



**BRUNA DE OLIVEIRA NADALETE**

**CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS E  
NUTRICIONAIS DE *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg  
(Apocynaceae) EM UM GRADIENTE DE ALTITUDE DE UMA  
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL MONTANA**

**LAVRAS – MG  
2017**

**BRUNA DE OLIVEIRA NADALETE**

**CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS E NUTRICIONAIS DE *Aspidosperma  
olivaceum* Müll. Arg (Apocynaceae) EM UM GRADIENTE DE ALTITUDE DE UMA  
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL MONTANA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós Graduação em Botânica Aplicada para obtenção do título de Mestre.

Profa. Dra. Marinês Ferreira Pires  
Orientadora

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro  
Coorientador

**LAVRAS – MG  
2017**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Nadalete, Bruna de Oliveira.

Características morfoanatômicas e nutricionais  
de *Aspidosperma olivaceum* Mull.Arg (Apocynaceae) em um  
gradiente de altitude de uma Floresta Estacional Semidecidual  
Montana / Bruna de Oliveira Nadalete. - 2017.

47 p. : il.

Orientador(a): Marinês Ferreira Pires Lira.

Coorientador(a): Evaristo Mauro de Castro.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de  
Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. Anatomia foliar. 2. Plasticidade fenotípica. 3. Guatambu. I.  
Pires Lira, Marinês Ferreira. II. Castro, Evaristo Mauro de. III.  
Título.

**BRUNA DE OLIVEIRA NADALETE**

**CARACTERÍSTICAS MORFOANATÔMICAS E NUTRICIONAIS DE *Aspidosperma  
olivaceum* Müll. Arg (Apocynaceae) EM UM GRADIENTE DE ALTITUDE DE UMA  
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL MONTANA**

MORPHANATOMIC AND NUTRITIONAL CHARACTERISTICS OF *Aspidosperma  
olivaceum* Müll. Arg (Apocynaceae) IN A GRADIENT OF ALTITUDE OF A  
SEMIDECIDAL SEASONAL FOREST MONTANA

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós Graduação em Botânica Aplicada para obtenção do título de mestre.

APROVADA em 27 de abril de 2017

Dra. Marinês Ferreira Pires	UFLA
Dr. Evaristo Mauro de Castro	UFLA
Dr. Márcio Paulo Pereira	UFLA

Profa. Dra. Marinês Ferreira Pires  
Orientadora

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro  
Coorientador

**LAVRAS – MG  
2017**

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente agradeço a Deus pelo dom da minha vida e por todas as oportunidades e experiências concedidas, que me ajudaram a crescer de maneira pessoal e profissional.

Aos meus pais Celia e Ismael e à minha irmã Letícia por sempre acreditarem em minha capacidade, me incentivando a manter firme em todos os obstáculos.

Aos demais familiares por todo apoio e carinho.

Aos meus amigos de Muzambinho e de Lavras por toda motivação.

À Universidade Federal de Lavras, especialmente ao Departamento de Biologia e Ciências Florestais pela oportunidade.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

À professora Marinês e ao professor Evaristo por acreditarem em meu trabalho, pela atenção, paciência, pelos ensinamentos, pelo incentivo e pelo carinho com que sempre me acolheram, a vocês, meu mais estimado agradecimento.

Ao professor Jean do setor de Fisiologia Vegetal por todo tempo dedicado e pelo auxílio prestado nas análises dos dados, bem como pelas sugestões para melhorar o trabalho.

Ao professor Rubens do Departamento de Ciências Florestais pela oportunidade de trabalhar com a espécie, pelas experiências, pelo incentivo, bem como pela oportunidade de realizar as coletas em campo.

Aos companheiros do Departamento de Ciências Florestais que prestaram auxílio no momento das coletas em campo.

Aos meus companheiros da Botânica e do Laboratório de Anatomia Vegetal por estarem sempre do meu lado e pelos diversos ensinamentos.

E a todos que, de alguma forma, ajudaram-me e fizeram esse trabalho ser realizado com sucesso.

**MUITO OBRIGADA!**

## RESUMO

A espécie *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg é popularmente conhecida como "guatambu", "peroba" ou "peroba-branca". Ocorre na Mata Atlântica de Minas Gerais até Santa Catarina. Esse trabalho objetivou caracterizar a morfoanatomia e o teor nutricional de folhas de *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg. ocorrente ao longo de seis cotas altitudinais (1000m, 1100m, 1200m, 1300m, 1400m e 1500m) em uma Floresta Estacional Semidecidual em Minduri, MG. Foram realizadas análises anatômicas a partir de cortes transversais seguida de medição da espessura dos tecidos foliares. Também foram realizados análises da área foliar específica, microscopia eletrônica de varredura (MEV) e análise nutricional da folha. Para as variáveis morfoanatômicas com correlação significativa com a altitude foram realizadas análises de regressão. Os dados de análise nutricional foram submetidos à análise de variância e a comparação das médias pelo teste de Scott-Knott. Observou-se que a altitude tem correlação significativa e positiva com a espessura do parênquima paliçádico, do limbo foliar, da cutícula, e com a área de xilema. A Área foliar específica também teve correlação significativa com a altitude, porém negativa. Observou-se um alongamento do parênquima paliçádico bem como uma redução dos espaços intercelulares do parênquima esponjoso com o aumento da altitude. A cutícula e área do xilema aumentaram. A MEV mostrou grande quantidade de tricomas e papilas na superfície abaxial, estes já descritos por vários autores como característicos do gênero. Entre os macronutrientes analisados, os teores de N foram menores nas cotas de 1400 e 1500 m, os teores de K foram maiores apenas na cota de 1100 m, e os teores de Mg foram menores a partir de 1200 m de altitude. Entre os micronutrientes analisados, os teores de Mn foram menores apenas na cota de 1100 m, enquanto que os teores de Zn foram reduzidos em todas as cotas a partir de 1100 m de altitude. De um modo geral, a disponibilidade de nutrientes nos solos de regiões de altitudes maiores tende a ser menor decorrente dos processos de lixiviação, menor temperatura no solo ou menor taxa de atividade microbiana. O estudo evidenciou que Área foliar específica é a variável com maior plasticidade, seguida pela espessura do parênquima paliçádico e espessura da cutícula. A espécie apresentou alta plasticidade foliar nas cotas altitudinais estudadas por meio de características anatômicas adaptativas. Essas características parecem aperfeiçoar a absorção de CO<sub>2</sub> em altitudes mais elevadas, ao mesmo tempo em que evitam a perda de água pela transpiração. Esse trabalho impulsiona novos estudos anatômicos com *A. olivaceum* em florestas de altitude, uma vez que ainda são pouco exploradas.

**Palavras-chave:** Anatomia foliar. Plasticidade Fenotípica. Guatambu. Área Foliar Específica.

## ABSTRACT

The species *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg is popularly known as "guatambu", "peroba" or "peroba-branco", which occurs in the Atlantic Forest of Minas Gerais until Santa Catarina, Brazil. This study aimed to characterize the morphoanatomy and nutritional content of *Aspidosperma olivaceum* Müll. in a semideciduous seasonal forest in Minduri, Minas Gerais, Brazil, occurring along six altitudinal (1000m, 1100m, 1200m, 1300m, 1400m and 1500m) Analysis of the specific leaf area, scanning electron microscopy (SEM) and nutritional analysis of the leaf. For the morpho-anatomic variables with significant correlation with altitude, regression analyzes were performed. The nutritional analysis data were submitted to analysis of variance and the comparison of the means by the Scott-Knott test. It was observed that the altitude had a significant and positive correlation with the thickness of the palisade parenchyma, the leaf blade, the cuticle, and the xylem area. The specific leaf area also had a significant correlation with altitude, but negative. It was observed an elongation of the palisade parenchyma as well as a reduction of the intercellular spaces of the spongy parenchyma with the increase of the altitude. The cuticle and xylem area and outer portion of the phloem increased. The SEM showed a large amount of trichomes and papillae on the abaxial surface, these already described by several authors as characteristic of the genus. Among the analyzed macronutrients, N contents were lower in the 1400 and 1500 m levels, the K contents were higher only in the 1100 m altitude, and the Mg contents were lower at 1200 m altitude. Among the micronutrients analyzed, the Mn contents were lower only at the elevation of 1100 m, while the Zn contents were reduced in all the elevations from 1100 m altitude. In general, the availability of nutrients in soils of regions of higher altitudes tends to be lower due to leaching processes, lower soil temperature or lower rate of microbial activity. The study evidenced that specific leaf area is the variable with greater plasticity, followed by palisade parenchymal thickness and cuticle thickness. The species presented high leaf plasticity in the altitudinal dimensions studied through adaptive anatomical characteristics. These characteristics seem to improve the absorption of CO<sub>2</sub> at higher altitudes, while avoiding the loss of water by transpiration. This work promotes new anatomical studies with *A. olivaceum* in high altitude forests, since they are still little explored

**Keywords:** Leaf anatomy. Phenotypic Plasticity. Guatambu. Specific Leaf Area..

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> – Visão do contexto geográfico da área de estudo, localizada em Minduri, Minas Gerais, e da área que abriga os componentes amostrais.....	19
<b>Figura 2</b> - Vista frontal da área de estudo localizada em Minduri, Minas Gerais, constituída por uma Floresta Estacional Semidecidual.....	20
<b>Figura 3</b> - Espessura do parênquima em função do aumento da altitude .....	25
<b>Figura 4</b> - Espessura da cutícula em função do aumento da altitude.....	25
<b>Figura 5</b> – Espessura do limbo foliar em função do aumento da altitude .....	26
<b>Figura 6</b> - Área do xilema em função do aumento da altitude .....	28
<b>Figura 7</b> - Área foliar específica em função do aumento da altitude.....	28
<b>Figura 8</b> - Secções transversais de folhas de <i>Aspidosperma olivaceum</i> coletadas a 1000m, 1100m, 1200m, 1300m, 1400m e 1500m evidenciando mesofilo.....	30
<b>Figura 9</b> - Secções transversais de folhas de <i>Aspidosperma olivaceum</i> coletadas a 1000m, 1100m, 1200m, 1300m, 1400m e 1500m evidenciando nervura. ....	31
<b>Figura 10</b> - Caracterização da epiderme adaxial e abaxial de <i>Aspidosperma olivaceum</i> .....	33
<b>Figura 11</b> - Tricomas foliares de <i>Aspidosperma olivaceum</i> coletadas a 1200m e 1500m. ....	33
<b>Figura 12</b> - Gráfico do Índice de Plasticidade Fenotípica considerando todas variáveis analisadas .....	36

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** - Valores de Correlação de Pearson entre as variáveis: Altitude (*Alt.*), Espessura da epiderme adaxial (*EEAd*), Espessura da epiderme abaxial (*EEAb*), Espessura do parênquima paliádico (*EPP*), Espessura do parênquima esponjoso (*EPE*), Espessura do limbo foliar (*ELF*), Espessura da cutícula (*EC*), Espessura do floema interno (*AFi*), Espessura do floema externo (*EFe*), Área do xilema (*AX*) e Área foliar específica (*EFE*) ..... 24
- Tabela 2** – Variação da Área foliar em função da altitude ..... 29
- Tabela 3** - Teores foliares de macronutrientes e micronutrientes em função da altitude ..... 35

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	12
2.1	Mata Atlântica .....	12
2.1.1	Florestas Estacionais Semidecíduais .....	12
2.2	Descrição botânica da espécie .....	14
2.3	Plasticidade fenotípica.....	15
2.3.1	Plasticidade foliar e fatores ambientais .....	16
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	18
3.1	Caracterização do local da coleta .....	18
3.2	Análises anatômicas foliares .....	20
3.3	Área foliar específica.....	21
3.4	Microscopia Eletrônica de Varredura.....	21
3.5	Análises nutricionais da folha .....	22
3.6	Índice de plasticidade .....	22
3.7	Análise dos dados .....	22
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	23
5	CONCLUSÃO.....	36
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	38

## 1 INTRODUÇÃO

Dentro do domínio Atlântico, as florestas de altitude são marcadas por uma grande variedade de condições climáticas, de substrato e de grande heterogeneidade ambiental devido aos diferentes gradientes altitudinais (FRANÇA; STEHMANN, 2004; GENTRY, 1995). O Sistema de classificação subdivide as florestas brasileiras de acordo com a altitude, observando a categoria fisionômica dominante em Florestas Ombrófila Aberta, Estacional Semidecidual e Estacional Decidual, que são subdivididas em Terras Baixas, Submontana e Montana (MOREL, 2014; VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA, 1991).

A altitude destaca-se por relacionar-se ao mesmo tempo com a pressão atmosférica, temperatura local, radiação e umidade, interferindo diretamente no metabolismo e no desenvolvimento da vegetação local (KORNER, 2007). O aumento da altitude tem como consequência alterações atmosféricas relacionadas à diminuição da pressão total e parcial dos gases O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub>, redução da temperatura atmosférica (o que se relaciona diretamente com a umidade) e aumento da radiação solar e da radiação UV-B (KORNER, 2007). Como resultado é provável ocorrer uma grande plasticidade foliar, visto que essas mudanças interferem diretamente na estrutura interna e externa da planta e em todo seu funcionamento.

