixas	Roraima	77	18,8	1,2	10,3	4,7	2,4
Britez, 1994	Restinga paludosa	Paraná	9	14,4	0,41	5,2	4,9	2,9
	Restinga seca		19	10,8	0,31	5,1	5,4	2,5
Este estudo - est. inicial	Omb.Den.Ter.Baixas	Paraná	4	11,85	0,18	3,16	8,48	4,52
Este estudo - est. intermediário			8	12,01	0,21	4,34	6,08	3,46
Este estudo - est. avançado			11	14,02	0,24	5,24	7,41	2,84

O aumento da concentração de N foliar é, provavelmente, resultado do incremento de matéria orgânica no solo. Neste, o teor de N, tende a aumentar nos primeiros centímetros da serapilheira acumulada, ao longo do gradiente sucessional, principalmente do estágio inicial para o estágio intermediário (WISNIEWSKI, 1997). Outro fator a ser considerado é o incremento do teor de N através da fixação por cianobactérias simbiotes que vivem sobre as folhas (BENTLEY e CARPENTER, 1987). FORMAN (1975) mediu a taxa anual de N fixado por cianobactérias simbiotes (1,5 - 8 kg/ha.ano) para uma floresta da Colômbia e este valores equivalem à entrada N total via precipitação. Apesar dos escassos estudos sobre o incremento de N foliar via organismos epífilos, esta fonte de N para a vegetação que serve de substrato não deve ser ignorada e necessita de maiores investigações.

Os teores médios de P foliares para todos os estádios sucessionais estão abaixo da média (VITOUSEK e SANFORD, 1986) quando comparados com outras florestas tropicais. Apesar do incremento de P do estágio inicial para os demais estádios, estes ainda encontram-se próximos aos limites inferiores (Tabela 12). Os dados obtidos corroboram com os resultados de vários autores que concluíram ser o P um elemento com baixo suprimento nas florestas tropicais litorâneas (MEDINA, GARCIA e CUEVAS, 1990; THOMPSON, PROCTOR, VIANA et al., 1992; TURNER, ONG e TAN, 1995).

Outro aspecto importante que deve ser considerado neste estudo, em relação aos nutrientes e especialmente ao fósforo, é a estação do ano na qual foi coletado o material vegetal para a análise. Os teores de nutrientes no vegetal variam sazonalmente (MONTES e MEDINA; 1977; CHAPIN, 1980), sendo que a reserva sazonal de um determinado órgão é essencial para o

sucesso das espécies em solos de baixa fertilidade (MARIN e MEDINA, 1981). As coletas ocorreram em abril de 1996 (outono), após o período de floração e frutificação da maioria das espécies. Isto implica na translocação de nutrientes como o P e o K, para outras partes da planta, como por exemplo para os frutos, o que poderia acarretar a diminuição dos teores destes nutrientes nas folhas (SALISBURY e ROSS, 1992; CHAPIN, 1980), no período coletado.

Os teores médios de Ca e Mg estão acima da média mencionada por VITOUSEK e SANFORD (1986) e da maioria das demais florestas tropicais (Tabela 12). KLINGE, FURCH, HARMS et al. (1983), estudando as folhas de árvores da várzea e igapós da Amazônia, também obtiveram altos teores de Ca. O mesmo resultado obteve NEVES (1999) para as folhas de *Ceiba pentandra* e *Virola surinamensis*. Para os teores médios de Ca, não há diferenças significativas ( $p > 0,05$ ) entre os três estádios sucessionais. A elevada concentração de Ca na folha de algumas espécies (Tabela 12) pode ser resultante da grande quantidade de drusas (cristais de oxalato de cálcio) inclusas nos tecidos foliares. Estes cristais são interpretados como produto do metabolismo das plantas, cuja função poderia estar relacionada com a retirada do cálcio em excesso no sistema (FRANCESCHI & HORNER, 1980).

A quantidade de oxalato de cálcio depositada nas plantas também pode ser interpretada como um sub-produto das atividades metabólicas dos fungos que liberam ácido oxálico ou oxalatos no solo (GRAUSTEIN, CROMACK e SOLLINS, 1977). A deposição destes cristais nos tecidos vegetais aparentemente depende de cada espécie, uma vez que espécies sem cristais de oxalato de cálcio ocorrem nas mesmas áreas das espécies que apresentam tais

estruturas. O alto teor de Ca parece estar também relacionado com a pouca mobilidade do elemento nos tecidos vegetais e com a longevidade da folha. É esperado que quanto mais velha for a folha, maior é a sua concentração de Ca, pois esse elemento deposita-se nos espessamentos secundários da parede celular, na forma de pectatos de cálcio, imobilizando-se até ocorrer a queda da folha (FRANCESCHI e HORNER, 1980; BINKLEY, 1986). As espécies do estágio inicial apresentam uma maior quantidade de tecidos com espessamentos secundários, como fibras e esclereídes, o que indica maior deposição de pectatos de cálcio em suas paredes além da presença de drusas.

Os teores médios de Mg estão acima dos teores estipulados por VITTOUSEK e SANFORD (1986), principalmente no estágio inicial. Ao longo do gradiente sucessional, os teores médios de Mg diminuem, sendo que os valores médios no estágio avançado são próximos aos encontrados para outras florestas tropicais (Tabela 12). A diminuição do teor de Mg pode ser explicada parcialmente por uma das funções estruturais deste elemento. O Mg também pode acumular-se nas paredes celulares secundárias como pectato de Mg, desempenhando função semelhante a do Ca (BABBAR e EWEL, 1989), o que explicaria sua concentração maior nas plantas do estágio sucessional inicial, onde as espécies apresentam maior quantidade de tecidos com paredes secundárias.

Associada à dinâmica de retenção de Ca e Mg pela vegetação, os altos teores destes elementos nas folhas também são decorrentes dos teores relativamente elevados no solo (Anexos 1 e 2), principalmente na porção mais superficial do horizonte A, do estágio inicial e nos horizontes orgânicos (Anexo 3). Nos demais estágios, estes teores diminuem (WISNIEWSKI, 1997).

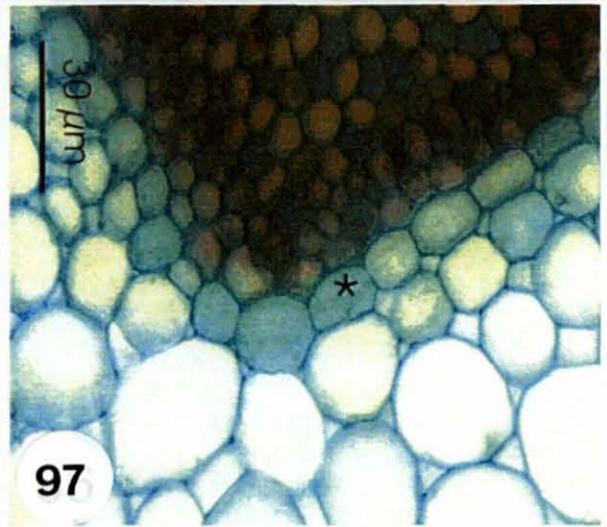
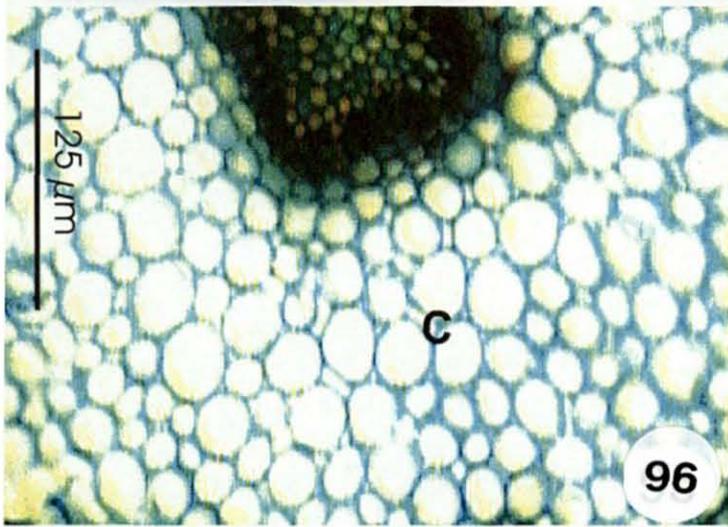
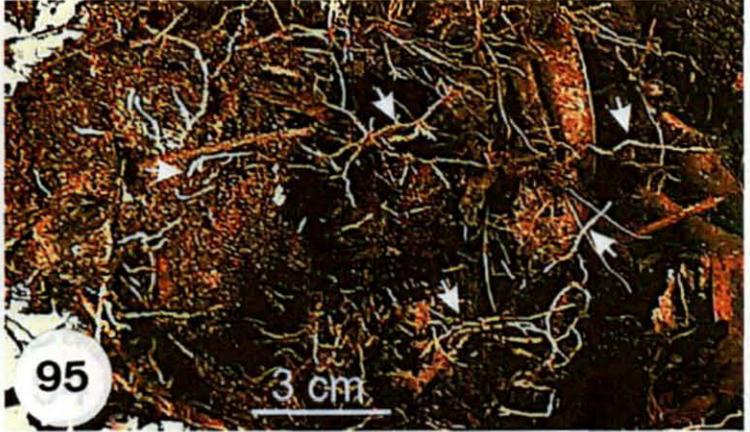
Esta relação também é observada na vegetação estudada.

Os altos teores de Ca nas folhas estão mais associados com os altos níveis deste elemento na solução do solo do que na eficiência do mecanismo de absorção pelas células radiciais (MENGEL e KIRKBY, 1987). A absorção de Ca pelas raízes é limitada às regiões apicais, pois o movimento do Ca via simplasto não é eficiente, sendo que a principal via é a apoplástica, limitada à região jovem da raiz, onde a endoderme não se encontra suberizada (CLARKSON e SANDERSON, 1978).

Em florestas tropicais sobre solos de baixa fertilidade, sabe-se que a vegetação desenvolve uma grande biomassa radicial que se espalha sobre a camada mais superficial do solo (Figuras 94 e 95) como estratégia de conservação de nutrientes (STARK e JORDAN, 1978; JORDAN, 1985, 1991; BREEMEN, 1995) com uma taxa de renovação de raízes finas mais rápida do que florestas de solos férteis (BERISH, 1982). Supostamente, a abundância de Ca no solo, associada à alta biomassa radicial superficial, com rápida renovação de raízes finas (significando novas regiões apicais com endoderme não suberizada - Figuras 96 e 97) poderia permitir a absorção de Ca em quantidade maiores principalmente, no estágio inicial. Adicionalmente, as raízes laterais em formação a partir do periciclo também realizam o transporte apoplástico da solução externa para o estelo (MARSCHNER, 1986). Com a diminuição do teor de Ca no solo, a tendência seria de diminuir o teor nas folhas, como foi observado na Tabela 06.

