

NATHIELI KEILA TAKEMORI

ANATOMIA COMPARADA DE *Peperomia catharinae* Miquel, *P. emarginella* (Sw.) C.DC., *P. quadrifolia* (L.) Kunth E *P. rotundifolia* (L.) Kunth (PIPERACEAE)

Dissertação apresentada como requisito à obtenção do grau de Mestre pelo Curso de Pós Graduação em Ciências Biológicas – Área Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Cleusa Bona

Co-orientador: Prof. Dr. Yedo Alquini

CURITIBA

2002

BC/MUFPR
DOAÇÃO: DO AUTOR
R\$ 1000
07/06/2002

PROJ034603-7

BC/MUFPR - MEMORIA DA UNIVERSIDADE F DO PARANA
AUTOR
R\$ 10 00 - Doacao
Terno No 215/02 Registro 330,757
20/06/2002

Sistema de Bibliotecas

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS

Takemori, Nathieli Keila
Anatomia comparada de *Peperomia catharinae* Miquel, *P. emarginella* (Sw.) C.DC., *P. quadrifolia* (L.) Kunth e *P. rotundifolia* (L.) Kunth (Piperaceae). / Nathieli Keila Takemori –
Curitiba, 2002
68 f il, 30cm

Orientador Cleusa Bona
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná,
Setor de Ciências Biológicas

1 Botânica 2 Anatomia vegetal 3 Piperaceae I Bona,
Cleusa II Universidade Federal do Paraná Setor de Ciências
Biológicas III Título

CDD (20 ed) 581



Universidade Federal do Paraná
Setor de Ciências Biológicas – Departamento de Botânica
Curso de Pós-Graduação em Botânica
Centro Politécnico - Jardim das Américas – Caixa Postal 19031
CEP: 81531-990 - CURITIBA - Paraná
Tel. (41) 361-1625 - Fax. (41) 266-2042
E-mail: pgbotani@bio.ufpr.br – home page: <http://www.ufpr.br>

“Anatomia comparada de *Peperomia catharinae* Miquel, *P. emarginella* (Sw.) C.DC., *P. quadrifolia* (L.) Kunth e *P. rotundifolia* (L.) Kunth (Piperaceae)”.

por

Nathieli Keila Takemori

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de mestre no Curso de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão formada pelos Professores


Prof. Dr.ª Cleusa Bona (Orientador/Presidente)


Prof. Dr. Luiz Antonio de Souza (Titular/UEM)


Prof. Dr.ª Maria Regina Torres Boeger (Titular/UFPR)

Curitiba, 26 de março de 2002

**Aos meus pais que sempre
acreditaram na minha força de vontade**

AGRADECIMENTOS

À Prof^a. Cleusa Bona, pela orientação, confiança e tempo dedicado durante os dois últimos anos; também por ter me iniciado nos estudos de botânica.

À colega Marília Borgo, pelo auxílio na coleta do material botânico, pela determinação das espécies, mas principalmente por ter despertado em mim a curiosidade pelas Peperomias.

Ao Prof. Yedo Alquini, pelo empréstimo da bibliografia e pela co-orientação.

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de pesquisa.

Ao Departamento de Botânica e aos Laboratórios de Microtécnica e de Botânica Estrutural da UFPR, pela disponibilização do espaço e equipamentos para a realização deste trabalho.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR, pelos seus laboratórios e pessoal especializado que ajudaram na preparação e análise do material em microscopia eletrônica de varredura.

À amiga bióloga Andrea da Silva Castagini, pelos conselhos e pela ilustração dos hábitos das espécies deste trabalho.

À Prof^a. Elsie Franklin Guimarães, do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pela confirmação das espécies deste trabalho.

À Prof^a. Maria Regina Boeger, pelo importantíssimo auxílio na aquisição da bibliografia e pelas valiosas dicas.

Ao biólogo Nilson Belem Filho, técnico do Laboratório de Microtécnica Vegetal, pela amizade e “preciosas dicas” de laboratório.

À Prof^a. Sionara Eliasaro, pela amizade e conversas desestressantes.

Ao Prof. James Joseph Roper, pelo auxílio nos cálculos estatísticos.

À Prof^a. Kátia Z. Ribas e ao Prof. Gregório Ceccantinni, pelas pequenas dicas e pelo empréstimo de material bibliográfico.

Aos colegas de curso, Ju Margarida, Ju Marzi, Sônia, Silvia, Dani, Claudia, Simone, João, Paulo, Jaqueline e Eliane, pelas risadas na hora do almoço, do café da tarde, das aulas... and so on... Enfim, somos humanos e a vida não é apenas dissertação.

A todos os amigos que ajudaram na realização deste trabalho, mesmo que indiretamente.

Aos mestres Sandro, Zão e Maneco que, de alguma forma, inspiraram meu modo de viver e observar o mundo.

Especialmente ao San, por fazer de todos os momentos ao seu lado, momentos especiais (principalmente quando me faz rir escandalosamente).

Finalmente, agradeço por ter a sorte de contar com a força de pessoas extraordinárias como as de minha família.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
SUMÁRIO	vi
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	xiii
RESUMO	xiv
PALAVRAS-CHAVE	xiv
ABSTRACT	xv
KEYWORDS	xv
1 INTRODUÇÃO	1
2 MATERIAL E MÉTODOS	4
3 RESULTADOS	7
3.1 ONTOGÊNESE DA EPIDERME MÚLTIPLA	7
3.2 ONTOGÊNESE DOS ESTÔMATOS	7
FIGURAS DE ONTOGÊNESE	9
3.3 FOLHAS DE SOL E SOMBRA	11
FIGURAS DE FOLHA	15
3.4 CAULE	25
FIGURAS DE CAULE	27

4 DISCUSSÃO	29
4.1 ONTOGÊNESE DA EPIDERME MÚLTIPLA	29
4.2 ONTOGÊNESE DOS ESTÔMATOS	32
4.3 FOLHAS DE SOL E SOMBRA	33
4.4 CAULE	41
5 CONCLUSÕES	46
6 REFERÊNCIAS	47

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Folha jovem de <i>Peperomia catharinae</i> em secção longitudinal.....	9
Figura 2 - Folha jovem de <i>Peperomia quadrifolia</i> em secção longitudinal.....	9
Figura 3 - Folha jovem de <i>Peperomia emarginella</i> em secção longitudinal.....	9
Figura 4 - Folha jovem de <i>Peperomia rotundifolia</i> em secção longitudinal.....	9
Figura 5 - Detalhe da secção longitudinal da folha jovem de <i>P. rotundifolia</i>	9
Figura 6 –Secção transversal da folha jovem de <i>P. rotundifolia</i>	9
Figura 7 - Secção longitudinal da folha jovem de <i>P. emarginella</i>	9
Figura 8 - Secção transversal da folha adulta de <i>P. catharinae</i>	9
Figura 9 - Secção transversal da folha adulta de <i>P. emarginella</i>	9
Figura 10 - Estômato tetracítico de <i>P. catharinae</i>	9
Figura 11 - Estômato tetracítico de <i>P. quadrifolia</i>	9
Figura 12 - estômato tetracítico de <i>P. emarginella</i>	9
Figura 13 - Estômato estaurocítico de <i>P. rotundifolia</i>	9
Figura 14 - Estômatos tetracítico e estaurocítico (seta) de <i>P. catharinae</i>	9
Figura 15 - Ontogênese do estômato tetracítico de <i>P. catharinae</i>	10
Figura 16 - Ontogênese do estômato anisocítico de <i>P. emarginella</i>	10
Figura 17 - Ontogênese do estômato tetracítico de <i>P. quadrifolia</i>	10
Figura 18 - Ontogênese do estômato anisocítico de <i>P. rotundifolia</i>	10
Figura 19 – Ramo de <i>Peperomia catharinae</i>	18
Figura 20 – Ramo de <i>P. quadrifolia</i>	18
Figura 21 - Esquema de secção transversal do pecíolo de <i>P. quadrifolia</i>	18
Figura 22 - Esquema de secção transversal do pecíolo de <i>P. catharinae</i>	18
Figura 23 - Nervação da folha de sombra de <i>P. catharinae</i>	18
Figura 24 - Nervação da folha de sol de <i>P. catharinae</i>	18
Figura 25 - Nervação da folha de sombra de <i>P. quadrifolia</i>	18
Figura 26 - Nervação da folha de sol de <i>P. quadrifolia</i>	18
Figura 27 - Ramo de <i>P. emarginella</i>	19
Figura 28 - Nervação da folha de sombra de <i>P. emarginella</i>	19
Figura 29 - Nervação da folha de sol de <i>P. emarginella</i>	19
Figura 30 - Nervação da folha de sol de <i>P. rotundifolia</i>	19

Figura 31 - Esquema da secção transversal do pecíolo de <i>P. emarginella</i>	19
Figura 32 - Esquema da secção transversal do pecíolo de <i>P. rotundifolia</i>	19
Figura 33 - Nervação da folha de sombra de <i>P. rotundifolia</i>	19
Figura 34 - Ramo de <i>P. rotundifolia</i>	19
Figura 35 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sombra de <i>P. catharinae</i>	20
Figura 36 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sol de <i>P. catharinae</i>	20
Figura 37 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sombra de <i>P. quadrifolia</i>	20
Figura 38 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sol de <i>P. quadrifolia</i>	20
Figura 39 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sombra de <i>P. catharinae</i>	20
Figura 40 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sol de <i>P. catharinae</i>	20
Figura 41 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sombra de <i>P. quadrifolia</i>	20
Figura 42 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sol de <i>P. quadrifolia</i>	20
Figura 43 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sombra de <i>P. emarginella</i>	21
Figura 44 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sol de <i>P. emarginella</i>	21
Figura 45 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sombra de <i>P. rotundifolia</i>	21
Figura 46 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de sol de <i>P. rotundifolia</i>	21
Figura 47 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sombra de <i>P. emarginella</i>	21
Figura 48 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sol de <i>P. emarginella</i>	21

Figura 49 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sombra de <i>P. rotundifolia</i>	21
Figura 50 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de sol de <i>P. rotundifolia</i>	21
Figura 51 - Secção transversal do terço médio da folha de sombra de <i>P. catharinae</i>	22
Figura 52 - Secção transversal do terço médio da folha de sol de <i>P. catharinae</i>	22
Figura 53 - Secção transversal do terço médio da folha de sombra de <i>P. quadrifolia</i>	22
Figura 54 - Secção transversal do terço médio da folha de sol de <i>P. quadrifolia</i>	22
Figura 55 - Mesofilo da folha de sombra de <i>P. catharinae</i> em secção transversal.....	22
Figura 56 - Mesofilo da folha de sol de <i>P. catharinae</i> em secção transversal.....	22
Figura 57 - Mesofilo da folha de sombra de <i>P. quadrifolia</i> em secção transversal.....	22
Figura 58 - Mesofilo da folha de sol de <i>P. quadrifolia</i> em secção transversal.....	22
Figura 59 - Secção transversal do terço médio da folha de sombra de <i>P. emarginella</i>	23
Figura 60 - Secção transversal do terço médio da folha de sol de <i>P. emarginella</i>	23
Figura 61 - Secção transversal do terço médio da folha de sombra de <i>P. rotundifolia</i>	23
Figura 62 - Secção transversal do terço médio da folha de sol de <i>P. rotundifolia</i>	23
Figura 63 - Secção transversal do mesofilo da folha de sombra de <i>P. emarginella</i>	23
Figura 64 - Secção transversal do mesofilo da folha de sombra de <i>P. rotundifolia</i>	23

Figura 65 - Secção transversal mesofilo da folha de sol de <i>P. rotundifolia</i>	23
Figura 66 - Epiderme da face abaxial da folha de <i>P. emarginella</i> em secção transversal, evidenciando tricoma glandular.....	24
Figura 67 - Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de <i>P. catharinae</i> (MEV).....	24
Figura 68 - Epiderme múltipla da folha de <i>P. quadrifolia</i> em secção transversal (MEV).....	24
Figura 69 - Epiderme da face abaxial de <i>P. quadrifolia</i>	24
Figura 70 – Pecíolo de <i>P. emarginella</i> (MEV).....	24
Figura 71 - Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de <i>P. quadrifolia</i> , (MEV).....	24
Figura 72 - Detalhe das células secretoras de óleo na epiderme da face abaxial da folha de <i>P. catharinae</i> , teste com Sudam IV.....	24
Figura 73 - Mesofilo de <i>P. rotundifolia</i> em secção transversal.....	24
Figura 74 - Tricoma tector pluricelular da face abaxial da folha de <i>P. rotundifolia</i>	24
Figura 75 - Detalhe do bordo da folha de <i>P. catharinae</i> , evidenciando tricomas pluricelulares.....	24
Figura 76 – Folha jovem de <i>P. quadrifolia</i> em secção transversal	24
Figura 77 - Secção transversal da folha jovem de <i>P. rotundifolia</i>	24
Figura 78 - Pecíolo de <i>P. emarginella</i> em secção transversal (círculos pretos = grãos de amido).....	24
Figura 79 - Detalhe do caule de <i>P. catharinae</i> , evidenciando colênquima angular.....	27
Figura 80 - Caule de <i>P. quadrifolia</i> , evidenciando colênquima anular.....	27
Figura 81 - Caule de <i>P. emarginella</i> , evidenciando colênquima angular.....	27
Figura 82 - Caule de <i>P. rotundifolia</i> , evidenciando colênquima angular.....	27
Figura 83 - Feixe vascular do terceiro entrenó de <i>P. catharinae</i>	27
Figura 84 – Feixes vasculares do segundo entrenó de <i>P. emarginella</i>	27

Figura 85 - Feixe vascular do terceiro entrenó de <i>P. emarginella</i>	27
Figura 86 - Feixe vascular do segundo entrenó de <i>P. quadrifolia</i>	27
Figura 87 - Feixe vascular do terceiro entrenó de <i>P. quadrifolia</i>	27
Figura 88 - Feixe vascular do terceiro entrenó de <i>P. rotundifolia</i>	27
Figura 89 - <i>Peperomia catharinae</i> , primeiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 90 - <i>P. catharinae</i> , segundo entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 91 - <i>P. catharinae</i> , terceiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 92 - <i>P. rotundifolia</i> , primeiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 93 - <i>P. rotundifolia</i> , segundo entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 94 - <i>P. emarginella</i> , primeiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 95 - <i>P. emarginella</i> , terceiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 96 - <i>P. emarginella</i> , segundo entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 97 - <i>P. rotundifolia</i> , terceiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 98 - <i>P. quadrifolia</i> , primeiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 99 - <i>P. quadrifolia</i> , segundo entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 100 - <i>P. quadrifolia</i> , terceiro entrenó do caule em secção transversal.....	28
Figura 101 - Detalhe do primeiro entrenó do caule de <i>P. quadrifolia</i> , evidenciando epiderme uniestratificada, colênquima angular e células secretoras de óleo.....	28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Densidade estomática, massa seca das folhas, área foliar e área específica foliar nos ambientes de sol e sombra de <i>Peperomia catharinae</i> , <i>P. quadrifolia</i> , <i>P. emarginella</i> e <i>P. rotundifolia</i>	15
Tabela 2 - Espessura dos tecidos (μm) das folhas de <i>Peperomia catharinae</i> , <i>P. quadrifolia</i> , <i>P. emarginella</i> e <i>P. rotundifolia</i>	16
Tabela 3 - Número de estratos da epiderme múltipla e parênquima clorofiliano lacunoso das folhas de <i>Peperomia catharinae</i> , <i>P. quadrifolia</i> , <i>P. emarginella</i> e <i>P. rotundifolia</i>	17

RESUMO

As Piperaceae sempre despertaram interesse científico e, até hoje, são objeto de discussão por possuírem características tanto de Magnoliopsida como de Liliopsida. Mais recentemente, a família foi apontada como parte do grupo das paleoervas, ou seja, a posição taxonômica do grupo ainda é um ponto polêmico. Além disso, a diferenciação das espécies de *Peperomia* é dificultada em decorrência do tamanho reduzido de suas estruturas reprodutivas e do uso de características vegetativas para a classificação. O principal objetivo deste trabalho foi obter informações relevantes na área de anatomia que possam subsidiar futuros trabalhos de taxonomia e filogenia do grupo. Logo, foi realizado o estudo da anatomia comparada de *Peperomia catharinae* Miquel, *P. emarginella* (Sw.) C.DC., *P. quadrifolia* (L.) Kunth e *P. rotundifolia* (L.) Kunth. Os aspectos abordados foram o desenvolvimento ontogênico da epiderme múltipla e dos estômatos das folhas, a anatomia foliar - comparando-se ambientes de sol e sombra através das variáveis área foliar, massa seca das folhas, densidade estomática, espessura e número de estratos dos tecidos foliares - e anatomia do caule. As técnicas utilizadas foram as usuais em microtécnica vegetal para microscopia fotônica e de varredura. Foram observadas folhas jovens do ápice caulinar e do primeiro nó, folhas adultas e amostras do primeiro ao terceiro entrenós do caule. Todas as espécies apresentam tecido especializado na reserva de água originado de divisões periclinais das células protodérmicas. A ontogênese estomática é mesoperígena, dando origem a estômatos anisocíticos, tetracíticos e estaurocíticos, os quais possuem uma ou duas células adjacentes originadas da mesma célula que forma as células estomáticas. *P. catharinae* apresenta apenas um feixe vascular no pecíolo e folhas com padrão de nervação broquidódromo, enquanto as outras espécies apresentam três feixes vasculares no pecíolo e padrão de nervação acródromo basal. Em geral, as espécies revelam características anatômicas semelhantes entre si e diferenças significativas entre os ambientes de sol e sombra numa mesma espécie. O caule das quatro espécies possui epiderme uniestratificada, estratos contínuos de colênquima e feixes vasculares providos de endoderme com estria de Caspary. Por apresentar cada feixe envolvido separadamente por uma endoderme, chamou-se a organização do sistema vascular das espécies estudadas de monostélica.