As Florestas Estacionais Semidecíduais Montanas, assim designadas por se localizarem em regiões montanhosas, estão entre as formações mais ameaçadas da região neotropical e também as mais desconhecidas, uma vez que, se apresentam em locais de difícil acesso para pesquisas (GENTRY, 1995; MOREL, 2014). Dentre essas formações florestais, o gênero *Aspidosperma* destaca-se pela alta produção de látex, pelo uso medicinal e pela grande qualidade de sua madeira (BOTSARIS, 2007; OLIVEIRA et al., 2009). A espécie *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg., popularmente conhecida como guatambu, peroba ou peroba-branca, é uma fonte dos alcalóides indole olivacina e elipticina que são conhecidos por sua atividade antitumoral (OHASHI; OKI, 1996; OLIVEIRA, 1999; BARBOSA; TAVARES; SOARES, 2003; COSTA, 2005; PEREIRA et al., 2007). Sua ocorrência ao longo do gradiente de altitude foi estudada por Morel (2014), porém as características morfofisiológicas que podem estar relacionadas à plasticidade da espécie aos fatores ambientais são desconhecidas.

O entendimento destas respostas de plasticidade irá contribuir nos estudos de composição e distribuição dessa espécie, agregando informações sobre as estratégias na ocupação de uma floresta de altitude. Além de gerar subsídios para a conservação destas

formações que muitas vezes são poucas exploradas pelo seu difícil acesso. Com isso, objetivou-se caracterizar a morfoanatomia e o estado nutricional de folhas de *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg. ocorrente ao longo de cinco cotas altitudinais (1000m, 1100m, 1200m, 1300m, 1400m e 1500m) em uma Floresta Estacional Semidecidual em Minduri, MG.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 Mata Atlântica**

O Brasil possui cerca de 31 mil espécies de Magnoliophytas (FORZZA et al., 2010), o que corresponde de 9-10% da flora total de fanerógamas do mundo (BERTONCELLO et al., 2011). Somente o domínio da Mata Atlântica ocupa 1.300.000 km<sup>2</sup> de extensão, incluindo todas as florestas ao leste da cordilheira dos Andes e ao sul da Amazônia, parte da costa leste do Atlântico até o planalto central do Brasil, além de estar presente em países como Argentina e Paraguai (CÂMARA, 2005).

Originalmente sua área correspondia a 15% do território nacional, estendendo-se por 17 estados, porém, atualmente encontra-se reduzida a apenas 7,3% com sua cobertura original fragmentada. Embora ameaçada de destruição, a Mata Atlântica desempenha importantes papéis na conservação da biodiversidade, proteção de solos, encostas, águas, além de seu valor paisagístico, científico e econômico, tornando-a uma das florestas tropicais mais importantes do planeta (LINO e DIAS, 2003; LINO, 2002).

A Unesco (1973) sugere algumas subdivisões da Mata Atlântica baseadas em características fisionômicas e de altitude, e dentro dessas subdivisões encontramos florestas tropicais costeiras, florestas tropicais ou subtropicais semidecíduas e florestas de araucária. Bertoncetto et al. (2011) acrescenta que esses tipos de florestas apresentam ainda, planícies, submontanas e altomontanas classificadas de acordo com as diferentes faixas altitudinais e latitudinais que apresentam.

#### **2.1.1 Florestas Estacionais Semidecíduais**

As florestas tropicais montanas são marcadas por elevadas altitudes que variam de 900 a 2900 metros acima do nível do mar e ocorrem na Ásia, África, Américas e em países como México, Congo, Camarões, China, Nepal, Indonésia, Colômbia, Venezuela, Malásia,

Honduras, Equador, Costa Rica, Peru, Etiópia, Tanzânia e Guatemala, abrangendo florestas estacionais e ombrófilas (WEBSTER, 1995; RICHTER, 2008).

As florestas montanas do Brasil ocorrem principalmente na região Sudeste, em serras e planaltos das cadeias montanhosas das serras do Mar e Mantiqueira, mas podem ocorrer também em áreas disjuntas elevadas de regiões interioranas, que em conjunto com outras formações delimitam a vegetação do Domínio Atlântico podendo atingir até 2200 metros de altitude acima do nível do mar (WEAVER, 1995; WEBSTER, 1995; AB'SABER, 2003).

O Sistema de classificação subdivide as florestas brasileiras de acordo com a altitude, observando a categoria fisionômica dominante em Florestas Ombrófila Aberta, Estacional Semidecidual e Estacional Decidual, que são subdivididas em Submontana (de 300 a 700 metros), Baixomontana (de 700 a 1100 metros) e Altomontana (acima de 1100 metros) (MOREL, 2014; VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA 1991).

As florestas estacionais semidecíduais são assim denominadas pelo clima estacional, que determina a semideciduidade da folhagem da cobertura florestal. Possuem clima seco hibernal com intensas chuvas no verão na zona tropical, enquanto que, na zona subtropical, possuem um inverno com frio intenso (médias inferiores a 15 °C), porém, sem período seco (MARTINS; CAVARARO, 2012).

Devido esse tipo de floresta ser encontrado entre dois climas, um úmido e o outro árido, apresentam quatro formações florestais bem delimitadas: Pluvial, Terras Baixas, Submontana e Montana. Na região da linha do Equador o clima é superúmido, úmido na Região Sul e árido na Região Nordeste. Na região centro-oeste o clima é continental estacional dominado pela savana (cerrado) (MARTINS; CAVARARO, 2012).

De um modo geral, as florestas montanas reúnem uma série de fatores ambientais relacionados à variação altitudinal, como redução da pressão atmosférica e pressão parcial dos gases atmosféricos com influencia nas trocas gasosas das plantas, diminuição da temperatura atmosférica com implicações na umidade ambiental, aumento da radiação solar e da radiação da radiação UV-B (KÖRNER, 2007). Além disso, outras características podem variar com a altitude, como precipitação, velocidade do vento, disponibilidade hídrica e nutricional. Em função destas variações edafoclimáticas em suas diferentes cotas de altitude, essas florestas apresentam grande diversidade de famílias e espécies, além de um alto grau de endemismo (GENTRY, 1995).

## 2.2 Descrição botânica da espécie

A família Apocynaceae conta com aproximadamente 400 gêneros e duas subfamílias: Apocynnoideae e Plumerioideae, estando entre as dez maiores famílias de angiospermas, possuindo 4650 espécies. O gênero *Aspidosperma* MART. & ZUCC. pertence ao Reino Plantae, divisão Magnoliophyta, classe Magnoliopsida, subclasse Asteridae, ordem Gentianales, família Apocynaceae, subfamília Plumerioideae, Tribo Plumeriae (BARROSO, 1991). O gênero *Aspidosperma* é constituído por espécies arbóreas tropicais de grande porte (2 a 60m), copas amplas, folhas alternas espiraladas, flores e sementes abundantes e marcado por grande quantidade de látex em seus troncos (VICENTINI; OLIVEIRA, 1999).

Segundo Corrêa (1931) foram catalogadas 52 espécies desse gênero distribuídas em todos os ecossistemas. O gênero é nativo das Américas e pode ser encontrado no Brasil, México e Argentina (CORRÊA, 1984; SOUZA; LORENZI, 2005), sendo predominantemente encontrados em regiões tropicais, mas também pode ser encontrado em regiões temperadas (BARROSO, 1991; JOLY, 1998; SOUZA; LORENZI, 2005).

O gênero se destaca pela sua importância econômica e científica, uma vez que, sua madeira é de alta qualidade e usada para os mais diversos fins, como na carpintaria. (LORENZI, 1998; JOLY, 1991) e contém grande quantidade de substâncias como alcaloides com várias atividades biológicas (OLIVEIRA et al., 2009), o que tem despertado o interesse de diversos pesquisadores sobre o gênero. Pereira et al. (2007) observaram que existem cerca de 247 alcalóides indólicos isolados nesse gênero, o que revela sua importância científica.

As árvores do gênero *Aspidosperma* apresentam de 5 a 12 m com folhas não congestas nos ápices dos ramos, que podem ser subcoriáceas ou membranáceas. A lâmina foliar tem cerca de 5-6,5(-9,5)×2-2,5cm é estreita-lanceolada até obovadolanceolada, com base cuneada, margem inteira lisa ou ondulada e ápice agudo ou obtuso. A face adaxial da folha é opaca e glabra com nervuras imersas até impressas, e a face abaxial é glabra e discolor ou concolor com nervuras proeminentes. A inflorescência é do tipo esparso-pubérula, axilar a subapical, com pilosidade amarela. O pedicelo é esparso-pubérulo com 1 a 2 mm; cálice com cerca de 1mm, com lacínias ovadas, agudas e pilosidade esparsa, amarelada; a corola é de cor creme-amarelada ou esverdeada, tubo de 4mm, lobos de 1mm, odor adocicado, pilosidade amarelada na parte externa, estames no quarto superior do tubo da corola e ovário densamente piloso. Os folículos são castanhos com lenticelas, dolabriliformes com cerca de 8 a 10 sementes por

folículo. As sementes são ovaladas e com ala concêntrica. As flores podem ser coletadas em outubro e novembro, e os frutos de julho a agosto (KINOSHITA, 2005).

A espécie *Aspidosperma olivaceum* Müll. Arg é popularmente conhecida como "guatambu", "peroba" ou "peroba-branca". Ocorre na Mata Atlântica de Minas Gerais até Santa Catarina (FLORA BRASILIENSIS, 1906). Esta árvore é uma fonte dos indole alcaloides olivacina e elipticina que são conhecidos pela sua atividade antitumoral (OHASHI; OKI, 1996; OLIVEIRA, 1999; BARBOSA; TAVARES; SOARES, 2003; COSTA, 2005; PEREIRA et al., 2007).

Em relação à anatomia foliar da espécie Krentkowski e Duarte (2012) relatam a presença de folhas hipostomáticas, com estômatos anomacíticos e tricomas não glandulares. No caule, estes autores observaram um felogênio periférico, fibras lignificadas e esclereides nas células do córtex e da medula, além de numerosas fibras gelatinosas próximas ao floema. Também relatam a presença de cristais prismáticos de oxalato de cálcio e laticíferos nas folhas e caules, além de alguns idioplastos com conteúdo fenólico.

### **2.3 Plasticidade fenotípica**

Para que os mais diversos organismos possam sobreviver às mudanças ambientais ao longo de sua vida, precisam ter a capacidade de perceber e responder a essas mudanças por meio da adoção de fenótipos alternativos em diferentes níveis espaciais e temporais (BRADSHAW, 1965; SCHLICHTING; PIGLIUCCI, 1998). A essa capacidade de um genótipo se manifestar em fenótipos distintos em resposta às mudanças do ambiente, damos o nome de plasticidade fenotípica (BRIGGS; WALTERS, 1997).

Segundo Via (1994), em nível de população, a plasticidade fenotípica proporciona o desenvolvimento de mecanismos pelas espécies, as quais podem tolerar diferentes condições sem alteração genética. Considerando uma escala temporal, as respostas plásticas adotadas facilitam e permitem a sobrevivência e aumentam o potencial para especialização adaptativa de espécies subsequentes (ACKERLY, 2003). Em nível individual, as qualidades ambientais mais adequadas ao crescimento de uma espécie são discriminadas (CASAS et al., 2007).

Segundo Bradshaw (1965) a plasticidade fenotípica pode estar sobre controle genético, e dessa forma, sujeita à pressão seletiva. Segundo Grether (2005), as alterações genéticas podem corrigir o nível de plasticidade quando este está demasiadamente aumentado ou reduzido, por exemplo. Embora alguns autores como Scheiner e Goodnight (1984) defendam

que a capacidade plástica e as variações genéticas não precisam estar necessariamente acopladas, Gratani (2014) destaca que uma população que responde a um ambiente extremamente variável pode tornar-se mais plástica e geneticamente mais variável, da mesma forma, a plasticidade fenotípica pode evoluir quando ocorre uma mudança genética significativa (VIA; LANDE, 1987; VIA et al., 1995).

Considerando espécies vegetais, o ambiente pode induzir a plasticidade morfológica, anatômica e fisiológica, podendo ser crucial para sobrevivência em condições adversas. (PRICE; QVARNSTROM; IRWIN, 2003; GRATANI, 1996; ZUNZUNEGUI et al., 2011). A natureza plástica de uma planta permite melhor localização de determinados órgãos favoráveis (como para dispersão) ou até mesmo a seleção de um habitat apropriado dependendo da época em que a planta se encontra (como germinação ou desenvolvimento de brotos (DONOHUE, 2003; CASAS et al., 2007). Dessa forma, o fenótipo adotado por conta das mudanças no ambiente, reflete-se em folhas, caules e raízes (SULTAN, 1987).

A plasticidade fisiológica garante ajustes nas trocas gasosas em respostas às mudanças ambientais em curto prazo, permitindo que as plantas cresçam e se reproduzam em ambientes temporariamente ou espacialmente variáveis (GRATANI, 2014; KUIPER; KUIPER, 1988; GRATANI; CROVONE; LARCHER; 2006). Considerando a plasticidade morfológica, as plantas que crescem em condições maiores de estresse tendem a ter um padrão morfológico de folhas mais conservador, evitando gastos energéticos na produção de estruturas. Essa plasticidade relaciona-se mais à aquisição de recursos pela planta, principalmente em nível de sub-bosque (VALLADARES et al., 2002; NIINEMETS; VALLADARES, 2004; NAVAS; GARNIER, 2002; CRICK; GRIME, 1987).

### **2.3.1 Plasticidade foliar e fatores ambientais**

A plasticidade foliar desenvolvida dentro de um dossel tem um impacto importante em toda biologia da árvore, refletindo na capacidade de penetração de luz, no balanço energético de carbono e de água nas folhas de maneira individual (GUTSCHICK; WIEGEL, 1988; NIINEMETS; TENENHUNEN, 1997; BOND et al., 1999; MEIR et al., 2002; HIKOSAKA, 2005). Em um gradiente de altitude, segundo Korner (2007), ocorre alterações atmosféricas relacionadas à diminuição da pressão total e parcial dos gases O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub>, redução da temperatura atmosférica (o que se relaciona diretamente com a umidade) e aumento da

radiação solar e da radiação UV-B. Com isso, espécies tolerantes a estes fatores, possivelmente, apresentam respostas de plasticidade em diferentes níveis.