Os teores de K foliares são baixos quando comparados com os de outras florestas tropicais (Tabela 12) e muito baixos quando comparados com

- FIGURA 94. Detalhe da serapilheira acumulada, no estágio inicial, evidenciando as raízes finas em contato com o material em decomposição. A seta indica as raízes.
- FIGURA 95. Detalhe da serapilheira acumulada, no estágio intermediário, evidenciando as raízes finas em contato com o material em decomposição. A seta indica as raízes.
- FIGURA 96. Secção transversal da raiz fina que ocorre sobre a serapilheira acumulada, evidenciando a região do córtex (c).
- FIGURA 97. Detalhe da secção transversal da raiz fina que ocorre sobre a serapilheira acumulada, evidenciando a endoderme (\*).



os teores considerados adequados na matéria seca de plantas de uso agrícola ( $10 \text{ g.kg}^{-1}$ ), segundo MALAVOLTA (1980). O teor médio de K, no estágio inicial, ficou abaixo das médias das outras florestas tropicais (VITOUSEK e SANFORD, 1986; NOIJ, JENSEN, WESSELINK et al., 1993), com valores semelhantes às restingas da Malásia (Tabela 12). Entretanto, para o estágio avançado, o teor médio está entre os limites e semelhantes aos encontrados por BRITZ (1994).

Os baixos teores de K podem estar associados com a grande mobilidade do elemento uma vez que esse não possui função estrutural na planta e tende a se acumular no suco vacuolar (MALAVOLTA, 1980), o que o torna facilmente lixiviável. Segundo MARSCHNER (1986) as perdas de K por lixiviação são altas ( $100\text{-}200 \text{ kg/ha}$ ) em florestas tropicais. A lixiviação é considerada um importante mecanismo na ciclagem de nutrientes, particularmente em ecossistemas com baixos teores de nutrientes disponíveis no solo.

Além disso, o K é de fácil translocação dentro da planta, de órgãos maduros para os mais jovens (MENGEL e KIRKBY, 1982; BINKLEY, 1986). Enquanto o Ca é transportado para o estelo via apoplasto, o K é rapidamente transportado via simplasto (MARSCHNER, 1986). O K é um elemento com alta taxa de absorção, sendo esta dependente da permeabilidade da membrana celular. A extrema mobilidade do K na planta é consequência da alta permeabilidade da membrana para este cátion. Isto ocorre devido à presença de ionóforos específicos (ex. valinomicina) que são carreadores de K através da membrana, incrementando a difusão facilitada (MENGEL e KIRKBY,

1987).

Por outro lado, a absorção do K e sua posterior retenção na planta é também competitivamente afetada pelo H, Ca, Mg e Na. O K pode ser facilmente repostado por outros cátions, em particular o Ca e Mg, devido às suas fracas ligações com os argilo-minerais (MENGEL e KIRKBY, 1987). Estudos com *Cordia alliodora*, na Costa Rica, mostraram que os altos teores de Mg e Ca, no solo, podem limitar o suprimento de K para as árvores (BERGMANN, STURMANN e ZECH, 1994). MENGEL e FOSTER (1969) citados por MENGEL e KIRKBY (1987) mostraram, em experimentos com cevada, que o baixo suprimento ou ausência de K por 8 dias aumentaram consideravelmente o teor de cátions como Ca e Mg nas plantas. O aumento do suprimento de um cátion pode resultar na diminuição da concentração de outros, indicando que a deficiência em K pode ser condicionada pela presença de outros cátions no solo. Entretanto, estes cátions não são capazes de substituir as principais funções fisiológicas do K, como o movimento de abertura e fechamento dos estômatos (MENGEL e KIRKBY, 1987). Mas, em processos menos específicos, como a manutenção do turgor, a substituição de Na por K é possível (MENGEL e KIRKBY, 1987).

Com o objetivo de avaliar a possível compensação do Na pelo K, mediu-se os teores de Na em algumas espécies (*P. catleianum* e *T. brasiliensis*) cujo o teor médio de K era muito baixo. Os teores médios são apresentados na Tabela 13.

TABELA 13. VALORES MÉDIOS DOS TEORES DE NA. VALORES EM PARÊNTESES REPRESENTAM O DESVIO PADRÃO. (N=3).

Espécie	Estádio	Na (g.Kg <sup>-1</sup> )
<i>Psidium cattleianum</i>	inicial	0,25 (0,01)
	intermediário	0,26 (0,02)
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	inicial	0,11(0,01)
	intermediário	0,19 (0,02)
	avançado	0,12 (0,02)

Os teores médios de Na apresentaram-se muito baixos, indicando que esta compensação aparentemente não ocorre nas plantas analisadas. FINCK (1969) menciona que, no tecido vegetal, os teores médios de Na variam de 0,5 à 30 g.kg<sup>-1</sup>.

No solo mineral, os teores de K são baixos (Anexo 1) havendo uma maior concentração deste elemento na camada mais superficial do Horizonte A (Anexo 2) e nos horizontes orgânicos (Anexo 3), nos três estádios. Nos primeiros 8 cm do Horizonte A ocorre uma maior concentração de K, o que indica a retenção do mesmo, apesar da pouca afinidade relativa do K às cargas da matéria orgânica (MARSCHNER, 1986; MENGEL e KIRKBY, 1987). Esta concentração na porção mais superficial do Horizonte A ocorre nos três estádios e os teores de K tendem a aumentar ao longo da sucessão (Anexo 2).

Especificamente, nesta região mais superficial do solo mineral, os conteúdos de K não são considerados baixos (estádio inicial = 120kg/ha; estágio intermediário = 88kg/ha e estágio avançado = 128kg/ha), segundo valores propostos para solo, por TOMÉ (1997), o que indica que este elemento,

ou pelo menos em parte ou temporariamente, não parece estar disponível para a vegetação. O K no solo, e conseqüentemente disponível para as plantas, tem origem no intemperismo das rochas. Solos muito intemperizados geralmente são pobres em potássio. Em particular, solos arenosos e bem drenados apresentam capacidade limitada para reter e manter nutrientes (WAMBEKE, 1992). Nestas condições, o K disponível para as plantas é o que circula entre a vegetação e a serapilheira. Estudos em sítios florestais do Panamá mostraram que 89% do K total do ecossistema está fixado na vegetação (GOLLEY, MCGINNIS, CLEMENTS et al, 1975). Portanto, o K disponível para a vegetação é aquele proveniente da liberação da serapilheira que se acumula sobre o solo mineral. A vegetação, por sua vez, evita grandes perdas por lixiviação ao possuir um sistema denso de raízes finas superficiais que entram em contato direto com o material que está sendo decomposto (Figuras 93 e 94), retirando os nutrientes que estão sendo liberados no processo de decomposição e minimizando o movimento dos nutrientes para o solo mineral, onde aumentam suas chances de serem lixiviados (JORDAN, 1985). Estudos em florestas da Amazônia mostraram que a camada superficial de raízes parece ser eficiente na reciclagem de nutrientes e prevenção das perdas por lixiviação (JORDAN, 1991). Além disso, a ciclagem do K (planta-solo) é mais rápida que dos outros elementos, por se tratar de um cátion monovalente (JORDAN, 1985).

Outro fator a considerar, e que já foi comentado anteriormente para o P, é o período de coleta do material vegetal para a análise química, que ocorreu após o período de floração e frutificação, o que implicaria também na

translocação do elemento para estes órgãos, acarretando uma diminuição nos teores foliares, uma vez que este elemento é de fácil mobilidade.

Enquanto os teores médios de Ca mantêm-se semelhantes ao longo do processo sucessional, os teores médios de K aumentam, modificando a razão K/Ca ao longo da sucessão. Apesar da razão K/Ca aumentar, principalmente do estágio inicial (0,38) para o intermediário (0,89), a mesma ainda é baixa nos três estádios, se considerarmos que a razão adequada é 2 para as plantas com um bom estado nutricional (MALAVOLTA, 1980). Entretanto, esta "taxa adequada" é definida para espécies cultivadas, as quais demandam um maior suprimento de nutrientes. Para a Floresta Amazônica, KLINGE, FURCH, HARMS et al. (1983) encontraram razões que variaram entre 0,2 à 11 para as folhas adultas. Para as espécies estudadas por NEVES (1999) a razão variou entre 0,6 e 1. A razão K/Mg apresenta comportamento similar ao da relação K/Ca.

Apesar das razões K/Ca e K/Mg nos estádios estudados serem baixas ( $< 1$ ), existem variações entre as espécies de cada estágio. No estágio inicial, *O. pulchella* apresenta uma razão  $> 1$  para K/Mg, assim como *C. criuva*, *I. theezans* e *C. brasiliensis* no estágio intermediário e *I. theezans* no estágio avançado. Para K/Ca, as seguintes espécies apresentam uma razão  $> 1$ : *P. cattleianum* e *G. fenzliana*, no estágio intermediário e *O. aciphylla*, *O. pulchella* e *A. guianensis* no estágio avançado. As variações nas razões de K/Ca e K/Mg evidenciam o comportamento diferenciado das espécies frente ao processo de absorção, metabolismo e perdas de nutrientes na planta. (ERNEST, 1975; BREEMEN, 1995). GOLLEY, YANTKO, RICHARDSON et al.

(1980) mostraram que certas famílias concentram ou discriminam os elementos individualmente, exibindo padrões diferentes nos teores dos nutrientes. Adicionalmente, o teor de nutrientes foliares é influenciado também por fatores como idade das folhas, estação do ano, sombreamento, condições edáficas, entre outros. (DRECHSEL e ZECH, 1991).

Os altos teores de Ca são evidenciados na distribuição dos macronutrientes que ocorreu da seguinte maneira:  $Ca > Mg > K > P$  para o estágio inicial e  $Ca > K > Mg > P$  para os estágios intermediário e avançado. Esta distribuição também evidencia o aumento do teor médio de K foliar a partir do estágio intermediário. Distribuição semelhante a dos estágios intermediário e avançado foi encontrada para as florestas tropicais úmidas maduras estudadas por GOLLEY, MCGINNIS, CLEMENTS et al (1975). Nas restingas do Paraná (BRITZ, 1994), assim como para as florestas tropicais sobre espodossolos (THOMPSON, PROCTOR, VIANA et al., 1992) ocorre a distribuição que segue:  $K > Ca > Mg > P$ , evidenciando um melhor suprimento de K.

Com base nos dados acima, a maioria dos macronutrientes, com exceção do P, estão dentro dos limites observados para as florestas tropicais sobre solos arenosos. Dentro do gradiente sucessional, o estágio avançado é o que apresenta os maiores teores de N e K e os menores teores de Ca e Mg. Esses resultados corroboram com os dados obtidos nas análises químicas dos horizontes orgânicos (L e F) que compõem a serapilheira acumulada sobre o solo (Anexo 3), a medida que avança o processo sucessional.

Outro fator importante é que o aumento tanto em espessura da

serapilheira acumulada (Anexo 4) quanto no incremento dos teores de macronutrientes é expressivo entre o estágio inicial e o intermediário.

O incremento dessas variáveis do estágio intermediário para o estágio avançado não é tão marcante, sendo que a espessura praticamente mantém-se a mesma. O incremento do estágio inicial para o intermediário é em decorrência da produção de serapilheira anual (Anexo 4), que difere substancialmente entre os dois estágios. Já entre os estágios intermediário e avançado, a diferença de produção de serapilheira não é expressiva. Assim, a serapilheira acumulada resulta num aumento da disponibilidade de nutrientes para a vegetação (RODE, 1995).