Palavras-chave: *Peperomia*, epiderme múltipla, ontogênese estomática, folhas de sol e sombra, endoderme.

ABSTRACT

Members of Piperaceae always aroused scientific interest and, till today, they are discussed for having Magnoliopsida characteristics as well as Liliopsida characteristics. Recently, the family was pointed as part of the paleoherbs group, in other words, the taxonomic position of the group is still controversial. Besides that, the differentiation of *Peperomia* species is more difficult because of both the tiny reproductive structures and the use of vegetative characteristics for classification. The main purpose of this work was to obtain important anatomical information that can be used to subsidize future studies about taxonomy and phylogeny of the group. Therefore, it was carried out the compared anatomical study of *Peperomia catharinae* Miquel, *P. emarginella* (Sw.) C.DC., *P. quadrifolia* (L.) Kunth e *P. rotundifolia* (L.) Kunth. The analyzed aspects were the ontogenetic development of both the multiple epidermis and the stomata, the leaf anatomy – comparing sun and shade environments through the parameters leaf area, leaf dry mass, stomatal density, leaf tissues thickness and number of layers – and stem anatomy. The used techniques were the usual in plant microtechniques for light and electron microscopy. Young leaves from the stem apex and the first internode were analyzed, as well as adult leaves and samples of stem from the first through the third internodes. All the species presented water reservoir specialized tissue originated from periclinal divisions of protodermal cells. The stomatal ontogenesis was mesoperigenous, giving rise to anisocytic, tetracytic and staurocytic stomata. *P. catharinae* presented only one vascular bundle in the petiole and leaves with brochidodromous venation pattern, while the others showed three vascular bundles in the petiole and basal acrodromous venation pattern in the leaves. In general, the species showed very similar anatomical features among them, while, between sun and shade environments, the adaptations were very significant in the same species. The stem of all the species showed unistratified epidermis, continuous layers of collenchyma and vascular bundles with endodermis which presented Caspary strips. Due to the fact that each bundle was involved by a separated endodermis, the vascular system organization was called monostelic.

Key-words: *Peperomia*, multiple epidermis, stomata ontogenesis, sun and shade leaves, endodermis

1 INTRODUÇÃO

A família Piperaceae é representada por 10 gêneros e cerca de 2000 espécies, contando com indivíduos de hábito arbustivo e herbáceo, terrícola e epifítico. No Brasil, *Piper* L. e *Peperomia* Ruiz & Pavon são os gêneros melhor representados, sendo este último o que apresenta maior número de espécies.

Peperomia, um gênero preferencialmente epifítico que também ocorre como terrícola ou rupícola, apresenta indivíduos de porte reduzido e delicado, freqüentemente associados a florestas úmidas e bem sombreadas. Das 459 espécies descritas para o Brasil por YUNCKER (1974), cerca de 63 são encontradas no Paraná e quase a metade destas tem sua ocorrência relacionada à Floresta Ombrófila Densa e formações da região costeira. Muitas espécies são cultivadas como ornamentais por sua folhagem vistosa (MUSTARD, 1986; JUDD et al., 1999).

Em questões estruturais, *Peperomia* mostra poucas características similares e muitas divergentes em relação a outras famílias de Magnoliopsida (TUCKER, 1980; JUDD et al., 1999). As flores desse gênero têm a estrutura mais simples da família, apresentando número constante de dois estames por flor. Essa é uma das características que faz com que *Peperomia* seja considerado o gênero mais derivado de Piperaceae (TUCKER, 1980; JUDD et al., 1999).

Além de tratar-se de um gênero cuja determinação específica é dificultada em função da pequena dimensão de seu aparato reprodutivo, principalmente os frutos utilizados na diferenciação dos subgêneros e espécies (TUCKER, 1980; LEI e LIANG, 1999), o montante de coletas é pouco significativo se considerada a sua representatividade em número de espécies. Por tratar-se de um grupo quase que exclusivamente epifítico, informações sobre sua distribuição fitogeográfica e

prováveis variações condicionadas por fatores ambientais (umidade, luminosidade, substrato) são bastante escassas.

As quatro espécies analisadas neste trabalho são de hábito epifítico, sendo *P. catharinae* e *P. quadrifolia* de caule ereto, com três ou quatro folhas por nó, e *P. emarginella* e *P. rotundifolia* de caule reptante e apenas uma folha por nó. As duplas são muito similares morfológicamente, sendo que *P. rotundifolia* possui distribuição muito mais ampla que *P. emarginella*, podendo ocorrer nos mesmos ambientes (YUNCKER, 1974). *P. quadrifolia* é muito parecida morfológicamente com *P. catharinae*, a qual ocorre abundantemente no Estado do Paraná. Para *P. quadrifolia* não havia registros de coletas no Estado. Face ao grau de complexidade apresentado por elas em termos de reconhecimento botânico, é de grande importância a realização da análise estrutural como mais um subsídio para melhor caracterização de cada espécie.

O presente trabalho aborda três aspectos, os quais são considerados mais relevantes em questões anatômicas.

O primeiro aspecto é o da ontogênese da epiderme múltipla e dos estômatos das folhas das quatro espécies. Essas estruturas são consideradas de grande importância quando se leva em consideração o hábito epifítico e também a posição taxonômica e filogenética do grupo. A epiderme múltipla dessas espécies tem a função de reservar água e, de acordo com KRULIK (1980) e SIPES e TING (1985), também protege a folha contra altas intensidades luminosas.

O segundo aspecto é a anatomia das folhas das quatro espécies, comparando-se ambientes com maior e menor intensidade luminosa. Em relação a anatomia foliar de *Peperomia*, há muitos registros na literatura (SOLEREDER, 1908; JOHNSON, 1914; YUNCKER e GRAY, 1934; METCALFE e CHALK, 1950, 1988;

MURTY, 1960; DATTA & DASGUPTA, 1977; GIBEAUT & THOMSON, 1989a, b), porém nenhum deles analisa respostas mostradas nos diferentes ambientes. Além disso, as espécies analisadas neste trabalho não possuem descrições anatômicas publicadas. Trabalhos sobre fitoquímica registram a presença de óleos voláteis para algumas espécies do gênero (GARCIA et al., 1990; BESSIERE et al., 1994). Até então só havia um registro de estruturas secretoras de óleo para algumas espécies (MURTY, 1960) e alguns trabalhos registram a presença de hidatódios (JOHNSON, 1914; YUNCKER e GRAY, 1934; MURTY, 1960), o que parece um pouco incomum para plantas de hábito epifítico.

O último aspecto analisado é a organização estrutural do caule das quatro espécies. Os conhecidos feixes medulares de Piperaceae e a ocorrência de endoderme com estria de Caspary em *Piper* são dois fatores que despertam curiosidade no estudo da estrutura do caule de *Peperomia*. Além dos muitos trabalhos já publicados com a anatomia do caule de várias espécies de *Peperomia*, este também servirá de base para futuros trabalhos de taxonomia e filogenia do grupo, principalmente tratando-se de um grupo considerado de transição (JUDD et al. 1999).

2 MATERIAL E MÉTODOS

Peperomia catharinae foi coletada no Capão da Educação Física do Centro Politécnico - UFPR –Bairro Jardim das Américas e no Bosque Municipal Reinhard Maack - Bairro Hauer, ambos no Município de Curitiba – PR. *P. quadrifolia* e *P. emarginella* foram coletadas na Curva da Ferradura, Estrada da Graciosa – PR. *P. rotundifolia* foi coletada no Município de Fênix – PR. Parte do material foi herborizado e depositado no Herbário UPCB, registrado sob os números 45018 - 45025.

A fixação das amostras foi realizada com FAA 50 (formaldeído - ácido acético glacial - álcool etílico 50%; Johansen 1940) e conservadas em álcool etílico 70%.

A ontogênese dos estômatos foi observada em folhas jovens, do ápice caulinar e do primeiro nó subsequente. As amostras foram analisadas em lâminas semipermanentes, as quais foram preparadas com folhas inteiras clarificadas e montadas em glicerina a 50%. A ontogênese da epiderme da face adaxial foi analisada através de secções longitudinais e transversais do ápice caulinar. As amostras foram desidratadas em série alcoólica-etílica e emblocadas em glicol metacrilato (GMA), de acordo com a técnica de Feder & O'Brien (1968), seguida das recomendações do fabricante. As secções transversais de 5 µm de espessura foram obtidas em micrótomo rotatório e posteriormente coradas com azul de toluidina 0,05% (O'Brien et al. 1965). As lâminas permanentes foram montadas com resina sintética (Entelan®).

A epiderme das folhas foi analisada através de lâminas semipermanentes montadas com material seccionado à mão livre e corado com azul de toluidina

(Sakai 1973). As amostras destinadas à confecção de lâminas permanentes foram desidratadas em série alcoólico-etílica e emblocadas em glicol metacrilato (GMA), de acordo com a técnica de Feder & O'Brien (1968), seguida das recomendações do fabricante. As secções de 7 μ m de espessura foram obtidas em micrótomo rotatório e posteriormente coradas com azul de toluidina 0,05% (O'Brien et al. 1965). As lâminas permanentes foram montadas com resina sintética (Entelan®). Foram feitos testes histoquímicos com lugol (Sass 1951) para evidenciar a presença de amido e com sudam IV (Johansen 1940) para evidenciar a presença de compostos lipídicos. Para análise do padrão de venação, as folhas foram clarificadas em hipoclorito de sódio 10% (Kraus & Arduim 1997), lavadas em água e coradas com safranina 1% em solução aquosa. As lâminas foram montadas com glicerina 50%.

Para análise da estrutura interna dos caules, foram realizadas secções transversais do 1º ao 3º entrenó de pelo menos cinco indivíduos de cada espécie. As amostras foram desidratadas em série alcoólico-etílica e emblocadas em glicol metacrilato (GMA), de acordo com a técnica de Feder & O'Brien (1968), seguida das recomendações do fabricante. As secções de 7 μ m de espessura foram obtidas em micrótomo rotatório e posteriormente coradas com azul de toluidina 0,05% (O'Brien et al. 1965). As lâminas permanentes foram montadas com resina sintética (Entelan®). Foram realizados testes histoquímicos com lugol (Sass 1951), para evidenciar a presença de amido, e com sudam IV (Johansen 1940), para evidenciar a presença de compostos lipídicos.

As análises morfométricas realizadas foram: densidade estomática, área foliar, massa seca das folhas, área específica foliar, espessura dos tecidos foliares e o número de estratos celulares das folhas. Para todas elas, utilizaram-se duas folhas

de cada um dos dez indivíduos de ambos os ambientes. As análises de densidade estomática, área foliar e massa seca foram realizadas com as mesmas folhas, as quais foram retiradas do 3º e 4º nós de *P. catharinae* e *P. quadrifolia*, e do 5º e 6º nós de *P. emarginella* e *P. rotundifolia*, as quais foram coletadas destas posições em decorrência do seu grau de desenvolvimento. Para a contagem estomática, utilizou-se a técnica de impressão epidérmica através de esmalte de unha incolor e a área amostral foi de 2mm². Para determinação da área foliar, as folhas foram fotocopiadas e a área registrada em mesa digitalizadora Digicom. A massa seca foi obtida de folhas prensadas e secas em estufa a 60°C até peso constante. A área específica foliar (WITKOWSKI & LAMONT, 1991) foi expressa em cm².g⁻¹ (área foliar/massa seca). Para as mensurações de espessura foliar, foram utilizadas lâminas permanentes com secções transversais da região do terço médio das folhas. As mensurações dos tecidos foram realizadas em microscópio através de ocular micrometrada. Após as medições, foi aplicado sobre os valores obtidos o fator de correção correspondente à objetiva utilizada. Para análise estatística, foi utilizado o programa JMP, através do qual realizou-se o teste t. Todas as premissas para este foram aceitas e considerou-se $\alpha=5\%$.

Para análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV), prosseguiu-se com as técnicas usuais para preparação das amostras (Souza 1989). Esses procedimentos foram realizados no Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná.

As ilustrações foram feitas através de fotomicrografias, realizadas em fotomicroscópio, e desenhos realizados em microscópio acoplado a câmara clara. As escalas foram projetadas sob as mesmas condições ópticas.

3 RESULTADOS

3.1 ONTOGÊNESE DA EPIDERME MÚLTIPLA

A epiderme da face adaxial das folhas das espécies de *Peperomia* analisadas é um tecido de reserva de água com muitos estratos celulares. Este tecido desenvolve-se a partir de divisões periclinais das células protodérmicas (fig. 1-5 e 7-9). Após a primeira divisão periclinal, as células externas se diferenciam e raramente sofrem novas divisões periclinais, enquanto que as derivadas internas aumentam de volume e sofrem sucessivas divisões periclinais (fig. 4 e 7). As células mais internas se especializam, passando a apresentar citoplasma escasso e vacúolo predominante. Enquanto isso, as células do segundo estrato continuam sofrendo divisões periclinais (fig. 6). Durante o crescimento das células internas, a camada externa pode dividir-se anticlinalmente para acompanhar o aumento de superfície da folha. Em *P. catharinae* e *P. quadrifolia*, as células que reservam água apresentam uma constância de volume, sendo praticamente todas do mesmo tamanho na folha adulta (fig. 8). Por sua vez, *P. emarginella* e *P. rotundifolia* apresentam o estrato mais interno da epiderme múltipla, ou seja, o estrato que faz conexão com o parênquima clorofiliano, composto de células mais volumosas (fig. 9).

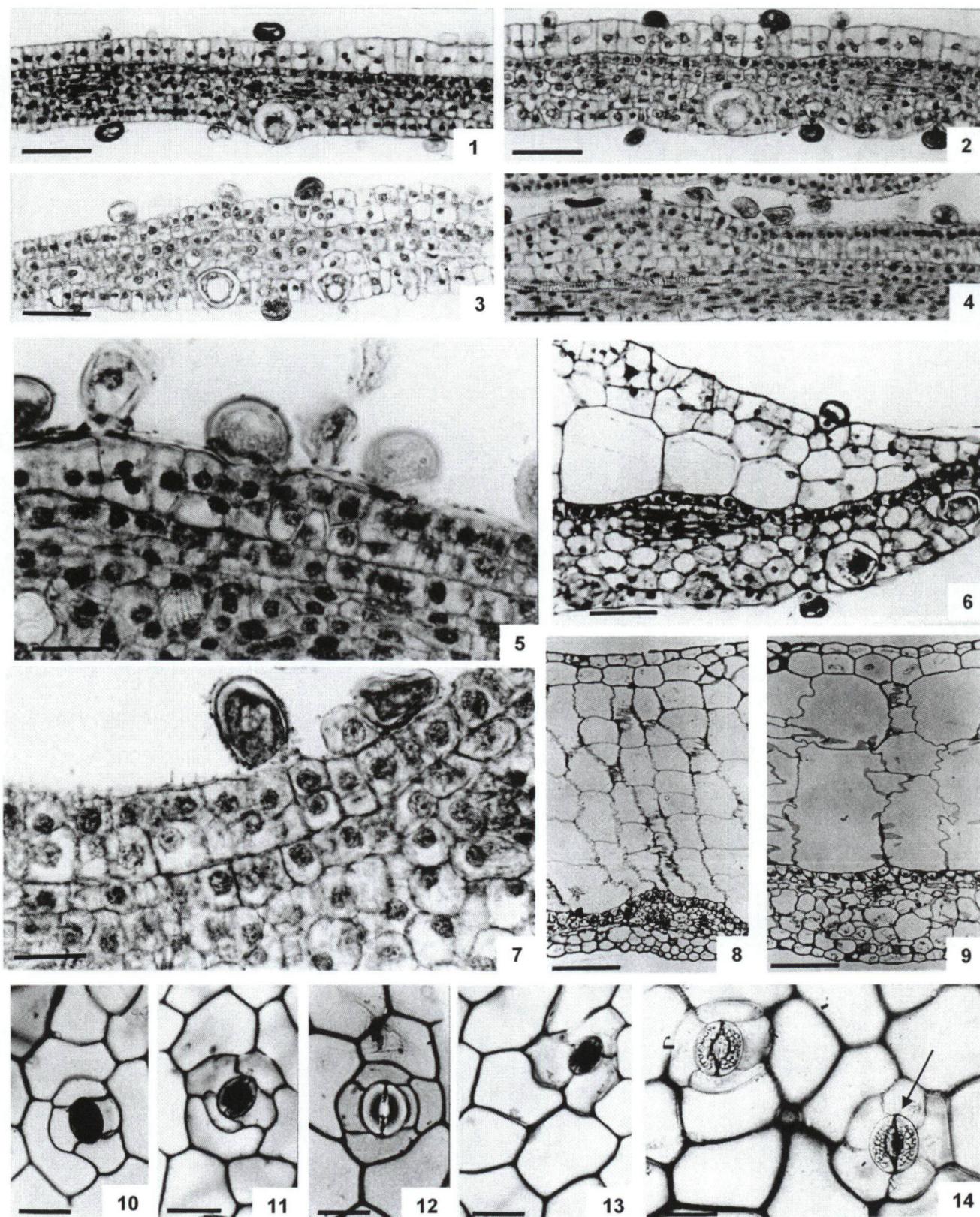
3.2 ONTOGÊNESE DOS ESTÔMATOS

Os estômatos de *Peperomia* estão restritos à face abaxial da folha, podendo apresentar na maioria das vezes três ou quatro células anexas. Pela sua morfologia, podem ser classificados respectivamente como anisocíticos (fig. 16d, 18d),

tetracíticos e eventualmente estaurocíticos (fig. 10-12 e 14). A ontogênese dos estômatos das quatro espécies analisadas mostrou-se muito semelhante. Nota-se que de acordo com a forma da célula mãe do estômato (triangular ou retangular), define-se o tipo morfológico.