Em relação à luminosidade do habitat, as plantas podem desenvolver alterações fenotípicas em sua morfologia e fisiologia (GILL, 1989; LUTTGE, 1997, LARCHER, 2006). O tamanho e o ângulo das folhas, por exemplo, podem resultar em modificações de habitat pela planta, e isso se relaciona diretamente a interceptação de luz diária e ao ganho de carbono (HOWELL; KELLY; TURNBULL, 2002; FALSTER; WEBSTOBY, 2003).

McClendon e McMillen (1982) destacam que a área foliar específica (AFE) é uma das características principais quando se fala em variações de luminosidade. Quanto menor a luminosidade do ambiente, maior a área foliar a fim de interceptar mais luz, e ao contrário, existem limitações fisiológicas e genéticas que diminuem a mesma. Segundo Dale e Causton (1992), a AFE, dada pela relação entre área foliar e massa foliar, reflete a espessura da folha. Evans (1999) discute que, a espessura aumentada em folhas expostas diretamente à luminosidade se deve ao aumento da espessura da epiderme e dos parênquimas paliçádico e esponjoso, diferenciando-se de folhas em ambientes de sombra, indicando que as estruturas internas desempenham um importante papel na captura de radiação.

Considerando a plasticidade fisiológica, folhas expostas à luminosidade possuem uma maior taxa fotossintética quando comparada a folhas de sombra, o que se relaciona também ao maior teor de nitrogênio (EVANS, 1989; HIROSE, WERGER, 1987; ANTEN, 1997) e maiores condutância e densidade estomáticas para maximizar a captura de CO<sub>2</sub> (SACK et al., 2006).

As características das folhas em diferentes gradientes de radiação dentro do dossel mudam em diferentes espécies e tipos de florestas (VALLADARES et al., 2000a; WYKA et al., 2012). Essa afirmação pode ser comprovada nos estudos de Gratani e Foti (1998) que mostram que dentro de uma floresta decídua mista de folhas largas, a área foliar específica aumentou em 21% em camadas expostas à radiação quando comparada às camadas mais internas, com menor luminosidade.

Outros fatores ambientais relacionados à altitude provocam efeitos importantes na morfologia e fisiologia foliar (KORNER, 1999). Características como comprimento, área e largura foliar associam-se negativamente ao aumento da altitude (KORNER et al, 1986), enquanto que a espessura associa-se positivamente (KORNER et al., 1989; RODERICK et al., 2000). Paridari et al. (2013) também destaca entre os efeitos da elevação do gradiente altitudinal, baixo crescimento e folhas pequenas, densamente pubescentes.

Yousefazadeh et al. (2010) avaliando os efeitos da altitude em *Parrotia persica*, notaram mudanças significativas no ângulo da base, largura da lâmina, e número de nervuras nas folhas da espécie. Akbarian et al. (2011) estudando folhas de *Alnus subcordata* observaram valores de correlação negativos no comprimento do pecíolo, dos estômatos, e alterações no limbo foliar à medida que a espécie se encontrava em maiores altitudes.

Silva et al. (2014) avaliaram a influência da altitude na plasticidade foliar de *Clusia obdeltifolia* e os resultados apontaram que os espécimes coletados em maior altitude apresentaram maior grau de escleromorfismo, menor área foliar, maior densidade estomática, maior espessura da epiderme das faces adaxial e abaxial, cutícula mais espessa e células mais alongadas no parênquima paliádico.

### **3 MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Local de coleta**

O material vegetal foi coletado em abril de 2016, em uma formação florestal localizada no município de Minduri, inserido na bacia hidrográfica do Alto do Rio Grande, microrregião de Andrelândia, mesorregião Sul de Minas Gerais. (INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS APLICADAS, 2010). Segundo o instituto brasileiro de geografia e estatística (2012) pode ser classificada como Floresta Estacional Semidecidual.

Segundo Koppen e Geiger (1928) o clima é tropical de altitude (Cwa), com verões quentes e invernos secos, sendo temperado chuvoso (mesotérmico). A temperatura média anual é de 19,1°C com médias mensais de 13,7°C em julho e 22,4°C em fevereiro com precipitação anual de 1568,9mm, com médias de 30,5mm no trimestre mais seco (junho a agosto) e 262,6mm no trimestre mais chuvoso (dezembro a fevereiro) (BRASIL, 1992).

A área amostrada está situada entre as latitudes 21°36'25''S e 21°37'27''S e entre as longitudes 44°33'25''W e 44°36'26''W, correspondente a uma floresta de 1000 hectares. Conhecida como Mata Triste, ao sul estende-se ao município de Carrancas, cidade vizinha, e ao norte faz divisa com as serras de Traituba, do Minduri e do Moleque, compondo 20 km de extensão de vegetação nativa (MOREL, 2014; BRASIL, 1975).

A floresta está localizada em uma encosta com altitudes que vai de 1000 a 1500 metros de altitude com fitofisionomias de Floresta Estacional Semidecidual Baixomontana

(700 a 1100m) e Floresta Estacional Semidecidual Altomontana (acima de 1100m) (MOREL, 2014; OLIVEIRA FILHO E FONTES, 2000).

Baseando-se na carta topográfica da área (BRASIL, 1975) foi definida a coleta a cada 100 metros de altitude para melhor abranger o gradiente de elevação, aspecto este definido em outros trabalhos anteriores como de Morel (2014).

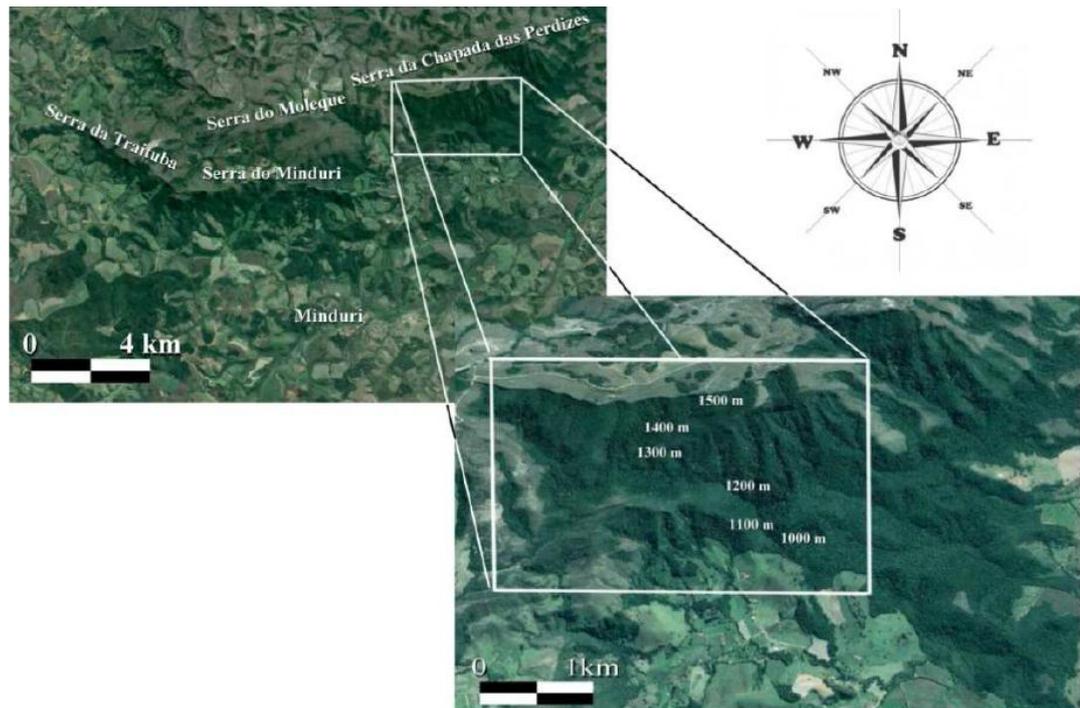


Figura 1. Visão do contexto geográfico da área de estudo, localizada em Minduri, Minas Gerais, e da área que abriga os componentes amostrais. Fonte: Morel (2014).

A caracterização de cada cota foi realizada por Morel (2014), como segue: a cota de 1000m, na parte mais baixa, está próxima a um curso d'água com vegetação de grande porte, com sinais de antropização, trilhas e passagens de gado; a cota 1100m, na encosta oposta, apresenta vegetação de grande porte, porém, organizados de maneira mais adensada, com grande indício de passagens gado e cortes seletivos; a cota 1200m, mais no centro da floresta, à margem de dois cursos d'água, apresenta vegetação de grande porte e não apresenta indício de antropização; a cota de 1300m, localizada no topo de uma vertente, é caracterizada por uma fisionomia adensada em parte de sua extensão e corte seletivo, havendo também uma estrada pequena; a cota de 1400m está na encosta de um relevo pouco movimentado, vegetação de grande porte cortada por parte da estrada já mencionada e um curso d'água, possui afloramentos de rocha; a cota de 1500m está na parte superior da floresta e é marcado por muitos afloramentos rochosos, vegetação de pequeno porte e indícios de cortes seletivos.

As folhas foram coletadas em plantas adultas (com circunferência à altura do peito – CAP acima de 2cm) considerando a face leste da copa nas seis cotas de altitude citadas. Foram amostrados cinco indivíduos por cota.



Figura 2. Vista frontal da área de estudo localizada em Minduri, Minas Gerais, constituída por uma Floresta Estacional Semidecidual. Fonte: Do autor (2016).

### 3.2 Análises anatômicas foliares

Foram selecionadas folhas do quarto nó do ápice para a base, expandidas, livres de patógenos e herbivoria de 5 indivíduos de *Aspidosperma olivaceum* por cota de altitude. As folhas coletadas foram devidamente conservadas/fixadas em recipientes com etanol 70%. Foram realizadas secções transversais em 3 folhas/indivíduo, sendo analisados 5 campos/folha.

As secções transversais foram obtidas de fragmentos de 2cm<sup>2</sup> retirados das regiões medianas das folhas, contendo a nervura central. Os fragmentos foliares foram desidratados em uma série crescente de etanol (70%, 80%, 90% e 100%) e após esse processo foram infiltrados em resina líquida 1:1 por 24 horas, seguida de resina ativada também por 24 horas para a montagem de lâminas permanentes. Uma vez com a resina infiltrada nos fragmentos, foi preparada uma solução de inclusão adicionando o endurecedor à resina e os mesmos foram colocados em histomoldes, segundo as instruções do fabricante (kit Historesina Leica Microsystems Wetzlar Germany). Os fragmentos foram orientados adequadamente e polimerizados em estufa a 37°C. Em seguida, foram fixados em bloquinhos de madeira

devidamente identificados para a microtomia. As amostras foram seccionadas em micrótomo semiautomático, e os cortes submetidos à coloração com azul de toluidina (FEDER; O'BRIEN, 1968). As secções foram fotografadas em microscópio óptico Zeiss com câmera digital acoplada (AzioCam ERc5s) e as análises foram feitas por meio do software UTHSCSA-Imagetool, versão 3.0, permitindo a medição dos tecidos foliares. As variáveis analisadas na nervura central foram área de xilema ( $\mu\text{m}^2$ ) e espessura de floema ( $\mu\text{m}$ ), no maior feixe vascular. Na lâmina foliar foram avaliadas espessura da cutícula da superfície adaxial da folha ( $\mu\text{m}$ ), espessura total do limbo ( $\mu\text{m}$ ) e espessura dos parênquimas paliçádico e esponjoso ( $\mu\text{m}$ ).

### 3.3 Área foliar específica (AFE)

Foram selecionadas folhas do quinto nó (considerando ápice para a base), expandidas, livres de patógenos e herbivoria de 5 indivíduos de *Aspidosperma olivaceum* por cota de altitude, sendo coletadas 5 folhas por indivíduo, armazenadas e identificadas separadamente.

Após a coleta e ainda frescas, as folhas foram escaneadas e com o auxílio do software ImageJ obteve-se a medida da área foliar considerando seu contorno. Em seguida, foram secas em estufa com circulação de ar por um período de 72 horas e após esse período foram pesadas individualmente em uma balança analítica obtendo-se a massa seca. A área foliar específica (AFE) foi obtida pela relação entre a área foliar ( $\text{cm}^2$ ) e a massa seca da folha (g) (HUNT et al., 2002).

Os procedimentos de escaneamento e pesagem foram realizados no Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras.

### 3.4 Microscopia Eletrônica de Varredura

No momento da coleta, foram seccionados fragmentos de cerca de  $2\text{cm}^2$  de folhas expandidas, livres de patógenos e herbivoria do terceiro nó (considerando ápice para a base) de 5 indivíduos de *Aspidosperma olivaceum* por cota de altitude e estes fixados em solução de Karnovsky modificado (glutaraldeído 2,5%, formaldeído 2,5%).