No estágio inicial, a serapilheira acumulada apresenta-se descontínua, sendo que existem áreas com ausência total da mesma, ficando o solo mineral totalmente exposto. Nos outros estágios, a serapilheira acumulada é mais espessa e contínua, não havendo exposição do solo mineral. Estas características acima descritas, no estágio inicial, acarretam outros fatores como maior lixiviação dos nutrientes do solo, menor umidade e conseqüentemente uma decomposição mais lenta da matéria orgânica, interferindo assim na liberação dos nutrientes (BRITTEZ, 1994).

Os teores médios de P foliares, nos três estágios sucessionais, encontram-se abaixo dos limites observados, para condições assimilares. Portanto, era de se esperar que na serapilheira acumulada os teores de P também fossem baixos. Entretanto, isto não acontece, sendo que os maiores teores ocorrem no Horizonte L do estágio inicial (Anexo 3).

Tal fato pode ser explicado da seguinte maneira:

a) o material analisado quimicamente da serapilheira acumulada não é formado apenas de folhas da serapilheira e sim por um complexo de microorganismos (incluindo micorrizas) e diferentes frações da serapilheira como partes reprodutivas (HAAG, 1985; LÜTTGE, 1997), o que pode ter incrementado os teores de P;

b) a contribuição da vegetação, incluindo todas as formas de vida (herbáceas, lianas, epífitas, árvores) não é homogênea na formação da serapilheira acumulada. Algumas espécies, devido às suas características evolutivas e genéticas (GIVNISH, 1984), podem ter uma maior habilidade em absorver um determinado nutriente e contribuir diferentemente no retorno deste, por ocasião da queda da serapilheira, o que poderia refletir nos teores de P encontrados.

c) as condições ambientais, principalmente no estágio inicial, associadas aos fatores relacionados com a vegetação, como sazonalidade, idade da folha, translocação de nutrientes dentro da folha (CHAPIN, 1980) e a heterogeneidade da serapilheira acumulada, também podem influenciar na dinâmica dos nutrientes.

A relação C/N nas folhas ao longo do gradiente sucessional tende a diminuir (Tabela 6) e esta redução também foi observada com relação aos horizontes orgânicos (WISNIEWSKI, 1997). A relação C/N quando inferior a 25:1 indica uma concentração adequada de todos os nutrientes e conseqüentemente um ambiente favorável para a atividade biológica (JORDAN 1985). Entretanto, apesar de ocorrer uma redução da relação C/N ao longo da sucessão, esta relação ainda é alta ( $> 25:1$ , Tabela 6), indicando a baixa

concentração de N nas folhas das espécies estudadas.

#### 4.5.2 Micronutrientes

Os teores médios de micronutrientes obtidos neste estudo estão próximos dos encontrados por BRITTEZ (1994), nas restingas do Paraná, e dentro dos limites observados por DRECHSEL e ZECH (1991) para florestas tropicais, sendo que os teores de Zn no estágio inicial encontram-se próximos aos limites inferiores. Entretanto, todos os teores médios de micronutrientes analisados apresentam-se menores neste estágio (Tabela 14).

Para os três estágios, a distribuição de micronutrientes deu-se da seguinte maneira:  $Mn > Fe > Zn > Cu$ . Esta distribuição também foi encontrada por BRITTEZ (1994) em áreas próximas ao local de estudo e por outros investigadores, em outras florestas tropicais (ERNEST, 1975; GOLLEY, YANTKO, RICHARDSON et al, 1980).

Os teores médios de Fe e Zn apresentam diferenças entre os estágios sucessionais ( $p < 0,05$ ) sendo que os teores de Fe são diferentes entre os três estágios e o Zn difere apenas no estágio intermediário (Tabela 07).

Os teores médios de Fe e Cu tendem a aumentar ao longo da sucessão, enquanto que para os teores de Zn e Mn o aumento ocorre apenas do estágio sucessional inicial para o intermediário.

Para Fe e Cu, os valores médios dos estágios intermediário e avançado encontram-se próximos daqueles obtidos nas restingas do Paraná (BRITTEZ, 1994) e inferiores aos encontrados para a Amazônia (STARK, 1970; GOLLEY, MCGINNIS, CLEMENTS et al, 1978) e para *Ilex paraguayensis*

proveniente de floresta ombrófila mista (REISSMANN, ROCHA, KOEHLER et al., 1983), (Tabela 14).

Os teores médios de Zn são baixos para todos os estádios e conseqüentemente para todas as espécies. Segundo DECHEN, HAAG e CARMELLO (1991), teores entre 10 à 20 mg.kg<sup>-1</sup> de Zn nas plantas geram sintomas de deficiência deste elemento.

Todas as plantas estudadas, com exceção de *C. criuva* e *I. theezans* no estágio intermediário, apresentam teores abaixo de 20 mg.kg<sup>-1</sup>, encontrando-se assim deficientes em Zn, segundo os autores acima citados. Todavia, KABATA-PENDIAS e PENDIAS (1984) consideram que estes valores de deficiência variam consideravelmente porque a deficiência do Zn depende do requerimento de cada genótipo e do efeito das interações de Zn com outros elementos dentro do tecido vegetal.

Adicionalmente, estes valores de deficiência são determinados para plantas de uso agrícola, com diferentes exigências nutricionais daquelas das espécies florestais cujas disponibilidades de nutrientes dependem, entre outros fatores, da ciclagem de nutrientes e condições do solo (WARING e SCHLESINGER, 1985).

Os sintomas de deficiência de Zn para as espécies de interesse agrícola, como clorose nas áreas intervenais da folha e formação de rosetas de folhas pequenas no ápice caulinar (MENGEL E KIRKBY, 1987) não foram observadas nas folhas das espécies estudadas. Teores baixos de Zn em folhas também foram encontrados por BRITTEZ (1994), para espécies de restinga na Ilha do Mel (Pr) e por NEVES (1999) para espécies florestais da Amazônia.

Uma das possíveis causas dos baixos teores de Zn nas folhas das espécies estudadas é o baixo teor de Zn no solo e uma maior eficiência de utilização. Plantas deficientes em Zn parecem ser capazes de suprir seus tecidos meristemáticos com Zn, não acumulando-o nas folhas mais velhas. (LONGNECKER e ROBSON, 1993).

O teor de Zn no solo está relacionado com o material de origem (MENGEL e KIRKBY, 1987), além das perdas de Zn no solo, que podem ocorrer principalmente devido à lixiviação em meio ácido que é muito ativa sobre a mobilização do Zn. Isto ocorre principalmente em certos horizontes de solos arenosos como os espodossolos (KABATA-PENDIAS e PENDIAS, 1984). Apesar de não ter sido feita a análise de micronutrientes para os solos das áreas estudadas, espodossolos de restinga da Ilha do Mel-PR, próximos ao local de estudo, apresentaram baixos teores de Zn, pois os minerais constituintes deste solo são pobres em Zn (BRITZ, 1994). Além disso, o Zn pode formar complexos quelatados e, dependendo da natureza da matéria orgânica e do pH, pode tornar-se disponível ou não para as plantas (SCHEFFER e SCHACHTSCHABEL, 1976; KABATA-PENDIAS e PENDIAS, 1984).

O Mn apresenta um comportamento diferenciado dos demais elementos. Os teores médios são elevados e existe uma grande variação entre as espécies e entre os indivíduos analisados, conforme observa-se no desvio padrão de cada espécie (Tabela 07). Os teores médios obtidos são maiores quando comparados com outras formações vegetais (Tabela 14), com exceção de *I. paraguayensis* (REISSMANN, ROCHA, KOEHLER et al, 1983). Apenas

uma espécie (*T. brasiliensis*) no estágio inicial apresenta teores de Mn próximos a deficiência ( $< 25 \text{ mg.kg}^{-1}$ ).

As relações Fe/Mn e Zn/Cu apresentam comportamentos distintos ao longo dos estágios sucessionais estudados. A razão Fe/Mn tende a diminuir principalmente entre o estágio inicial e intermediário. Entretanto, a razão no estágio inicial é alta (1,02) quando considera-se os valores médios de todas as espécies estudadas.

Geralmente para as espécies florestais, tanto coníferas como de folhosas, prevalece uma razão Fe/Mn  $< 1$  (NEVES, 1999). Porém, para KABATA-PENDIAS e PENDIAS (1984), uma razão entre 1,5 e 2,5 é aceitável para as plantas agrícolas saudáveis. Quando retira-se da análise os teores médios de *T. brasiliensis*, cuja razão média é 3,24, devido aos altos teores de Fe nesta espécie, a razão entre as médias das espécies do estágio sucessional inicial diminui para 0,28, invertendo a tendência da razão Fe/Mn ao longo da sucessão. *T. brasiliensis* é a espécie com menor teor de Mn tanto no estágio inicial como no intermediário, o que mantém, para estes dois estágios, uma razão Fe/Mn  $> 1$ .

Já no estágio avançado, o teor de Mn aumenta nas folhas de *T. brasiliensis*, modificando a razão Fe/Mn. O Mn é o elemento que apresenta maior variação nos teores médios, nos três estágios sucessionais. Isto parece estar relacionado com a disponibilidade de Mn no solo, principalmente em solos ácidos devido à maior solubilidade dos compostos de Mn sob condições de baixo pH. Entretanto, o Mn na forma divalente é relativamente móvel no solo e pode ser facilmente lixiviado, o que acontece freqüentemente em solos

ácidos podzolizados (MENGEL e KIRKBY, 1982).

A variação nos teores de Mn entre diferentes espécies também foi observada em restingas (BRITTEZ, 1994) e para diferentes famílias botânicas (STARK, 1970). O Mn é considerado um dos elementos de maior acumulação em determinadas espécies e famílias (RODIN e BAZILEVIC, 1967). NEVES (1999) também encontrou diferenças significativas entre os teores médios foliares de Mn para *Virola surinamensis* e *Ceiba pentandra*. Isto indica que as espécies possuem exigências diferenciadas deste nutriente assim como habilidades para absorvê-lo através de suas raízes (BRITTEZ, 1994; NEVES, 1999).

A relação Zn/Cu aumentou do estágio inicial (1,67) para o intermediário (2,17) para depois diminuir do intermediário para o avançado (1,52). Ocorrem exceções no estágio inicial para *P. catteianum*, no estágio intermediário para *G. fenzliana* e no estágio avançado para *A. guianensis*, cujas razões são <1. Segundo MALAVOLTA (1980), a razão adequada Zn/Cu é em torno de 3. Como foi comentado anteriormente, os baixos teores de Zn encontrados podem ser um reflexo dos baixos teores de Zn no solo. Apesar do aumento dos teores médios de Zn ao longo dos estágios sucessionais, a relação Zn/Cu ainda mantém-se baixa porque os teores de Zn ainda permanecem relativamente baixos e ocorre também um aumento dos teores médios de Cu de um estágio para o outro.

A tendência dos valores médios dos teores de micronutrientes aumentar ao longo do gradiente sucessional também pode ser explicada pelo incremento da espessura da serapilheira acumulada sobre o solo mineral, o

que resulta numa maior disponibilidade de nutrientes, conforme comentado no item 4.6.1 desta discussão.

É importante, também, mencionar que existe uma complexidade de mecanismos que ocorrem simultaneamente nestes horizontes orgânicos e que muitas são as variáveis que interferem no processo de decomposição e, posteriormente, de liberação de nutrientes (WARING e SCHLESINGER, 1985).

