



ELIAS ROMA DA SILVA

***Eremanthus sp.*: CARACTERIZAÇÃO FUNCIONAL E
ESTRUTURAL DE PLANTAS JOVENS SOB VARIAÇÕES
NA DISPONIBILIDADE HÍDRICA E DE RADIAÇÃO.**

**LAVRAS-MG
2023**

ELIAS ROMA DA SILVA

***Eremanthus sp.*: CARACTERIZAÇÃO FUNCIONAL E ESTRUTURAL DE
PLANTAS JOVENS SOB VARIAÇÕES NA DISPONIBILIDADE HÍDRICA E DE
RADIÇÃO.**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do Programa de Pós-
graduação em Botânica Aplicada, área de concentração
em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de
Doutor.

Profa. Dra. Marinês Ferreira Pires Lira
Orientadora
Prof. Dr. Jean Marcel S. Lira
Coorientador

**LAVRAS-MG
2023**

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

da Silva, Elias Roma.

Eremanthus sp.: Caracterização funcional e estrutural de plantas jovens sob variações na disponibilidade hídrica e de radiação / Elias Roma da Silva. - 2023.

99 p.

Orientador(a): Marinês Ferreira Pires Lira.

Coorientador(a): Jean Marcel Souza Lira.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Anatomia foliar. 2. Asteraceae. 3. Candeia. I. Lira, Marinês Ferreira Pires. II. Lira, Jean Marcel Souza. III. Título.

ELIAS ROMA DA SILVA

***Eremanthus sp.*: CARACTERIZAÇÃO FUNCIONAL E ESTRUTURAL DE
PLANTAS JOVENS SOB VARIAÇÕES NA DISPONIBILIDADE HÍDRICA E DE
RADIÇÃO.**

***Eremanthus sp.*: FUNCTIONAL AND STRUCTURAL CHARACTERIZATION OF
YOUNG PLANTS UNDER VARIATIONS IN WATER AND RADIATION
AVAILABILITY.**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do Programa de Pós-
graduação em Botânica Aplicada, área de concentração
em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de
Doutor.

Aprovada em 27\02\2023

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro (UFLA)

Prof. Dr. Thiago Corrêa de Souza (UNIFAL)

Profa. Dra. Nathalle Cristine Alencar Fagundes (UEMG)

Profa. Dra. Daniele Maria Marques (UNIFAL)

Profa. Dra. Marinês Ferreira Pires Lira

Orientadora

Prof. Dr. Jean Marcel S. Lira

Coorientador

LAVRAS-MG

2023

*A toda minha família pelo apoio incondicional,
em todas as etapas da minha vida.*

Dedico!

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, pela minha vida e por ser minha luz e fonte de fé para eu lutar por todos os meus sonhos.

A CAPES, pelo apoio financeiro concedido.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada pela oportunidade de realização de meu doutorado.

Aos meus amigos e colegas que de Lavras e em especial do curso de Botânica Aplicada, pelos conhecimentos em que pude conceder e receber, e que veio a somar para o aprendizado da pessoa e do profissional em que me tornei.

A todos os Professores do Programa de Pós-graduação em Botânica Aplicada, por todo apoio e ajuda em tudo que precisei e pelos inúmeros aprendizados e conhecimentos, dentro e fora da sala de aula.

Aos professores e técnicos administrativos do Laboratório de Sementes florestais, Horto florestal e do setor de Cultura de Tecidos, por apoio e disponibilização de equipamento e espaço para o desenvolvimento do meu projeto.

Ao meu coorientador Prof. Jean Marcel Sousa Lira, que desde os trabalhos de pesquisa do Mestrado, tem sido um grande parceiro de trabalho, contribuindo e auxiliando no projeto de pesquisa.

A minha orientadora Marinês Ferreira Pires Lira, por todo apoio e auxílio em tudo que precisei, e claro, por todo e valioso ensinamento e por ter me inspirado e incentivado aos estudos de anatomia e fisiologia vegetal em que tanto me apaixonei e sou eternamente grato pela linda trajetória da minha vida acadêmica de pós-graduação. Muito obrigado!

A minha mãe Ângela Maria, por todo amor, apoio e sempre me incentivar aos estudos. Ao meu Tio Marcos, pelo carinho e por toda força de fé sempre depositado em mim. Ao meu pai João Carlos, que mesmo não estando mais nesse plano terrestre, sei que torce por mim, pois sempre me incentivou e me mostrou a importância dos estudos. E aos demais familiares por todo amor e carinho, pela força e apoio que sempre recebi!

E aos meus amigos de Inconfidentes-MG e meu namorado Rubens, pelos conselhos, ensinamentos, pela força, companheirismo, motivação que sempre me deram, e pelos bons momentos vividos!

“Aprendi que as oportunidades da vida nunca são perdidas, o aprendizado é sempre somado na conta do nosso saber.” (Elias Roma da Silva)

RESUMO

Eremanthus Less. (Asteraceae) abrange espécies arbustivas e arbóreas conhecidas, popularmente, por “candeia”, sendo que três, *Eremanthus erythroppapus*, *E. incanus* e *E. glomerulatus*, possuem grande representatividade no Estado de Minas Gerais. Porém, estas espécies de “candeia” possuem características estruturais muito semelhantes, sendo difícil a diferenciação em campo. Além disso, *E. incanus* ocorre em diversas formações do bioma Cerrado como matas de encosta, Cerrado *sensu stricto*, Campos Rupestre, entre outras. Nesta variação fitofisionômica há diferentes gradientes ambientais, como nos recursos hídricos do solo e na radiação, por exemplo, podendo interferir no desenvolvimento da espécie. Nesse contexto, a tese está dividida em três capítulos. No primeiro, há uma revisão bibliográfica sobre o tema. No segundo, há um trabalho com o objetivo de caracterizar a morfologia interna e externa das destas espécies de “candeia” a fim de facilitar a sua identificação. Foram realizadas análises anatômicas, histoquímicas e ultraestruturais da superfície foliar, além de análises da morfologia externa das folhas, sendo as características observadas avaliadas de forma qualitativa e comparativa. Como resultado, observou-se que a maior diferenciação entre as três espécies foi possível por meio das características morfológicas externas. Os caracteres mais representativos foram utilizados para elaboração de uma chave dicotômica. Assim, os caracteres morfológicos como a forma, consistência, coloração do indumento e pecíolo das folhas são os mais adequados para diferenciação das três espécies de “candeia” estudadas. No terceiro, há um trabalho com o objetivo de analisar as variações das características estruturais e funcionais das folhas e raízes de plantas jovens de *Eremanthus incanus* em diferentes condições de disponibilidade hídrica e de intensidade de radiação. Para isso, foi realizado experimento em casa de vegetação com *E. incanus* plantados em vasos de plástico, com substrato de terra de subsolo peneirada e casca de arroz carbonizada (3:1), mais a adição de superfosfato simples e cloreto de potássio. O experimento teve 4 tratamentos, com 10 repetições cada: T1 - 100% H₂O e 100% Luz; T2 - 100% H₂O e 50% Luz; T3 - 50% H₂O e 100% Luz e T4 - 50% H₂O e 50% Luz. Foram realizadas as seguintes análises: anatomia foliar e radicular (estrutura primária e secundária), trocas gasosas e análise de crescimento. Na folha, as espessuras da cutícula, do parênquima paliádico e esponjoso, do limbo e da camada de tricomas, a densidade estomática na face adaxial e as áreas dos tecidos vasculares na nervura central foram afetadas pelos tratamentos. Na raiz, apenas a estrutura primária apresentou modificações, sendo na espessura da epiderme, córtex e endoderme, e no Índice de Vulnerabilidade de Carlquist. Todas as variáveis de trocas gasosas e de crescimento foram influenciadas pelas condições experimentais. Assim, foi possível estabelecer algumas correlações entre variáveis estruturais e funcionais que podem favorecer o melhor crescimento das plantas, sendo a fotossíntese e a densidade estomática as variáveis com maior plasticidade. Ao final deste trabalho, obtemos uma chave dicotômica para a melhor identificação das espécies de “candeia” e compreendemos melhor como *E. incanus* se ajusta as variações de radiação e disponibilidade hídrica.