Para a representatividade nesse trabalho e possíveis comparações, foi selecionada uma amostra de cada cota de altitude. Após o processo de fixação, foram lavadas em solução tampão cacodilato a 0,05M (3 vezes por 10 minutos cada amostra) sendo fixadas em tetróxido

de ósmio a 1% durante 4 horas, em temperatura ambiente. Em seguida, foram desidratadas em acetona em uma série progressiva (25%, 50%, 75%, 90% e 100%) por 3 vezes, 10 minutos cada amostra, e submetidas à dessecação de CO<sub>2</sub> em equipamento BAL-TEC, CPD-030. Após, foram fixadas em suporte metálico com cola de prata e recobertas com ouro (10nm) em equipamento BAL-TEC, SCD-050. Por fim, os materiais foliares foram observados e documentados em Microscópio Eletrônico de Varredura LEO EVO 40XVP (ALVES, 2004).

### **3.5 Análises nutricionais da folha**

As análises nutricionais das folhas foram realizadas no Laboratório de Análise Foliar do Departamento de Química da Universidade Federal de Lavras. Foram selecionadas folhas expandidas, livres de patógenos e herbivoria de 5 indivíduos de *Aspidosperma olivaceum* por cota de altitude e armazenadas em sacos plásticos devidamente identificados. Após, foram secas em estufa com circulação de ar à 60°C por um período de 72 horas. Em seguida, cerca de 3g de folhas de cada cota de altitude foram encaminhadas ao laboratório de análise foliar onde foram trituradas e moídas em moinho do tipo Wiley e armazenadas em saquinhos devidamente identificados para análise.

Foi realizada a análise nutricional completa onde são considerados todos os macronutrientes (N, P, K, Ca, Mg, S) e micronutrientes (B, Cu, Mn, Zn, Fe).

### **3.6 Índice de plasticidade**

O Índice de plasticidade (IPF) foi calculado para cada variável morfoanatômica que apresentou Correlação de Person significativa com a altitude, de acordo com Valladares et al., (2000b), sendo calculado pela diferença entre o valor médio máximo e o valor médio mínimo entre as cinco cotas, dividido pelo valor médio máximo. No caso, os valores médios de cada variável foram obtidos para os 5 indivíduos por cota.

### **3.7 Análise dos dados**

Os dados das variáveis morfoanatômicas foram submetidos à transformação logarítmica. Posteriormente, o coeficiente de correlação de Pearson foi usado para medir o grau de relação linear entre as variáveis morfoanatômicas e a altitude. Para as variáveis

morfoanatômicas com correlação significativa com a altitude foram realizadas análises de regressão. Para todas as análises e confecção dos gráficos utilizou-se o software Sigma Plot (versão 12.1).

Os dados de análise nutricional e área foliar foram submetidos à análise de variância e a comparação das médias pelo teste de Scott-Knott para  $P < 0,05$  com auxílio do software estatístico Sisvar (FERREIRA, 2014).

#### 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As secções das folhas (Figuras 8 e 9) apresentaram epiderme unisseriada na face adaxial e revestida com uma camada de cutícula, e presença de papilas na epiderme na face abaxial. O mesofilo é dorsiventral com uma a três camadas de parênquima paliçádico e com parênquima esponjoso de espessura variável conforme alongamento do parênquima paliçádico, que é gradualmente interrompido por colênquima anelar até a nervura. A nervura central apresenta formato convexo e os feixes vasculares são bicolaterais, havendo feixes vasculares acessórios em algumas folhas. Essa organização também foi descrita por Albuquerque (1968; 1973) e Reis, Potiguara e Reis (2013) em várias espécies de *Aspidosperma*. Há ainda pequenos feixes colaterais distribuídos no mesofilo em todas as cotas de altitude. Também foi possível observar inúmeras esclereides tanto na região do mesofilo, como da nervura central. Várias destas características anatômicas são comuns em espécies de *Aspidosperma*, sendo descritas em *A. olivaceum* por Krentkowski e Duarte (2012).

Através de uma análise de Correlação de Pearson (Tabela 1) observou-se que a altitude tem correlação significativa e positiva com a espessura do parênquima paliçádico, do limbo foliar, da cutícula e com a área de xilema no feixe vascular da nervura central. A AFE também teve correlação significativa com a altitude, porém negativa.

Tabela 1- Valores de Correlação de Pearson entre as variáveis: Altitude (*Alt.*), Espessura da epiderme adaxial (*EEAd*), Espessura da epiderme abaxial (*EEAb*), Espessura do parênquima paliçádico (*EPP*), Espessura do parênquima esponjoso (*EPE*), Espessura do limbo foliar (*ELF*), Espessura da cutícula (*EC*), Área do xilema (*AX*) e Área foliar específica (*AFE*).

	<i>Alt.</i>	<i>EEAd</i>	<i>EEAb</i>	<i>EPP</i>	<i>EPE</i>	<i>ELF</i>	<i>EC</i>	<i>AX</i>	<i>AFE</i>
<i>Alt.</i>	1,00	0,09 <sup>ns</sup>	0,24 <sup>ns</sup>	0,59 <sup>**</sup>	0,45 <sup>ns</sup>	0,52 <sup>**</sup>	0,77 <sup>**</sup>	0,72 <sup>**</sup>	-0,76 <sup>**</sup>
<i>EEAd</i>		1,00	0,01 <sup>ns</sup>	0,36 <sup>ns</sup>	0,11 <sup>ns</sup>	0,23 <sup>ns</sup>	0,08 <sup>ns</sup>	0,02 <sup>ns</sup>	0,03 <sup>ns</sup>
<i>EEAb</i>			1,00	0,05 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>	0,25 <sup>ns</sup>	-0,01 <sup>ns</sup>	0,30 <sup>ns</sup>	-0,07 <sup>ns</sup>
<i>EPP</i>				1,00	0,57 <sup>**</sup>	0,75 <sup>**</sup>	0,73 <sup>**</sup>	0,51 <sup>**</sup>	-0,62 <sup>**</sup>
<i>EPE</i>					1,00	0,97 <sup>**</sup>	0,57 <sup>**</sup>	0,49 <sup>**</sup>	-0,61 <sup>**</sup>
<i>ELF</i>						1,00	0,65 <sup>**</sup>	0,53 <sup>**</sup>	-0,66 <sup>**</sup>
<i>EC</i>							1,00	0,64 <sup>**</sup>	-0,86 <sup>**</sup>
<i>AX</i>								1,00	-0,71 <sup>**</sup>
<i>AFE</i>									1,00

\*\* valor de correlação significativo ( $P < 0,01$ ), <sup>ns</sup> valor de correlação não significativo.

Fonte: Do autor (2016).

Embora não tenha sido observada correlação entre todas as variáveis morfológicas e a altitude, houve correlação significativa entre a maioria das variáveis morfológicas avaliadas (Tabela 1). Dentre estas correlações, é importante destacar a correlação positiva entre as espessuras do parênquima paliçádico, esponjoso e cutícula com a espessura do limbo foliar. Possivelmente, o aumento na espessura destes tecidos resultou na maior espessura do limbo foliar.

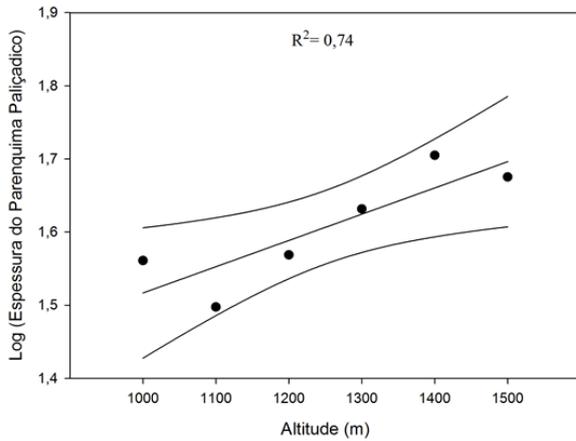
Ressalta-se, ainda, a correlação negativa entre a AFE com a maioria das variáveis anatômicas, a exceção da epiderme. Ou seja, as folhas de *A. olivaceum* apresentaram aumento na espessura em contraste com redução na superfície foliar.

Os resultados de correlação com a altitude indicam, possivelmente, que a estrutura da folha de *A. olivaceum* é influenciada pelas condições ambientais, ligadas à variação altitudinal. Segundo Korner (2007), as mudanças atmosféricas associadas à altitude incluem redução da pressão atmosférica total e parcial dos gases; redução da temperatura atmosférica, com implicações na umidade; aumento da radiação; e uma maior fração de radiação UV-B. Com isso, modificações na espessura dos tecidos e na AFE são indícios de ajustes dos indivíduos da espécie a estes fatores ambientais, permitindo seu estabelecimento ao longo do gradiente altitudinal.

Por meio das análises de regressão, realizadas para as variáveis morfológicas que apresentaram correlação positiva com a altitude, observou-se um aumento das espessuras do

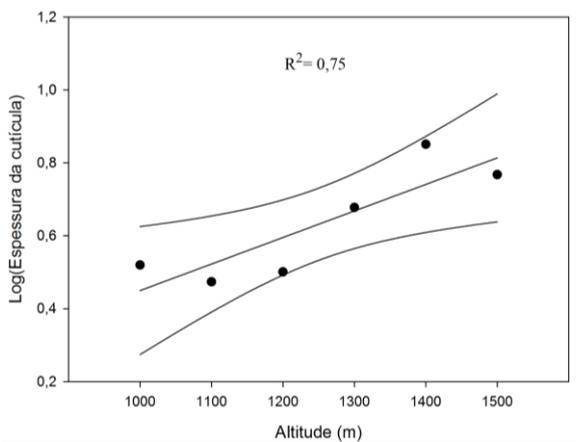
parênquima paliçádico, do limbo foliar, da cutícula e da área de xilema nas folhas de *A. olivaceum* ao longo do gradiente altitudinal (Figuras 3-7). No entanto, não houve ajuste linear significativo para a espessura do limbo foliar, apesar da correlação positiva com o aumento da altitude.

O aumento na espessura do parênquima paliçádico (Figuras 3) e da cutícula (Figura 4) contribuiu no aumento do limbo foliar (Figura 5), sendo evidente pela correlação positiva entre estas variáveis. Embora não tenha apresentado correlação significativa com a altitude, a espessura do parênquima esponjoso tem correlação positiva com limbo foliar, indicando também o seu papel no aumento da espessura da folha.



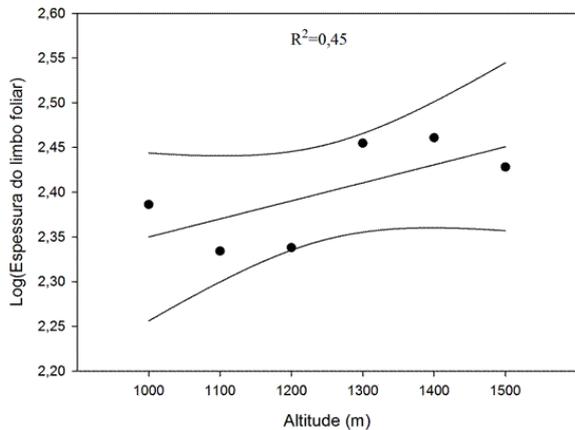
	<i>GL</i>	<i>SQ</i>	<i>SQM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Regressão</i>	1	0,0226	0,0226	11,4665	0,03*
<i>Resíduo</i>	4	0,0079	0,0020		
<i>Total</i>	5	0,0305	0,0061		

Figura 3. Espessura do parênquima em função do aumento da altitude. Ao lado, quadro de análise de variância da regressão corrigida pela média das observações ( $P < 0,05$ ).



	<i>GL</i>	<i>SQ</i>	<i>SQM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Regressão</i>	1	0,0927	0,0927	12,1471	0,0252*
<i>Resíduo</i>	4	0,0305	0,0076		
<i>Total</i>	5	0,1232	0,0246		

Figura 4. Espessura da cutícula em função do aumento da altitude. Ao lado, quadro de análise de variância da regressão corrigida pela média das observações ( $P < 0,05$ ).



	GL	SQ	SQM	F	P
Regressão	1	0,0071	0,0071	3,2602	0,1453 <sup>ns</sup>
Resíduo	4	0,0087	0,0022		
Total	5	0,0159	0,0032		

Figura 5. Espessura do limbo foliar em função do aumento da altitude. Ao lado, quadro de análise de variância da regressão corrigida pela média das observações ( $P < 0,05$ ).

Observou-se ainda, um alongamento das células do parênquima paliçádico (Figura 8) e o acréscimo de pelo menos uma camada de células em função do aumento da altitude. A maior incidência de radiação solar em altitudes elevadas pode estar relacionada a estas modificações estruturais do mesofilo, uma vez que são conhecidos vários efeitos da radiação UV na fotomorfogênese foliar (VERDAGUER et al., 2012). Segundo Bjorkman (1981) e Voltan et al. (1992) o aumento em espessura do parênquima se deve ao seu alongamento no sentido abaxial da folha, podendo relacionar-se diretamente à área do limbo ou não. Isso provoca um aumento na espessura do mesofilo por área foliar, proporcionando maior proteção aos tecidos fotossintéticos. Considerando, uma maior incidência de radiação na face adaxial das folhas, o aumento do parênquima paliçádico pode permitir a disposição mais interna de organelas, como os cloroplastos, minimizando os danos da radiação (DAY; VOGELMANN, 1995; VERDAGUER et al., 2012). Segundo Ren et al. (2006) e Robson e Aphalo (2012), tanto o aumento no número de células quanto o aumento de tamanho das células podem ser respostas de ajustes da planta diante das condições ambientais.