Os estômatos do tipo tetracítico originam-se de uma célula de formato retangular. Esta sofre uma primeira divisão anticlinal dando origem a duas células, sendo uma maior que a outra. Uma delas é a célula mãe do estômato e a outra, uma célula anexa (fig. 15a e 17a). A célula mãe do estômato divide-se anticlinalmente formando as células estomáticas e o poro (fig. 15b e 17b). As demais células anexas surgem a partir de divisões das células protodérmicas adjacentes à célula mãe do estômato (fig. 15c, 15d, 17c e 17d).

O estômato do tipo anisocítico origina-se de uma célula protodérmica que sofre divisão anticlinal desigual. A célula maior, de formato triangular (trilabrada), é a célula mãe do estômato. A outra, menor, torna-se uma célula anexa (fig. 16a, 16b, 18a e 18b). A célula mãe do estômato sofre divisão anticlinal que origina as células estomáticas e o poro (fig. 16b e 18b). Quando as adjacentes se dividem, dão origem às demais células anexas (fig. 16c, 16d, 18c e 18d).



Figuras 1-5. Secção longitudinal da folha jovem. 1. *Peperomia catharinae* (barra = 50 μ m). 2. *P. quadrifolia* (barra = 50 μ m). 3. *P. emarginella* (barra = 50 μ m). 4. *P. rotundifolia* (barra = 50 μ m). 5. *P. rotundifolia* (barra = 20 μ m). 6. Secção transversal da folha jovem de *P. rotundifolia* (barra = 50 μ m). 7. Secção longitudinal da folha jovem de *P. emarginella* (barra = 20 μ m). 8-9. Secção transversal da folha adulta (barra = 200 μ m). 8. *P. catharinae*. 9. *P. emarginella*. 10-14. Vista frontal da epiderme abaxial da folha adulta. 10. Estômato tetracítico de *P. catharinae* (barra = 35 μ m). 11. Estômato tetracítico de *P. quadrifolia* (barra = 35 μ m). 12. Estômato tetracítico *P. emarginella* (barra = 35 μ m). 13. Estômato estaurocítico de *P. rotundifolia* (barra = 35 μ m). 14. Estômatos tetracítico (-) e estaurocítico (seta) de *P. catharinae* (barra = 35 μ m).

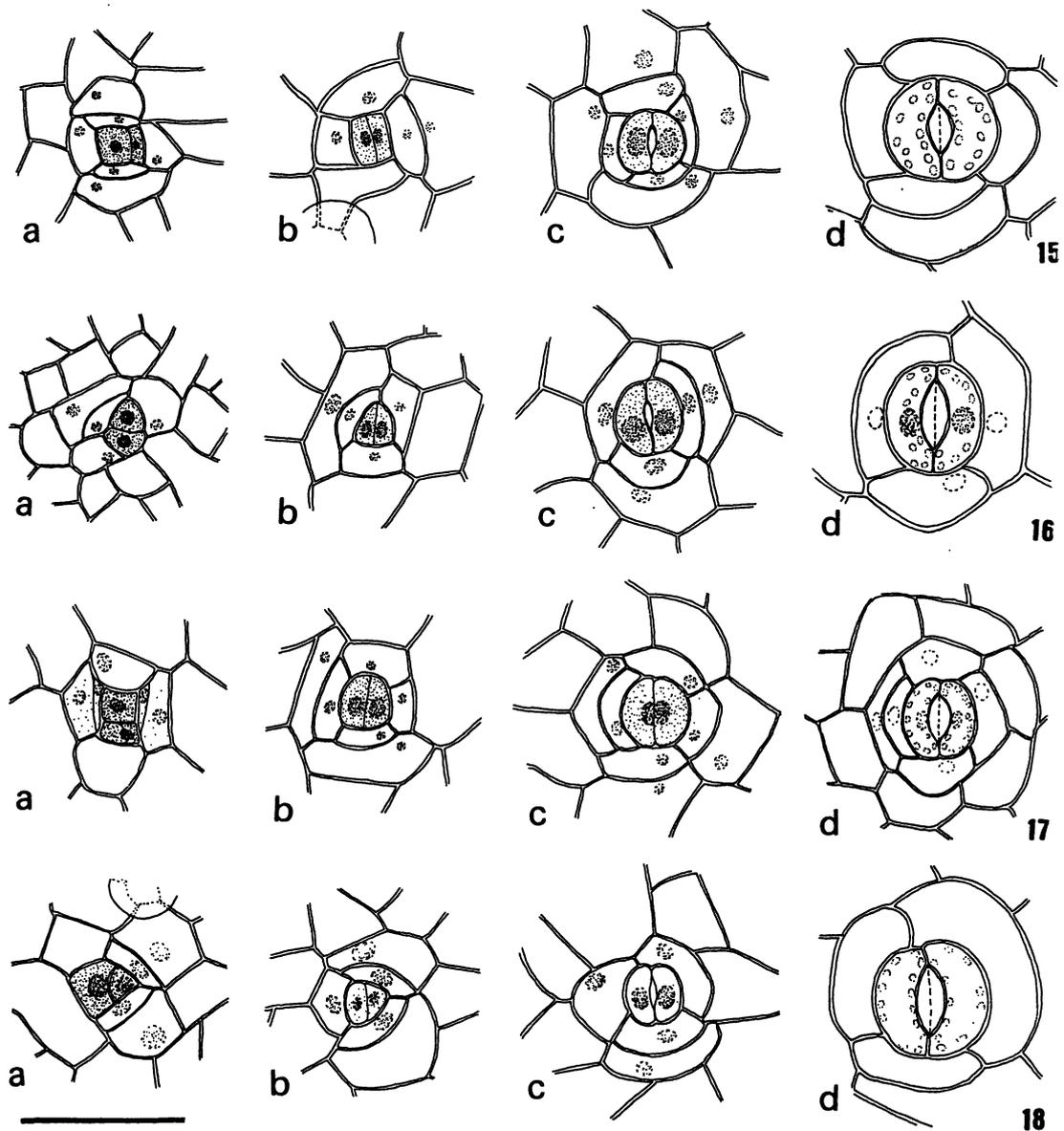


Figura a. Célula protodérmica divide-se anticlinalmente e origina a célula mãe (cm) do estômato. b. Célula mãe do estômato divide-se e forma as duas células estomáticas. c. O poro estomático se forma. d. Aspecto do estômato adulto. (barra = 42 μ m). Figuras 15a-d. Ontogênese do estômato tetracítico de *P. catharinae*. 16a-d. Ontogênese do estômato anisocítico de *P. emarginella*. 17a-d. Ontogênese do estômato tetracítico de *P. quadrifolia*. 18a-d. Ontogênese do estômato anisocítico de *P. rotundifolia*.

3.3 FOLHAS DE SOL E SOMBRA

Peperomia catharinae e *P. quadrifolia* apresentam muitas características morfológicas em comum, tais como caule ereto, filotaxia verticilada e nervação reticulada; possuem por nó 3 ou 4 folhas elíptico-obovadas, as quais diferem apenas em dimensão (fig. 19, 20, 23-26; tab. 1). *P. emarginella* e *P. rotundifolia* também assemelham-se muito entre si por compartilharem características como caule reptante, filotaxia alterna e folhas arredondadas, as quais possuem ápice freqüentemente emarginado (fig. 27-30, 33 e 34). Todas elas são de hábito epifítico, mostrando adaptações para este ambiente e adequações a locais com mais ou menos luz. A massa seca das folhas é igual em ambos os ambientes para *P. catharinae* e *P. rotundifolia*, e maior nas folhas de sol de *P. emarginella* e *P. quadrifolia* (Tab. 1). As folhas de sombra apresentam maior área foliar em todas as espécies (Tab. 1).

As folhas de *P. catharinae* possuem apenas um feixe vascular no pecíolo (fig. 22), o qual sofre divisão na base do limbo, apresentando uma nervura central e diversas secundárias laterais. As duas primeiras nervuras secundárias se destacam das demais pelo grau de desenvolvimento. Essas nervuras secundárias margeiam o limbo de forma contínua até o ápice da folha, onde voltam a fundir-se com a nervura central (fig. 23 e 24). Em *P. quadrifolia*, *P. emarginella* e *P. rotundifolia*, o pecíolo é provido de três feixes vasculares (fig. 21, 31 e 32). Na base do limbo, esses feixes separam-se formando uma nervura central e duas laterais. As nervuras laterais são contínuas, unindo-se à nervura central no ápice da folha (fig. 25, 26, 28-30 e 33).

A epiderme, em ambas as faces do limbo das quatro espécies, em vista frontal, é formada por células poligonais com paredes anticlinais retas (fig. 35-50). As

paredes periclinais externas são cutinizadas e não possuem cutícula evidente. Campos de pontoação primária são evidentes nas paredes anticlinais das células epidérmicas de *P. quadrifolia*, principalmente na região das nervuras. Os estômatos estão restritos à face abaxial (folhas hipoestomáticas) e possuem de três a cinco células anexas, sendo semelhantes aos tipos morfológicos anisocítico, tetracítico e estaurocítico (fig. 39-42 e 47-50). A densidade estomática é maior nos indivíduos de sol de *P. catharinae* e *P. emarginella* e semelhante entre os indivíduos de sol e sombra de *P. quadrifolia* e *P. rotundifolia* (Tab. 1). As células epidérmicas possuem cloroplastos em abundância como no mesofilo, sendo estes menores que os do mesofilo. Tricomas glandulares semelhantes aos do pecíolo aparecem em ambas as faces das folhas das quatro espécies (fig. 35-50, 66 e 67). Os tricomas tectores pluricelulares de *P. catharinae* estão presentes na face adaxial, nos bordos da folha (fig. 75) e sobre a nervura central da face abaxial. Em *P. quadrifolia*, ocorrem tricomas tectores pluricelulares na face adaxial e nos bordos da folha (fig. 71), sendo unicelulares os tricomas presentes sobre a nervura central na face abaxial da folha. Tanto em *P. emarginella* quanto em *P. rotundifolia*, os tricomas tectores são pluricelulares, porém mais longos e com maior número de células do que os descritos anteriormente. Esses tricomas ocorrem em ambas as faces da folha, sendo mais numerosos na face abaxial (fig. 74). Nessas espécies, há uma maior concentração de tricomas no ápice das folhas emarginadas.

As folhas adultas, em secção transversal, apresentam vários estratos de tecido de reserva de água na face adaxial, o qual é constituído por células de origem epidérmica. Neste tecido, as células são grandes e não há espaços intercelulares (fig. 51-54, 59-62 e 68). As células do estrato mais externo são menores e poliédricas e apresentam paredes mais espessadas. As demais células são maiores

e normalmente com formato irregular, sendo que as paredes anticlinais apresentam-se sinuosas quando a célula perde água. Nas folhas de sol de *P. emarginella* e *P. rotundifolia*, as células do estrato mais interno destacam-se por serem mais volumosas. A espessura e o número de estratos da epiderme múltipla mostrou-se maior nas folhas de sol para todas as espécies (Tab. 2 e 3). *P. rotundifolia* apresenta folhas de formato mais hemisférico em secção transversal do que *P. emarginella*, apresentando maior quantidade de tecido de reserva de água. A epiderme da face abaxial é uniestratificada e suas células são pequenas e poliédricas, sendo as paredes periclinais mais espessadas (fig. 55-58, 63-65, 69 e 73).

O mesofilo de todas as espécies apresenta dois tipos de parênquima clorofiliano (fig. 55-58 e 63-65). O parênquima voltado para a face adaxial é formado por um único estrato de células pequenas, em forma de funil, ricas em cloroplastos e com cristais em forma de drusas. O restante é composto de vários estratos de parênquima clorofiliano lacunoso. O primeiro estrato deste, junto às células em forma de funil, é composto por células pequenas e ricas em cloroplastos (parênquima de conexão). As demais células deste parênquima são mais volumosas e pobres em cloroplastos. Em *P. quadrifolia* e *P. emarginella*, as células do mesofilo, em especial as do parênquima clorofiliano lacunoso de conexão, apresentam grãos de amido (fig. 57, 58 e 63). Os feixes vasculares são colaterais e possuem bainha parenquimática clorofilada. Outra característica comum entre as espécies foi o aumento da espessura do mesofilo nas folhas de sol. Em *P. catharinae*, as células cônicas são maiores nas folhas de sol, assim como o número de estratos do parênquima clorofiliano lacunoso dessas folhas. *P. emarginella* e *P. rotundifolia* possuem folhas de sol com parênquima lacunoso mais espesso. Em *P. emarginella*, o parênquima lacunoso também apresenta um maior número de estratos (Tab. 2).

Células secretoras estão presentes no mesofilo e na epiderme da folha, sendo mais evidentes em órgãos mais jovens (Fig. 58, 67, 69, 71-73, 76-77). O conteúdo e as paredes dessas células reagem positivamente para compostos lipídicos.

O pecíolo em secção transversal apresenta epiderme unisseriada (fig. 78) com tricomas tectores e glandulares. Em todas as espécies, os tricomas glandulares são compostos por uma ou duas células basais inseridas na epiderme, um pedicelo unicelular curto e uma cabeça unicelular arredondada, situando-se em depressões na epiderme (fig. 66). Estes tricomas possuem conteúdo de origem lipídica, bem como paredes do pedicelo cutinizadas. Os tricomas tectores são uni ou pluricelulares e de ápice agudo. Tanto *P. catharinae* quanto *P. quadrifolia* apresentam tricomas unicelulares distribuídos por toda a extensão do pecíolo. *P. emarginella*, por sua vez, apresenta pecíolo canaliculado e os tricomas tectores pluricelulares são numerosos na região do canalículo (fig. 70). *P. rotundifolia* apresenta maior número de tricomas glandulares do que de tricomas tectores no pecíolo. Em posição subepidérmica, ocorrem um ou dois estratos de colênquima e vários estratos de parênquima em todas as espécies (fig. 78). As células parenquimáticas apresentam poucos cloroplastos. Os feixes vasculares são colaterais e a bainha do feixe é parenquimática (fig. 78).

Tabela 1. Densidade estomática, massa seca das folhas, área foliar e área específica foliar nos ambientes de sol e sombra de *Peperomia catharinae*, *P. quadrifolia*, *P. emarginella* e *P. rotundifolia*. (média \pm erro médio padrão)

Espécie	Ambiente	Densidade			Área foliar (cm ²)	Área específica foliar (cm ² .g ⁻¹)
		estomática (estômatos.mm ⁻²)	Massa seca (mg)			
<i>P. catharinae</i> n = 20	Sol	23,8 \pm 0,9 *	0,8 \pm 0,1	0,25 \pm 0,01 *	313	
	Sombra	16,5 \pm 0,9 *	1,0 \pm 0,1	0,49 \pm 0,01 *	490	
<i>P. quadrifolia</i> n = 20	Sol	21,2 \pm 1,1	1,6 \pm 0,1 *	0,35 \pm 0,01 *	219	
	Sombra	21,0 \pm 1,5	1,2 \pm 0,1 *	0,44 \pm 0,02 *	367	
<i>P. emarginella</i> n = 20	Sol	25,2 \pm 1,7 *	1,7 \pm 0,2 *	0,27 \pm 0,01 *	159	
	Sombra	15,8 \pm 0,8 *	1,2 \pm 0,2 *	0,44 \pm 0,05 *	367	
<i>P. rotundifolia</i> n = 20	Sol	22,0 \pm 1,4	1,4 \pm 0,1	0,32 \pm 0,02 *	229	
	Sombra	19,0 \pm 1,4	1,3 \pm 0,1	0,44 \pm 0,03 *	338	

* p \leq 0,05

Tabela 2. Espessura dos tecidos (μm) das folhas de *Peperomia catharinae*, *P. quadrifolia*, *P. emarginella* e *P. rotundifolia*. (média \pm erro médio padrão)

Espécie	Ambiente	Epiderme adaxial	Parênquima			Epiderme abaxial	Espessura total
			clorofiliano com células em forma de funil	lacunoso			
<i>P. catharinae</i> n = 20	Sol	733,6 \pm 60,5*	26,1 \pm 1,3*	81,4 \pm 3,1*	29,6 \pm 1,3*	870,7 \pm 60,5*	
	Sombra	352,2 \pm 44,8*	18,8 \pm 1,1*	64,7 \pm 5,2*	26,1 \pm 1,7*	462,3 \pm 47,8*	
<i>P. quadrifolia</i> n = 20	Sol	816,3 \pm 48,5*	35,9 \pm 1,3*	134,9 \pm 8,1	37,3 \pm 3,1*	1024,5 \pm 55,9*	
	Sombra	443,1 \pm 49,9*	32,9 \pm 1,6*	126,4 \pm 9,2	30,4 \pm 2,2*	632,9 \pm 55,0*	
<i>P. emarginella</i> n = 20	Sol	813,3 \pm 70,8*	26,6 \pm 1,9	215,1 \pm 11,6*	24,4 \pm 2,0	1079,4 \pm 82,3*	
	Sombra	320,9 \pm 22,3*	24,8 \pm 1,5	130,3 \pm 8,0*	24,8 \pm 1,2	500,9 \pm 30,8*	
<i>P. rotundifolia</i> n = 20	Sol	1373,3 \pm 130,4*	23,9 \pm 0,9*	185,1 \pm 13,9*	23,1 \pm 0,9	1605,6 \pm 142,7*	
	Sombra	680,9 \pm 54,4*	21,4 \pm 1,4*	125,1 \pm 5,5*	21,4 \pm 1,4	848,9 \pm 55,1*	