Adicionalmente, a vegetação que se desenvolve em solos com baixa fertilidade possui uma série de mecanismos que conservam os nutrientes em seus compartimentos como: a) lenta taxa de crescimento, que permite o contínuo uso das reservas de nutrientes, aumentando assim a sobrevivência até o próximo "input" de nutrientes (CHAPIN, 1980; BREEMEN, 1995); b) alta biomassa radicial, onde as raízes finas estão distribuídas principalmente na superfície do solo, em contato direto com a serapilheira acumulada, obtendo os nutrientes diretamente do material em decomposição (GOLLEY, MCGINNIS, CLEMENTS et al., 1975; JORDAN, 1985); c) associação com micorrizas que aumenta a habilidade das plantas em obter nutrientes sob condições de baixa disponibilidade, ampliando a superfície de absorção das raízes (SØNDERGAARD e LAEGAARD, 1977; VITOUSEK e SANFORD, 1986); d) acúmulo de nutrientes na biomassa vegetal, evitando assim maior lixiviação (GOLLEY, MCGINNIS, CLEMENTS et al., 1975; JORDAN, 1985) entre outros.

TABELA 14. COMPARAÇÃO DOS VALORES MÉDIOS DOS TEORES DE MICRONUTRIENTES FOLIARES EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS TROPICAIS (em mg.g<sup>-1</sup>).

Autor e data	Tipo de Floresta	Local	n° sp	Zn	Fe	Cu	Mn
Drechsel & Zech, 1991	Tropical	geral	37	9-101*	27-1310*	2-49*	22-4000*
Dechen et al., 1991	plantas agrícolas	mín-máx.	--	20- 50	29-130	1-10	17-334
Golley et al., 1978	Tropical Úmida - secundária	Amazônia	--	31	193	13	174
	Tropical Úmida - madura		--	27	176	8	63
Reissmann et al., 1983	Ombrófila Mista - 1 espécie	Paraná	--	29	103,5	22,2	1968,7
Stark, 1970	Tropical/solos arenosos - 2°	Amazônia	--	--	47,5	10	6,2
	Tropical/solos arenosos - madura		--	--	74,2	13,1	11,4
Britez, 1994	Restinga paludosa	Paraná	9	13	63	6,9	89
	Restinga seca		10	19	55	8,5	197
Este estudo- est. inicial	Ombrófila Densa das Terras Baixas	Paraná	4	9,69	47,5	5,94	200,21
Este estudo - est. intermediário			8	14,48	59,11	7,21	285,73
Este estudo - est. avançado			11	11,44	62,46	8,07	216,8

\* Valores mínimo e máximo encontrados para as 37 espécies analisadas.

#### 4.7 EPIFILIA

Todas as folhas analisadas apresentaram um maior ou menor grau de epifilia. Tal observação foi comprovada com a análise da superfície foliar em microscopia eletrônica de varredura (Figuras 98 à 103). Sobre a superfície, em ambas as faces da folha, foram encontrados vários indivíduos pertencentes a diversos grupos como fungos, algas, bactérias e líquens.

A ocorrência de epifilia nas folhas de florestas tropicais ainda são motivo de estudos e hipóteses. RICHARDS (1952) relacionou a presença do ápice acuminado longo como um mecanismo de secagem rápida da folha, evitando assim a instalação de organismos epífilos. Dentre as espécies estudadas, a única que apresenta um longo ápice acuminado é *M. racemosa* e que teoricamente teria potencial de evitar a epifilia, através da secagem rápida das suas folhas. No entanto, a sua superfície foliar também apresenta indivíduos epífilos. WITKAMP (1970) sugeriu que a floresta tropical favorece o desenvolvimento da epifilia devido à alta precipitação e a longevidade das folhas, permitindo que os organismos epífilos cresçam sem interrupção, especialmente nos estratos mais inferiores do dossel, onde a umidade e a evaporação são menores.

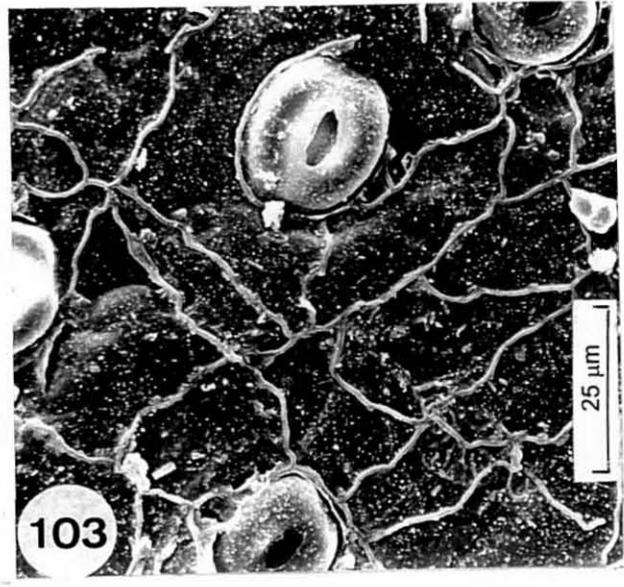
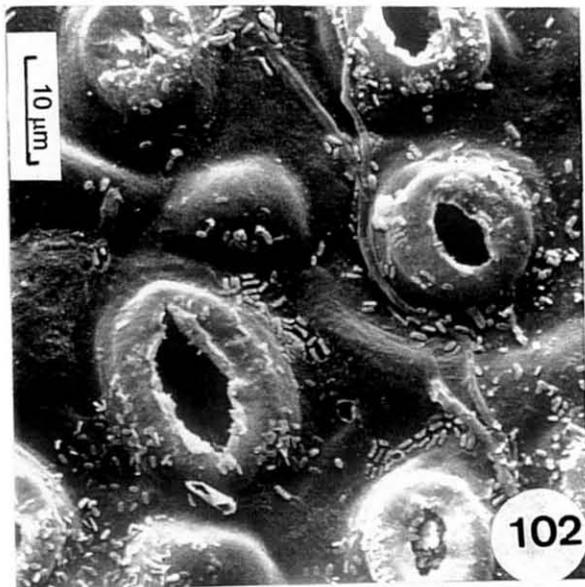
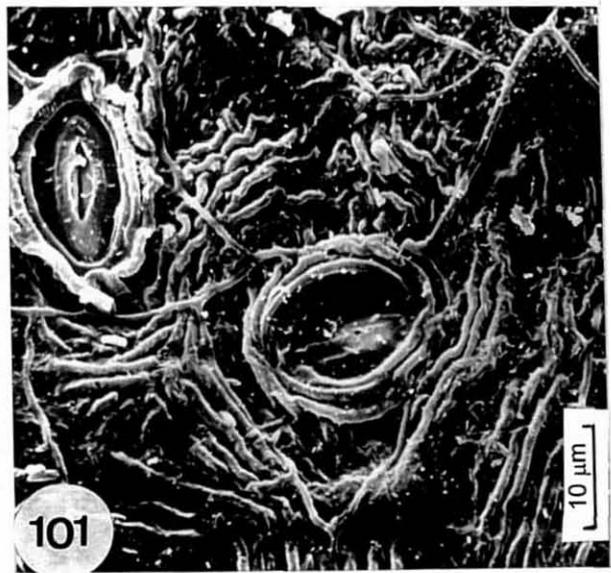
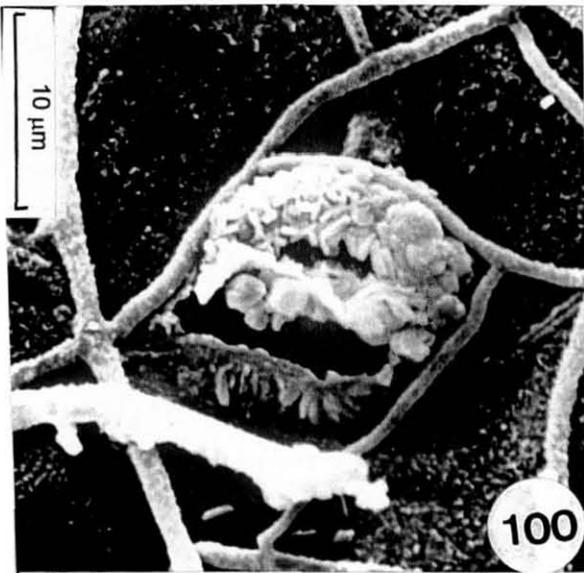
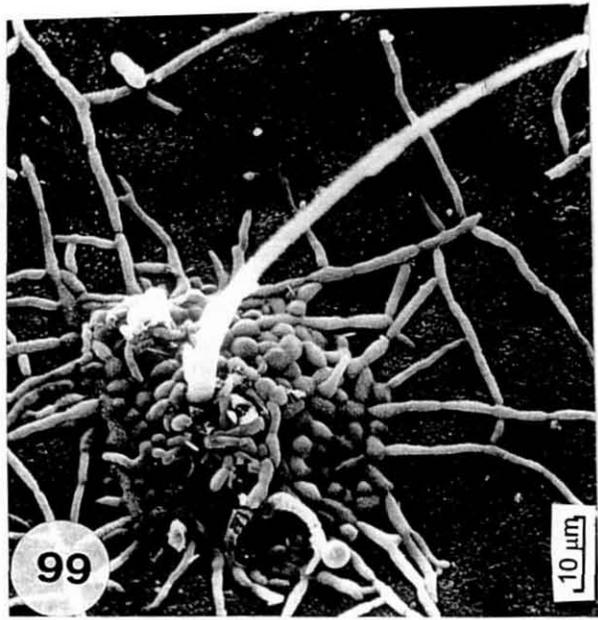
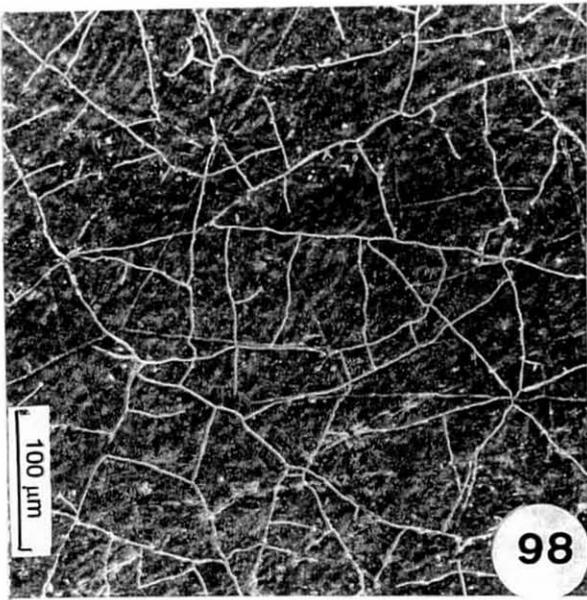
As possíveis vantagens da epifilia têm sido discutidas por diversos autores. A presença principalmente de líquens sobre as folhas indica que as cianobactérias presentes na relação simbiótica (algas e fungos formando os líquens) possam fixar N e a planta hospedeira absorvê-lo na forma de nitrato (BENTLEY e CARPENTER, 1987).

Por outro lado, a epifilia seria desvantajosa para as folhas por reduzir a absorção da luz e conseqüentemente a taxa fotossintética, em especial para a vegetação do sub-bosque (COLEY, KURSAR e MACHADO, 1993). Além disso, a presença de organismos epífilos sobre a folha eleva o teor de umidade sobre a mesma, aumentando, assim, a probabilidade da ação de patógenos (GREGORY, 1971) citado por COLEY, KURSAR e MACHADO (1993).