Também foi possível observar uma aparente redução dos espaços intercelulares no parênquima esponjoso (Figura 8), promovendo uma maior compactação celular no mesofilo, muito evidente nas folhas da cota de 1500m. Segundo Morais et al. (2004), este seria um mecanismo de resistência mecânica criado pela planta e se deve ao grande desenvolvimento do mesofilo, pois uma vez que as células do parênquima paliçádico se alongam, as do parênquima esponjoso se compactam. Segundo os autores, essa é uma tentativa de reduzir os efeitos prejudiciais causados por um déficit hídrico, como murchamento, além de permitir que maior quantidade de radiação chegue aos cloroplastos devido à menor atenuação de radiação

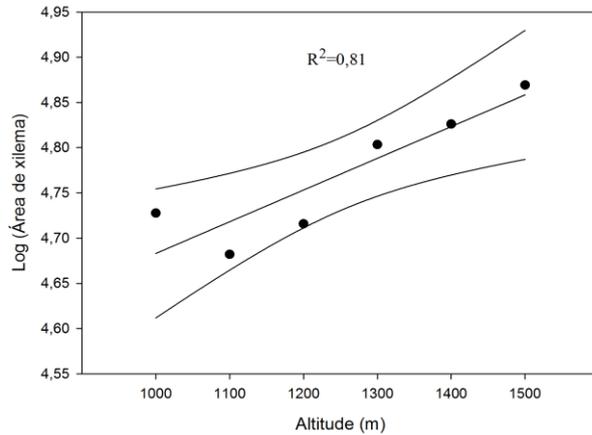
pelas células do mesofilo. Dessa forma, isso pode favorecer o processo fotossintético em uma condição de baixa pressão atmosférica de gases, em função da altitude. Além disso, o aumento da radiação em condição de altitude também pode estar associado a estas modificações dos tecidos parenquimáticos. O maior número de camadas de células e células mais alongadas proporciona o aumento na área de parede celular, reduzindo a ação da radiação UV-B no tecido fotossintético (CEN; BORNMAN, 1993), caracterizando uma resposta de proteção aos danos fotooxidativos causados pelo excesso de radiação nos tecidos foliares (ROSSATO; KOLB, 2012).

A maior espessura da cutícula nas folhas de *A. olivaceum* também pode ser uma resposta ao gradiente altitudinal (Figuras 4 e 8). Essa estrutura é a primeira barreira entre a superfície foliar e o ambiente, sendo importante contra a perda de água excessiva por transpiração, penetração de fungos patogênicos, insetos ou poluentes e contra radiação solar excessiva, especialmente UV-B (DODD; POVEDA, 2003; JACOBS; KOPER; URSEM, 2007; BUSCHHAUS; JETTER, 2012). E de acordo com Shepherd e Griffiths (2006) e Jacobs, Koper e Ursem (2007), o aumento da espessura da cutícula é uma resposta adaptativa comum em espécies cujos ambientes recebem alto nível de radiação, incluindo ambientes de elevada altitude.

Estudos de Reis, Potiguara e Reis (2013) com 4 espécies do gênero *Aspidosperma* revelaram a presença de uma cera epicuticular levemente estriada, a qual reduz a absorção de água na superfície e oferece resistência contra a ação de patógenos que utilizam da água para se desenvolver (ESAU, 1974; SILVA; ALQUINI; CAVALLET, 2005). Scremin-Dias (2007) destaca que a presença dessas estruturas provavelmente se deve ao fato de que as espécies desse gênero são em grande parte emergentes e estão expostas diretamente à radiação e a aeração. Entretanto, seriam necessárias maiores observações anatômicas aliadas a outros estudos ecológicos para saber até que ponto essas características variam com o ambiente e determinam a melhor plasticidade em *A. olivaceum*.

Na nervura central das folhas de *A. olivaceum*, o sistema vascular também foi afetado pela altitude. O aumento da área do xilema (Figura 6) pode influenciar a condutividade hidráulica da folha. Uma maior área de xilema no feixe vascular pode ser uma estratégia de compensação ao baixo conteúdo de água no solo e a maior taxa transpiratória das folhas nas cotas mais elevadas, permitindo um aprimoramento da condutividade hidráulica nessas condições (CHEN et al., 2013). Essa resposta do xilema também foi relatado por Kuster Castro e Vale (2016) em *Roupala montana* e *Solanum lycocarpum* em altas altitudes (1400 m)

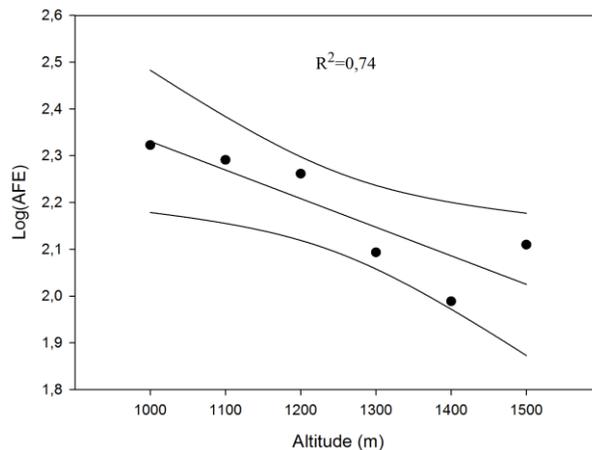
em comparação a baixas altitudes (700 m), sendo atribuída a um sistema mais eficiente de condução de água. Nesse contexto, Taneda et al. (2016), observou correlação positiva entre condutividade hidráulica da folha e altitude em espécies de *Rhododendron*, que foram associadas a variações em inúmeras características morfológicas foliares.



	<i>GL</i>	<i>SQ</i>	<i>SQM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Regressão</i>	1	0,0215	0,0215	17,0842	0,0145*
<i>Resíduo</i>	4	0,0050	0,0013		
<i>Total</i>	5	0,0266	0,0053		

Figura 6. Área de xilema em função do aumento da altitude. Ao lado, quadro de análise de variância da regressão corrigida pela média das observações ( $P < 0,05$ ).

Em relação à AFE houve uma redução em função do aumento da altitude (Figura 7). Isso está coerente com a correlação negativa observada entre esta variável e as espessuras de parênquimas paliçádico, esponjoso, cutícula e, conseqüentemente, limbo foliar. Além disso, observou-se redução da área foliar ao longo da altitude (Tabela 2).



	<i>GL</i>	<i>SQ</i>	<i>SQM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Regressão</i>	1	0,0654	0,0654	11,4133	0,0278*
<i>Resíduo</i>	4	0,0229	0,0057		
<i>Total</i>	5	0,0884	0,0177		

Figura 7. Área foliar específica em função do aumento da altitude. Ao lado, quadro de análise de variância da regressão corrigida pela média das observações ( $P < 0,05$ ).

Tabela 2- Variação da Área foliar em função da altitude

<i>Cotas altitudinais (m)</i>	<i>Área Foliar (mm<sup>2</sup>)</i>
1000	24,86a
1100	14,77c
1200	20,88b
1300	18,88c
1400	16,77c
1500	20,27b
<i>ANAVA</i>	
<i>F</i>	8,578
<i>P</i>	0,0000*

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha não diferem entre si pelo Teste de Scott Knott a 5%. Fonte: Do autor (2016).

Estas são respostas comuns encontradas em folhas desenvolvidas em condições de incidência elevada de radiação, como é o caso de altitudes maiores. Nessas condições, as folhas tornam-se mais espessas e com menor área, em uma estratégia de proteção contra perda de água por transpiração (MCCLENDON; MCMILLEN, 1982) e danos por fotoinibição. Segundo Bündchen, Boeger e Reissmann (2015) uma das características morfológicas apresentadas pelas folhas de sol é a adequação da relação superfície/volume. Com isso, as folhas de sol possuem menor área foliar com maior espessura, devido ao incremento da espessura dos tecidos parenquimáticos (DALE; CAUSTON, 1992; EVANS, 1999).

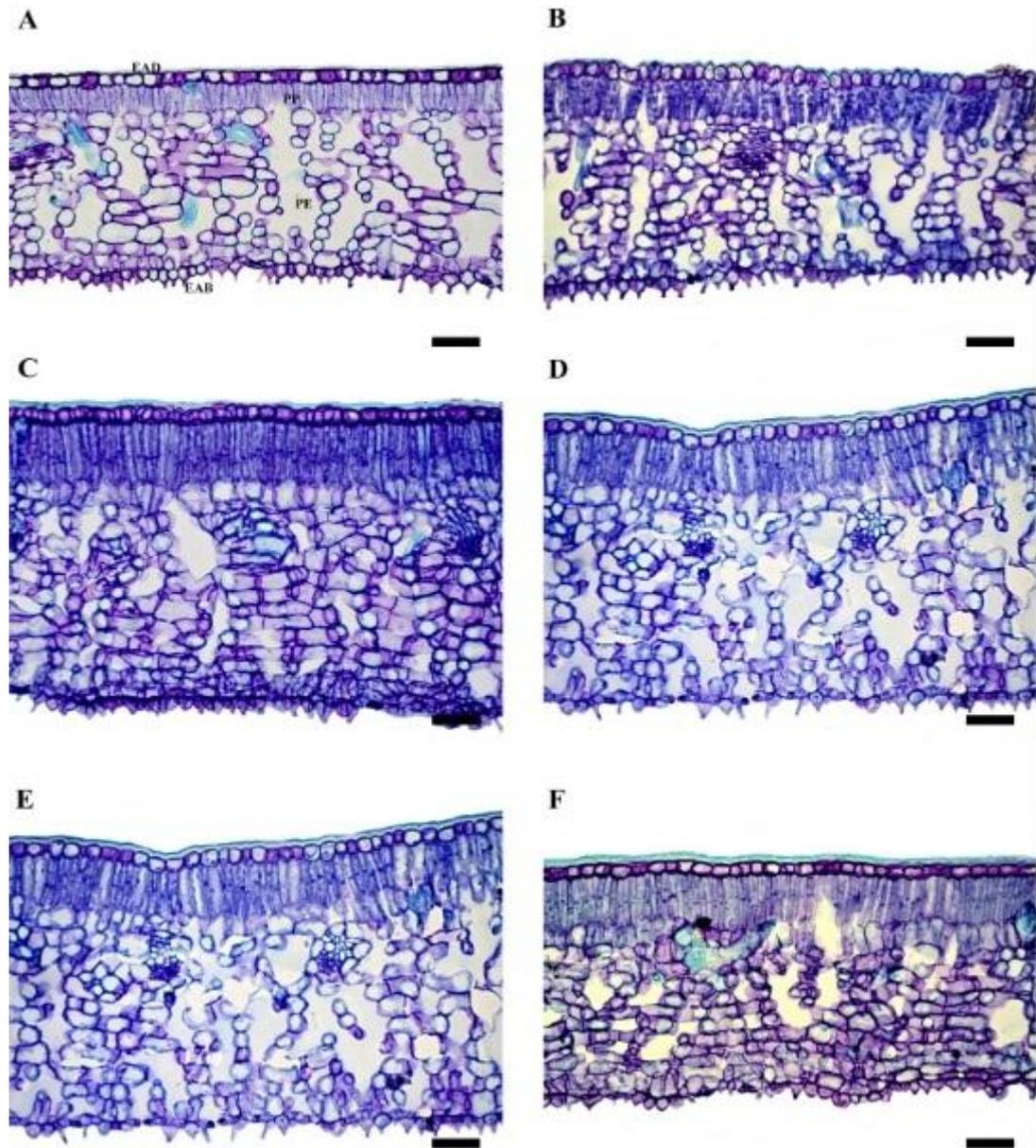


Figura 8. Secções transversais de folhas de *Aspidosperma olivaceum* Mull (Apocynaceae) coletadas a (a) 1000m (b) 1100m (c) 1200m (d) 1300m (e) 1400m (f) 1500m em uma Floresta Estacional Semidecidual Montana em Minduri, MG evidenciando o mesofilo das folhas. Detalhe para a EAB papilosa em todas as altitudes, aumento espessura da cutícula em (a) 1000m e (f) 1500m, alongamento do PP em (a) 1000m e (f) 1500m e diminuição dos espaços intercelulares no PE em (a) 1000m e (f)1500m. EAD = Epiderme adaxial; EAB = Epiderme Abaxial; PP = Parênquima paliçádico; PE = Parênquima esponjoso. Fonte: Do autor (2016).