* $p \leq 0,05$

Tabela 3. Número de estratos da epiderme múltipla e parênquima clorofiliano lacunoso das folhas de *Peperomia catharinae*, *P. quadrifolia*, *P. emarginella* e *P. rotundifolia*. (média \pm erro médio padrão)

Espécie	Ambiente	Epiderme adaxial	Parênquima lacunoso
<i>P. catharinae</i>	Sol	7,8 \pm 0,6*	4,1 \pm 0,2*
n = 20	Sombra	5,9 \pm 0,3*	3,5 \pm 0,2*
<i>P. quadrifolia</i>	Sol	8,15 \pm 0,2*	4,3 \pm 0,2
n = 20	Sombra	6,45 \pm 0,3*	4,2 \pm 0,2
<i>P. emarginella</i>	Sol	5,5 \pm 0,2*	4,7 \pm 0,1*
n = 20	Sombra	4,25 \pm 0,2*	3,3 \pm 0,2*
<i>P. rotundifolia</i>	Sol	9,7 \pm 0,7*	4,9 \pm 0,3
n = 20	Sombra	7,7 \pm 0,3*	4,7 \pm 0,4

* p \leq 0,05

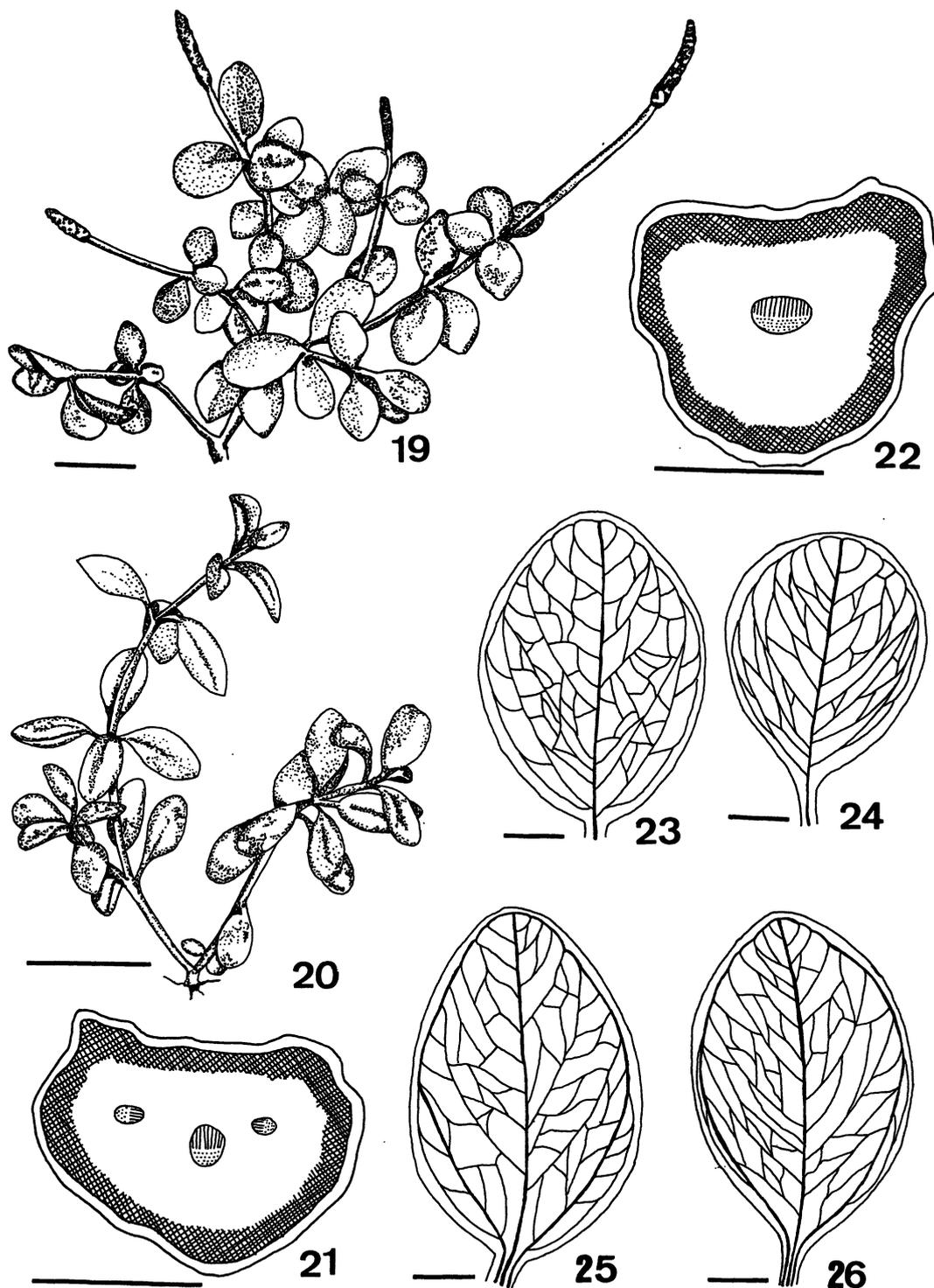


Figura 19. Ramo de *Peperomia catharinae* (barra = 0,8cm). 20. Ramo de *P. quadrifolia* (barra = 3cm). 21. Esquema de secção transversal do pecíolo de *P. quadrifolia* (barra = 300 μ m). 22. Esquema de secção transversal do pecíolo de *P. catharinae* (barra = 300 μ m). 23. Nervação da folha de sombra de *P. catharinae* (barra = 0,15cm). 24. Nervação da folha de sol de *P. catharinae* (barra = 0,15cm). 25. Nervação da folha de sombra de *P. quadrifolia* (barra = 0,15cm). 26. Nervação da folha de sol de *P. quadrifolia* (barra = 0,15cm).

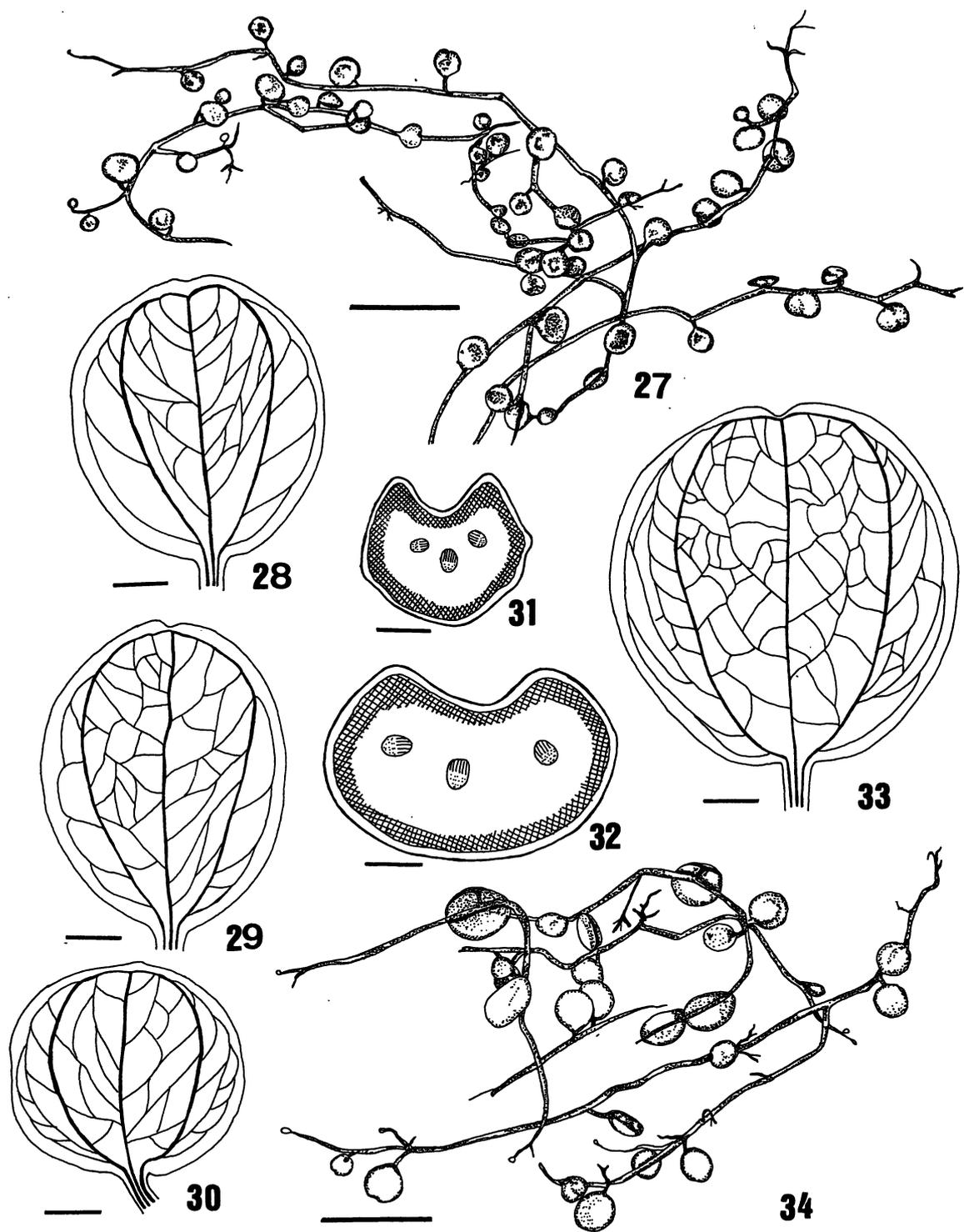
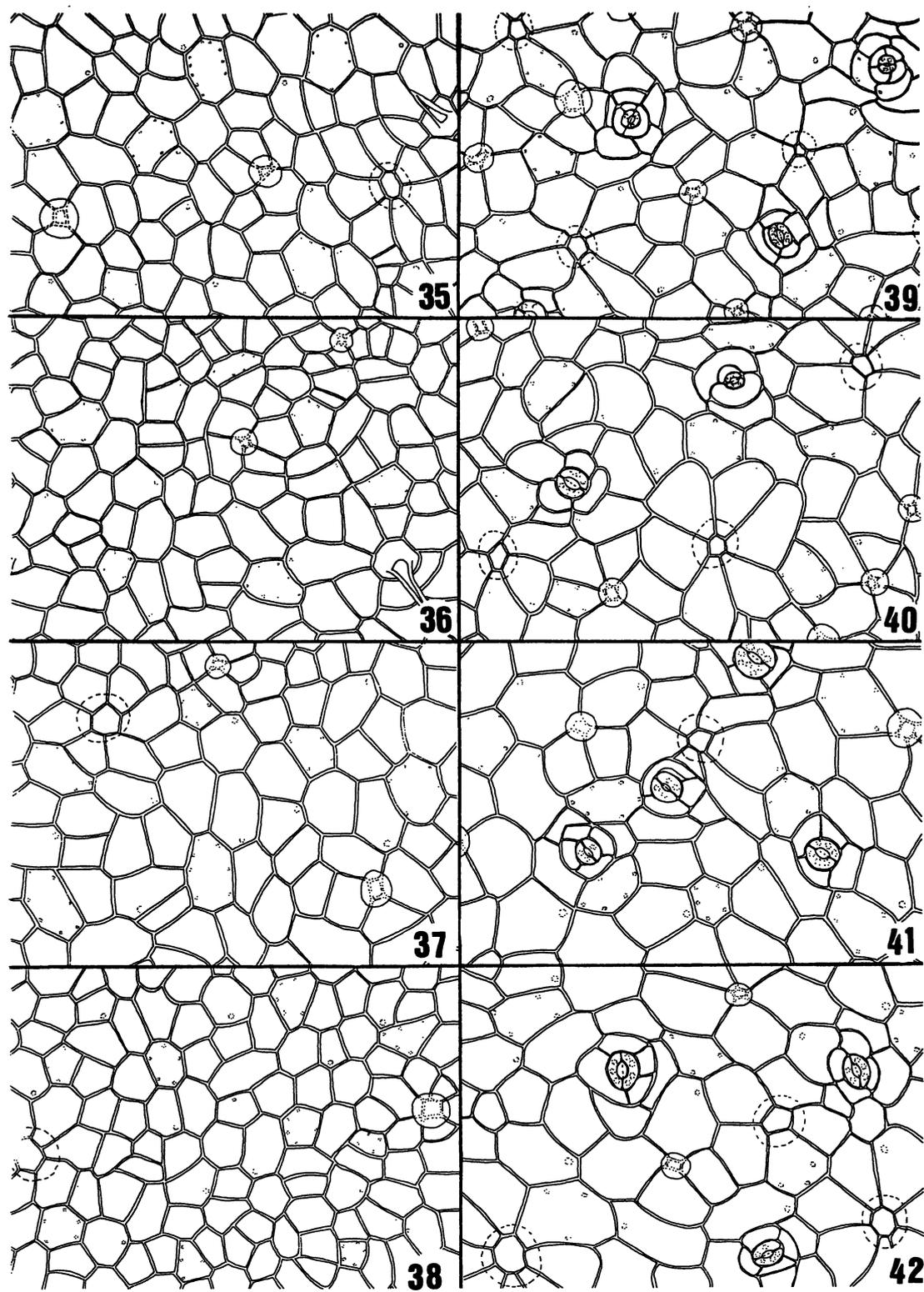
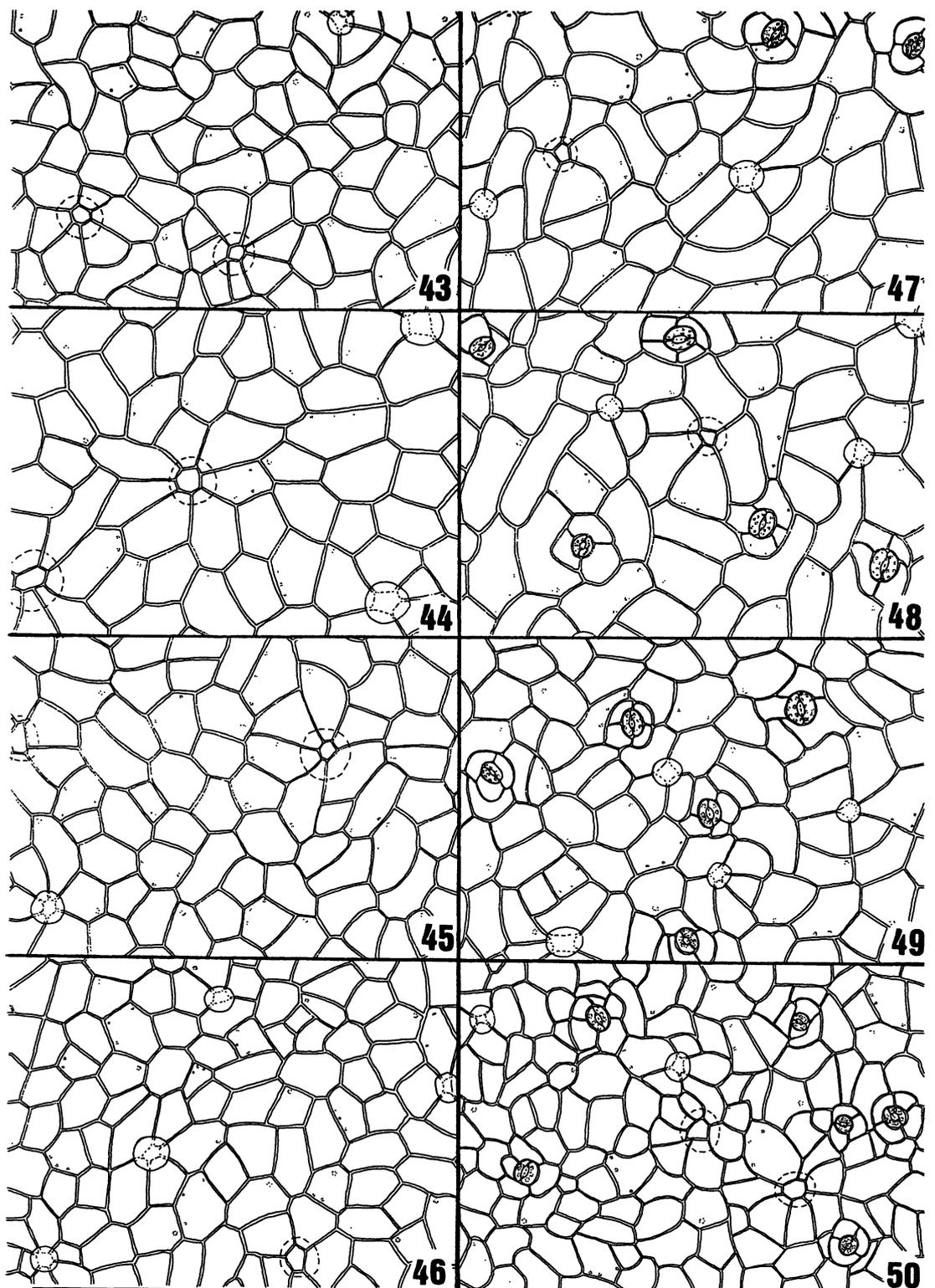