Palavras-chave: Anatomia foliar. Asteraceae. Candeia. Cerrado. Trocas gasosas.

ABSTRACT

Eremanthus Less. (Asteraceae) comprises shrub and tree species popularly known as “candeia”, three of which, *Eremanthus erythropappus*, *E. incanus* and *E. glomerulatus*, are highly representative in the State of Minas Gerais. However, these “candeia” species have very similar structural characteristics, making it difficult to differentiate in the field. In addition, *E. incanus* occurs in several formations of the Cerrado biome, such as hillside forests, Cerrado *sensu stricto*, Campo Rupestre, among others. In this phytophysiognomic variation there are different environmental gradients, such as soil water resources and radiation, for example, which may interfere with the development of the species. In this context, the thesis is divided into three chapters. In the first, there is a bibliographic review on the subject. In the second, there is a work with the objective of characterizing the internal and external morphology of these species of “candeia” to facilitate their identification. Anatomical, histochemical and ultrastructural analyzes of the leaf surface were carried out, in addition to analyzes of the external morphology of the leaves, with the observed characteristics evaluated in a qualitative and comparative way. As a result, it was observed that the greatest differentiation between the three species was possible through the external morphological characteristics. The most representative characters were used to create a dichotomous key. Thus, morphological characters such as shape, consistency, color of the indument and leaf petiole are the most suitable for differentiating the three species of “candeia” studied. In the third, there is a work with the objective of analyzing the variations of the structural and functional characteristics of the leaves and roots of young plants of *Eremanthus incanus* under different conditions of water availability and radiation intensity. For this, an experiment was carried out in a greenhouse with *E. incanus* planted in plastic pots, with a substrate of sieved subsoil soil and carbonized rice husks (3:1), plus the addition of simple superphosphate and potassium chloride. The experiment had 4 treatments, with 10 repetitions each: T1 - 100% H₂O and 100% Light; T2 - 100% H₂O and 50% Light; T3 - 50% H₂O and 100% Light and T4 - 50% H₂O and 50% Light. The following analyzes were performed: leaf and root anatomy (primary and secondary structure), gas exchange and growth analysis. In the leaf, the thickness of the cuticle, the palisade and spongy parenchyma, the blade and the trichome layer, the stomatal density on the adaxial face and the areas of vascular tissues in the midrib were affected by the treatments. In the root, only the primary structure showed modifications, namely in the thickness of the epidermis, cortex, and endodermis, and in the Carlquist Vulnerability Index. All gas exchange and growth variables were influenced by experimental conditions. Thus, it was possible to establish some correlations between structural and functional variables that may favor better plant growth, with photosynthesis and stomatal density being the variables with greater plasticity. At the end of this work, we obtain a dichotomous key for better identification of “candeia” species and better understand how *E. incanus* adjusts to variations in radiation and water availability.

Key words: Asteraceae. Candeia. Cerrado. Leaf anatomy. Gas exchange.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1** - Localização das duas áreas de coleta: Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (Poço Bonito) e Reserva do Boqueirão (Boqueirão). Barra de escala: 200m. Fonte: Google Maps.....31
- Figura 2** - Características morfológicas externas das folhas de *E. erythroppapus* (A – F), *E. incanus* (G – M), *E. glomerulatus* (N – S). Folha inteira (A, G e N); Pecíolo (B, H e O); Base da folha (C, I e P); Ápice da folha (D, J e Q); Face adaxial da folha (E, L e R); Face abaxial da folha (F, M e S).....36
- Figura 3** - Secções transversais das folhas de *E. erythroppapus* (A, D e G), *E. incanus* (B, E e H), *E. glomerulatus* (C, F e I). Secção transversal do mesofilo (A – C); Secção transversal da nervura central (D – I). EpAd = Epiderme Adaxial; EpAb = Epiderme Abaxial; PP = Parênquima paliçádico; PE = Parênquima esponjoso; FV = Feive vascular; Est = Estômato; Tt = Tricoma tector; Col = Colênquima; Esc = Esclereídeo. Barras de escala: 100µm.....38
- Figura 4** - Eletromicrografia das folhas de *E. erythroppapus* (A, D e E), *E. incanus* (B e F), *E. glomerulatus* (C e G). Face adaxial da folha (A – C); Face abaxial da folha (D, F e G); Detalhe do tricoma tector em forma de bexiga (E). Tg = Tricoma glândular; Tt = Tricoma tector.....40
- Figura 5** - Sementeira mostrando a germinação de *Eremanthus incanus* no viveiro de mudas sob condição de temperatura controlada.....50
- Figura 6** - Experimento em casa de vegetação sob temperatura controlada. A – Tratamento 1 (T1): 100% H₂O e 100% Luz (controle); B - Tratamento 2 (T2): 100% H₂O e 50% Luz; C - Tratamento 3 (T3): 50% H₂O e 100% Luz; D - Tratamento 4 (T4): 50% H₂O e 50% Luz.....51
- Figura 7** - Lâmina das folhas de *Eremanthus incanus*, em secção transversal, submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. A- 100% H₂O e 100% Luz; B- 100% H₂O e 50% Luz; C- 50% H₂O e 100% Luz; D- 50% H₂O e 50% Luz. pp: Parênquima paliçádico; pe: Parênquima esponjoso; epada: Epiderme adaxial; epaba: Epiderme abaxial Barras; 100µm.....55
- Figura 8** - Superfície abaxial das folhas de *Eremanthus incanus* submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. A- 100% H₂O e 100% Luz; B- 100% H₂O e 50%

Luz; C- 50% H₂O e 100% Luz; D- 50% H₂O e 50% Luz. est: Estômato. Barras; 100µm.....56

Figura 9 - Nervura central das folhas de *Eremanthus incanus*, em secção transversal, submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. A- 100% H₂O e 100% Luz; B- 100% H₂O e 50% Luz; C- 50% H₂O e 100% Luz; D- 50% H₂O e 50% Luz. pf: Parênquima fundamental; FV: Feixe vascular; Barras; 100µm.....57

Figura 10 - Superfície adaxial das folhas de *Eremanthus incanus* submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. A- 100% H₂O e 100% Luz; B- 100% H₂O e 50% Luz; C- 50% H₂O e 100% Luz; D- 50% H₂O e 50% Luz. est: Estômato. Barras; 100µm.....58

Figura 11 - Características anatômicas dos tecidos foliares de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A – Espessura da cutícula; B- Espessura do parênquima paliçádico; C- Espessura do parênquima esponjoso; D- Espessura do limbo foliar; e E- Espessura da camada de tricomas.....59

Figura 12 - Parâmetros de crescimento de plantas jovens de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A- Altura das plantas; B- Comprimento da parte aérea; C- Comprimento da raiz; D- Massa seca das folhas; E- Massa seca da raiz; F- Massa seca total das plantas; G- Razão raiz/parte aérea.....60

Figura 13: - Características anatômicas dos tecidos vasculares das folhas de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A- Área de xilema; B- Área de floema.....60