A cutícula que reveste a superfície foliar é considerada uma barreira eficiente contra os ataques dos patógenos (METCALFE e CHALK, 1979; BRETT e WALDRON, 1990), porém os padrões da camada epicuticular (por exemplo na forma de estrias, Figura 101) e a presença dos tricomas tectores (Figura 99) e glandulares servem de abrigo para os esporos dos organismos epífilos que mais tarde, em função das condições ambientais adequadas, se desenvolvem (MAUSETH, 1988).

Apesar das poucas evidências sobre a transferência de N fixado pelas cianobactérias para as folhas hospedeiras, este "input" não deve ser ignorado, considerando a alta incidência destes organismos nas folhas, merecendo assim estudos mais detalhados.

- FIGURA 98 - Face adaxial da epiderme de *P. cattleyanum* do estágio inicial.
- FIGURA 99 - Face adaxial da epiderme de *A. guianensis* do estágio avançado.
- FIGURA 100 - Face abaxial da epiderme de *P. cattleyanum* do estágio intermediário.
- FIGURA 101 - Face abaxial da epiderme de *T. guianensis* do estágio avançado.
- FIGURA 102 - Face abaxial da epiderme de *I. theezans* do estágio avançado.
- FIGURA 103 - Face abaxial da epiderme de *C. brasiliensis* do estágio intermediário.



## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A Figura 104 mostra a evolução do processo sucessional na região estudada, com base nas características foliares dos três estádios sucessionais avaliados.

O estágio inicial, por estar em período inicial de regeneração, apresenta uma estrutura simples, com baixa diversidade, árvores de pequeno porte e presença de clareiras. As folhas são mais coriáceas e espessas, com maior densidade estomática, possuem maior abundância de tecido esclerenquimático, maior incidência de espécies com camada sub-epidérmica e parênquima paliçádico formado por várias camadas de células. O valor médio de área foliar é menor, assim como os teores médios de N, P, K, Cu, Zn e Fe quando comparados com os outros estádios mais avançados. O valor médio da Área Específica Foliar, como Índice de Esclerofilia, é próximo dos valores observados para a vegetação esclerófila.

Em contraste, as folhas das espécies estudadas no estágio avançado apresentam-se mais finas, com maior área foliar, predominando o mesófilo com apenas uma camada de parênquima paliçádico, menor incidência de espécies com camada sub-epidérmica, esclerênquima e textura coriácea. Os teores médios de N, P e K, assim como dos micronutrientes são maiores do que no estágio inicial.

As características foliares que se alteram ao longo do processo sucessional tais como: espessuras da lâmina foliar, da epiderme, da cutícula

e da camada sub-epidérmica, além da área específica foliar, da quantidade de tecido esclerenquimático, do número de estratos compondo o parênquima paliçádico e dos teores de N e P, podem, portanto, ser utilizadas para avaliar o grau de esclerofilia da vegetação.

A evolução da vegetação esclerófila para uma vegetação mais mesófila é um processo dinâmico que ocorre em associação com a formação da serapilheira acumulada sobre o solo, uma vez que as características químicas do solo mineral não se alteram com a sucessão. No estágio inicial, a serapilheira acumulada formada pelos horizontes orgânicos é pouco espessa e descontínua, permitindo que em certas áreas o solo mineral fique exposto, aumentando assim a lixiviação do solo. Adicionalmente, a vegetação ainda não formou um dossel fechado, ocorrendo clareiras que aumentam a temperatura no interior da floresta e conseqüentemente diminui o teor de umidade. Associado a isto, neste estágio, devido a variação na profundidade do horizonte espódico (Bh), ocorrem diferenças no grau de umidade do solo. A serapilheira acumulada por ser pouco espessa, retém pouca umidade e o processo de decomposição torna-se mais lento, o que interfere no retorno dos nutrientes para a vegetação. Devido a esta lenta reposição dos nutrientes, a vegetação, e mais precisamente as folhas, desenvolvem mecanismos que possam reter nutrientes e sobreviver às condições mais adversas, desenvolvendo folhas mais esclerófilas.

As modificações que ocorrem na vegetação são resultados do incremento da serapilheira acumulada, que é produzida pela própria

vegetação e das alterações nas condições ambientais influenciadas pela própria dinâmica da floresta. Isto é evidenciado no estágio avançado, onde a vegetação esclerófila é substituída pela vegetação mesófila. A serapilheira acumulada mais espessa proporciona um meio adequado para a retenção de água e nutrientes e para os processos de decomposição, garantindo assim um retorno mais rápido dos nutrientes para a vegetação. Isto foi observado com o incremento dos teores médios de nutrientes foliares, com exceção do Ca e Mg que diminuíram. As árvores, neste estágio também se encontram mais desenvolvidas e há a formação de vários estratos do dossel o que diminui a intensidade luminosa, o que resulta em menor temperatura e maior umidade no interior da floresta. Adicionalmente, o solo mineral é mais úmido do que nos outros estágios devido o horizonte espódico (Bh) encontrar-se mais próximo à superfície.

Finalizando, é importante ressaltar que a análise dos nutrientes foliares neste estudo foi pontual, sem considerar a idade das folhas, sazonalidade, processos de translocação, entre outros. Muitos são os fatores que atuam no processo nutricional da vegetação florestal. Nos horizontes orgânicos, ocorrem uma série de reações complexas, associadas a natureza do material a ser decomposto, que interfere diretamente na taxa de liberação dos nutrientes. Além disso, as plantas apresentam mecanismos de conservação de nutrientes, como extensivo sistema radicial, associação com micorrizas e organismos fixadores de N, entre outros que não foram avaliados neste estudo.

FIGURA 104 - Diagrama dos estádios sucessionais estudados com as respectivas variáveis atuantes na vegetação, determinando o grau de esclerofilia ao longo do processo sucessional.



**Espessura da Serapilheira Acumulada**



Maiores valores médios



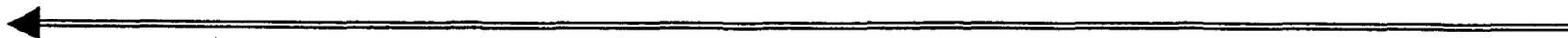
Densidade estomática  
Espessura total  
Espessura do par. paliçádico  
Ocorrência de camada sub-epidérmica  
Ocorrência de esclerênquima  
Relação C:N

Maiores valores médios



Área foliar  
AEF  
Teores de N, P e K  
Teores de Fe e Cu

**Grau de Esclerofilia**



## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 1 ANGULO, R.J. Geologia da planície costeira do Estado do Paraná. São Paulo. 1992. 334p. Dissertação (Doutorado em Geologia), Universidade de São Paulo.
- 2 ASHTON, P.M.S; BERLYN, G.P. Leaf adaptations of some *Shorea* species o sun and shade. *New Phytol.* (s.n.) v. 121, p. 587-596, 1992.
- 3 BABBAR, L.I.; EWEL, J.J. Decomposición del foliage en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica*, Lawrence, v. 21, n.1, p. 20-29, 1989.
- 4 BAILEY, I.W.; SINNOTT, E.W. The climatic distribution of certain types of angiosperms leaves. *American Journal of Botany*, Columbus v. 3, p. 24-39, 1916.
- 5 BARBOUR, M.G.; BURK, J.H.; PITTS, W.D. *Terrestrial plant ecology*. 2º ed. Menlo Park: The Benjamin/Cummings. 1987.
- 6 BEADLE, N.C.W. Soil phosphate and its role in molding segments of the australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* (s.n.), v. 47,n. 6, p. 992 - 1007, 1966.
- 6 BEHAR, L. Dados sobre transpiração e anatomia foliar de *Eugenia uniflora* L. *Ciência e Cultura*, Brasília, v. 23, p. 273 - 284, 1971.
- 7 BENTLEY, B. L.; CARPENTER, E.J. Direct transfer of newly-fixed nitrogen from free-living epiphyllous microorganisms to their host plant. *Oecologia*, Berlin, v. 63, p. 52-56, 1987.
- 8 BERISH, C. W. Root biomass and surface area in three successional tropical forests. *Can. J. For. Res.* (s.n.), v. 12, p. 699-704, 1982.
- 9 BERGMANN, C.; STURMANN, M.; ZECH, W. Site factors, foliar nutrient levels and growth of *Cordia alliodora* plantations in the humid lowlands of Northern Costa Rica. *Plant and Soil*, Hague, v.166, p. 193-202, 1994.
- 10 BIGARELLA, J.J. A Serra do Mar e a porção oriental do Estado do Paraná. Curitiba. Governo do Estado do Paraná. ADEA. 1978
- 11 BINKLEY, D. *Forest nutrition management*. A Wiley-Interscience Publication. New York. John Wiley & Sons, 1986.

- 12 BOEGER, M.R.T.; ALVES, L.C.; NEGRELLE, R.R.B. Morfologia foliar como indicador fisionômico da Floresta Atlântica. In: Congresso Nacional de Botânica. (47.: 1996: Nova Friburgo) Caderno de resumos. Rio de Janeiro (s.n), 1996. p. 275.
- 13 -----; -----; ----- . Variações morfo-anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a diferentes estratos da floresta. *Biotemas* (Florianópolis) v.11, n.2, p. 27-38, 1998.
- 14 BONGERS, F.; POPMA, J. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. In: BONGERS, F.; POPMA, J. (Eds.) *Trees and gaps in a mexican tropical rain forest*. Netherlands Organization for the Advancement of Pure Research. Mexico. 1988.
- 15 BREEMEN, N. van. Nutrient cycling strategies. *Plant and Soil* (Hague),v.168-169, p. 321-326, 1995.
- 16 BRETT, C.; WALDRON, K. *Physiology and biochemistry of plant cell walls: topics in plant physiology*: 2 Unwin Hyman. 1990.
- 17 BRITZ, R. M. Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da planície litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá. Curitiba, 1994. Dissertação (Mestrado em Ciências do Solo). Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná.
- 18 BRÜNIG, E.F. Species richness and stand diversity in relation to site and succession of forest in Sarawak and Brunei (Borneo). *Amazoniana*, Plön, v. 4, n. 3, p. 293-320. 1973.
- 19 CAMERIK, A. M., WERGER, M. J. A. Leaf characteristics of the flora of the high plateau of Itatiaia, Brasil. *Biotropica*, Lawrence, v.13, n.1, p. 39-48, 1981.
- 20 CAIN, S.A.; CASTRO, G.M. de O.; PIRES, J. M. et al. Application of some phytosociological techniques to brazilian rain forest. *American Journal of Botany*, Columbus, v.43, n.10, p. 911-941, 1956.
- 21 CLARKSON; D. T.; SANDERSON, J. Sites of absorption and translocation of iron in barley roots. *Plant Physiol* (s.n.), v. 61, p. 731-737, 1978.
- 22 CHAPIN, F. S. III. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst* (s.n.), v. 11, p. 233-240, 1980.