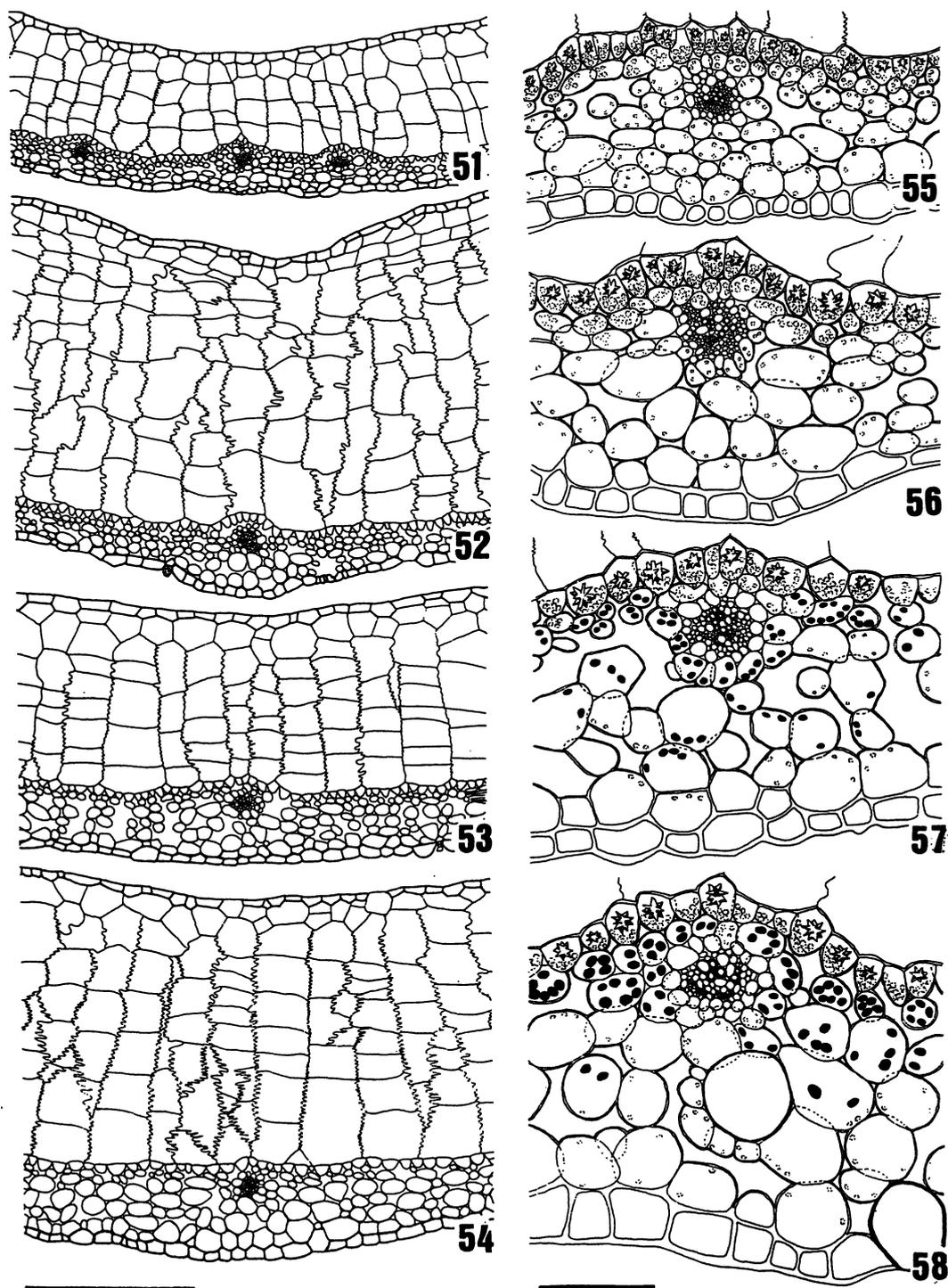
Figura 27. Ramo de *P. emarginella* (barra = 1,8cm). 28. Nervação da folha de sombra de *P. emarginella* (barra = 0,15cm). 29. Nervação da folha de sol de *P. emarginella* (barra = 0,15cm). 30. Nervação da folha de sol de *P. rotundifolia* (barra = 0,15cm). 31. Esquema da secção transversal do pecíolo de *P. emarginella* (barra = 140 μ m). 32. Esquema da secção transversal do pecíolo de *P. rotundifolia* (barra = 140 μ m). 33. Nervação da folha de sombra de *P. rotundifolia* (barra = 0,15cm). 34. Ramo de *P. rotundifolia* (barra = 3cm).



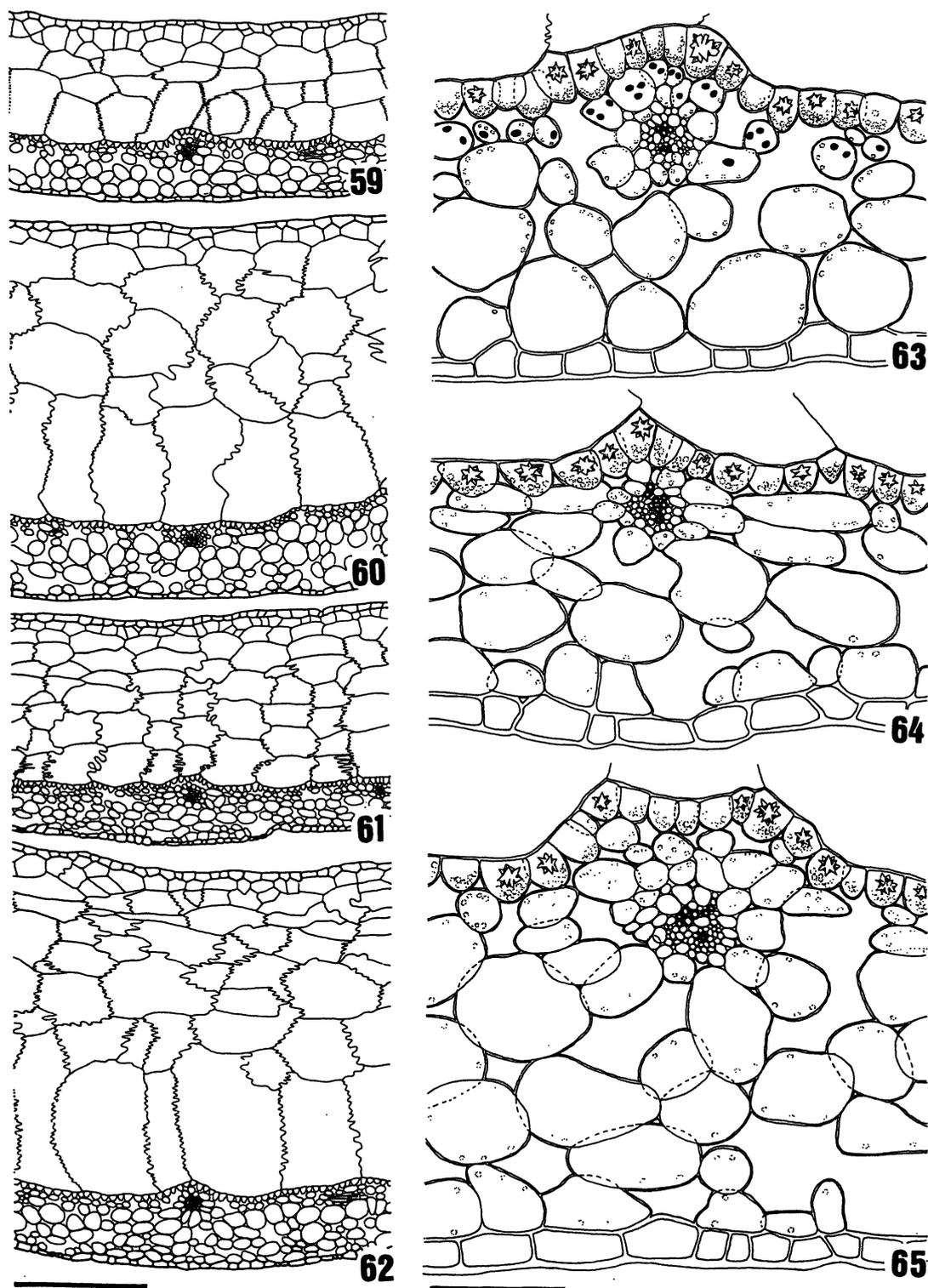
Figuras 35-38. Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha (barra = 100 μ m). 35. Folha de sombra de *P. catharinae*. 36. Folha de sol de *P. catharinae*. 37. Folha de sombra de *P. quadrifolia*. 38. Folha de sol de *P. quadrifolia*. 39-42. Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha (barra = 100 μ m). 39. Folha de sombra de *P. catharinae*. 40. Folha de sol de *P. catharinae*. 41. Folha de sombra de *P. quadrifolia*. 42. Folha de sol de *P. quadrifolia*.



Figuras 43-46. Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha (barra = 100 μ m). 43. Folha de sombra de *P. emarginella*. 44. Folha de sol de *P. emarginella*. 45. Folha de sombra de *P. rotundifolia*. 46. Folha de sol de *P. rotundifolia*. 47-50. Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha (barra = μ m). 47. Folha de sombra de *P. emarginella*. 48. Folha de sol de *P. emarginella*. 49. Folha de sombra de *P. rotundifolia*. 50. Folha de sol de *P. rotundifolia*.



Figuras 51-54. Secção transversal do terço médio da folha de *P. catharinae* e *P. quadrifolia* (barra = 500 μ m). 51. Folha de sombra de *P. catharinae*. 52. Folha de sol de *P. catharinae*. 53. Folha de sombra de *P. quadrifolia*. 54. Folha de sol de *P. quadrifolia*. 55-58. Detalhe do mesofilo em secção transversal (barra = 100 μ m). 55. Folha de sombra de *P. catharinae*. 56. Folha de sol de *P. catharinae*. 57. Folha de sombra de *P. quadrifolia*. 58. Folha de sol de *P. quadrifolia*. (círculos pretos = grãos de amido)



Figuras 59-62. Secção transversal do terço médio da folha de *P. emarginella* e *P. rotundifolia* (barra = 500 μ m). 59. Folha de sombra de *P. emarginella*. 60. Folha de sol de *P. emarginella*. 61. Folha de sombra de *P. rotundifolia*. 62. Folha de sol de *P. rotundifolia*. 63-65. Detalhe do mesofilo em secção transversal (barra = 100 μ m). 63. Folha de sombra de *P. emarginella*. 64. Folha de sombra de *P. rotundifolia*. 65. Folha de sol de *P. rotundifolia*. (círculos pretos = grãos de amido)

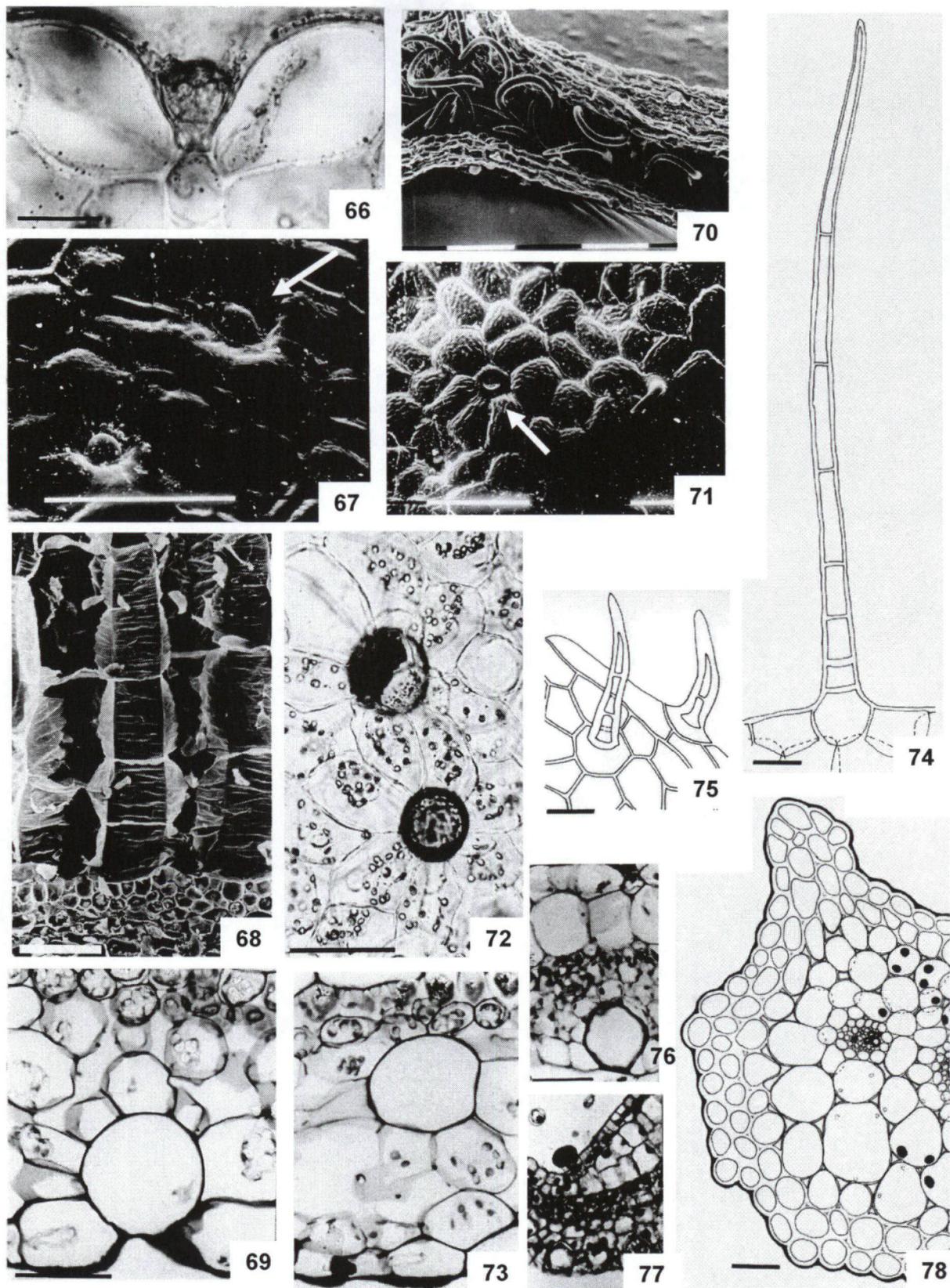


Figura 66. Epiderme da face abaxial da folha de *P. emarginella* em secção transversal, evidenciando tricoma glandular (barra = 28 μ m). 67. Vista frontal da epiderme da face abaxial da folha de *P. catharinae* (MEV, barra = 100 μ m). 68. Epiderme múltipla da folha de *P. quadrifolia* em secção transversal (MEV, barra = 100 μ m). 69. Epiderme da face abaxial de *P. quadrifolia* (barra = 70 μ m). 70. Pecíolo de *P. emarginella* (MEV, barra = 100 μ m). 71. Vista frontal da epiderme da face adaxial da folha de *P. quadrifolia* (MEV; barra = 100 μ m). 72. Detalhe das células secretoras de óleo na epiderme da face abaxial da folha de *P. catharinae*, teste com Sudam IV (barra = 70 μ m). 73. Mesofilo de *P. rotundifolia* em secção transversal (barra = 70 μ m). 74. Tricoma tector pluricelular da face abaxial da folha de *P. rotundifolia* (barra = 35 μ m). 75. Detalhe do bordo da folha de *P. catharinae*, evidenciando tricomas pluricelulares (barra = 35 μ m). 76. Folha jovem de *P. quadrifolia* em secção transversal (barra = 50 μ m). 77. Secção transversal da folha jovem de *P. rotundifolia* (barra = 50 μ m). 78. Pecíolo de *P. emarginella* em secção transversal (círculos pretos = grãos de amido; barra = 35 μ m). (seta = célula secretora de óleo).

3.4 CAULE

Peperomia catharinae e *P. quadrifolia* caracterizam-se pelo caule ereto, sendo que *P. quadrifolia* possui entrenós mais longos do que *P. catharinae*. Ambas apresentam raízes adventícias nos nós mais basais. Em *P. emarginella* e *P. rotundifolia* o caule é reptante e repleto de raízes adventícias.

As espécies possuem epiderme do caule uniestratificada, composta por células poligonais em secção transversal, com parede periclinal externa mais espessada, cutícula evidente e flanges cuticulares (fig. 79-82). Tricomas glandulares ocorrem na superfície do caule, sendo estes compostos por célula basal inserida na epiderme, pedúnculo unicelular curto e cabeça unicelular (fig. 101). Tais tricomas reagiram positivamente para compostos lipídicos. Tricomas tectores unicelulares ocorrem na superfície do caule em *P. catharinae* e *P. quadrifolia*. Tricomas tectores pluricelulares são mais numerosos em *P. emarginella* do que em *P. rotundifolia*.

Internamente à epiderme ocorrem alguns estratos contínuos de colênquima (fig. 89-100). Em *P. quadrifolia*, o colênquima é do tipo anular (fig. 80) e em *P. catharinae*, *P. emarginella* e *P. rotundifolia*, do tipo angular (fig. 79, 81-82). *P. quadrifolia* e *P. catharinae* mostram colênquima mais desenvolvido, em relação ao número de estratos e espessamento das paredes, que as outras duas espécies.

O parênquima fundamental é composto de células clorofiladas, isodiamétricas em secção transversal, entre as quais existem pequenos espaços de ar. Em *P. emarginella* e *P. quadrifolia*, alguns grãos de amido são evidentes nesse tecido.

As quatro espécies possuem feixes vasculares dispersos no parênquima (fig. 89-100). *P. emarginella* e *P. rotundifolia* apresentam número constante de cinco

feixes do primeiro ao terceiro entrenó, sendo um feixe biclateral central e quatro feixes colaterais que circulam o feixe central (fig. 92-97). Em *P. catharinae* e *P. quadrifolia*, o número de feixes varia de acordo com o entrenó, havendo aumento do número de feixes em direção à base do caule. *P. catharinae* apresenta quatro feixes no primeiro entrenó, de 5-7 no segundo e de 8-10 no terceiro. Todos eles são colaterais e dispostos em um único anel nos primeiros dois entrenós e em dois anéis no terceiro entrenó, sendo um externo e outro interno (fig. 89-91). *P. quadrifolia*, por sua vez, possui 5-7 feixes no primeiro entrenó, 8-10 feixes no segundo e de 10-13 no terceiro. Todos eles são colaterais dispostos em dois anéis desde o primeiro entrenó, um externo e o outro interno (fig. 98-100).