Figura 14 - Raiz em estrutura primária de *Eremanthus incanus*, em secção transversal, submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. A- 100% H₂O e 100% Luz; B- 100% H₂O e 50% Luz; C- 50% H₂O e 100% Luz; D- 50% H₂O e 50% Luz. ep: Epiderme; Pc: Parênquima cortical; en: Endoderme; Xp: Xilema primário; F: Floema. Barras; 100µm.....61

Figura 15 - Características anatômicas dos tecidos radiculares de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A- Espessura da epiderme; B- Espessura do córtex; C- Espessura da endoderme; D- Índice de vulnerabilidade de Carlquist.....62

Figura 16 - Características de trocas gasosas dos tecidos foliares de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A- Carbono intercelular; B-

Condutância estomática; C- Fotossíntese; D- Transpiração; E- Clorofila; F- Eficiência do uso da água.....63

Figura 17 - Parâmetros de crescimento de plantas jovens de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A- Altura das plantas; B- Comprimento da parte aérea; C- Comprimento da raiz; D- Massa seca das folhas; E- Massa seca da raiz; F- Massa seca total das plantas; G- Razão raiz/parte aérea.....65

Figura 18 - Parâmetros de crescimento de plantas jovens de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A- Área foliar; B- Área foliar específica; C- Fração de peso foliar; D- Razão de área foliar; E- Taxa assimilatória líquida; F- Taxa de crescimento relativo.....66

Figura 19 - Matriz de correlação entre variáveis anatômicas foliares e de trocas gasosas (A), entre trocas gasosas e parâmetros de crescimento (B) e entre variáveis anatômicas foliares e Área foliar específica de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar.....67

Figura 20 - Índice de plasticidade de distância relativa de plantas jovens de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. A- RDPI das variáveis anatômicas foliares; B- RDPI das variáveis de trocas gasosas; C- RDPI de parâmetros de crescimento.....69

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Teste histoquímico nas folhas de <i>E. erythroppapus</i> , <i>E. incanus</i> e <i>E. glomerulatus</i> . N = Negativo; P = Positivo.....	41
---	----

SUMÁRIO

CAPÍTULO I

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	16
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	17
2.1 O gênero <i>Eremanthus</i> Less. (Asteraceae).....	17
2.2 Características das espécies vegetais do Cerrado em função da radiação e disponibilidade hídrica.....	20
3 REFERÊNCIAS.....	23

CAPÍTULO II - Caracterização estrutural da folha de três espécies de Candeia, ocorrentes em Minas Gerais, Brasil.....

RESUMO.....	28
1 INTRODUÇÃO.....	28
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	29
2.1 Área de estudo e material botânico.....	29
2.2 Análise morfológica externa.....	31
2.3 Análises anatômica e histoquímica.....	32
2.4 Análise Ultraestrutural.....	32
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	33
3.1 Análise da morfologia externa das folhas.....	33
3.2 Análise anatômica, ultraestrutural e histoquímica das folhas.....	37
4 CONCLUSÃO.....	41
REFERÊNCIAS.....	42

CAPÍTULO III - Modificações estruturais e funcionais em *Eremanthus incanus* (less.) less. (Asteraceae) sob diferentes condições de disponibilidade hídrica e radiação solar.....

RESUMO.....	47
1 INTRODUÇÃO.....	48
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	48
2.1 Coleta do material botânico e obtenção das sementes.....	48
2.2 Delineamento do experimento.....	49
2.3 Análise da Anatomia.....	52
2.4 Análise de trocas gasosas e clorofila.....	53
2.5 Análise de Crescimento.....	53
2.6 Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI).....	53
2.7 Análises estatísticas.....	54
3 RESULTADOS.....	54
3.1 Análises de estrutura anatômica das folhas.....	54
3.2 Análises da estrutura anatômica das raízes.....	61
3.3 Análises de Trocas gasosas.....	63
3.4 Análise de Crescimento.....	64
3.5 Correlação entre variáveis estruturais e funcionais.....	67
3.6 Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI).....	68
4 DISCUSSÃO.....	69

5 CONCLUSÃO.....	72
REFERÊNCIAS.....	74
ANEXO.....	77

CAPITULO 1.

INTRODUÇÃO GERAL

O gênero *Eremanthus* Less. possui espécies arbustivas e arbóreas chamadas vulgarmente de “candeias”, e tem uma grande representatividade em número de indivíduos em três espécies distintas como *E. erythropappus* (DC.) Macleish, *E. incanus* (Less.) Less. e *E. glomerulatus* Less., sendo que *E. erythropappus* e *E. incanus* são de maior importância econômica e de maior ocorrência em Minas Gerais (RIBEIRO, et al. 2010). A morfologia destas espécies é bastante similar, sendo difícil reconhecer cada espécie separadamente em campo, devido às características peculiares das flores que são menores que um centímetro e estão arranjadas em inflorescências (SCOLFORO et al. 2002). Devido à importância econômica das “candeias” e a dificuldade de identificação de cada espécie em campo, se mostra necessário outras formas e ferramentas que facilitam a identificação dessas espécies utilizando características vegetativas.

Além da necessidade de caracterização estrutural dessas espécies, entender como é seu comportamento no ambiente natural de ocorrência pode favorecer o cultivo e exploração sustentável e a preservação das populações nativas. No caso de *Eremanthus incanus*, trata-se de uma espécie endêmica do Brasil e amplamente distribuída em várias fitofisionomias da vegetação do Cerrado (RIBEIRO et al. 2010). É uma espécie heliófita e, portanto, ocorre geralmente nas bordas de florestas de galeria, em formações abertas de Cerrado *stricto sensu* e até mesmo em maiores altitudes nos Campo Rupestres (MEIRA JUNIOR et al. 2017).

A ocorrência de *E. incanus* em diferentes ambientes indica que essa espécie possui mecanismos de adaptação para sobreviver em diferentes condições ambientais de cada fitofisionomia do Cerrado (VALLADARES et al., 2002). Nesse sentido, trabalhos relacionados à anatomia foliar e trocas gasosas bem como o estudo de análise de crescimento da planta, têm contribuído para entender como espécies que ocorrem em diferentes ambientes se ajustam para sobreviver em condições ambientais heterogêneas, bem como para promover a conservação da espécie.

Estudando indivíduos adultos em diferentes ambientes do Cerrado observamos uma variação intraespecífica das características foliares desta espécie. Modificações anatômicas como a maior espessura da epiderme na face adaxial e maior quantidade de tricomas na face abaxial da folha, favoreceu uma maior assimilação de CO₂, maior eficiência no uso da água, e

menor transpiração da folha de *E. incanus* em ambiente de Cerrado *stricto sensu* (Dados em publicação). No entanto, não conseguimos concluir quais fatores ambientais tem maior influência nas modificações anatômicas e de trocas gasosas em *E. incanus*. Acreditamos que os fatores radiação e disponibilidade hídrica no solo tem maior influência na modificação estrutural e fisiológica para que essa espécie consiga sobreviver nos diferentes ambientes do Cerrado.

Assim, a tese está dividida em 3 capítulos: (i) capítulo I, apresentando o referencial teórico deste estudo; (ii) capítulo 2, com o objetivo de caracterizar a anatomia e morfologia externa de três espécies de “candeia” a fim de facilitar a sua identificação; e (iii) capítulo 3, com o objetivo de analisar as variações das características estruturais e de funcionamento das folhas e raízes de plantas jovens de *Eremanthus incanus* em diferentes condições de disponibilidade hídrica e de intensidade de radiação.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O gênero *Eremanthus* Less. (Asteraceae)

Asteraceae Bercht. & J. Presl é a família de angiospermas com maior diversidade de espécies, com cerca de 1600-1700 gêneros e cerca de 24.000 espécies, sendo que no Brasil são registrados 288 gêneros e 2.087 espécies, e esta família corresponde aproximadamente a 10% da flora mundial (NAKAJIMA, 2000; FUNK et al., 2009; REIS, 2015). É uma família cosmopolita, habitando grande parte do mundo todo, exceto a Antártida (FUNK et al., 2009).