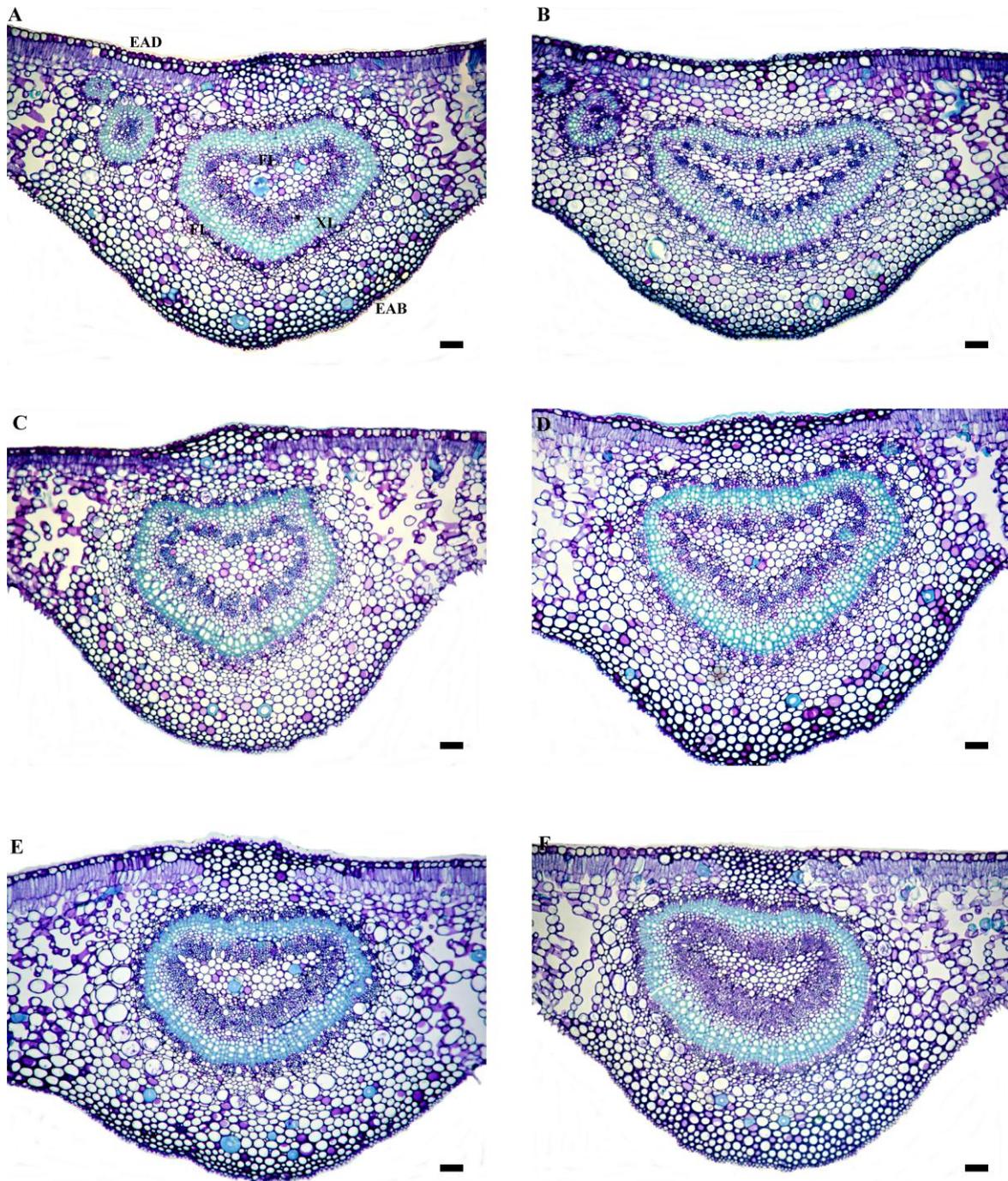


Figura 9. Secções transversais de folhas de *Aspidosperma olivaceum* Mull (Apocynaceae) coletadas a (a) 1000m (b) 1100m (c) 1200m (d) 1300m (e)1400m (f) 1500m em uma Floresta Estacional Semidecidual Montana em Minduri, MG evidenciando a nervura central das folhas. EAD= Epiderme Adaxial; EAB = Epiderme Abaxial; FL = floema; XL = xilema. Fonte: Do autor (2016).

Nas análises de microscopia eletrônica de varredura (MEV), pôde-se notar que na epiderme abaxial destaca-se um grande número de papilas encontradas em todas as cotas de altitude (Figura 10). A presença destas estruturas impossibilitou a análise da epiderme e estômatos por técnicas convencionais de microscopia de luz. Entretanto, as folhas da espécie são hipostomáticas e através das análises em MEV observou-se estômatos anomocíticos, confirmando os dados obtidos por Krentkowski e Duarte (2012).

Estudos de Reis, Potiguara e Reis (2013) com 4 espécies do gênero *Aspidosperma* na região amazônica também revelaram a presença de papilas em *A. carapanauba* e *A. excelsum*.

As papilas são pequenas projeções da parede periclinal externa das células epidérmicas e podem ter formas e comprimentos variados. Encontram-se na face abaxial das folhas e podem possuir ramificações quando próximas a estômatos (APEZZATO-DA-GLÓRIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2006). Segundo Metcalfe e Chalk (1979), essas estruturas são mais frequentes em espécies tropicais com a provável função de aumentar a resistência à perda de água pelas folhas. Neste estudo, a presença de papilas parece sugerir uma influencia do ambiente relacionado à Floresta de Altitude, uma vez que Krentkowski e Duarte (2012) ao descreverem a anatomia foliar de *A. olivaceum* na região Sul do país não relataram a ocorrência de papilas na epiderme. Essa influencia já foi relatada por Cruz et al. (2014) em *Drimys brasiliensis*, onde foi observada presença de papilas apenas em indivíduos ocorrentes em 2100 m de altitude comparados aos indivíduos da cota de 1900 m, em uma floresta na Serra da Mantiqueira. Para estes autores, a presença de papilas poderia favorecer a absorção de CO<sub>2</sub> em altitudes mais elevadas.

Por meio das análises de MEV, pode-se notar que ambas as faces da epiderme foliar apresentaram tricomas não glandulares pluricelulares e filiformes próximos à margem foliar ou da nervura central. Porém, na face adaxial estavam totalmente dispersos e mais isolados quando comparados à face abaxial (Figura 11). Esse resultado assemelha-se ao estudo de Krentkowski e Duarte (2012) onde também relataram a presença desses tricomas na face abaxial de *A. olivaceum*. Esses tricomas não glandulares são formados por três células: uma basal inserida nas células epidérmicas, uma mediana mais curta e uma apical mais alongada e foram encontrados também em *Aspidosperma carapanauba*, *A. desmanthum*, *A. excelsum* e *A. spruceanum* (REIS; POTIGUARA; REIS, 2013) e em *A. pycollum* (FERRAZ; PIMENTA, 1988). Segundo Metcalfe e Chalk (1988) e Werker (2000) os tricomas em espécies da família Apocynaceae podem ser glandulares ou não glandulares, simples ou ramificados, unicelulares ou pluricelulares.

Também se pôde notar uma modificação na densidade de tricomas não glandulares na face abaxial da epiderme em função do aumento da altitude (Figura 10). Werker (2000) destaca que os tricomas não glandulares formam um indumento denso que serve como barreira mecânica contra herbívoros e patógenos, contra radiação excessiva e perda de água. Dessa forma, o aparente aumento na densidade de tricomas sugere uma proteção contra a perda de água pelas folhas em cotas de altitude mais elevadas, visto que a radiação é mais intensa que nas cotas mais baixas.

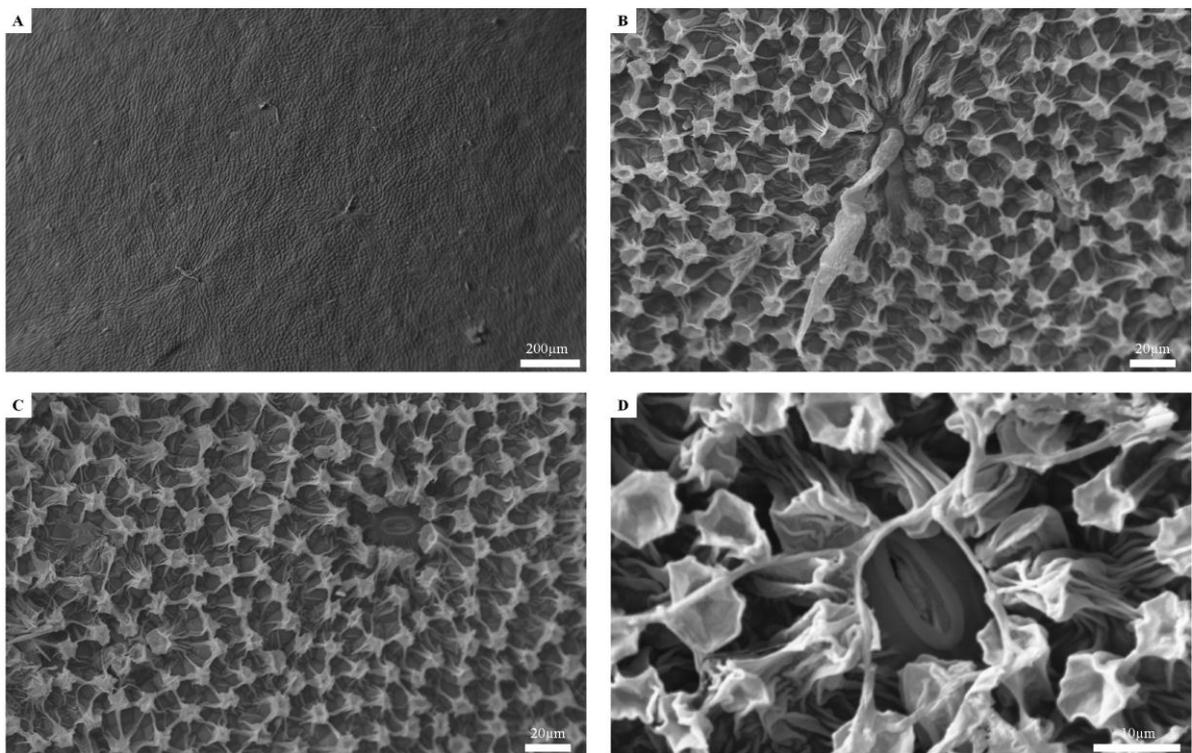


Figura 10. Caracterização da epiderme (a) adaxial e (b,c,d) abaxial de *Aspidosperma olivaceum* evidenciando a presença de (b) tricomas não glandulares, (c) papilas e (d) estômato anomocítico.

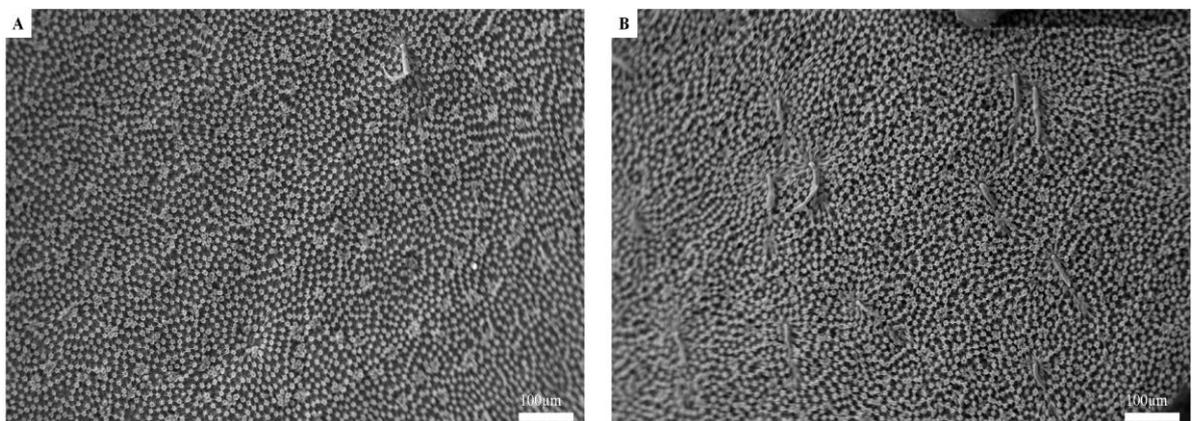


Figura 11. Tricomas foliares de *Aspidosperma olivaceum* coletadas a (a) 1200m e (b) 1500m em uma Floresta Estacional Semidecidual Montana em Minduri, MG. Detalhe do aumento da densidade de tricomas em (a) 1200m e (b) 1500m.

Em relação à análise nutricional das folhas de *A. olivaceum* (Tabela 3), observou-se que, entre os macronutrientes, apenas os teores de nitrogênio (N), potássio (K) e magnésio (Mg) apresentaram variações significativas em função do aumento da altitude. Os teores de N foram menores nas cotas de 1400 e 1500 m, os teores de K foram maiores apenas na cota de 1100 m, e os teores de Mg foram menores a partir de 1200 m de altitude. Os teores dos elementos fósforo (P), cálcio (Ca) e enxofre (S) não foram influenciados significativamente pela altitude.

Entre os micronutrientes analisados, apenas manganês (Mn) e zinco (Zn) apresentaram variações significativas nos teores. Os teores de Mn foram menores apenas na cota de 1100 m, enquanto que os teores de Zn foram reduzidos em todas as cotas a partir de 1100 m de altitude. Os teores de boro (B) e ferro (Fe) não sofreram variações significativas ao longo das cotas altitudinais.

Os resultados de conteúdo nutricional nas folhas indicam que não há um padrão entre os elementos analisados. De um modo geral, a disponibilidade de nutrientes nos solos de regiões de altitudes elevadas tende a ser menor (RAJSNEROVÁ et al., 2015) decorrente dos processos de lixiviação, menor temperatura no solo e menor taxa de atividade microbiana (KORNER, 1989) podendo ter influenciado no conteúdo nutricional das folhas de *A. olivaceum*. No entanto, particularidades do solo da região devem ser consideradas.

No caso do N, muitos estudos relacionam um aumento da espessura foliar a um aumento no conteúdo desse elemento, em função do aumento da altitude (SONG et al. 2012; READ et al., 2014). Porém essa relação não foi observada para folhas de *A. olivaceum* neste estudo. Isso pode ser em função de características biológicas que norteiam o conteúdo foliar de N dentro da espécie ou por condições edafoclimáticas locais. Embora o conteúdo de N foliar seja relacionado à disponibilidade do elemento no solo, essa não é uma tendência global com a altitude. Segundo Korner (1989), características de desenvolvimento dos tecidos em plantas de altitude podem causar o efeito observado neste estudo, por inibir a diluição de N e outros nutrientes no tecido foliar.