Cada feixe vascular é circundado individualmente por endoderme, a qual apresenta estrias de Caspary (fig. 83-88). *P. rotundifolia* apresenta endoderme com estria de Caspary desde o primeiro entrenó. Em *P. quadrifolia* e *P. emarginella* a endoderme com estria de Caspary é evidente a partir do segundo entrenó (fig. 84 e 86) e *P. catharinae* possui endoderme com estria de Caspary apenas a partir do terceiro entrenó.

Células secretoras aparecem entre as células parenquimáticas, sendo mais evidentes nos entrenós mais jovens do caule (fig. 101). Essas células reagem positivamente para compostos lipídicos.

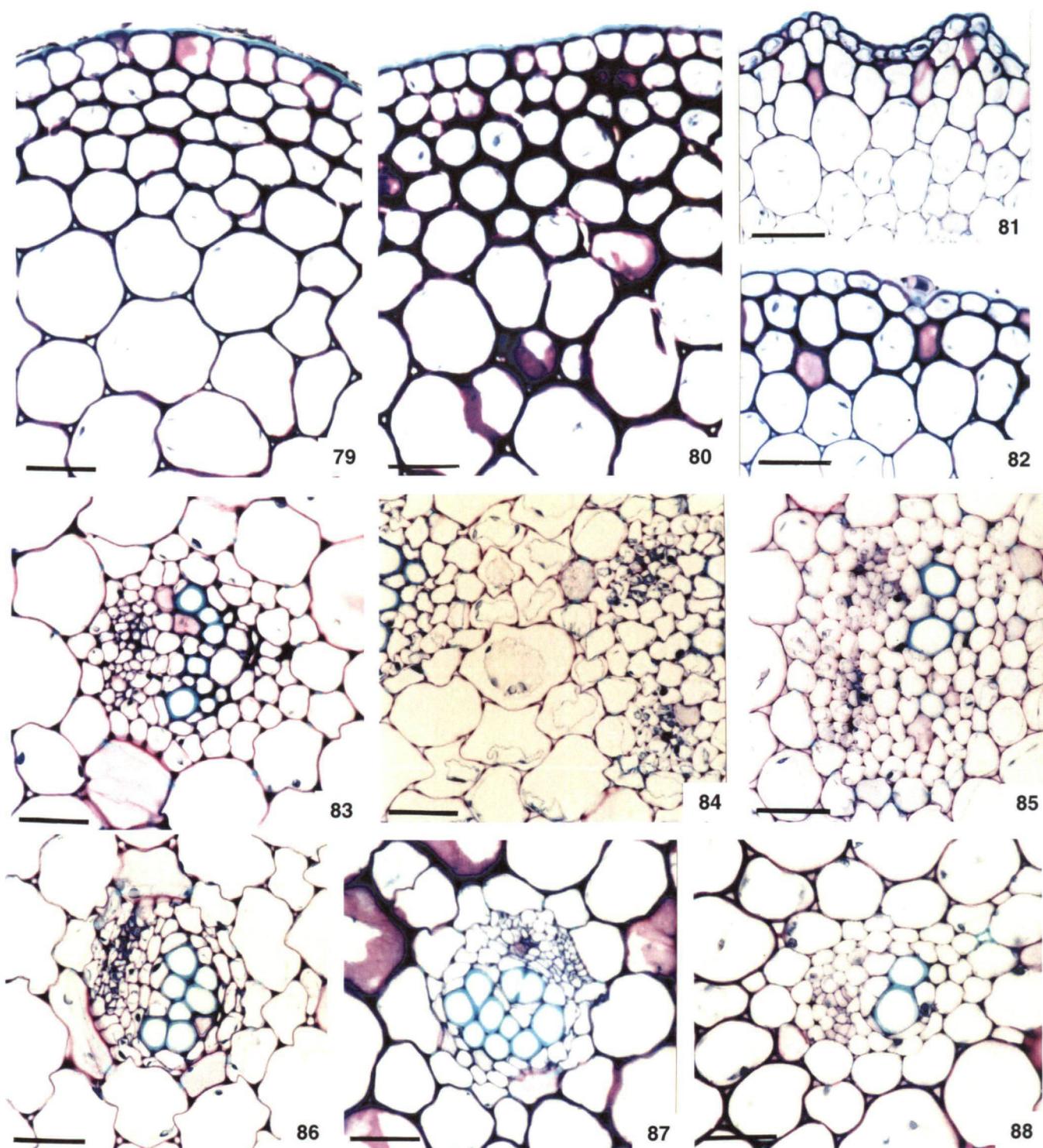
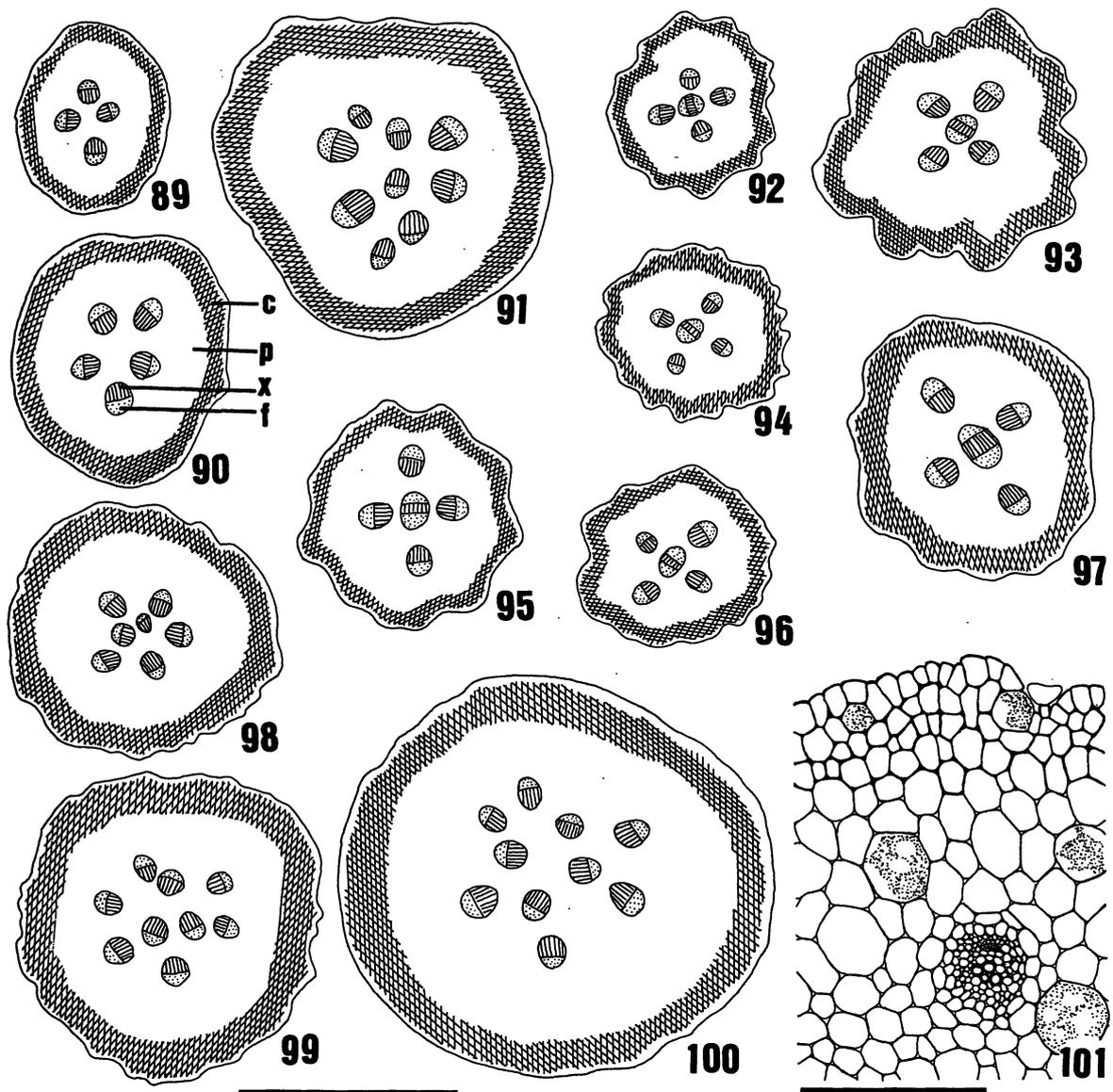


Figura 79. Caule de *P. catharinae*, evidenciando colênquima angular (barra = 50 μ m). 80. Caule de *P. quadrifolia*, evidenciando colênquima anular (barra = 50 μ m). 81. Caule de *P. emarginella*, evidenciando colênquima angular (barra = 50 μ m). 82. Caule de *P. rotundifolia*, evidenciando colênquima angular (barra = 50 μ m). 83-88. Secções transversais do caule (seta = estria de Caspary). 83. Feixe vascular do terceiro entrenó de *P. catharinae* (barra = 32 μ m). 84. *P. emarginella*, feixes vasculares do segundo entrenó (barra = 32 μ m). 85. *P. emarginella*, feixe vascular do terceiro entrenó (barra = 32 μ m). 86. *P. quadrifolia*, feixe vascular do segundo entrenó (barra = 32 μ m). 87. *P. quadrifolia*, feixe vascular do terceiro entrenó (barra = 50 μ m). 88. *P. rotundifolia*, feixe vascular do terceiro entrenó (barra = 32 μ m).



Figuras 89–100. Caule em secção transversal (barra = 500 μ m; c = colênquima, p = parênquima; x = xilema; f = floema). 89. *Peperomia catharinae*, primeiro entrenó. 90. *P. catharinae*, segundo entrenó. 91. *P. catharinae*, terceiro entrenó. 92. *P. rotundifolia*, primeiro entrenó. 93. *P. rotundifolia*, segundo entrenó. 94. *P. emarginella*, primeiro entrenó. 95. *P. emarginella*, terceiro entrenó. 96. *P. emarginella*, segundo entrenó. 97. *P. rotundifolia*, terceiro entrenó. 98. *P. quadrifolia*, primeiro entrenó. 99. *P. quadrifolia*, segundo entrenó. 100. *P. quadrifolia*, terceiro entrenó. 101. Detalhe do primeiro entrenó do caule de *P. quadrifolia* em secção transversal, evidenciando epiderme uniestratificada, colênquima angular e células secretoras de óleo (barra = 100 μ m).

4 DISCUSSÃO

4.1 ONTOGÊNESE DA EPIDERME MÚLTIPLA

Devido ao fato do estrato epidérmico mais externo sofrer várias divisões anticlinais para acompanhar o aumento de superfície da folha, essa camada apresenta células menores que as demais. As folhas adultas de *P. catharinae* (fig. 8) e *P. quadrifolia* chegam a apresentar as células do tecido de reserva de água organizadas em colunas, o que revela sua origem comum com as células mais externas, como foi exposto por Pfitzer¹ (*apud* Solereder 1908) para *P. pereskiaefolia* e por Linsbauer² (*apud* Esau 1985). Por sua vez, as folhas adultas de *P. emarginella* e *P. rotundifolia* apresentam esse mesmo tecido de forma desorganizada (fig. 9). Pode-se inferir que, neste caso, as células protodérmicas, depois das divisões periclinais, também sofreram divisões oblíquas. O fato do estrato mais externo da epiderme apresentar paredes mais espessadas que os estratos adjacentes corrobora a idéia de que as células filhas mais internas da primeira divisão protodérmica periclinal é que dão origem às células de reserva de água. A precoce especialização das células internas da epiderme múltipla justifica suas paredes finas, que por sua vez podem ser consideradas como uma adaptação no caso de perda de água. Assim sendo, as paredes anticlinais das células ficam sinuosas, permitindo uma diminuição do volume do lume e o não rompimento da parede celular.

A existência da epiderme múltipla já foi descrita para muitas espécies de *Peperomia*. O tecido de reserva de água das folhas de *Peperomia* é comumente chamado de hipoderme, inclusive em trabalhos clássicos de anatomia vegetal

¹ PFITZER, E. 1872. Beiträge zur kenntniss der hautgewebe der pflanzen. III. Ueber die mehrschichtige epidermis und das hypoderma. Jahrb. Wiss. Bot. 8: 16-74.

(Yuncker & Gray 1934; Metcalfe & Chalk 1950 e 1988; Murty 1960; Datta & Dasgupta 1977; Gausman et al. 1977). A hipótese desse tecido ser de origem epidérmica já havia sido levantada por Pfitzer² (*apud* Solereder 1908), sendo citada como característica presente em Melastomataceae e Moraceae (Foster 1949), Orchidaceae, Malvaceae e Begoniaceae (Esau 1985; Mauseth 1988).

De acordo com Fahn (1990), a hipoderme é o tecido que situa-se internamente à epiderme e é composta de um ou mais estratos específicos de células estruturalmente diferenciadas da epiderme. No sentido mais específico da palavra, refere-se apenas a estratos de tecido que apresentam outra origem que não a protoderme (Linsbauer³ *apud* Esau 1985). Por apresentar origem protodérmica, o tecido de reserva de água das folhas de *Peperomia* pode ser denominado de epiderme múltipla verdadeira (Kaul 1977). Taiz & Zeiger (1998) e Herrera et al. (2000) chamam essa epiderme de hidrênquima, o que não está de acordo com a nomenclatura usual, pois sendo de origem epidérmica, o tecido não deve levar um nome que referencia um tecido de origem parenquimática. Atualmente, a maioria dos autores denominam esse tecido de epiderme múltipla (Esau 1985; Mauseth 1988; Gibeaut & Thomson 1989a, 1989b; Christensen-Dean & Moore 1993; Nishio & Ting 1993; Raven 1999).

O grau de exposição da epiderme múltipla varia entre as espécies de *Peperomia*. Algumas delas apresentam os bordos das folhas dobrados de forma que o tecido vítreo preenche o espaço entre eles e mantém pequeno contato com o ambiente (Kaul 1977; Krulik 1980). As folhas das espécies estudadas são dorsiventrais, apresentando o tecido de reserva de água bastante exposto ao

² PFTIZER, E. 1872. Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. III. Ueber die mehrschichtige Epidermis und das Hypodermis. *Jahrb. Wiss. Bot.* 8: 16-74.

³ LINSBAUER, K. 1930. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

ambiente. Mesmo assim, as folhas são carnosas e apresentam grau de suculência elevado, sendo este variável dependendo da espessura da epiderme múltipla. *Peperomia rotundifolia* apresenta folhas convexas com epiderme múltipla bastante desenvolvida, porém não perde seu aspecto dorsiventral. Paredes pouco espessadas, citoplasma escasso e vacúolo repleto de água são características que corroboram a função de reserva de água das células da epiderme múltipla (Solereder 1908; Gibeaut & Thomson 1989a).

A epiderme múltipla ocupa mais da metade da espessura das folhas, podendo chegar a mais de 80%, principalmente em ambientes mais iluminados, onde esta é bastante desenvolvida (Takemori et al. – em fase de publicação). Christensen-Dean & Moore (1993) concluem em seu trabalho com *Peperomia columella* que, à medida que a folha se desenvolve, a quantidade relativa da epiderme múltipla aumenta. Sendo assim, os autores concluem que a principal função da folha adulta de uma espécie suculenta é o armazenamento de água. Discorda-se de Christensen-Dean & Moore (1993) quanto a principal função das folhas adultas, visto que nas espécies analisadas foi observado aumento na espessura desse tecido nas folhas adultas, porém a principal função da folha continua sendo a fotossíntese. A presença da epiderme múltipla é um fator que auxilia a fotossíntese, proporcionando água para o tecido fotossintético em períodos de seca. Além disso, a epiderme múltipla age como um filtro de luz, regulando a intensidade luminosa através de sua espessura e sendo esta determinada pela quantidade de luz existente durante o desenvolvimento das folhas (Takemori et al. – em fase de publicação).

4.2 ONTOGÊNESE DOS ESTÔMATOS

Os estômatos com quatro células anexas foram denominados tetracíticos por apresentar tipicamente duas células polares e duas laterais (Metcalf & Chalk 1988). Todavia, nas espécies estudadas alguns estômatos com quatro células adjacentes não apresentam a mesma disposição de um tetracítico típico. Segundo Fryns-Classens & Von Cotten (1973), Baranova (1987) e Metcalfe & Chalk (1988), estômatos semelhantes a esses são denominados de estaurocíticos (com três a cinco células similares dispostas radialmente às estomáticas e cujas paredes anticlinais cruzam o poro). Considerando que alguns estômatos das espécies analisadas apresentam de três a cinco células anexas (fig. 13 e 14) dispostas radialmente, preferiu-se denominar os estômatos com essas variações morfológicas de estaurocíticos. Metcalfe & Chalk (1988) denominam o tipo estomático característico para Piperaceae de ciclocítico. No entanto, nas espécies aqui analisadas não foi registrado nenhum estômato tipicamente ciclocítico.