A família Asteraceae é monofilética, sustentada por características morfológicas como inflorescência em capítulo cujas flores sésseis estão inseridas no receptáculo floral, tendo brácteas formando o involúcro, o ovário bicarpelar e ínfero, com um óvulo basal, estilete bífido, anteras sinânteras e o cálice altamente modificado em papilhos que está envolvido no sucesso evolutivo e dispersão de suas espécies (SOARES, 2012; ROQUE e BAUTISTA, 2008).

Podem ser ervas, lianas, arbustos e raramente árvores e arvoretas e ocupam diversos habitats, ocorrendo mais frequentemente em fisionomias campestres, ambientes montanhosos, sendo menos frequente em ambientes florestais (NAKAJIMA e SEMIR, 2001; KEELEY & ROBINSON, 2009; SILVA et al., 2014; REIS et al. 2015).

Tradicionalmente a família Asteraceae é dividida em 11 subfamílias e 35 tribos (FUNK et al., 2009). A tribo Vernoniae Cass. é uma tribo pantropical da subfamília Cichorioideae, e possui 21 subtribos, cerca de 180 gêneros e mais de 1.700 espécies, distribuídas na América, Ásia e África (SOARES, 2012). Os gêneros americanos estão agrupados em 10 subtribos, e são diferenciados pelo grão de pólen, número de flores, compostos químicos e número cromossômico (ROBINSON, 1999; DEMATTEIS, 2003, 2009). No Brasil a tribo apresenta cerca de 650 espécies distribuídas em 52 gêneros e 14 subtribos baseados por características morfológicas e moleculares (ROBINSON, 1999).

O gênero neotropical *Eremanthus* Less. possui espécies arbustivas e arbóreas chamadas vulgarmente de “candeias”, e tem uma grande representatividade em número de indivíduos em três espécies distintas como *E. erythropappus* (DC.) Macleish, *E. incanus* (Less.) Less. e *E. glomerulatus* Less., sendo que *E. erythropappus* e *E. incanus* são de maior importância econômica e de maior ocorrência em Minas Gerais (RIBEIRO, et al., 2010). As candeias estão submetidas à constante pressão exploratória, devido à boa qualidade da composição de seus óleos essenciais, que se destaca como componente principal, o α -bisabolol, que possui propriedades antibacterianas, antimicóticas e dermatológicas (JUNIOR et al., 2017). Além disso, possuem importância econômica devido à grande resistência, durabilidade e valor energético de sua madeira, sendo seus caules muito utilizados para diversos fins, como mourões de cerca, esteios, lenha de ótima qualidade, carvão vegetal, tacos, vigas, etc. (De Oliveira Mori, Mori & Mendes, 2010; Alves & Loeuille, 2022). Com isso, espécies de *Eremanthus*, assim como outros grupos de ocorrência no Cerrado, começam a ser consideradas como ameaçadas. Alves & Loeuille (2022), afirmam que 15 espécies de *Eremanthus* estudadas foram classificadas como Ameaçadas e Vulneráveis de acordo com os critérios da IUCN, apresentando áreas muito reduzidas de adequação ambiental projetadas no futuro e um baixo percentual de espécies em áreas protegidas, que podem influenciar possíveis extinções de espécies do gênero.

A morfologia destas espécies de “candeia” é bastante similar, sendo difícil reconhecer cada espécie separadamente em campo. Em geral, essas espécies possuem folhas simples sem estípula, alternas e aveludadas devido à grande quantidade de tricomas nas folhas (Dutra, Ferraz, Pimenta, & Sousa, 2010). As flores são muito pequenas (menores que um centímetro) e estão arrançadas em inflorescências com capítulos róseos a púrpuro, e os frutos são pequenos aquênios duros e secos, sendo que o período de floração é de maio a agosto, e o período de frutificação é de agosto a outubro (Scolforo, Oliveira, Davide, Mello & Acerbi Junior, 2002).

Eremanthus erythropappus (DC.) MacLeish é uma espécie arbórea do grupo ecológico das pioneiras, ocorrendo em áreas abertas e de pastagens nos estados do Rio de Janeiro, Bahia e Minas Gerais. Em Minas Gerais a espécie é encontrada em regiões montanhosas de solos pedregosos e de altitudes que variam de 700-1200m, (CETEC, 1994). No ambiente natural de ocorrência, a espécie apresenta árvores pequenas, com altura que pode atingir até 6m e diâmetro de tronco em torno de 50cm (SCOLFORO et al., 2002).

Possuem folhas alternas ou fasciculadas e a lâmina foliar com epiderme uniestratificada, revestida por cutícula delgada e lisa e mesofilo dorsiventral. Em ambas as faces da epiderme, ocorrem estômatos predominantemente anomocíticos e tricomas glandulares inseridos em depressões. Na face abaxial observam-se numerosos tricomas tectores. O parênquima paliçádico é uniestratificado e o parênquima voltado para a face abaxial é formado por três a cinco camadas de células com disposição compacta (DUTRA et al., 2010)

Eremanthus incanus (Less.) Less. é uma espécie endêmica do Brasil e encontra-se nos domínios fitogeográficos da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica, e sua área de ocorrência está restrita nos estados da Bahia e Minas Gerais (FLORA DO BRASIL, 2023). Essa espécie se desenvolve muito bem em formações campestres e também em formações menos densa de florestas, pois é uma espécie heliófila que necessita da exposição à luz solar (JUNIOR et al., 2017).

As folhas de *E. incanus* apresentaram epiderme unisseriada sendo revestida externamente em ambas as faces por uma camada de cutícula delgada. Há estômatos nas duas faces da folha podendo ser classificadas como anfihipoestomáticas. Há também a presença de uma espessa e densa camada de tricomas tectores em formato de T e glandulares na face abaxial. O mesofilo é dorsiventral e possui inúmeros feixes vasculares colaterais distribuídos ao longo do mesofilo, e próximos à face abaxial da folha e envolvidos por uma bainha de células parenquimáticas compactamente arranjadas, havendo uma extensão de células até a camada da epiderme. A nervura central é muito protuberante principalmente na face abaxial e possui tricomas em ambas as faces com presença de esclereídeos e cristais de oxalato dispersos entre as células de parênquima fundamental e de colênquima do tipo angular abaixo da epiderme nas faces abaxial e adaxial. O sistema vascular é formado por feixes do tipo colateral aberto (SILVA et al., 2017).

A ocorrência de *Eremanthus incanus* em diferentes ambientes do Cerrado pode se inferir à variação intraespecífica nas características estruturais e funcionais da espécie que afetam as trocas gasosas e a relação de absorção de água do solo, que permitem que esses

indivíduos se ajustem a variação ambiental que apresenta as diferentes fitofisionomias do Cerrado para sua sobrevivência (SILVA et al., 2017).

Eremanthus glomerulatus Less. é uma espécie endêmica do Brasil, em áreas campestres e savânicas de porções tropicais do território, mais especificamente em campos rupestres e Cerrado, portanto associada a ambientes altamente iluminados. Seu porte varia de árvore ou arvoreta de porte médio a baixo, formada por copa pouco robusta. E as são folhas verde-escuras, elípticas, coriáceas, rígidas, discolores, inclinadas para o alto, sustentadas por pecíolo bastante curto (LOEUILLE, 2023).