- 23 COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* (s.n.) v. 53, n.2, p. 209-233, 1983.
- 24 -----; KURSAR, T. A.; MACHADO, J. L. Colonization of tropical rain forest leaves by epiphylls: effects of site and host plant leaf lifetime. *Ecology*, Avenel, v.74, n.2, p. 619-623, 1993.
- 25-----; BRYANT, J.P.; CHAPIN, F.S. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* (s.n.) v. 230, p. 895 - 899, 1985.
- 26 COUTINHO, L. M. Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. *Boletim da F. F.C.L.U.S.P. Botânica*, São Paulo, v.18, p. 01 -219, 1962.
- 27 CRAWLEY, M.J. *Plant ecology*. Oxford. Blackwell Scientific. 1986.
- 28 DEAN, J. M.; SMITH, A. P. Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica*, Lawrence, v. 10, p. 152-154, 1978.
- 29 DECHEN, A.R.; HAAG, H.P.; CARMELLO, Q.A. DE C. Avaliação do estado nutricional da planta e disponibilidade no solo. In: FERREIRA, M. e. E M.C. P. DA CRUZ (Ed.). *Micronutrientes na Agricultura*. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato/CNPq. Piracicaba, SP. 1991.
- 30 DOLPH, G. E.; DILCHER, D.L. . Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica *Biotropica* , Lawrence, v.12, n.2, p. 91-99, 1980.
- 31 DOP, P.; GAUTIÉ, A. *Manual de technique botanique*. Paris: J. Lamarre. 1928.
- 32 DRECHSEL, P.; ZECH, W. Foliar nutrient levels of broad-leaved tropical trees: a tabular review. *Plant and Soil*, Hague, v. 131, p. 29 - 46, 1991.
- 33 EAMES, A. J.; MacDANIELS, L. H. *An Introduction to Plant Anatomy*. New York: McGraw-Hill Book Company. 1947.
- 34 ERNEST, W. Variation in the mineral contents of leaves of trees in miombo woodland in south central Africa. *Journal of Ecology*, Oxford, v.61, p.801-807, 1975.
- 35 ESAU, K. *Anatomy of Seed Plants*. New York: John Wiley & Sons. 1960.

- 36 FAHN, A. *Plant Anatomy*. Oxford: Pergamon Press, 1990.
- 37 FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, Columbus, v. 55, n.1, p. 123-142, 1968.
- 38 FELLER, I. C. Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L. (Red Mangrove). *Biotropica*, Lawrence, v. 28, n.1, p. 13-22, 1996.
- 39 FINCK, A. *Pflanzen-ernährung in sticaworten*. Kiel: Verlag Ferdinand Hirt, 1969.
- 40 FLEXOR, J.M.; MARTIN, L.; SUGUIO, K. et al. Gênese dos cordões litorâneos da parte central da costa brasileira. In: SIMPÓSIO SOBRE RESTINGAS BRASILEIRAS (1984: Niterói) *Anais...* Niterói: Universidade Federal Fluminense. 1984.
- 41 FORMAN, R.T.T. Canopy lichens with blue-green algae: a nitrogen source in a colombian rain forest. *Ecology*, Durham, v.56, p. 1176-1184, 1975.
- 42 FRANCESCHI, V.R.; HORNER, H. T., Jr. Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review*, New York, v. 46, n.4, p. 361-427, 1980.
- 43 FRANKLIN, G.L. Preparation of thin sections of synthetic resins and woodresin composites, and a new macerating meethod for wood. *Nature*, ... v.155, n.3924, p. 51, 1945.
- 44 GATES, D.M. Transpiration and leaf temperature. *A. Rev. Plant Physiol.* (s.n.) v. 19, p. 211- 238, 1968.
- 45 GEESKE, J.; APLET, G.; VITOUSEK, P.M. Leaf morphology along environmental gradients in hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Biotropica*, Lawrence, v. 26, p. 17-22, 1994.
- 46 GENTRY, A.H. A comparison os some leaf characteristics of tropical dry forest and tropical wet forest in Costa Rica. *Turrialba*, São Jose, v. 19, p. 419-428, 1969.
- 47 GIVNISH, T.J.; VERMEIJ, G. J. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist* (s.n.), v. 110, p. 743 - 778, 1976.

- 48 ----- Leaf and canopy adaptations in tropical forests. Pages 51-84. In: MEDINA, E.; MOONEY, H.A.; VASQUES-YANES, C. (Eds.) *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Hague: Dr. W. Junk Publishers. 1984.
- 49 GOMÉZ-POMPA, A.; VAZQUEZ-YANES, C. Estudios sobre sucession secundária en los tropicos cálido-humedos: el ciclo de vida de la espécies secundárias. Hague: *Proceedings of the First International Congress of Ecology*. 1974.
- 50 GOLLEY, F.B.; MCGINNIS, J.T.; CLEMENTS, R.G. et al. *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem*. Athens: University of Georgia Press. 1975.
- 51 -----; .....; ..... *Ciclagem de minerais em um ecossistema de floresta tropical úmida*. EPU/EDUSP. São Paulo. SP. 1978.
- 52 -----; YANTKO, J.; RICHARDSON, T. et al. Biogeochemistry of tropical forests: 1. The frequency distribution and mean concentration of selected elements in a forest near Manaus, Brazil. *Tropical Ecology, Varanasi*, v.21, n.1, p. 59-70, 1980.
- 53 GRAUSTEIN, W. C.; CROMACK, K. Jr.; SOLLINS, P. Calcium oxalate: occurrence in soils and effect on nutrient and geochemical cycles. *Science*. (s.n.), v. 198, p: 1252 - 1254. 1977.
- 54 GRUBB, P.J. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst* (s.n.), v. 8, p. 83 - 107, 1977.
- 55 -----; LLOYD, J.R. ; PENNINGTON, T.D. et al. Comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. The forest structure, physiognomy, and floristics. *J. of Ecology*, Oxford, v. 51, p. 567 - 601, 1963.
- 56 -----; GRUBB, E. A. A.; MIYATA, I. Leaf structure and function in evergreen trees and shrubs of Japanese warm temperate rain forest. I. Structure of the lamina. *Bot. Mag. Tokyo*, (s.n.), v. 88, p. 197 - 211, 1975.
- 57 HAAG, P. H. (coord.) *Ciclagem de Nutrientes em Florestas Tropicais*. Campinas: Fundação Cargill, 1985.
- 58 HARCOTBE, P.A. The influence of fertilization on some aspects of sucession in a humid tropical forest. *Ecology*, Durham, v. 50, p. 1375 - 1383, 1977.

- 59 HICKEY, L. J. Classification of the architecture of dicotyledoneous leaves. *American Journal of Botany*, Columbus, v. 60, p. 17 - 33, 1973.
- 60 HILDEBRAND, C. *Manual de análises químicas de solo e plantas*. Curitiba: UFPR (mimeografado), 1976.
- 61 IAPAR *Cartas climáticas do Estado do Paraná*. Londrina, 1994. Documento 18.
- 62 JANZEN, D.H. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, Lawrence, v. 6, p. 69 - 103. 1974.
- 63 JOHANSEN, D.A. *Plant Microtechnique*. New York: Mc Graw Hill Book, 1940.
- 64 JORDAN, C. F. *Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems*. Chichester: John Wiley & Sons, 1985.
- 65 ----- Nutrient cycling processes and tropical forest management. In: GOMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M. (eds.) *Rain Forest regeneration and management*. Man and The Biosphere Series. Paris: UNESCO. 1991
- 66 KABATA-PENDIAS, A.; PENDIAS, H. *Trace Elements in Soils and Plants*. Boca Raton; CRC Press, 1984.
- 67 KAPELLE, M.; LEAL, M.E. Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biotropica*, Lawrence, v. 28, n.3, p. 331 - 344, 1996.
- 68 KELLMAN, M.C. Some environmental components of shifting cultivation in upland Mindanao. *J. Trop. Geography*, (s.n.), v. 28, p. 40 - 56, 1969.
- 69 KLINGE, H.; FURCH, K.; HARMS, E. et al. Foliar nutrient levels of native tree species from Central Amazonia. I. Inundation forests. *Amazoniana*, Plön, v. 8, p.19 - 45, 1983.
- 70 KÖRNER, CH.; P. BANNISTER; MARK, A.F. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, Berlin, v. 69, p. 557 - 588, 1986.

- 71 LARCHER, W. *Physiological Plant Ecology*. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag, 1983.
- 72 LEITE, A. M. C.; LLERAS, E. *Ecofisiologia de plantas da Amazônia*. I. Anatomia foliar e ecofisiologia de *Pogonophora schomburgkiana* Miers. (Euphorbiaceae). *Acta Amazônica*, Manaus, v. 8, n.3, p. 365 - 370, 1978.
- 73 LLERAS, E. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. *Acta Amazonica*, Manaus, v. 7, n. 4, p. 473-476, 1977.
- 74 LONGMAN, K. A.; JENIK, J. *Tropical Forest and its Environment*. Ecology series. Thetford: Lowe & Brydone, 1974.
- 75 LONGNECKER, N. E.; ROBSON, A. D. Distribution and transport of zinc in plants. In: ROBSON, A.D. *Zinc in soils and plants*. Dordrecht:Kluwer Academic Publishers. 1993
- 76 LOVELESS, A. R. A nutritional interpretation of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Ann. Bot.* (s.n.), v. 25, p. 164 - 168, 1961.
- 77 LOVELESS, A. R. Further evidences to support a nutritional interpretation of sclerophylls. *Ann. Bot* (s.n.), v. 26, p. 549 - 561, 1962.
- 78 LÜTTGE, U. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Berlin: Springer-Verlag, 1997.
- 79 MAACK, R. *Geografia física do estado do Paraná*. Curitiba: Livraria José Olympio, 1981.
- 80 MALAVOLTA. E. *Elementos de nutrição mineral de plantas*. São Paulo; Editora Agronômica Ceres, 1980.
- 81 MARIN, D.; MEDINA, E. Duracion foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seco tropical. *Acta Cient. Venezolana*, Caracas, v. 32, p. 508 - 514, 1981.
- 82 MARSCHNER, H. *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press, 1986.
- 83 MAUSETH, J.D. *Plant anatomy*. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing, 1988.

- 84 McKEY, D.; WATERMAN, P. G. ; MBI, C.N. et al. Phenolic content of vegetation in two african rain forest: ecological implications. *Science* (s.n.), v. 202, p. 61 - 64, 1978.
- 85 MEDINA, E.; GARCIA, V.; CUEVAS, E. 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*, Lawrence, v. 22, p. 51 - 64, 1990.
- 86 MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. *Principles of Plant Nutrition*. Bern: International Potash Institute, 1982.
- 87 -----;----- *Principles of plant nutrition*. 4<sup>o</sup> ed. Bern: International Potash Institute, 1987.
- 88 METCALFE, C.R.; CHALK, L. *Anatomy of the Dicotyledons. Volume 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*. Oxford: Clarendon Press, 1979.
- 89 MINA-RODRIGUES, E. M. *Estudo morfo-anatômico dos órgãos vegetativos de *Pera glabrata* Baill. (Euphorbiaceae), em material procedente de mata mesófila semidecídua e de cerrado*. Rio Claro, SP. 1986. Dissertação (Ciências Biológicas), Universidade Estadual Paulista "Júlio de mesquita Filho".
- 90 MONTES, R.; MEDINA, E. Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behavior. *Geo-Eco-Trop*, (s.n.). v. 4, p. 295 - 307, 1977.
- 91 NEGRELLE, R. R. B. *Composição florística, estrutura fitossociológica e dinâmica de regeneração da Floresta Atlântica da Reserva de Volta Velha, Mun. Itapoá, SC*. São Carlos. 1995. Tese (Doutorado em Ecologia), Universidade Federal de São Carlos.
- 92 NEVES, E.J.M. *Biomassa e acúmulo de nutrientes nos diferentes compartimentos de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn e *Virola surinamensis* (Rol.) Warb plantadas na Amazônia ocidental brasileira*. Curitiba. 1999. Tese(Doutorado em Engenharia Florestal) Setor de Ciências Agrárias, UFPR.
- 93 NOIJ; J.G.A.M.; JANSEN, B.H.; WESSELINK, L.G. et al. *Modeling nutrient and moisture cycling in tropical forests*. Tropenbos Series, v. 4 Wargeningen, 1993.