De acordo com a classificação proposta por Pant⁴ (*apud* Fryns-Classens & Von Cotten 1973), a origem dos complexos estomáticos de *Peperomia* é mesoperígena, pois apresenta células anexas de mesma origem das células estomáticas e de origem diferente. O fato de haver mais de uma rota ontogênica justifica a existência de mais de um tipo estomático na mesma folha. Em espécies de *Peperomia* ocorrem estômatos anisocíticos (Pant & Banerji 1965; Baranova 1987), além de estômatos do tipo tetracítico e anficíclico com vários anéis de células anexas (Pant & Banerji 1965). Segundo Pant & Banerji (1965), a ontogênese dos

⁴ PANT, D.D. 1965. On the ontogeny of stomata and other homologous structures. Plant Science Series, Allahabad I: 1-24.

estômatos anisocíticos de *P. pellucida* e *Piper betle* é do tipo mesógena, sendo todas as células anexas originadas da mesma célula protodérmica que dá origem à célula mãe do estômato, enquanto que a origem mesoperígena é descrita pelo mesmo autor para os estômatos tetracíticos de *Piper betle*.

A denominação dos tipos morfológicos dos estômatos de *Peperomia* é realmente difícil e isso fica claro quando se analisa as diversas descrições anatômicas que apenas citam a distribuição dos estômatos nas folhas de *Peperomia* sem citar o tipo morfológico (Johnson 1914; Yuncker & Gray 1934; Murty 1960; Kaul 1977; Sachs & Novoplanski 1993). Um exemplo é o trabalho de Datta & Dasgupta (1977) que apenas cita o aspecto das células que circundam as estomáticas. Devido à complexidade morfológica dos estômatos de muitas Piperaceae, percebe-se que muitos autores preferem não se comprometer nomeando-os. Acredita-se que somente uma análise calcada na ontogênese pode, definitivamente, estabelecer os tipos morfológicos dos estômatos de cada espécie.

4.3 FOLHAS DE SOL E SOMBRA

Peperomia catharinae difere das outras três espécies por apresentar apenas um feixe vascular no pecíolo. Além disso, seu padrão de nervação pode ser enquadrado no tipo broquidódromo de Hickey (1973). As outras três espécies apresentam três feixes no pecíolo e seu padrão de nervação é melhor enquadrado no tipo acródromo (Hickey 1973). A descrição das espécies traz o padrão de três nervuras palmadas para todas elas (Yuncker 1974) e Kaul (1977) cita o padrão de venação acródromo como sendo típico do gênero.

A presença da epiderme múltipla já foi descrita para muitas espécies de *Peperomia*. Inicialmente, era chamada de hipoderme (Yuncker & Gray 1934, Metcalfe & Chalk 1950, Murty 1960, Datta & Dasgupta 1977, Gausman et al. 1977), porém muitos autores como Pfitzer² (*apud* Solereder 1908) e Foster (1949) já levantavam a hipótese desse tecido ser de origem epidérmica. Este fato foi comprovado por Kaul (1977) e, desde então, os trabalhos denominam o tecido que reserva água de epiderme múltipla (Gibeaut & Thomson 1989a, b, Christensen-Dean & Moore 1993, Nishio & Ting 1993, Raven 1999). Nas espécies de *Peperomia* estudadas também foi confirmada a origem epidérmica do tecido aquífero. Taiz & Zeiger (1998) e Herrera et al. (2000) chamam essa epiderme de hidrênquima, o que não está de acordo com a nomenclatura usual, pois sendo de origem epidérmica, o tecido não deve levar um nome que referencia um tecido de origem parenquimática. As células da epiderme múltipla apresentam citoplasma escasso e seu volume é preenchido pelo vacúolo repleto de água, corroborando a sua função na reserva de água (Solereder 1908, Gibeaut & Thomson 1989a).

Mesmo tendo hábito epifítico, nenhuma das espécies estudadas apresentou cutícula espessa e nem grau de pubescência elevado. A espessura da cutícula é variável e influenciada pelo ambiente (Esau 1985, Cutter 1987), sendo a cutícula delgada característica de plantas de ambiente úmido ou sombrio (Sculthorpe 1967). Períodos secos são bastante comuns para plantas de hábito epifítico (Larcher 1995, Helbsing et al. 2000), as quais adquirem sua água através da chuva, orvalho ou neblina (Weathers 1999). Enquanto a alta irradiação solar e ventos levam à uma evapotranspiração considerável, a falta de solo reduz a reserva de água disponível

² PFITZER, E. 1872. Beiträge zur kenntniss der hautgewebe der pflanzen. III. Ueber die mehrschichtige epidermis und das hypoderma. Jahrb. Wiss. Bot. 8: 16-74.

no meio para os tecidos dessas plantas. Embora as folhas de várias espécies de *Peperomia* possam reter água por longos períodos devido a barreira formada pela cutícula (Kaul 1977), a falta desta nas espécies estudadas pode ser compensada pela parede periclinal externa das células epidérmicas bastante cutinizada, considerando que a espessura da cutícula não influencia a permeabilidade da mesma à água (Cutter 1987).

As folhas hipoestomáticas foram descritas para muitas espécies do gênero (Solereder 1908, Johnson 1914, Yuncker & Gray 1934, Metcalfe & Chalk 1950, Murty 1960, Pant & Banerji 1965, Datta & Dasgupta 1977). Folhas anfihipoestomáticas ocorrem apenas em *P. leptostachya* (Yuncker & Gray 1934) e *P. reflexa* (Murty 1960), todavia, Kaul (1977) não registrou tal característica para essa mesma espécie. Uma possível explicação para a existência de estômatos apenas na face abaxial é a presença da epiderme múltipla que reserva água. Considerando também que a face da folha voltada para o sol tende a estar sempre mais aquecida que a outra, folha que apresenta estômatos na face adaxial apresenta uma maior evaporação do que folhas com estômatos apenas na face abaxial (Parkhurst 1978).

Os estômatos de Piperaceae apresentam estrutura diversificada (Solereder 1908, Metcalfe & Chalk 1950), sendo anisocíticos em *P. pellucida* (Pant & Banerji 1965), com células estomáticas rodeadas por uma roseta de células anexas em *P. obtusifolia* e *P. metallica* (Datta & Dasgupta 1977), do tipo anomocítico para *P. pellucida* e *P. argyreia* (Datta & Dasgupta 1977) e do tipo tetracítico em *P. reflexa*, *Piper betle* e *Piper schmidtii* (Pant & Banerji 1965). Outros tipos associados podem ocorrer, porém em menor número (Pant & Banerji 1965). Estômatos do tipo tetracítico são muito comuns na família Piperaceae (Judd et al. 1999). A designação dos estômatos de *Peperomia* como sendo tetracíticos não está de acordo com a

nomenclatura proposta para o grupo das Dicotiledôneas (Baranova 1987). Porém, neste trabalho, é levado em consideração o número de células anexas presentes no complexo estomático, ignorando-se o grupo ao qual a família pertence, dado que sua posição sistemática ainda é ponto polêmico (Burger 1978, Mathew et al. 1999).

Os tipos de tricomas tectores e sua densidade sobre a superfície foliar é bastante variável entre as espécies já descritas na literatura - uni ou pluricelulares, todos unisseriados, podendo aparecer em uma ou ambas as faces da folha - (Solereeder 1908, Johnson 1914, Yuncker & Gray 1934, Metcalfe & Chalk 1950, Murty 1960, Mohandas & Shah 1982). Raramente os tricomas formam uma cobertura densa sobre as folhas de Piperaceae (Metcalfe & Chalk 1950). Levando-se em consideração que a distribuição dos tricomas é bastante variável, pode-se inferir que eles são muito importantes como mais um subsídio na diferenciação das espécies do gênero.

Muitos trabalhos referem tricomas glandulares como sendo hidatódios nas espécies de *Peperomia* (Johnson 1914, Yuncker & Gray 1934, Skottsberg³ *apud* Metcalfe & Chalk 1950, Murty 1960), todavia não há comprovação de que esses tricomas eliminem água e nem que estejam associados a feixes vasculares. Os tricomas hidatódios secretam água de forma ativa, estando sempre associados à uma fonte de água (Ponzi & Pizzolongo 1992). Apesar da afirmação de Haberlandt⁴ (*apud* Murty 1960) sobre a função secretora de água dos tricomas glandulares de Piperaceae, os tricomas glandulares encontrados nas espécies estudadas, também citados por Datta & Dasgupta (1977), Mohandas & Shah (1982) e Sachs & Novoplansky (1993), possuem conteúdo amarelado e, quando testados com o

³ SKOTTSBERG, C. 1947. *Peperomia barteroana* Miq. and *P. tristanensis* Christoph., an interesting case of disjunction. Acta Hort. Göteborg, 16: 251-288.

⁴ HABERLANDT, C. 1914. Physiological plant anatomy. English transl. by Drummond, M., London.

reagente sudam IV, apresentaram resultado positivo para a presença de compostos de origem lipídica. Trabalhos fitoquímicos realizados com *P. rotundifolia* (Bessiere et al. 1994) e *P. campylotropa* (Garcia et al. 1990) mostraram a presença de óleos voláteis constituídos principalmente de limoneno, cânfora e safrol. Outros constituintes de óleos essenciais foram encontrados em *P. pellucida*, *P. circinata* var. *circinata*, *P. scandens*, *P. obtusifolia* e *P. alata* (Moreira et al. 1999, Silva et al. 1999). Apesar de haver estudos com apenas uma das espécies descritas neste trabalho, nota-se que as outras também secretam substâncias lipídicas através de suas células e tricomas glandulares. Tendo em vista que as espécies deste trabalho apresentam várias adaptações estruturais a ambientes secos, tais como tecido especializado na reserva de água e estômatos apenas na face abaxial da folha (Benzing 1990), além de seus tricomas glandulares apresentarem conteúdo de origem lipídica, pode-se inferir que não há motivos para essas espécies apresentarem uma estrutura especializada na secreção de água. Portanto, não poderiam ser hidatódios o que os autores anteriormente citados propuseram como característica para as espécies de *Peperomia*.

O parênquima clorofiliano possui estrutura peculiar por possuir células em forma de funil no primeiro estrato do mesofilo. Esse estrato corresponde ao parênquima clorofiliano paliçádico de outras espécies. Devido aos seus atributos, este tecido recebe várias denominações: clorênquima denso (Yuncker & Gray 1934), parênquima paliçádico (Murty 1960, Gausman et al. 1977, Datta & Dasgupta 1977, Nishio & Ting 1993) e mesofilo mediano (Gibeaut & Thomson, 1989a, b). A denominação utilizada neste trabalho foi apresentada por Metcalfe & Chalk (1950 e 1988): parênquima clorofiliano composto de células em forma de funil. Essa característica é citada pelos autores para as espécies brasileiras de *Peperomia*. As

células possuem essa forma de funil, apresentando uma extensiva interface com as paredes das células epidérmicas para uma rápida movimentação da água do tecido de reserva para o tecido fotossintetizante em períodos de escassez de água no ambiente (Gibeaut & Thomson 1989b, Benzing 1990, Larcher 1995, Lambers et al. 1998). O primeiro estrato do mesofilo de *Peperomia* é o principal centro fotossintético da folha (Gibeaut & Thomson 1989a, Christensen-Dean & Moore 1993).

Segundo Solereder (1908) e Gibeaut & Thomson (1989a), o parênquima clorofiliano lacunoso também pode reservar água e por isso tem tão poucos cloroplastos. As células do parênquima clorofiliano lacunoso realmente apresentam citoplasma escasso, porém só seria possível afirmar que há reserva de água neste tecido nas espécies apresentadas neste trabalho através de uma investigação mais detalhada.

A presença de grãos de amido nas células do parênquima lacunoso também é citada por Murty (1960), porém não é uma característica que pode ser usada na diferenciação das espécies, pois amido é uma forma de reserva e a sua presença é influenciada pela época de coleta. Como houve apenas uma coleta das espécies estudadas, não é possível afirmar a constância desses grãos de amido ao longo das épocas do ano.

Os cristais em forma de drusas são bastante comuns entre as espécies de *Peperomia*. Eles aparecem principalmente nas células do mesofilo (Solereder 1908, Metcalfe & Chalk 1950). Os cristais observados neste trabalho ocorrem apenas nas células em forma de funil do mesofilo como também foi observado por Murty (1960), Datta & Dasgupta (1977), Gibeaut & Thomson (1989a). Eles são maiores quanto

maior é a célula, ou seja, nas folhas em que esse parênquima é mais espesso (Gibeaut & Thomson 1989b).

Células secretoras de conteúdo lipídico como as descritas neste trabalho são citadas por Johnson (1914), Metcalfe & Chalk (1950), Murty (1960) e Gibeaut & Thomson (1989a). De acordo com Solereder (1908), estas células secretoras apresentam formato esférico, com paredes suberizadas, bem como conteúdo claro e raramente marrom.

Uma das diferenças mais marcantes entre as folhas de sol e sombra estudadas foi a espessura foliar, em especial a espessura da epiderme múltipla. O aumento na succulência das folhas de *Peperomia* é provocado pelo aumento da epiderme múltipla, sem necessariamente haver aumento dos outros tecidos (Kaul 1977). A espessura foliar depende do ambiente, sendo as folhas mais espessas em ambientes xéricos e menos espessas em ambientes méxicos (Parkhurst 1978, Taiz & Zeiger 1998).

A espessura do parênquima clorofiliano de células em forma de funil de *P. quadrifolia* e *P. rotundifolia* não apresentou valores significativos para o teste t, porém, através da análise de poder que mostrou um número amostral mínimo próximo do analisado, pode-se dizer que as folhas de sol apresentam uma forte tendência a possuírem este tecido mais espesso que as folhas de sombra. O mesmo acontece com a espessura da epiderme da face abaxial das folhas de *P. catharinae* e *P. quadrifolia* que tende a ser mais espessa nas folhas de sol. A densidade estomática das folhas de sol de *P. rotundifolia* apresenta a mesma tendência a ser maior nas folhas de sol. Logo, pode-se afirmar que a densidade estomática foi maior no ambiente de sol para a maioria das espécies, o que já era esperado dado que muitos trabalhos já trazem isso como sendo uma característica de folhas de

ambiente com maior iluminação. (Taiz & Zeiger 1998, Lambers et al. 1998). Observou-se nas folhas crescidas em ambientes mais secos é que elas desenvolvem estômatos visivelmente menores e mais densamente distribuídos. Isso faz com que a folha seja capaz de reduzir a transpiração através de uma abertura rápida dos estômatos, compensando a captação de CO₂ (Larcher 1995). Não foi encontrada nenhuma razão para *P. quadrifolia* ter apresentado densidade estomática semelhante nos ambientes analisados.

A princípio, reservar água no tecido mais exposto à irradiação solar parece aumentar a perda de água. No entanto, a epiderme múltipla também serve para filtrar a quantidade de luz incidente nas folhas (Krulik 1980, Sipes & Ting 1985), uma vez que este tecido transmite apenas 70% dessa luz para os tecidos inferiores (Nishio & Ting 1993). Isto explica a presença de cloroplastos no primeiro estrato da epiderme múltipla para um melhor aproveitamento da luz, considerando que a presença de cloroplastos nas células epidérmicas é uma característica de plantas que vivem em ambientes sombreados (Fahn 1990). As folhas de sol apresentaram epiderme múltipla mais espessa, indicando uma adequação das folhas para ambientes com alta incidência de raios solares.

Uma adequação para reduzir a transpiração é a diminuição da superfície foliar (Larcher 1995). As folhas de sol apresentaram menor área foliar, o que expõe menos os tecidos ao ambiente e evita o excesso de ressecamento, sendo considerada a primeira linha de defesa contra ambientes secos (Taiz & Zeiger 1998). À sombra, as folhas de maior área tendem a aproveitar melhor a luz. Um número menor de estratos celulares na epiderme serviria para permitir maior penetração da luz e a reserva de água em uma epiderme múltipla menos espessa seria compensada pela maior área foliar. Apesar das folhas de sol apresentarem menor

área foliar, sua massa seca foi praticamente igual à massa das folhas de sombra, sendo compensada pela espessura foliar. Isso faz com que a área específica foliar seja menor nas folhas de sol. Folhas de ambientes mais secos são geralmente menores e apresentam menor área específica foliar (Larcher 1995), ou seja, maior massa seca. Em essência, o investimento de energia nos tecidos é limitado para evitar maior dispêndio onde o excesso de capacidade fotossintetizante provaria ser supérfluo (Lüttge 1989).

Em sumo, *P. catharinae* difere das outras três espécies por apresentar apenas um feixe vascular no pecíolo e possuir o padrão de nervação broquidódromo. As folhas de sol de *P. quadrifolia* são muito semelhantes às folhas de sombra de *P. catharinae*. As folhas de *P. rotundifolia* apresentam forma mais convexa dorsiventralmente que as folhas de *P. emarginella*. Fora isso, suas características são bastante semelhantes e as diferenças bastante sutis. Há muitas variações entre as folhas de sol e de sombra das espécies no que diz respeito a área foliar e espessura da epiderme múltipla, a qual é o principal fator de aumento da espessura da folha. As folhas não apresentam hidatódios e sim tricomas glandulares que secretam substâncias lipídicas.

4.4 CAULE

Os tricomas glandulares encontrados na epiderme do caule das espécies de *Peperomia* deste trabalho são estruturas secretoras de compostos lipídicos. Este fato diverge do trabalho de Yuncker & Gray (1934) que cita a presença de hidatódios

nos caules de *Peperomia*. Outro trabalho discordante é o de Haberlandt² (*apud* Murty 1960) que concluiu que a função dos tricomas glandulares de Piperaceae é secretar água. Mustard (1986) também observou tricomas glandulares na epiderme do caule das doze espécies analisadas por ela. Além disso, as mesmas estruturas foram encontradas nas folhas das quatro espécies deste trabalho (Takemori et al., dados em fase de publicação) e em se tratando de organismos que possuem tecido especializado na reserva de água, não há porquê secretar ativamente a substância de reserva.