Por outro lado, algumas características morfológicas observadas em *A. olivaceum*, como a reduzida relação superfície/volume, cutícula espessa, parênquima paliçádico desenvolvido e pubescência são considerados características relacionadas à esclerofilia das folhas, podendo ser associada a déficit hídrico ou nutricional (DÖRKEN e PARSONS, 2017). Nesse sentido, uma menor disponibilidade de nutrientes no solo poderia estar relacionada à

redução nos teores foliares de alguns nutrientes e ao aspecto escleromórfico das folhas, nas maiores altitudes.

Tabela 3- Teores foliares de macronutrientes e micronutrientes em função do aumento de altitude:

<i>Macro</i> (g Kg <sup>-1</sup> MS)	<i>Cotas altimétricas (m)</i>						<i>ANAVA</i>	
	<i>1000</i>	<i>1100</i>	<i>1200</i>	<i>1300</i>	<i>1400</i>	<i>1500</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
<i>N</i>	23,98a	24,86a	26,00a	27,14a	19,58b	22,32b	4,758	0,0037*
<i>P</i>	00,80a	01,08a	01,06a	01,00a	00,82a	00,90a	1,363	0,2731 <sup>ns</sup>
<i>K</i>	12,06b	16,70a	12,54b	12,62b	09,92b	12,20b	3,213	0,0232*
<i>Ca</i>	12,32a	12,76a	10,18a	09,24a	10,88a	09,70a	2,153	0,0935 <sup>ns</sup>
<i>Mg</i>	04,02a	04,28a	03,16b	02,98b	02,82b	03,30b	4,655	0,0041*
<i>S</i>	02,48a	02,24a	02,30a	02,46a	01,98a	02,38a	1,937	0,1253 <sup>ns</sup>
<i>Micro</i> (mg Kg <sup>-1</sup> MS)								
<i>B</i>	66,90a	89,04a	82,22a	81,76a	95,30a	87,58a	0,802	0,5591 <sup>ns</sup>
<i>Mn</i>	596,60a	325,24b	716,20a	637,42a	751,20a	537,64a	6,563	0,0006*
<i>Zn</i>	54,34a	18,18b	20,88b	18,38b	24,78b	25,18b	7,048	0,0004*
<i>Fe</i>	106,16a	114,28a	112,22a	089,32a	090,70a	134,16a	1,864	0,1384 <sup>ns</sup>

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na linha não diferem entre si pelo Teste de Scott Knott a 5%. Fonte: Do autor (2016).

Diante das variações ambientais associadas ao gradiente de altitude é importante identificar características das plantas, que possam indicar respostas de plasticidade às mudanças climáticas e contribuir na previsão de distribuição das espécies (NICOTRA et al. 2010). Nesse sentido, o Índice de plasticidade fenotípica (IPF) (Figura 12), obtido para as variáveis morfológicas com correlação significativa com a altitude, evidenciou que AFE é a variável com maior plasticidade, seguida pela EPP e EC. Por outro lado, AFe é a variável de menor plasticidade em função do aumento da altitude. As modificações nestas características parecem estar associadas principalmente à variação da radiação ao longo das cotas altitudinais, indicando que esse fator ambiental talvez exerça maior influência nas respostas da espécie. Além disso, considerando os valores de IPF, *A. olivaceum* apresentou adaptabilidade às condições ambientais nas diferentes altitudes.

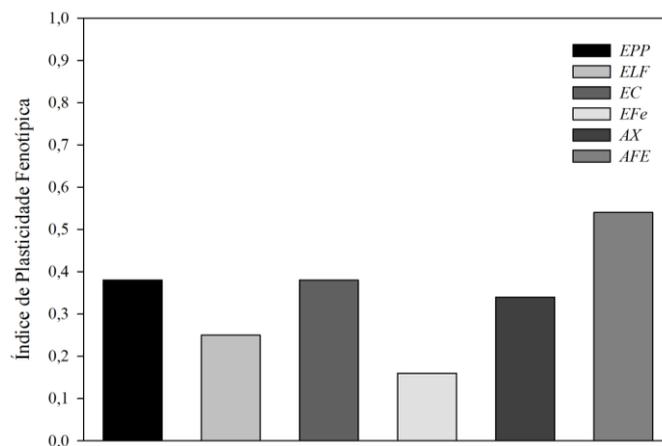


Figura 12. Índice de Plasticidade Fenotípica para as variáveis: Espessura do parênquima paliádico (EPP), Espessura do limbo foliar (ELF), Espessura da cutícula (EC), Espessura do floema externo (EFe), Área do xilema (AX) e Área foliar específica (AFE).

## 5 CONCLUSÃO

As plantas de *Aspidosperma olivaceum* apresentam plasticidade fenotípica nas cotas altitudinais estudadas.

Em relação à anatomia foliar, a espécie exibe características estruturais que podem contribuir para a absorção de CO<sub>2</sub> e proteção contra o excesso de radiação nas maiores altitudes, o que pode favorecer os processos de trocas gasosas e fotossíntese. Essas características incluem formação de papilas, aumento na densidade dos tricomas na superfície

abaxial, alongamento do parênquima paliçádico e diminuição dos espaços intercelulares no parênquima esponjoso.

A redução na área foliar específica e aumento da espessura da folha são indícios de esclerofilia, que pode ser associada à deficiência nutricional e déficit hídrico.

Esse trabalho gera informações que podem contribuir em estudos de dinâmica e distribuição da espécie ao longo do gradiente de altitude.

## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SABER, A.N. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. 2. ed. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003.
- ACKERLY, D.D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, S165–S184, 2003.
- AKBARIAN, M.R et al. Effect of elevation gradient on leaf and stomata morphology of Caucasian alder (*Alnus subcordata*) in Hyrcanian forests (Iran). **Journal of Folia Oecologica**, v.38, p. 1–7, 2011.
- ALBUQUERQUE, B. W. P. Contribuição ao conhecimento de *Aspidosperma album* (vahl) R. Ben. E *Aspidosperma obscurinervium* Azambuja, da Amazônia –INPA. **Botânica**. Publicação nº 26, 1968.
- ALBUQUERQUE, B. W. P. Contribuição ao conhecimento de *Couma macrocarpa* Barb. Rodr. e *C. utilis* (Mart. ) M. Arg. (Apocynaceae) da Amazônia. **Acta Amazônica**. Ano 3, n.2, 1973.
- ALVES, E. **Apostila do Curso Introdutório à Microscopia Eletrônica de Varredura e microanálise de raios-x**. Departamento de Fitopatologia. Universidade Federal de Lavras, 2004.
- ANTEN, N.P.R. Modelling canopy photosynthesis using parameters determined from simple non-destructive measurements, **Ecological Research**, v. 12, n. 1, p. 77–88, 1997.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. **Anatomia Vegetal**. 2. Ed. Viçosa: Ed. UFV, 2006.
- BARBOSA, W.L. R.; TAVARES, I.C. C.; SOARES, D.C. Alcalóides de *Aspidosperma auriculatum* Standl. **Rev Bras Farmacogn** v. 13, p. 6-8, 2003.
- BARROSO, G.B. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. Viçosa: Imprensa Universitária, v.3, 326.p, 1991.
- BERTONCELLO, R. et al. Phylogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. **Biodiversity and Conservation**. v. 20, p. 3413–3433, 2011.
- BJÖRKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O.L. et al. **Encyclopedia of plant physiology**. Berlin: Springer-Verlag, New Series, V.12A, p.57-107, 1981.
- BOND, B. J., B. T. FARNSWORTH, R. A. COULOMBE, AND W. E. WINNER. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. **Oecologia**, v.120, p. 183–19, 1999.

BOTSARIS, A.S. Plants used traditionally to treat malaria in Brazil: the archives of Flora Medicinal. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v.3, n.18, p.1-8, 2007.

BRADSHAW, A.D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v. 13, p. 115–155, 1965.

BRASIL. Ministério da Agricultura e da Reforma Agrária. Departamento Nacional de Meteorologia. **Normas climatológicas**: 1961-1990. Brasília: INMET, 1992.

BRASIL. Secretaria de Planejamento da Presidência da República. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Carta topográfica Minduri**. Brasília: IBGE, 1975. Escala 1:50000.

BRIGGS, D.; WALTERS, S.M. **Plant variation and evolution**. 3 rd Edition. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.

BUNDCHEN, M.; BOEGER, M.R.T.; REISSMANN, C.B. Estrutura foliar de espécies lenhosas de dossel e sub-bosque em uma floresta subtropical do sul do Brasil. **IHERINGIA, Sér. Bot.**, Porto Alegre, v. 70, n. 1, p. 105-114, 2015.

BUSCHHAUS, C. ; JETTER, R. Composition and physiological function of the wax layers coating Arabidopsis Leaves: B – Amyrin negatively affects the intracuticular water barrier. **Plant Physiology**, Washington, v.160, n.2, p. 1120 – 1129, Oct. 2012.

CÂMARA, I.G. Breve historia da conservação da Mata Atlântica In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I.G (eds). **Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas**. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo; Conservação Internacional, Belo Horizonte, pp 31–42, 2005.

CASAS et al. Field Patterns of Leaf Plasticity in Adults of the Long-lived Evergreen *Quercus coccifera*. **Annals of Botany**, v.100, p. 325–334, 2007.

CEN, Y.; BORNMAN, J.F. The effect of exposure to enhanced UV-B radiation on the penetration of monochromatic and polychromatic UV-B radiation in leaves of *Brassica napus*. **Physiologia Plantarum**, v. 87, p. 249-255, 1993.

CHEN, H et al. Altitudinal Variations of Ground Tissue and Xylem Tissue in Terminal Shoot of Woody Species: Implications for Treeline Formation. **PLoS ONE**, v. 8, n.4, 2013.

CORRÊA, M.P. **Dicionário das plantas úteis do Brasil**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, 1984.

CORRÊA, M.P. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura. v.2, 771.p, 1931.

COSTA, F.J.C. **Estudo fitoquímico e busca de substâncias bioativas em *Aspidosperma olivaceum* (Müll.) Arg. e *Malouetia arborea* (Vell.) Miers. (Apocynaceae)**. 2005. 231p. Tese (Doutorado em Química) Instituto de Química, Universidade Estadual Paulista, Araraquara, 2005.

- CRICK, J.C.; GRIME, J.P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology, **New Phytologist**, v. 107, n. 2, p. 403–414, 1987.
- CRUZ, B. P et al. Comparison of leaf anatomy and essential oils from *Drimys brasiliensis* Miers in a montane cloud forest in Itamonte, MG, Brazil. **Botanical Studies**, v.55, n.41, p.2-14, 2014.
- DALE, M.P. CAUSTON, D.R. The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity, **Journal of Ecology**, v. 80, n. 3, p. 483–492, 1992.
- DAY, T. A., VOGELMANN, T. C. Alterations in photosynthesis and pigment distributions in pea leaves following UV-B exposure. **Physiologia Plantarum**, v. 94, p. 433–440, 1995.
- DODD, R.S.; POVEDA, M.M. Environmental gradients and population divergence contribute to variation in cuticular wax composition in *Juniperus communis*. **Biochemical Systematics and Ecology**. Oxford, v.31, n.11, p.1257-1270, Nov. 2003.
- DONOHUE, K. Setting the stage: phenotypic plasticity as habitat selection. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, S79–S92, 2003.
- DÖRKEN, V. M.; PARSONS, R. F. Morpho-anatomical studies on the leaf reduction in *Casuarina*: the ecology of xeromorphy. **Trees**, v. 31, p.1165–1177, 2017.
- ESAU, K. **Anatomia de plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blücher, 1974.
- EVANS, J.R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts. **New Phytologist**, v. 143, n. 1, p. 93–104, 1999.
- EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. **Oecologia**, v. 78, n. 1, p. 9–19, 1989.
- FALSTER, D.S, WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, v.158, p. 509–525, 2003.
- FEDER, N.; O'BRIEN, T.P. Plant microtechnique: some principals and new methods. **American Journal of Botany**, Columbus, v.55, n.1, p.123-142, jan/1968.
- FERRAZ, C.L.DE; PIMENTA, I.S.M. Anatomia foliar de *Aspidosperma pyricollum* Muell. Arg. (Apocynaceae). **Bradea**, n.10, 1988.
- FERREIRA, Daniel Furtado. Sisvar: a Guide for its Bootstrap procedures in multiple comparisons. **Ciênc. agrotec.** [online]. 2014, v.38, n.2 [citado 2015-10-17], p. 109-112. Disponível em: ISSN 1413-7054.< <http://dx.doi.org/10.1590/S1413-70542014000200001>> Acesso em: 8 nov. 2016.
- FLORA BRASILIENSIS**, 1906. Disponível em: <<http://florabrasiliensis.cria.org.br>>. Acesso em: 15 mar. 2017.

FORZZA, R.C. et al. Introdução In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/downloads/vol1.pdf>. Acesso em: 10 nov. 2016.

FRANÇA, G.S.; STEHMANN, J.R. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma floresta altomontana no município de Camanducaia, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.27, n.1, p.19-30, jan/mar. 2004.

GENTRY, A.H. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forest. In: CHURCHILL, S.P. et al (Ed.) **Biodiversity and conservartion of neotropical montane forest**. New York: The New York Botanical Garden Press, p. 103-126, 1995.

GILL, D.E. Individual plants as genetics mosaics: ecological organisms versus evolutionary individuals, p. 321-343. In: **Plant ecology** (M.J. Crawley, ed.). Blackwell Scientific Publications, London, 1989.

GRATANI, L. Leaf and shoot growth dynamics of *Quercus ilex* L. **Acta Oecologica**, v. 17, n.1, p. 17–27, 1996.

GRATANI, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. **Advances in Botany**, v. 2014, p.17, 2014.