2.2 Características das espécies vegetais do Cerrado em função da radiação e disponibilidade hídrica.

O Cerrado é o segundo maior domínio fitogeográfico do Brasil e da América do Sul, sendo presente em vários estados no Brasil, principalmente no estado de Minas Gerais. Abriga mais de 11.000 espécies vegetais sendo que cerca de 4.400 espécies são endêmicas deste estado, o que mostra a grande diversidade e riqueza de espécies neste domínio (RIBEIRO & WALTER, 1998). No geral, encontra-se sobre um relevo suave a suave ondulado, sendo uma savana tropical típica cujo sua vegetação é compreendida por árvores tortuosas e esparsas, geralmente com casca do tronco espessa e folhas grossas, entremeadas com uma vegetação graminóide bastante evidente (BORGES, 2002; FELFILI et al., 2004). A flora que corresponde à vegetação do cerrado do Brasil, como as espécies herbáceas e subarbustivas, apresenta diversas origens: Campos meridionais, campos rupestres, campos úmidos e campos amazônicos (RIZZINI 1963). De acordo com Heringer, et al. (1977), a flora herbácea-arbustiva do cerrado é distribuída em pelo menos 500 gêneros, havendo um grande predomínio de espécies da família Poaceae.

O cerrado apresenta uma fisionomia bastante variável, e essa variação se dá de acordo com o curso do rio, sendo que a vegetação mais próxima ao curso d'água caracteriza-se por uma fisionomia florestal conhecida como Cerradão, e o estrato herbáceo que predomina nas fisionomias de campo cerrado e os campos rupestres em maiores altitudes onde o solo é raso e jovem e predominam os afloramentos rochosos. Nas situações intermediárias a essas fisionomias ocorre o cerrado *stricto sensu* (ROSSATTO et al., 2009).

O clima desse bioma é bastante instável, por ocorrer na faixa tropical do Brasil, no entanto, a flora do Cerrado geralmente vive sob constante radiação solar, sendo frequente temperaturas mais altas nesta fisionomia. O solo apresenta certas peculiaridades contendo

metais pesados como o alumínio, geralmente pouca fertilidade e baixa disponibilidade hídrica. Além disso, o Cerrado está muito associado com o regime do fogo, sendo um bioma que abriga uma vegetação com uma boa resiliência a este tipo de impacto. Devido a estes fatores edáficos e ambientais o Cerrado abriga uma flora muito específica que possui uma boa adaptação a esse tipo de ambiente, e propicia alto grau de endemismo, e é considerado um hotspot de biodiversidade (REIS et al., 2015). Todos os fatores ambientais desse bioma geralmente provocam mudanças estruturais e funcionais nas plantas, para se adaptarem as condições ambientais adversas (RIBEIRO & WALTER, 1998).

Espécies vegetais que abrigam diferentes ambientes possuem uma série de adaptações a nível celular, anatômico, morfológico e na sua fisiologia para se adaptarem e sobreviverem ao ambiente em que ocorrem (PIGLIUCCI et al., 2006). A folha é um órgão da planta que possui alta plasticidade devido as características peculiares como possuir estômatos em abundância permitindo as trocas gasosas com o meio externo bem como aos ajustes das estruturas foliares à variação de temperatura, luminosidade, déficit de pressão de vapor, fertilidade do solo e disponibilidade de água, etc. (READ et al. 2014; BELLA et al. 2014; DÍAZ et al. 2016; CHIN e SILLETT 2016; TIAN et al. 2016a).

De maneira geral, as folhas tendem a estar estruturadas anatomicamente a fim de maximizar o processo fotossintético, em especial na captação de radiação solar e dióxido de carbono e minimizar a perda de água por transpiração, e os danos de radiação solar excessiva (SOMAVILLA e GRACIANO-RIBEIRO, 2011).

Folhas de espécies de cerrado, comumente, apresentam características e estruturas anatômicas ligadas à economia de água pela planta, já que a transpiração é um processo muito frequente em espécie desse bioma, em especial de ambientes xéricos. As espécies de cerrado apresentam geralmente estruturas anatômicas de clima seco, como epiderme na face adaxial revestida por uma espessa camada de cutícula para proteger a folha da radiação e altas e temperaturas, estômatos abrigados em depressões na epiderme (cripta subestomática) para proporcionar um microclima mais ameno para evitar maior perda de água por transpiração, grande quantidade de tricomas de diversos tipos em uma ou nas duas faces da folha também para ajudar na diminuição da transpiração excessiva, grande quantidade de tecidos de sustentação como colênquima e esclerênquima para promover a estruturação da folha ou até mesmo do caule em função da pouca disponibilidade de água no solo e também pela frequência e intensidade dos ventos, principalmente em ambientes mais abertos como o Cerrado *stricto sensu* e os Campos Rupestres, e parênquima aquífero como forma de reserva

de água para ambientes com solo com baixa disponibilidade hídrica (MORRETES e FERRI, 1959).

Outros tipos de adaptações em espécies vegetais do Cerrado são: sistema subterrâneo bem desenvolvido para atingir grande profundidade do solo a busca de água; caules subterrâneos (xilopódio) com função de reserva de água em ambientes com baixa disponibilidade hídrica e com gemas que permite a rebrota da planta após uma ocorrência de incêndio; realocação de fotoassimilados para o sistema subterrâneo como forma de reserva energética nos períodos de seca; caules muito acúmulo de cortiça para proteção contra o fogo; crescimento sob baixas concentrações de nutrientes e pH ácido; acúmulo de alumínio nas folhas; e ajuste osmótico das raízes, possibilitando a entrada de água nos períodos secos ou com baixa disponibilidade de água num determinado período (SCARIOT et al., 2005).

Todas estas modificações estruturais nas espécies de Cerrado são adaptações para a sobrevivência em condições ambientais adversas, e com isso estudos da anatomia e fisiologia das espécies de Cerrado se mostra importante para conhecermos melhor as respostas adaptativas dessas espécies em meio às grandes variações ambientais desse bioma.

REFERÊNCIAS

- ALVES, F. V. S.; LOEUILLE, B. F. P. **The future scenario of an iconic tree from the Brazilian Cerrado: perspectives on *Eremanthus* Less. (Asteraceae) conservation.** *Brazilian Journal of Botany* (2022) 45:1345–1357.
- BELLA C.E. DI, STRIKER G.G., ESCARAY F.J., LATTANZI F.A., RODRIGUEZ A.M., GRIMOLDI A.A. **Saline tidal flooding effects on *Spartina densiflora* plants from different positions of the salt marsh. Diversities and similarities on growth, anatomical and physiological responses.** *Environmental and Experimental Botany* **102**:27–35, 2014.
- BORGES, C. L. **Cerrado: extração da flora nativa para fins ornamentais e medicinais e o desenvolvimento sustentável.** Centro Universitário de Brasília Faculdade de Ciências da Saúde, Brasília-DF. 2002.
- CETEC. **Ecofisiologia da candeia.** Belo Horizonte, set 1994. 104p.
- CHIN A.R.O., SILLETT S.C. **Phenotypic plasticity of leaves enhances water-stress tolerance and promotes hydraulic conductivity in a tall conifer.** *American Journal of Botany* **103**:796–807, 2016.
- DEMATTEIS, M. **Taxonomic notes on the genus *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae), including a new species endemic to Paraguay.** *Annales Botanici Fennici*, Finlândia, v. 44, n.1, p. 56-64. 2007.
- DEMATTEIS, M. & ROBINSON, H. **Chromosome studies and taxonomic considerations in *Acilepidopsis* (Vernonieae, Asteraceae).** *Phytologia* 83: 366–370. 1997.
- DE MORRETES, BERTA LANGE; FERRI, MARIO GUIMARÃES. **Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado.** Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica, p. 5-70. 1959.