Em *Peperomia*, tricomas tectores de 2 a 35 células ocorrem na epiderme do caule, dependendo da espécie (Yuncker & Gray 1934, Murty 1960). Mustard (1986) cita a presença de tricomas tectores unicelulares para as espécies *P. fosteri*, *P. obtusifolia* e *P. griseo-argentea*. Apesar das espécies deste trabalho terem sido descritas como “mais comumente glabras” (Yuncker 1974), todas elas apresentam tricomas tectores conspícuos.

O colênquima anular, que ocorre em *P. quadrifolia*, foi definido por Duchaigne³ (*apud* Fahn 1990) por possuir o lume celular circular ou quase circular em secção transversal. Entretanto, Mauseth (1988) e Fahn (1990) afirmam que o colênquima anular nada mais é do que a continuação do espessamento de parede de um colênquima inicialmente angular. Isso é exatamente o que ocorre naquela espécie, pois suas células mostram paredes espessadas nos ângulos nos primeiros entrenós, ou seja, o estágio primário é de colênquima angular. Em *P. catharinae*, o colênquima angular é evidente por possuir as regiões dos ângulos bastante espessadas, apesar de todas as paredes das células apresentarem-se mais

² HABERLANDT, C. 1914. *Physiological plant anatomy*. English transl. by Drummond, M., London.

³ DUCHAIGNE, A. 1955. Les divers types de collenchymes chez les Dicotylédones: leur ontogénie et leur lignification. *Ann. Des Sci. Nat., Bot. Ser.* 11: 455-479.

espassadas quando comparadas com o colênquima angular de *P. emarginella* e *P. rotundifolia*. O colênquima pouco desenvolvido de *P. emarginella* e *P. rotundifolia* pode estar associado ao hábito reptante, pois essas espécies apresentam maior contato com o substrato, desenvolvendo maior número de raízes adventícias. Diferentemente, *P. catharinae* e *P. quadrifolia* apresentam colênquima mais desenvolvido, dando maior sustentação ao caule ereto e suas folhas.

Os feixes medulares já são, há muito, citados para a família Piperaceae (Mauseth 1988), especialmente para o gênero *Peperomia* (Datta & Dasgupta 1979, Mustard 1986). Feixes desse tipo ocorrem em famílias como Amaranthaceae, Cactaceae, Chenopodiaceae, Melastomataceae, Nyctaginaceae e Polygonaceae (Mauseth 1988). Esau (1985) compara a disposição dos feixes de Piperaceae, Ranunculaceae e Nymphaeaceae com o sistema vascular das Liliopsida. Na maioria das Liliopsida e em algumas Magnoliopsida, não há distinção de um cilindro vascular (Fahn 1990). O sistema vascular primário consiste de um grande número de feixes que são espalhados irregularmente, sendo impossível distinguir claramente os limites entre o córtex, o cilindro vascular e a medula (Fahn 1990). A endoderme delimita a região mais interna do córtex e a mais externa do estelo (Van Tieghem⁴ *apud* Gifford & Foster 1996). Pelo fato das espécies de *Peperomia* analisadas apresentarem cada feixe vascular do caule envolvido por uma endoderme provida de estria de Caspary, pode-se inferir que cada um dos feixes é um estelo. De acordo com Van Tieghem, esta disposição é classificada como polistélica, do mesmo modo que em *Marattia* (Marattiaceae). Carlquist (1975) também denomina de polistélica a organização dos caules de *Peperomia* e *Gunnera*, sendo este último o que inspirou o conceito de polistelia de Van Tieghem. Polistelia é o que ocorre em algumas raízes

como em *Orchis* e espécies de *Palmae* (Fahn 1990). Entretanto, de acordo com Beck et al. (1982), polistelia nada mais é do que a distribuição agrupada de vários monostelos. Assim, preferiu-se optar pelo termo monostelo, como foi sugerido por Beck et al. (1982). Considerando-se que cada feixe representa um monostelo, sugere-se que o termo feixe medular não seja mais utilizado para designar o sistema vascular de *Peperomia*, uma vez que não há medula no caule das espécies desse gênero. Quando comparado ao gênero *Piper*, pode-se dizer que *Peperomia* apresenta organização do sistema vascular bastante diferente, pois algumas espécies de *Piper* possuem endoderme única circundando toda a região externa do cilindro vascular (Bond 1931). Assim, pode-se dizer que, em *Piper*, os feixes são realmente medulares, pois há uma medula delimitada por um cilindro vascular (sifonostelo). *Piper cubeba* apresenta um cilindro vascular contínuo e vários feixes medulares (Datta & Dasgupta 1979). Em *Piper excelsum*, por exemplo, os entrenós mais jovens apresentam um anel externo de feixes acompanhado de endoderme com estria de Caspary e vários feixes medulares. Entrenós mais velhos da mesma espécie apresentam crescimento secundário, sendo que a endoderme e os feixes medulares persistem nessa fase (Bond 1931).

O grande número de feixes por caule ou por folha em Monocotiledôneas gera uma redundância que compensa a falha de algum feixe vascular. Um caule que não apresenta crescimento secundário é mais vulnerável à falhas do que um ao qual podem ser adicionados novos elementos de condução (Carlquist 1975). Em caules como os das espécies analisadas neste trabalho, pode-se dizer que o número de feixes está associado ao seu tamanho e que polistelia seria apenas uma condição descritiva, como foi inferido por Beck et al. (1982)

⁴ VAN TIEGHEM, P.; DOULIOT, H. 1886. Sur la plystélie. *Ann. Sci. Nat. Bot. Ser.*, 7 (3): 275-322.

Datta & Dasgupta (1979) reconhecem um anel externo de feixes vasculares e vários feixes medulares. O número total de feixes é variável de acordo com a espécie, bem como sua distribuição entre o anel externo e a medula. Murty (1960) descreve de 6-19 feixes distribuídos em dois anéis mais ou menos organizados. Mustard (1986), por sua vez, relata de 10 a 40 feixes vasculares nos caules de *Peperomia*. Isso mostra como é variável o número de feixes entre as várias espécies desse gênero.

De todos os trabalhos que descrevem a estrutura do caule das espécies de *Peperomia*, apenas Solereder (1908) cita a presença de endoderme no padrão vascular para o gênero *Peperomia*, e nenhum deles cita a existência de estria de Caspary, a qual só foi descrita para *Piper* (Bond 1931).

O fácil reconhecimento de uma estrutura é a chave para a anatomia sistemática. Por isso, a presença de estrias de Caspary nas células endodérmicas é uma característica relevante para o reconhecimento deste tecido (Metcalf & Chalk 1988). É importante notar que a membrana plasmática não se desprende da região da estria de Caspary quando a célula sofre plasmólise. Tal característica pode ser utilizada na hora de se reconhecer as células que fazem parte da endoderme, já que a estria nem sempre é facilmente reconhecida.

O número constante de feixes vasculares ao longo dos entrenós em *P. emarginella* e *P. rotundifolia* deve estar associado ao número de folhas por nó (apenas uma). Como *P. catharinae* e *P. quadrifolia* apresentam três ou mais folhas por nó, é possível que os feixes mais internos dividam-se e formem os feixes mais externos, os quais vão inervar as folhas do nó subsequente. Essa pode ser uma das razões para que haja diferente número de feixes e que esse número diminua tão bruscamente de um entrenó para o outro.

5 CONCLUSÃO

Através da análise dos resultados e considerando-se os dados encontrados na literatura, conclui-se deste trabalho que:

- O tecido de reserva de água das folhas de *Peperomia catharinae*, *P. emarginella*, *P. quadrifolia* e *P. rotundifolia* é de origem protodérmica, originando-se a partir de divisões periclinais das células desse tecido;
- Os complexos estomáticos possuem origem mesoperígena;
- Os estômatos são do tipo anisocítico, tetracítico e estaurocítico em todas as espécies analisadas;
- As folhas de todas as espécies apresentam características anatômicas semelhantes e diferenças significativas entre os ambientes de sol e sombra numa mesma espécie;
- Há presença de endoderme com estria de Caspary envolvendo cada feixe vascular, o que leva à classificação do caule como sendo de organização monostélica;
- Não há diferenças entre os caules de *P. emarginella* e *P. rotundifolia*, em termos de estrutura anatômica.

6 REFERÊNCIAS

BARANOVA, M.A. Historical development of the present classification of morphological types of stomates. **The Botanical Review**, v. 53, n. 1, p. 53-79, 1978.

BECK, C.B, SCHMID, R., ROTHWELL, G.W. Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. **The Botanical Review**, v. 48, n. 4, p. 691-816, 1982.

BENZING, D.H. **Vascular epiphytes**. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.

BESSIERE, J.M.; MENUT, C.; LAMATY, G. Variations in the volatile constituents of *Peperomia rotundifolia* Schlecht. & Cham. grown on different host-trees in Guadeloupe. **Flavor and Fragrance Journal**, v. 9, n. 3, p. 131-133, 1994.

BOND, G. The stem endodermis in the genus *Piper*. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 56, p. 695-727, 1931.

BURGER, W.C. The Piperales and the Monocots. Alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flower. **Botanical Review**, v. 43, p. 345-393, 1978.

CARLQUIST, S. **Ecological strategies of xylem evolution**. Los Angeles: University of California Press, 1975.

CHRISTENSEN-DEAN, G.A. & MOORE, R. Development of chlorenchyma and window tissues in leaves of *Peperomia columella*. **Annals of Botany**, v. 71, p. 141-146, 1993.

CUTTER, E.G. **Anatomia vegetal**. Parte II – órgãos. São Paulo: Roca, 1987.

DATTA, P.C. e DASGUPTA, A. Comparison of vegetative anatomy of Piperales. II – Leaves. **Acta Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae**, v. 28, n. 1, p. 97-110, 1977.

DATTA, P.C.& DASGUPTA, A. Comparison of vegetative anatomy of Piperales. III – Vascular supplies to leaves. **Acta Botanica Indica**, v. 7, p. 39-46, 1979.

ESAU, K. **Anatomía vegetal**. Barcelona: Omega, 1985.

FAHN, A. **Plant anatomy**. 4 ed. Oxford: Pergamon Press, 1990.

FEDER, N. & O'BRIEN, T.P. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**, v. 55, n. 1, p. 123-142. 1968.

FOSTER, A.S. **Practical anatomy**. 1 ed. New York: New York Press, 1949.

FRYNS-CLAESSENS, E. & VON COTTEM, W. A new classification of the ontogenetic types of stomata. **The Botanical Review**, v. 39, n. 1, p. 71-138, 1973.

GARCIA, G.E.; MENDOZA, V.; GUZMAN, A.; GUTIERREZ, R. Constituents of *Peperomia campylotrapa*. **Fitoterapia**, v. 61, p. 90, 1990.

GAUSMAN, H.W.; ESCOBAR, D.E.; KNIPLING, E.B. Relation of *Peperomia obtusifolia*'s anomalous leaf reflectance to its leaf anatomy. **Photogrammetric Engineering and Remote Sensing**, v. 43, n. 9, p. 1183-1185, 1977.

GIBEAUT, D.M. e THOMSON, W.W. Leaf ultrastructure of *Peperomia obtusifolia*, *P. camptotricha* and *P. scandens*. **Botanical Gazette**, v. 150, n. 2, p. 108-114, 1989a.

_____ Stereology of the internal structures of leaves in *Peperomia obtusifolia*, *P. camptotricha* and *P. scandens*. **Botanical Gazette**, v. 150, n. 2, p. 115-121, 1989b.

GIFFORD, E.M., FOSTER, A.S. **Morphology and evolution of vascular plants**. 3 ed. New York: W.H. Freeman and Company, 1996.

HELBSING, S.; RIEDERER, M.; ZOTZ, G. Cuticles of vascular epiphytes: efficient barriers for water loss after stomatal closure? **Annals of Botany**, v. 86, p. 765-769, 2000.

HERRERA, A.; FERNÁNDEZ, M.D.; TAISMA, M.A. Effects of drought on CAM and water relations in plants of *Peperomia carnevalii*. **Annals of Botany**, v. 86, p. 511-517, 2000.

HICKEY, L.J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. **American Journal of Botany**, v. 60, n. 1, p. 17-33, 1973.

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

JOHNSON, D.S. Studies of the development of the Piperaceae. II. The structure and seed development of *Peperomia hispidula*. **American Journal of Botany**, v. 1, p. 323-339, 1914.

JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S., KELLOGG, E.A., STEVENS, P.F. **Plant Systematics: a phylogenetic approach**. Sunderland: Sinauer Associates, 1999.

KRAUS, J.E. & ARDUIM, M. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica, RJ: EDUR, 1997.

KAUL, R.B. The role of the multiple epidermis in foliar succulence of *Peperomia* (Piperaceae). **Botanical Gazette**, v. 138, n. 2, p. 213-218, 1977.

KRULIK, G.A. Light transmission in window-leaved plants. **Canadian Journal of Botany**, v. 58, p. 1591-1600, 1980.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**. New York: Springer-Verlag, 1998.

LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology**. Berlin: Springer-Verlag, 1995.

LEI, G.L. & LIANG, X.H. Variations in floral development in *Peperomia* (PIPERACEAE) and their taxonomic implications. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 131, n. 4, p. 423-431, 1999.

LÜTTGE, U. **Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology**. Berlin: Springer-Verlag, 1989.

MAUSETH, J.D. **Plant anatomy**. Menlo Park: Benjamin Cummings, 1988.

METCALFE, C.R. & CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. Oxford: Clarendon, 1950.

_____ **Anatomy of the Dicotyledons**. 2ed. Oxford: Clarendon, 1988.

MATHEW, P.J., MATHEW, P.M., PUSHPANGADAN, P. Cytology and its bearing on the systematics and phylogeny of the Piperaceae. **Cytologia**, v. 64, p. 301-307, 1999.

MOHANDAS, K.K. & SHAH, G.L. Structure and ontogeny of trichomes in some Piperaceae. **Acta Botanica Indica**, v. 10, p. 92-95, 1982.

MOREIRA, D.L., SOUZA, P.O. de, KAPLAN, M.A.C., GUIMARÃES, E.F., de SOUZA, P.O., CAFFINI, N., BERNATH, J., CRAKER, L., JATISATIENR, A., GIBERTI, G. Essential oil analysis of four *Peperomia* species (Piperaceae). **Acta Horticulturae**, n. 500, p. 65-69, 1999.

MURTY, Y.S. Studies in the order Piperales – I. A contribution to the study of vegetative anatomy of some species of *Peperomia*. **Phytomorphology**, v. 10, p. 50-59, 1960.

MUSTARD, M.J. Comparison of stem structure in Florida grown *Peperomia*. **Proceedings of the Florida State Horticultural Society**, v. 99, p. 234-237, 1986.

NISHIO, J.N. & TING, I.P. Photosynthetic characteristics of the palisade mesophyll and spongy mesophyll in the CAM/C4 intermediate plant, *Peperomia camptotricha*. **Botanica Acta**, v. 106, p. 120-125, 1993.

O'BRIEN, T.P., FEDER, N., McCULLY, M.E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v. 59, p. 368-373, 1965.

PANT, D.D. & BANERJI, R. Structure and ontogeny of stomata in some Piperaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 59, p. 223-228, 1965.

PARKHURST, D.F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **Journal of Ecology**, v. 66, p. 367-383, 1978.

PONZI, R. & PIZZOLONGO, P. Structure and function of *Rhinanthus minor* L. trichome hydathode. **Phytomorphology**, v. 42, n. 1 e 2, p. 1-6, 1992.

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. **Biology of plants**. 6 ed. New York : W.H. Freeman and Company, 1999.

SACHS, T. & NOVOPLANSKY, N. The development and patterning of stomata and glands in the epidermis of *Peperomia*. **New Phytologist**, v. 123, p. 567-574, 1993.

SAKAI, W.S. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using Toluidine Blue O. **Stain Technology**, v. 48, n. 5, p. 247-249, 1973.

SASS, J.E. **Botanical microtechnique**. Iowa: The Iowa State College Press, 1951.

SCULTHORPE, C.D. **The biology of aquatic vascular plants**. London: Edward Arnold, 1967.

SILVA, M.H.L. da, ZOGHBI, M.G.B., ANDRADE, E.H.A., MAIA, J.G.S. The essential oils of *Peperomia pellucida* Kunth and *P. circinata* Link. var. *circinata*. **Flavor and Fragrance Journal**, v. 14, n. 5, p. 312-314, 1999.

SIPES, D.L. & TING, I.P. Crassulacean acid metabolism and crassulacean acid metabolism modifications in *Peperomia camptotricha*. **Plant Physiology** v. 77, p. 59-63, 1985.

SOLEREDER, H. **Systematic anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, 1908.

SOUZA, W. **Manual sobre técnicas básicas em microscopia eletrônica**. Sociedade Brasileira de Microscopia Eletrônica, 1989.

TAIZ, L. & ZEIGER, E. **Plant physiology**. 2 ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1998.

TING, I.P., BATES, L., STERNBERG, L.O., DENIRO, M.J. Physiological and isotopic aspects of photosynthesis in *Peperomia*. **Plant Physiology**, v. 78, p. 246-249, 1985.

TUCKER, S.C. Inflorescence and flower development in the Piperaceae. I. *Peperomia*. **American Journal of Botany**, v. 67, n. 5, p. 686-702, 1980.

WEATHERS, K.C. The importance of cloud and fog in the maintenance of ecosystems. **Tree**, v. 14, n. 6, p. 214-215, 1999.

WITKOWSKI, E.T.F.; LAMONT. B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, p. 486-493, 1991.

YUNCKER, T.G. The Piperaceae of Brazil III: Peperomia – taxa of uncertain status. **Hoehnea**, v. 4, p. 71-413, 1974.

YUNCKER, T.G. & GRAY, W.D. Anatomy of Hawaiian Peperomias. **Bernice Pauahi Bishop Museum Occasional Papers**, v. 10, n. 20, p. 1-19, 1934.