GRATANI, L.; FOTI, I. Estimating forest structure and shade tolerance of the species in a mixed deciduous broad-leaved forest in Abruzzo, Italy, **Annales Botanici Fennici**, v. 35, n. 2, p. 75–83, 1998.

GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees – Structure and Function**, v. 20, p. 549–558, 2006.

GRETHER, G.F. Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation. **American Naturalist**, v. 166, p. 115–123, 2005.

GUTSCHICK, V.P.; WIEGEL, F.W. Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass. **Am. Natur**, v. 132, p. 67-86, 1988.

HIROSE, T.; WERGER, M.J.A. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. **Oecologia**, v. 72, n. 4, p. 520–526, 1987.

HIKOSAKA, K. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. **Annals of Botany** , v.95, p.521–533, 2005.

HOWELL, C.J.; KELLY, D.; TURNBULL, M.H. Moa ghosts exorcised? New Zealand's divaricate shrubs avoid photoinhibition. **Functional Ecology**, v. 16, p.232–240. 2002.

HUNT, R et al. A modern tool for classical plant growth analysis. **Annals of Botany**, London, v. 90, p. 485-488, 2002.

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS APLICADAS. **Estado de Minas Gerais**: microrregiões do IBGE. Belo Horizonte: IGA, 2010. 1 Mapa.

JACOBS, J.F.; KOPER, G.J.M.; URSEM, W.N.J. UV protective coatings: a botanical approach. **Progress in Organic Coatings**, Lausanne, v. 58, n.2-3. P. 166-171. 2007.

JOLY, A.B. **Botânica**: introdução à taxonomia vegetal. 10.ed. São Paulo: Editora Nacional, v.4, 777p, 1991.

JOLY, A.B. **Botânica**: introdução à taxonomia vegetal. 12 ed. São Paulo: Imprensa Nacional, 1998.

KINOSHITA, L.S. (coord.) **Apocynaceae** In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Martins, S.E., Kirizawa, M., Giuliatti, A.M. (eds.) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Instituto de Botânica, São Paulo, vol. 4, p. 35-92, 2005.

KOPPEN, W.; GEIGER, R. **Klimate der Erde**. Gotha: Verlag Justus Perthes, 1928. 1Wall-Map. Disponível em: <<http://koeppen-geiger.vu-wien.ac.at/>> Acesso em: 02 abr. 2017.

KORNER, C. **Alpine plant life**: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2. ed. Springer- Verlag Berlin Heidelberg: New York. p. 344. 1999.

KORNER, C. The use of altitude in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v.22, n.11, p. 569-574, 2007.

KORNER, C.; COCHRANE, P.M. Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. **Oecologia**, v. 66, p.443 – 455, 1986.

KORNER, C et al. Functional morphology of mountain plants. **Flora**, v. 182, p. 353-383, 1989.

KRENTKOWSKI, F.L.; DUARTE, M.R. Morpho-anatomical analysis of *Aspidosperma olivaceum* and A.polyneuron, Apocynaceae. **Rev. Bras. Farmacogn. Braz. J. Pharmacogn.** v.22, n.5, Sep./Oct. 2012.

KUIPER, D.; KUIPER, P.J.C. Phenotypic plasticity in a physiological perspective. **Acta Oecologica Oecologia Plantarum**, v. 9, p. 43–59, 1988.

KUSTER, V. C.; CASTRO, S. A. B.; VALE, F. H. A.; Morphological and physiological responses of three plant species occurring in distinct altitudes in the Neotropical savannah. **Brazilian Journal of Botany**, v. 39, n.4, p.1039–1049, 2016.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Editora RiMa, 2006. 531p.

LINO, C. Textos de divulgação. **Brasil o país da Mata Atlântica**. CN-RBMA. 2002.

LINO, C.F; DIAS, H.. **Águas e florestas da mata atlântica: por uma gestão integrada**. São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, 2003. 132p. (Caderno da

- Reserva da Biosfera da Mata Atlântica : série políticas públicas, 27). Disponível em: <http://www.cprh.pe.gov.br/rbma/downloads/CadernosRB/n27.pdf>. Acesso em: 21 mar. 2017.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 2.ed. São Paulo: Instituto Plantarum, 352.p, 1998.
- LUTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer-Verlag, Berlim, 1997.
- MARTINS, L.; CAVARARO, R. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**: Sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos. Manuais técnicos em geociências nº1. 2. ed. Rio de Janeiro: IBGE, 2012. Disponível em: <https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/livros/liv63011.pdf>> Acesso em: 10 fev. 2017.
- MCCLENDON, J.H.; MCMILLEN, G.G. The control of leaf morphology and the tolerance of shade by woody plants, **Botanical Gazette**, v. 143, n.1, p.79–83, 1982.
- MEIR, P et al. Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. **Plant, Cell & Environment**, v.25, p.343–357, 2002.
- METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, v. 01, 1979.
- METCALFE, C.R. CHALK, L. **Anatomy of dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press. 1988.
- MORAIS, H. et al. Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of Pigeonpea (*Cajanus cajan*). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v.47, n.6, p.863-871, 2004.
- MOREL, J.D. **Relações entre vegetação arbórea e variáveis ambientais ao longo do gradiente altitudinal de uma floresta Montana de Minas Gerais**. 2014. 125p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras 2014.
- NAVAS, M-L.; GARNIER, E. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability, **Acta Oecologica**, v. 23, n. 6, p. 375–383, 2002.
- NICOTRA, A.B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends Plant Sci**, v.15, p. 684-692, 2010.
- NIINEMETS, U.; TENHUNEN, J.D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. **Plant, Cell & Environment**, v.20, p. 845–866, 1997.
- NIINEMETS, U., VALLADARES, F. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. **Plant Biology**, v. 6, n. 3, p. 254–268, 2004.

OHASHI, M.; OKI, T. Ellipticine and related anticancer agents. **Expert Opin Ther Pat** 6, p. 1285-1294, 1996.

OLIVEIRA, A.J.B. **Estudo de seis espécies do gênero *Aspidosperma* utilizando GC, GC/MS e HPLC: análise qualitativa e quantitativa.** Teste autobiográfico; cultura de tecidos e células vegetais e rota de preparação de compostos diméricos ramiflorina A e ramiflorina B. 1999. 371p. Tese (Doutorado em Química Orgânica) Instituto de Química, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1999.

OLIVEIRA FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, Washington, v.32, n.4b, p.793-810, 2000.

OLIVEIRA, V.B et al. Atividade biológica e alcalóides indólicos do gênero *Aspidosperma* (Apocynaceae): uma revisão. **Rev. Bras. Pl. Med.**, Botucatu, v.11, n.1, p.92-99, 2009.

PARIDARI, I.C et al. Leaf macro and micro-morphological altitudinal variability *Carpinus betulus* in the Hyrcanian forest (Iran). **Journal of Forestry Research**, v.24, n.2, p. 301-307, 2013.

PEREIRA, M.M. et al. Alcalóides indólicos isolados de espécies do gênero *Aspidosperma* (Apocynaceae). **Química Nova**, v. 30, p. 970-983, 2007.

PRICE, T. D.; QVARNSTROM, A.; IRWIN, D.E. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 270, p.1433– 1440, 2003.

RAJSNEROVÁ, P. et al. Morphological, biochemical and physiological traits of upper and lower canopy leaves of European beech tend to converge with increasing altitude. **Tree Physiology**, v.00, p. 1–14, 2015.

READ, Q.D et al. Climate change and species range shifts. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. **Funct Ecol**, v. 28:37, p.45, 2014.

REIS, A.R.S.; POTIGUARA, R.C.V.; REIS, L.P. Anatomia foliar de *Aspidosperma Mart & Zucc* (Apocynaceae). **Enciclopédia Biosfera**. Centro Científico Conhecer. Goiânia, v.9, n.17, p. 3206, 2013.

REN, J et al. Growth and physiological responses to supplemental UV-B radiation of two contrasting poplar species. **Tree Physiology**, v. 26, p. 665–672, 2006.

RICHTER, M. Tropical mountain forests: distribution and general features. In: GRADSTEIN, S.R.; HOMEIER, J.; GANSERT, D. **The tropical mountain forest: patterns and processes in a biodiversity hotspot: volume 2.** Gottingen: Universitaitverlag Gottingen, 2008. Cap. 1, p. 7-24.

ROBSON, T. M.; APHALO, P. J. Species-specific effect of UV-B radiation on the temporal pattern of leaf growth. **Physiologia Plantarum**, v. 144, p. 146–160, 2012.

- RODERICK, M.L.; BERRY, S.L.; NOBLE, I.R. A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. **Functional Ecology**, v.14, n.4, p. 423–437, 2000.
- ROSSATO, D. R.; KOLB, R. M. *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botanica Brasílica**, Porto Alegre, v. 24, n. 3, p. 133-149, 2012.
- SACK et al. How strong is intracanopy leaf plasticity in temperate deciduous trees? **American Journal of Botany**, v. 93, n. 6, p. 829–839, 2006.
- SCREMIN-DIAS, E. Anatomia ecológica de espécies nativas: relação entre o ambiente e a estrutura é casual ou adaptativa. In BARBOSA, L. M; SANTOS JR., N. A. dos. **A botânica no Brasil: Pesquisa, ensino e políticas públicas ambientais**, p. 384-388, 2007.
- SCHEINER, S. M.; GOODNIGHT, C.J. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. **Evolution**, v. 38, p 845–855, 1984.
- SCHLICHTING, C.D.; PIGLIUCCI, M. **Phenotypic evolution: a reaction norm perspective**. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1998.
- SHEPHERD, T. GRIFFITHS, D.W. The effects of stress on plant cuticular waxes. **New Phytologist**, Cambridge, v.171, n.3, p. 469-499, 2006.
- SILVA et al. Influência da altitude na plasticidade foliar de *Clusia obdeltifolia* Bittrich (Clusiaceae). **Revista Nordestina de Biologia**, v.23, n.1, p.29-48, 2014.
- SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. **Acta Botânica Brasílica**, v. 19, n.1, 2005.
- SONG, L.L et al. Adaptive characteristics of grassland community structure and leaf traits along an altitudinal gradient on a subtropical mountain in Chongqing, China. **Plant Ecol** v.213, p.89–101, 2012.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005.
- SULTAN, S.E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. **Evolutionary Biology**, v. 21, p. 127–178, 1987.
- TANEDA, H et al. Altitudinal changes in leaf hydraulic conductance across five *Rhododendron* species in eastern Nepal. **Tree Physiology**, v. 36, p.1272–1282, 2016.
- UNESCO. International classification and mapping of vegetation, Series 6, **Ecology and conservation**. Paris, France: United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, 1973, 32 p.
- VALLADARES, F et al. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? **New Phytologist**, vol. 148, n.1, p. 79–91, 2000a.

- VALLADARES, F et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. **Ecology**, Ithaca, v.81, p.1925-1936, 2000b.
- VALLADARES, F et al. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? **New Phytologist**, v. 156, p. 457–46, 2002.
- VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- VERDAGUER, D et al. Photomorphogenic effects of UVB and UVA radiation on leaves of six Mediterranean sclerophyllous woody species subjected to two different watering regimes at the seedling stage. **Environmental and Experimental Botany**, v. 79, p. 66– 75, 2012.
- VICENTINI, A.; OLIVEIRA, A.A. Apocynaceae e Asclepiadaceae. In: \_\_\_\_\_. **Flora da reserva Ducke**: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. Manaus: INPA – DFID, 1999. v.2, p.568-81, 1999.
- VIA, S. The evolution of phenotypic plasticity: what do we really know? In: Real LA, ed. **Ecological genetics**. Princeton, NJ: Princeton University Press, p. 35–85, 1994.
- VIA, S.; LANDE, R. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: effects of genotype environment interaction. **Genetical Research**, v. 49, n. 2, p.147–156, 1987.
- VIA, S et al. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy, **Trends in Ecology and Evolution**, v. 10, n 5, p. 212–217, 1995.
- VIEIRA, R.C.; GOMES, D.M.S. Superfície da lâmina foliar de *Psychotria muda* (Cham &Schltdl). Wawra. *P. leiocarpa* Cham & Schltdl., *P. stenocalyx* Mull. Arg e *P. terminervis* Mull Arg . (Rubiaceae). **Acta Botânica Brasileira**. Porto Alegre, v. 9, n.2, p. 263-270, dez. 1995.
- VOLTAN, R.B.Q. et al. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Londrina, v.4, n.2, p.99-105, 1992.
- WEAVER, P.L. The Colorado and Dwarf Forests of Puerto Rico's Luquillo Mountains. In: LUGO, A.E.; LOWE, C. (Ed). **Tropical forests: management and ecology: volume 112**. New York: Springer-Verlag, 1995, p.109-141.
- WEBSTER, G.L. The panorama of neotropical cloud forests. In: CHURCHILL, S.P. et al. (Ed). **Biodiversity and conservation of neotropical montane forest**. New York: The New York Botanical Garden Press, 1995, p. 53-77.
- WERKER, E. Trichome diversity and development. **Adv. Bot. Res**, v.31, p. 1-35. 2000.

WYKA, T.P et al. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species, **Oecologia**, v.170, p. 11–24, 2012.

YOUSEFAZADEH, H et al. Morphological plasticity of *Parrotia persica* leaves in eastern Hyrcanian forests (Iran) is related to altitude. **Nordic Journal of Botany**, v. 28, p. 344-349, 2010.

ZUNZUNEGUI, M et al. Seasonal physiological plasticity and recovery capacity after summer stress in Mediterranean scrub communities. **Plant Ecology**, v. 212, n.1, pp. 127–142, 2011.