DÍAZ S., KATTGE J., CORNELISSEN J.H.C., WRIGHT I.J., LAVOREL S., DRAY S., REU B., KLEYER M., WIRTH C., COLIN PRENTICE I., GARNIER E., BÖNISCH G., WESTOBY M., POORTER H., REICH P.B., MOLES A.T., DICKIE J., GILLISON A.N., ZANNE A.E., CHAVE J., JOSEPH WRIGHT S., SHEREMET EV S.N., JACTEL H., BARALOTO C., CERABOLINI B., PIERCE S., SHIPLEY B., KIRKUP D., CASANOVES F., JOSWIG J.S., GÜNTHER A., FALCZUK V., RÜGER N., MAHECHA M.D., GORNÉ L.D. **The global spectrum of plant form and function.** *Nature* **529**:167–171. [online] URL: <http://dx.doi.org/10.1038/nature16489>, 2016.

DUTRA, R. C.; FERRAZ, S.; PIMENTA, D.; SOUSA, O. V. **Caracterização morfoanatômica das folhas de *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeisch, Asteraceae.** *Revista Brasileira de Farmacognosia Brazilian Journal of Pharmacognosy* 20(6): 818-824, Dez. 2010.

FELFILI, J. M., & FAGG, C. W. **Floristic composition, diversity and structure of the "cerrado" sensu stricto on rocky soils in northern Goiás and southern Tocantins, Brazil.** *Brazilian Journal of Botany*, 30(3), 375-385. 2007.

FUNK, V. A., SUSANNA, A., STUESSY, T. F., & ROBINSON, H. **Classification of compositae.** *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*, 171-192. 2009.

HERINGER, E.P.; BARROSO, G.M.; RIZZO, J.A.; RIZZINI, C.T. **A Flora do Cerrado.** In: SIMPÓSIO SOBRE CERRADO, 6., 1977, Belo Horizonte. Anais... Belo Horizonte: Ed. Itatiaia, p.211-232. 1977.

JUNIOR, M. S., MACHADO, E. L. M., PEREIRA, I. M. & MOTA, S. D. L. L. **Distribuição espacial de *Eremanthus incanus* (Less.) Less.(Asteraceae) em duas áreas com diferentes níveis de conservação.** *Revista Brasileira de Biociências*, 15(1). 2017.

KEELEY, S.C. & ROBINSON, H. **Vernonieae.** In: FUNK, V.A., eds. **Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae.** Austria: IAPT, p. 439-469. 2009.

Lista de Espécies da Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em 10 de Fevereiro de 2023.

LOEUILLE, B.F.P. *Eremanthus* in **Flora e Funga do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB80635>>. Acesso em: 17 fev. 2023

MEIRA JUNIOR M.S., MOTA S. DA L.L., MACHADO E.L.M., PEREIRA I.M.
Distribuição espacial de *Eremanthus incanus* (Less .) Less . (Asteraceae) em duas áreas com diferentes níveis de conservação. R bras Bioci **15**:27–31. 2017.

NAKAJIMA, J. N. **A família Asteraceae no Parque Nacional da Canastra, Minas Gerais, Brasil.** Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) p. 423-424. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2000.

NAKAJIMA, J.N. & SEMIR, J. **Asteraceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil.** Revista Brasileira de Botânica 24: 471-478.

RIBEIRO, J. F. & WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma Cerrado. **Embrapa Cerrados-Capítulo em livro científico (ALICE)**, 2001.

PIGLIUCCI, M.; MURREN, C. J.; SCHLICHTING, C. D. **Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation.** J Exp Biol. 2006.

REIS, G. H.; MANSANARES, M. E.; DOMINGOS, D. Q.; MEIRELES, L. D.; BERG, E. V. **D. Asteraceae dos Campos Rupestre das Serras da Bocaina e de Carrancas, Minas Gerais, Brasil.** Rodriguésia 66(3): 829-845. 2015.

RIBEIRO, A. O.; SILVA, A. F.; CASTRO, A. H. F. **Identificação de espécies da família Asteraceae, revisão sobre usos e triagem fitoquímica do gênero *Eremanthus* da Reserva Boqueirão, Ingaí-MG.** Revista Brasileira de Plantas Mediciniais, v. 12, n. 4, p. 456-465. 2010.

READ Q.D., MOORHEAD L.C., SWENSON N.G., BAILEY J.K., SANDERS N.J.
Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. Functional Ecology **28**:37–45. 2014.

RIZZINI, C. T. **Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil.** Revista Brasil. Geogr. 25: pág. 3 – 64. 1963

ROBINSON, H. **Generic and subtribal classification of American Vernoniae.** Smithsonian Contributions to Botany, Washington, n.89, p. 1-116, 1999.

ROQUE, N. & BAUTISTA, H. P. **Asteraceae: caracterização e morfologia floral.** Editora da Universidade Federal da Bahia, Salvador. 69p, 2008.

ROSSATTO, D. R.; HOFFMANN, W. A., & FRANCO, A. C. **Características estomáticas de pares concêntricos de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central.** 2009

SCARIOT A., SOUSA-SILVA J.C., FELFILI J.M. **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação.** 2005.

SCOLFORO, J. R. S., OLIVEIRA, A. D., DAVIDE, A. C., MELLO, J. M., & ACERBI JUNIOR, F. W. **Manejo sustentado das candeias *Eremanthus erythropappus* (DC.) McLeisch e *Eremanthus incanus* (Less.) Less.** Lavras, UFLA/FAEPE, 214. 2002.

SILVA, E. R. **Modificações estruturais e funcionais da folha de *Eremanthus incanus* (Less.) Less. (Asteraceae) em diferentes ambientes no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras.** Dissertação (Mestrado em Botânica Aplicada) Universidade Federal de Lavras, Lavras. 2017.

SILVA, MARIA PESSOA; BARBOSA, FELIPE SOUSA QUEIROZ; DE BARROS, ROSELI FARIAS MELO. **Estudo taxonômico e etnobotânico sobre a família Asteraceae (Dumortier) em uma comunidade rural no Nordeste do Brasil.** Gaia Scientia, v. 8, n. 2. 2014

SOARES, P. N. **Taxonomia de *Acilepopsis*, *Chrysolaena*, *Echynocoryne*, *Stenocephalum* e *Vernonanthura* (Vernoniae, Asteraceae) de Minas Gerais, Brasil.** Dissertação de Mestrado da Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG. 2012.

SOMAVILLA, N. S. & RIBEIRO, D. G. **Análise comparativa da anatomia foliar de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado sensu stricto.** 2011.

TIAN M., YU G., HE N., HOU J. **Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors.** Scientific Reports **6**:1–10. [online] URL: <http://dx.doi.org/10.1038/srep19703>. 2016a.