- 94 PEACE W.J.H.; MACDONALD, F.D. An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak Forest. *Biotropica*, Lawrence, v. 13, p. 100 - 109, 1981.
- 95 PRANCE, G. T. A terminologia dos tipos de florestas amazônicas sujeitas a inundação. *Acta Amazônica*, Manaus, v.10, p. 495 - 504, 1980.
- 96 PYYKKO, M. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. *Acta Bot. Fennica*, (s.n.), v. 112, p. 1 - 41, 1979.
- 97 REISSMANN, C. B.; ROCHA, H. O. da; KOEHLER, C.W. et al. Bio-elementos em folhas e hastes de erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hill.) sobre cambissolos na região de Mandirituba-PR. *Revista Floresta*, Curitiba, v.14, n.2, p. 49-54, 1983.
- 98 RICHARDS, P. W. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge: University Press, 1952.
- 99 RIZZINI, C. T. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Volume 01. São Paulo: EDUSP/HUCITEC, 1976.
- 100 RODE, M.W. Aboveground nutrient cycling and forest development on poor sandy soil. *Plant and Soil*, Hague, v. 168/169, p. 337-343, 1995.
- 101 RODIN, L.E.; BAZILIVIC, N. I. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1967.
- 102 ROLLET, B.; HÖGERMANN, C.H.; ROTH, I. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure, part 2. *Tasks for Vegetation Science* 21. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1989
- 103 ROTH, I. *Stratification of tropical forest as seen in leaf structure*. Tasks for Vegetation Science. Hague; Ed. H. Lieth. Junk, 1984.
- 104 ROTH, I. *Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate*. Berlin: Gabrüder Borntraeger, 1990.
- 105 SALATINO, A. *Chemical Ecology and the Theory of Oligotrophic Scleromorphism*. *An. Acad. Bras. Ci.*, São Paulo, v. 65, n.1, p.1 - 13, 1993.
- 106 SALISBURY, F.B.; C.W. ROSS. *Plant physiology*. Belmont:Wadsworth Publishing Company. 1992.

- 107 SCHEFFER, F.; SCHACHTSCHABEL, P. *Lehrbuch der Bodenkunde*. Berlin: Ferdinand Enke verlag Stuttgart. 1976.
- 108 SEDDON, G. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the hystory of some concepts in ecology. *Biol. J. Linn. Soc.* (s.n.) v.6, p. 65 - 87, 1974.
- 109 SIGMASCAN-PRO, *Sigma Scan Pro*. Jandel Cooperation. 1995.
- 110 SILVA, S.M. *Composição florística e fitossociologia de um trecho de floresta de restinga na Ilha do Mel, Município de Paranaguá, Pr.* Campinas, 1990. Dissertação (Mestrado em Biologia vegetal). Universidade Estadual de Campinas.
- 111 SILVEIRA, M. Preparo de amostras biológicas para microscopia eletrônica de varredura. In: SOUZA, W. *Manual sobre técnicas básicas em microscopia eletrônica: técnicas básicas*. Rio de Janeiro. Sociedade Brasileira de Microscopia Eletrônica. v.1. 1989.
- 112 SOBRADO, M.A.; MEDINA, E. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "bana" vegetation of Amazonas. *Oecologia*, Berlin, v. 45, p. 341 - 345, 1980.
- 113 SØNDERGAARD, M.; LAEGAARD, S. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in some aquatic vascular plants. *Nature* (s.n.) v.268, p. 232- 233. 1977.
- 114 SOUSA, A. V. G. de. Contribuição ao estudo da anatomia foliar e da fisiologia de *Psidium guayava* Raddi. *Ciência e Cultura*, Brasília, v. 23, p. 373 - 382, 1971.
- 115 SMALL, E. Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, v. 50, p. 2227-2233, 1972.
- 116 SMITH, W. K.; McCLEAN, T. M. Adaptative relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. *American Journal of Botany*, Columbus, v. 76, n.3, p. 465-469, 1989.
- 117 STARK, N. The nutrient content of plants and soils from Brazil and Surinam. *Biotropica*, Lawrence, v. 2, n.1, p: 51-60, 1970.

- 118 ----- .Nutrient cycling II: nutrient distribution in amazonian vegetation. *Journal of Tropical Ecology*, (s.n.) v.12, n.2, p. 177-201, 1971.
- 119 STARK, N. M.; JORDAN, C. Nutrient retention by the root mat of an amazonian rain forest. *Ecology (Camden)* v.59, p:434 - 437. 1978.
- 120 SUGDEN, A. M. Leaf anatomy in a Venezuelan montane forest. *Botanical Journal of Linnean Society*, (s.n.) v. 90, p. 231-241, 1985.
- 121 SUGUIO, K.; LESSLER, M.G. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: SIMPÓSIO SOBRE RESTINGAS BRASILEIRAS (1984: Niterói) *Anais ... Universidade Federal Fluminense*.
- 122 SUGUIO, K.; L. MARTIN, L. Geomorfologia das Restingas. In: II SIMPÓSIO DE ECOSISTEMAS DA COSTA SUL E SUDESTE BRASILEIRA: ESTRUTURA, FUNÇÃO E MANEJO. (1990: Águas de Lindóia) *Anais ... São Paulo, ACIESP*, 1990, n. 71-III, p. 185-205.
- 123 TANNER, E.V.J.; KAPOV, V. Leaf structure of jamaican montane rain-forest trees. *Biotropica*, Lawrence, v. 14, p.16-24, 1982.
- 124 THOMAS, S.C.; ICKES, K. Ontogenetic changes in leaf size in malaysian rain forest trees. *Biotropica*, Lawrence, v. 27, n.4, p. 427 - 434, 1995.
- 125 THOMPSON, J.; PROCTOR, J.; VIANA, V. et al. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 80. p. 689 - 703, 1992.
- 126 TILMAN, D. The resource ratio hypothesis of succession. *American Naturalist*, (s.n.) v. 125, p. 827-852, 1985.
- 127 TURNER, I.M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography*, (s.n.) v. 21, p. 413-419, 1994.
- 128 -----; ONG, B.L.; TAN, H.T.W. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. *Biotropica*, Lawrence, v.27, n.1, p. 2 -12, 1995.

- 129 VELOSO, H. P.; RANGEL, A. L. R. F<sup>o</sup>.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal.** Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- 130 VITOUSEK, P.M.; SANFORD, R.L., Jr. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, (s.n.) v. 17, p. 137 - 167, 1986
- 131 WAMBEKE, A.V. **Soils of the tropics: properties and appraisal.** New York: McGraw-Hill. 1992.
- 132 WARING, R.H.; SCHLESINGER, W.H. **Forest Ecosystems: concepts and management.** Orlando: Academic Press, 1985.
- 133 WEBB, L.J. A physiognomic classification of australian rain forests. *J. of Ecology*, Oxford, v. 47, p. 551 - 570, 1959.
- 134 WERGER, M.J.A.; ELLEMBROK, G.A. Leaf size and leaf consistence of a riverline forest formation along a climatic gradient. *Oecologia*, Berlin, v. 34, p. 297 - 308, 1978.
- 135 WISNIEWSKI, C. (Coord.). **Caracterização do ecossistema e estudo das relações solo-cobertura vegetal em planície pleistocênica do litoral paranaense: relatório final.** Curitiba, 1997. (Não Publicado).
- 136 WITKAMP, M. Mineral retention by epiphyllic organisms. In: US ATOMIC ENERGY COMMISSION. **A tropical rain forest.** Office of information Service (s.n.), Capítulo H-14, p. H177-179, 1970.
- 137 WITKOWSKI, E.T.F.; LAMONT, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, Berlin, v. 88, p. 486 - 493, 1991.
- 138 ZILLER, S. R. **Composição Florística e estrutura fitossociológica dos estratos arbóreos e arbustivo.** In: WISNIEWSKI, C. (Coord.). **Caracterização do ecossistema e estudo das relações solo-cobertura vegetal em planície pleistocênica do litoral paranaense: relatório final.** Curitiba, 1997. (Não Publicado).

**ANEXOS**

ANEXO 1 - CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS E GRANULOMÉTRICAS DO PERFIL DOS SOLOS NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS.

Característica	Horizontes	Estádio		
		inicial	intermediário	avançado
pH	A	3,69	3,02	3,03
	E	4,24	3,92	3,57
	Bh	3,93	4,04	3,08
Al <sup>+3*</sup>	A	0,55	1,18	0,88
	E	0,02	0,08	0,18
	Bh	1,80	1,95	3,31
H <sup>+1</sup> + Al <sup>+3*</sup>	A	4,79	9,26	8,39
	E	1,54	1,58	2,08
	Bh	9,43	7,95	1,61
Ca <sup>+2</sup> + Mg <sup>+2*</sup>	A	0,83	0,63	0,77
	E	0,43	0,34	0,35
	Bh	0,47	0,30	0,45
Ca <sup>+2*</sup>	A	0,62	0,53	0,34
	E	0,25	0,23	0,21
	Bh	0,28	0,18	0,26
Mg <sup>+2*</sup>	A	0,22	0,10	0,44
	E	0,18	0,12	0,15
	Bh	0,18	0,12	0,19
K <sup>+1*</sup>	A	0,047	0,072	0,067
	E	0,004	0,007	0,011
	Bh	0,050	0,052	0,010
Na <sup>+1*</sup>	A	0,056	0,081	0,060
	E	0,009	0,008	0,013
	Bh	0,014	0,020	0,020
S*	A	0,94	0,79	0,90
	E	0,45	0,36	0,37
	Bh	0,53	0,37	0,48

\* em cmol<sub>c</sub>.dm<sup>-3</sup>

Continua

ANEXO 1 - CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS E GRANULOMÉTRICAS DO PERFIL DOS SOLOS NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS.

Característica	Horizontes	Estádio		
		inicial	intermediário	avançado
T*	A	5,73	10,04	9,28
	E	1,99	1,94	2,45
	Bh	9,96	8,32	17,09
V%	A	16,51	8,20	9,55
	E	22,37	18,39	14,89
	Bh	6,03	4,74	2,95
m%	A	38,16	60,14	50,29
	E	2,75	87,09	30,06
	Bh	72,72	83,08	86,61
C (g.dm <sup>-3</sup> )	A	5,82	11,17	6,52
	E	1,23	2,32	1,87
	Bh	7,18	12,73	17,48
P (g.kg <sup>-1</sup> )	A	9,83	111,33	13,80
	E	1,33	1,00	4,20
	Bh	5,50	4,67	5,60
Areia %	A	96	93	90
	E	98	97	96
	Bh	94	89	89
Silte %	A	2	5	4
	E	1	2	2
	Bh	2	5	5
Argila %	A	2	2	6
	E	1	1	2
	Bh	4	6	5
Espessura (cm)	A	32	30	25
	E	60-110	30-110	20-55
	Bh	--	--	40-80

Fonte: WISNIEWSKI, 1997

ANEXO 2 - CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DAS CAMADAS SUPERFICIAIS DO SOLO MINERAL, NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS.

Característica	profundidade (cm)	Estádio		
		inicial	intermediário	avanzado
pH	0,0 - 2,5	3,8	2,9	3,1
	2,5 - 5,0	3,4	3,1	3,1
	5,0 - 8,0	3,3	3,2	3,1
Al <sup>+3*</sup>	0,0 - 2,5	0,4	1,8	1,3
	2,5 - 5,0	0,7	1,0	0,9
	5,0 - 8,0	0,7	0,6	0,7
H <sup>+1</sup> + Al <sup>+3*</sup>	0,0 - 2,5	11,3	17,8	19,8
	2,5 - 5,0	14,0	9,7	11,8
	5,0 - 8,0	9,6	7,4	8,9
Ca. <sup>+2</sup> + Mg. <sup>+2*</sup>	0,0 - 2,5	5,7	1,0	2,2
	2,5 - 5,0	2,8	0,8	1,2
	5,0 - 8,0	1,6	0,7	0,9
Ca. <sup>+2*</sup>	0,0 - 2,5	3,3	0,3	0,6
	2,5 - 5,0	1,5	0,2	0,4
	5,0 - 8,0	0,9	0,2	0,3
K. <sup>+1*</sup>	0,0 - 2,5	0,17	0,15	0,21
	2,5 - 5,0	0,13	0,08	0,12
	5,0 - 8,0	0,09	0,06	0,08
T*	0,0 - 2,5	17,2	18,9	22,1
	2,5 - 5,0	16,8	10,5	13,0
	5,0 - 8,0	11,5	8,1	9,9
m%	0,0 - 2,5	7	62	35
	2,5 - 5,0	21	53	42
	5,0 - 8,0	30	46	42
v%	0,0 - 2,5	35	8	11
	2,5 - 5,0	20	9	11
	5,0 - 8,0	16	10	11

\* em cmol<sub>c</sub>.dm<sup>-3</sup>

Continua

ANEXO 2 - CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DAS CAMADAS SUPERFICIAIS DO SOLO MINERAL, NOS TRÊS ESTÁDIOS SUCESSIONAIS.

Característica	profundidade (cm)	Estádio		
		inicial	intermediário	avançado
P (mg.dm <sup>-3</sup> )	0,0 - 2,5	11,6	7,8	8,8
	2,5 - 5,0	9,6	4,4	4,8
	5,0 - 8,0	7,4	3,2	3,2
C (g.dm <sup>-3</sup> )	0,0 - 2,5	65,9	71,1	69,7
	2,5 - 5,0	51,2	34,1	39,6
	5,0 - 8,0	40,9	24,6	29,1
N (g.kg <sup>-1</sup> )	0,0 - 2,5	1,9	2,4	2,5
	2,5 - 5,0	1,4	1,2	1,6
	5,0 - 8,0	1,2	0,8	1,1
C/N	0,0 - 2,5	35	30	28
	2,5 - 5,0	37	28	25
	5,0 - 8,0	35	33	26

Fonte: WISNIEWSKI, 1997

ANEXO 3 - VALORES MÉDIOS DOS TEORES DE MACRONUTRIENTES DOS HORIZONTES ORGÂNICOS DOS TRÊS ESTÁDIOS ESTUDADOS. (g. kg<sup>-1</sup>). VALORES ENTRE PARÊNTESES REPRESENTAM O DESVIO PADRÃO.

HORIZONTES	N	P	K	Ca	Mg
Estádio inicial					
L	8,53 (2,90)	1,47 (0,49)	0,59 (0,19)	9,18(3,69)	3,64(0,97)
F	17,39 (2,49)	1,45 (0,17)	0,90 (0,13)	12,81 (2,96)	4,56 (0,65)
Estádio intermediário					
L	12,55 (3,43)	1,12 (0,31)	0,81 (0,31)	3,17 (2,59)	1,89 (1,12)
F	15,59 (1,96)	1,03 (0,25)	0,63 (0,18)	1,35 (1,53)	0,95 (0,45)
Estádio avançado					
L	13,71 (1,24)	1,11 (0,38)	1,10 (0,25)	6,77 (1,03)	1,89 (0,23)
F	16,98 (1,81)	1,14 (0,37)	0,95 (0,52)	3,28 (2,32)	1,56 (0,53)

Fonte: WISNIEWSKI, 1997

ANEXO 4 - VALORES MÉDIOS DAS ESPESSURAS DOS HORIZONTES ORGÂNICOS (em cm.) E PRODUÇÃO ANUAL DA SERAPILHEIRA (em kg.ha<sup>-1</sup>) DOS TRÊS ESTÁDIOS ESTUDADOS.

HORIZONTES	Estádio Inicial	Estádio Intermediário	Estádio Avançado
L	0,86	1,22	0,71
F	0,65	1,72	1,27
H	ausente	3,21	3,04
Total	1,61	5,15	5,02
Produção de serapilheira	4.674,80	7.527,60	7.799,30

Fonte: WISNIEWSKI, 1997

ANEXO 5 - NÚMERO DE INDIVÍDUOS (Nº Ind.), DENSIDADE RELATIVA (DR), FREQUÊNCIA RELATIVA (FR), DOMINÂNCIA RELATIVA (DomR) E ÍNDICE DE VALOR DE IMPORTÂNCIA (IVI) DAS ESPÉCIES ESTUDADAS NOS DIFERENTES ESTÁDIOS SUCESSIONAIS.\*

Espécie	Nº Ind.	DR (%)	FR(%)	DomR (%)	IVI
Estádio inicial					
<i>Psidium cattleianum</i>	05	1,35	8,82	0,48	15,20
<i>Ocotea pulchella</i>	10	4,50	8,82	3,21	16,54
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	15	6,76	14,71	7,78	16,54
<i>Ilex theezans</i>	17	77,58	14,71	67,38	159,56
Total		90,09		78,85	
Estádio intermediário					
<i>Psidium cattleianum</i>	09	2,05	7,14	1,18	10,37
<i>Ocotea pulchella</i>	14	3,18	5,71	4,35	13,25
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	59	13,41	7,14	11,10	31,65
<i>Ilex theezans</i>	129	29,32	7,14	36,42	72,88
<i>Rapanea venosa</i>	68	15,45	7,14	7,40	29,99
<i>Clusia criuva</i>	17	3,86	7,14	3,40	14,41
<i>Gomidesia fenzliana</i>	60	13,64	7,14	8,87	29,65
<i>Callophyllum brasiliense</i>	08	1,82	5,71	0,48	7,99
Total		82,73	54,26	73,20	
Estádio avançado					
<i>Amaioua guianensis</i>	07	1,22	2,08	0,30	3,61
<i>Callophyllum brasiliense</i>	12	2,09	3,13	4,17	9,38
<i>Gomidesia fenzliana</i>	05	0,70	1,04	0,16	1,89
<i>Ilex theezans</i>	10	1,74	1,56	1,44	4,74
<i>Myrcia racemosa</i>	39	6,78	4,17	1,51	8,29
<i>Ocotea aciphylla</i>	19	3,30	4,17	12,99	20,47
<i>Ocotea pulchella</i>	15	2,61	3,65	10,30	12,91
<i>Pera glabrata</i>	08	1,39	2,60	0,85	4,84
<i>Pouteria beaurepairei</i>	12	2,09	3,13	3,32	8,53
<i>Tapirira guianensis</i>	42	7,30	4,17	17,61	29,08
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	14	2,43	3,13	1,37	6,93
Total		31,65		54,02	

\* (Dados obtidos do levantamento fitossociológico realizado por ZILLER, 1997).

ANEXO 6 - ANÁLISE DE VARIÂNCIA MULTIVARIADA

Variável	Mean sqr effect	Mean sqr error	F (df1,2) 2,20	p-level
Área foliar	166,40	146,17	1,138437	0,340218
Índ. de esclerofilia	1400,71	338,33	4,140119	0,031295
Ep. adaxial	1402,59	632,57	2,217303	0,134973
Cutícula adaxial	2,02	8,96	0,225616	0,800028
Paren. paliçádico	6068,83	680,30	8,920747	0,001701
Paren. lacunoso	23442,77	8351,52	2,807007	0,084241
Ep. abaxial	17,53	11,66	1,502610	0,246624
Cutícula abaxial	3,00	5,73	0,523874	0,600127
Dens. estomática	81178,73	17372,84	4,672739	0,021622
Tam. estômatos	58,67	19,41	3,022407	0,071300
N	36,78	9,73	3,782143	0,027857
C	10,59	4,50	2,350215	0,103281
P	0,00	0,00	3,785807	0,027766
Mg	13,06	1,66	7,878169	0,000855
K	20,04	2,78	7,205871	0,001477
Ca	25,37	14,30	1,774348	0,177588
Zn	109,75	34,15	3,214276	0,046551
Fe	988,20	216,57	4,562982	0,013928
Cu	20,62	8,53	2,416178	0,097119
Mn	43324,43	60930,64	0,711045	0,494854

Teste de comparação múltipla LSD (least significance difference) de Fisher, para as variáveis com  $p < 0,05$ .

ÍNDICE DE ESCLEROFILIA	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	58,89641	71,70129	87,72932
estádio inicial		0,269051	0,014246
estádio intermediário	0,269051		0,075425
estádio avançado	0,014246	0,075425	

PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	138,6727	91,66238	74,34709
estádio inicial		0,008038	0,000417
estádio intermediário	0,008038		0,168522
estádio avançado	0,000417	0,168522	

DENSIDADE ESTOMÁTICA	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	566,4257	365,3646	334,8864
estádio inicial		0,021644	0,006940
estádio intermediário	0,021644		0,624162
estádio avançado	0,006940	0,624162	

NITROGÊNIO	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	11,85583	12,01250	14,02455
estádio inicial		0,887439	0,043052
estádio intermediário	0,887439		0,018984
estádio avançado	0,43052	0,018984	

FÓSFORO	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	0,0184333	0,0218202	0,0243242
estádio inicial		0,144663	0,008984
estádio intermediário	0,144663		0,155252
estádio avançado	0,008984	0,155252	

MAGNÉSIO	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	4,526667	3,562083	2,842121
estádio inicial		0,037857	0,000243
estádio intermediário	0,037857		0,040997
estádio avançado	0,000243	0,040997	

POTÁSSIO	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	3,166667	4,340833	5,248585
estádio inicial		0,050584	0,000437
estádio intermediário	0,050584		0,046527
estádio avançado	0,000437	0,046527	

ZINCO	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	9,687500	14,47917	11,43939
estádio inicial		0,023482	0,377038
estádio intermediário	0,023482		0,056768
estádio avançado	0,377038	0,056768	

FERRO	estádio inicial	estádio intermediário	estádio avançado
Médias	47,50000	59,11083	62,46212
estádio inicial		0,029045	0,003634
estádio intermediário	0,29045		0,399024
estádio avançado	0,03634	0,399024	