CAPÍTULO II - Caracterização estrutural da folha de três espécies de Candeia, ocorrentes em Minas Gerais, Brasil

RESUMO: O gênero *Eremanthus* Less. (Asteraceae) abrange espécies arbustivas e arbóreas conhecidas popularmente por Candeia, sendo que três destas espécies, *Eremanthus erythropappus*, *Eremanthus incanus* e *Eremanthus glomerulatus*, possuem grande representatividade no Estado de Minas Gerais. As Candeias possuem interesse comercial devido à boa qualidade da sua madeira e principalmente dos seus óleos essenciais, cujo componente principal, o α -bisabolol, apresenta diversos fins terapêuticos. As três espécies de Candeia possuem características estruturais semelhantes, sendo difícil a diferenciação destas espécies em campo, principalmente devido ao tamanho diminuto das flores. Neste trabalho objetivou-se, então, caracterizar a anatomia e morfologia externa das folhas das três espécies de Candeia com maior representatividade em Minas Gerais a fim de facilitar a sua identificação. Foram analisados os tecidos foliares, a partir de secções anatômicas, e as características morfológicas das folhas, sendo realizadas análises qualitativa e comparativa dos caracteres estruturais. A estrutura anatômica das folhas de Candeias possui adaptações ao Cerrado, como grande quantidade de tricomas, esclereídeos e colênquima. As folhas possuem também grande quantidade de tricomas glandulares armazenando óleos essenciais. As três espécies possuem maior diferenciação nas características morfológicas de suas folhas. *E. erythropappus* possui as folhas com formato mais alongado e estreito (elíptico-estrito) e sua consistência é considerada membranácea. Já as folhas de *E. incanus* e *E. glomerulatus* possuem um formato mais arredondado (elíptico-ovado) e a consistência é subcóriácea. Há diferenças também no indumento das folhas. As folhas de *E. erythropappus* e *E. incanus* apresentam indumento de cor branco-acinzentado, e o pecíolo de *E. erythropappus* é longo, enquanto as folhas de *E. glomerulatus* possuem indumento com coloração branco/acastanhado, sendo estas características morfológica, as mais relevantes para separar as três espécies de Candeia estudadas.

Palavras-chave: *Eremanthus*; indumento, formato foliar, tricomas.

1. INTRODUÇÃO

A família Asteraceae possui uma grande representatividade de espécies, sendo que no Brasil são registrados 288 gêneros e 2.087 espécies (Funk, Susanna, Stuessy, & Robinson, 2009). Ocorrem em diversos habitats, sendo mais comuns em algumas fitofisionomias do domínio do Cerrado (Reis, Mansanares, Domingos, Meireles, & Berg, 2015). Segundo Cronquist (1988) o grande sucesso evolutivo desta família pode ser atribuído à produção de compostos secundários como sesquiterpenos e derivados de poliacetilenos, que conferem um sistema químico de defesa, sendo esta uma das principais importâncias econômicas de Asteraceae, além de ser amplamente usada na medicina, na alimentação, produção cosmética e em plantas ornamentais.

O gênero *Eremanthus* Less. possui espécies arbustivas e arbóreas chamadas vulgarmente de “Candeias”, e tem uma grande representatividade em número de indivíduos

em três espécies distintas: *E. erythropappus* (DC.) Macleish, *E. incanus* (Less.) Less. e *E. glomerulatus* Less., sendo de grande importância econômica e com maior ocorrência em Minas Gerais (Ribeiro, Silva & Castro, 2010). Estas espécies de Candeia estão incluídas no grupo ecológico das pioneiras e podem se desenvolver em solos rasos e pobres. São consideradas espécies heliófilas, por isso ocorrem em formações vegetais mais abertas, nas bordas de matas de galeria, em formações de cerrado denso e principalmente em ambientes campestres (Junior, Machado, Pereira, & Mota, 2017).

As Candeias estão submetidas à constante pressão exploratória, devido à grande resistência, durabilidade e valor energético de sua madeira, sendo seus caules muito utilizados para diversos fins, como mourões de cerca, esteios, lenha de ótima qualidade, carvão vegetal, tacos, vigas, etc. (De Oliveira Mori, Mori & Mendes, 2010). Outro aspecto importante refere-se à boa qualidade da composição de seus óleos essenciais, que possui grande valor comercial, onde o α -bisabolol se destaca por possuir propriedades antibacterianas, antitumorais, antimicóticas, anti-inflamatórias, dermatológicas e espasmódicas (Galdino, Brito, Garcia & Scolforo, 2006; Souza, Dutra, Yamamoto, & Pimenta, 2008; Soares & Fabri, 2011; Hillen, Schwan-Estrada, Mesquini, Stangarlin & Nozaki, 2012).

A morfologia destas espécies de Candeia é bastante similar, sendo difícil reconhecer cada espécie separadamente em campo. Em geral, essas espécies possuem folhas simples sem estípula, alternas e aveludadas devido à grande quantidade de tricomas nas folhas (Dutra, Ferraz, Pimenta, & Sousa, 2010). As flores são muito pequenas (menores que um centímetro) e estão arranjas em inflorescências com capítulos róseos a púrpuro, e os frutos são pequenos aquênios duros e secos, sendo que o período de floração é de maio a agosto, e o período de frutificação é de agosto a outubro (Scolforo, Oliveira, Davide, Mello & Acerbi Junior, 2002).

Devido à importância econômica das Candeias e a dificuldade de identificação de cada espécie em campo, por meio das características florísticas, este trabalho teve o objetivo de caracterizar a anatomia e a morfologia externa das folhas das três espécies de Candeia de maior ocorrência no Estado de Minas Gerais, a fim de facilitar a identificação destas espécies em laboratório ou no campo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo e material botânico

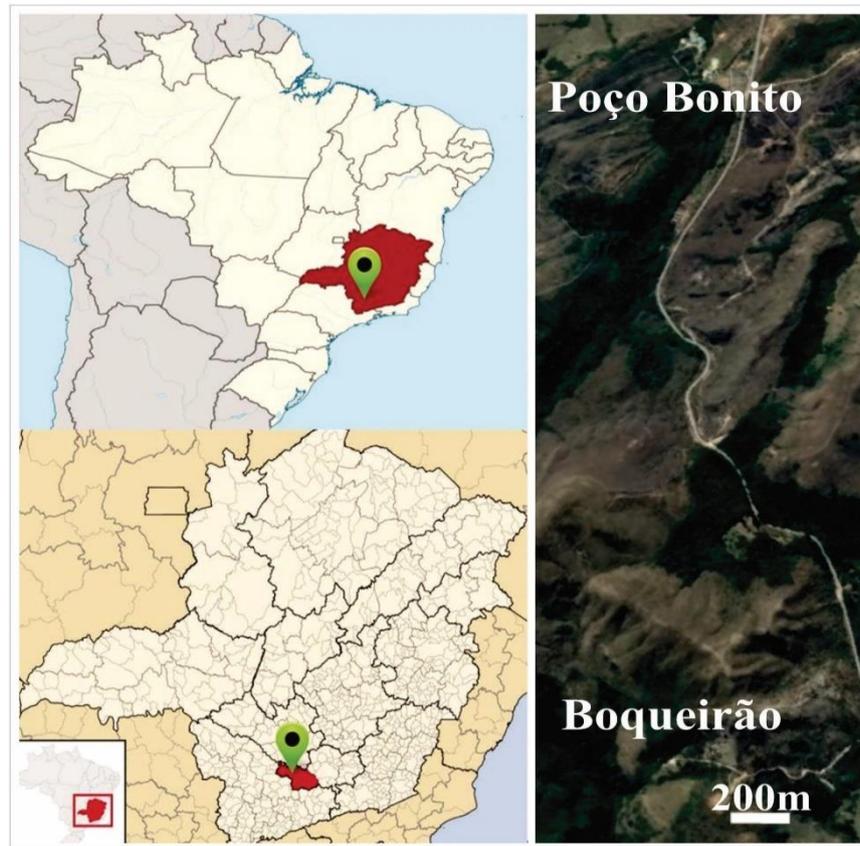
O material botânico foi coletado em Novembro de 2018 em duas áreas distintas. *E. erythroppapus* e *E. incanus* foram coletados na Reserva do Boqueirão, situado entre os municípios de Lavras-MG e Ingaí-MG (21°20'57.96"S e 44°59'18.80"O), e *E. glomerulatus* foi coletado no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (PEQRB), situado na zona rural da cidade de Lavras-MG (21°19'45.58"S e 44°58'21.62"O) (Figura 1). De acordo com dados obtidos da estação meteorológica de Lavras (INMET, 2019), no ano de 2018, a temperatura máxima foi de 28°C e a mínima de 14°C; a precipitação variou de 96% a 45%; e a precipitação chegou a no máximo de 17 mm no período de abril a julho e a 154 mm em novembro.

Ambas as áreas abrigam o domínio Cerrado e a vegetação é composta por várias fitofisionomias, desde formações florestais nas regiões mais baixas, próximas ao curso do rio, até formações abertas como o campo rupestre ocorrendo em maiores altitudes. Todas as três espécies de Candeia foram coletadas em áreas de Cerrado *stricto sensu*.

Foram coletadas três folhas de cinco árvores de cada espécie. Todos os indivíduos escolhidos aleatoriamente tinham pelo menos dois metros de comprimento, e as folhas foram retiradas da região leste da copa, aproximadamente no terceiro nó da planta da região mediana da copa das árvores.

Foram coletados exemplares com material reprodutivo de cada espécie em estudo, e incorporados na coleção biológica do Herbário ESAL da Universidade Federal de Lavras, com o número de registro 2091, 20792 e 30302.

Figura 1: Localização das duas áreas de coleta: Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito (Poço Bonito) e Reserva do Boqueirão (Boqueirão). Barra de escala: 200m.



Fonte: Google Maps.

2.2 Análise morfológica externa

As folhas das três espécies foram escaneadas para analisar o formato das folhas, e um microscópio estereoscópio (SMZ745T, Nikon, Melville, USA) com câmera digital acoplada (Infinity1) foi utilizado para analisar micro caracteres como o indumento (tricomas tectores e glandulares), base e ápice da folha, borda do limbo, venação, entre outras características.

A partir de todas as imagens geradas, realizou-se uma análise comparativa para verificar a presença de características estruturais foliares que pudessem facilitar a identificação e separação das três espécies de *Candeia* objeto deste estudo.

Foram analisadas também, as exsicatas de *Eremanthus erythropappus*, *E. incanus* e *E. glomerulatus*, do acervo biológico do Herbário-ESAL da Universidade Federal de Lavras. No total foram 54 exsicatas analisadas, sendo 24 de *E. erythropappus*, 13 de *E. incanus* e 17 de *E. glomerulatus*. Foi observado as características morfológicas das folhas e comparado com o

material coletado. Além disso, foi mensurado o comprimento do pecíolo de cada espécime, com o uso de um paquímetro digital (Zaisǐǐ). Para tal análise, foram mensurados o pecíolo de seis folhas de cada espécime, sendo anotado o valor dos três pecíolos maiores e os três pecíolos menores de cada espécime, e foi obtido a média.

2.3 Análises anatômica e histoquímica

As análises anatômicas para a avaliação das características estruturais foram realizadas em três folhas frescas de cinco indivíduos de cada espécie. As folhas, completamente expandidas, foram fixadas em F.A.A.70% (formaldeído, ácido acético e etanol 70%) (Johansen, 1940) por 72h e, posteriormente, transferidas para etanol a 70% (v v⁻¹). Secções paradérmicas foram obtidas por dissociação (Bersier & Bocquet, 1960) e coradas com Safranina 1% (Kraus & Arduin, 1997). Para as secções transversais, fragmentos de folhas foram submetidos a um processo de desidratação em série etanólica crescente: 70, 80, 90 e 100% (Johansen, 1940). Em seguida, o material foi colocado por cerca de 24 horas em solução de pré-infiltração, que consistiu em etanol 100% e resina base (1:1), seguindo as instruções do fabricante (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). Por último, os fragmentos foram colocados em resina base (100%) por mais 24 horas à 4°C. Foi utilizado o kit Historesina (hidroxietilmetacrilato, Leica, Heidelberg). As secções transversais foram realizadas com o auxílio do micrótomo rotativo semiautomático (Yidi YD-335; Jinhua Yidi Medical Appliance Co., Ltd, Zhejiang, China), e coradas com Azul de Toluidina 1%, ph 6,7 (Feder & O'Brien 1968).

Para o teste histoquímico as secções transversais das folhas foram submetidas à solução aquosa de Azul de Metileno para averiguar a presença de mucilagem; Cloreto Férrico a 10%, para verificar a presença de compostos fenólicos; Sudan IV para localizar paredes suberificadas e cutinizadas e compostos lipídicos; e reagente de Lugol, para localização de amido (Figueiredo, Barroso, Pedro & Ascensão, 2007).

As lâminas histológicas foram fotografadas em microscópio óptico com câmera digital acoplada (CX31, Olympus, Tokyo, Japan).

2.4 Análise Ultraestrutural

A análise ultraestrutural das faces adaxial e abaxial da epiderme foliar foi realizada no Laboratório de Microscopia Eletrônica e Análise Ultra-Estrutural (LME) do Departamento de

Fitopatologia da UFLA. Para tal análise, as amostras das folhas foram fixadas em solução Karnovsky até o momento das análises. Posteriormente, as amostras foram lavadas em tampão cacodilato a 0,05M por 3 vezes de 10 minutos cada e depois fixadas em tetróxido de ósmio a 1% durante 4 horas em temperatura ambiente. Em seguida foi realizado a desidratação em uma série progressiva de acetona (25%, 50%, 75%, 90%, 100%) por 3 vezes de 10 minutos em cada, e submetidas ao ponto crítico de dessecamento de CO₂ em equipamento BAL – TEC, CPD-030. Após, esse procedimento, o material foi fixado em suporte metálico com cola de prata e recoberto com ouro metálico (10 nm) em aparelho BAL-TEC SCD-050. Por fim, os materiais foliares foram observados e fotografados em Microscópio Eletrônico de Varredura LEO EVO 40XVP (Alves & Perina, 2012).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Análise da morfologia externa das folhas

Dentre as características estruturais analisadas, os atributos morfológicos externos apresentaram diferenças entre as folhas das três espécies de *Eremanthus*.

Como resultado da análise das exsicatas do Herbário-ESAL, a média dos pecíolos analisados de cada espécime de *Eremanthus erythropappus* foi de 9,89 cm, a de *E. incanus* foi de 5,41 cm e *E. glomerulatus* foi de 4,07 cm.

Em geral, as folhas de *E. erythropappus* são de formato mais alongado e estreito, sua consistência é mais flexível, sendo considerada membranácea e seu pecíolo é longo. Já as folhas de *E. incanus* e *E. glomerulatus* possuem um formato mais arredondado, a consistência é menos flexível sendo considerada coriácea, e o pecíolo é curto. Há diferenças também no indumento das folhas. As folhas de *E. erythropappus* e *E. incanus* apresentam indumento de cor branco-acinzentado, enquanto as folhas de *E. glomerulatus* possuem indumento com coloração acastanhada.

Devido à dificuldade de diferenciação dessas três espécies de *Eremanthus*, elaboramos uma chave dicotômica para ser utilizada em campo para diferenciação de *E. erythropappus*, *E. incanus* e *E. glomerulatus* a partir de características morfológicas visíveis das folhas.

1. Folha em formato elíptico estreito, com consistência membranácea, ápice da folha agudo, base acuminada e pecíolo longo
 *E. erythropappus*

1. Folha em formato elíptica ovada, com consistência coriácea, ápice da folha obtuso, base aguda e pecíolo curto **2**
2. Tricomas na face adaxial, muitos tricomas na face abaxial de cor branco-acinzentado e pecíolo com indumento cor branco-acinzentado..... ***E. incanus***
2. Tricomas na face adaxial, muitos tricomas na face abaxial de cor acastanhado e pecíolo com indumento cor acastanhado ***E. glomerulatus***

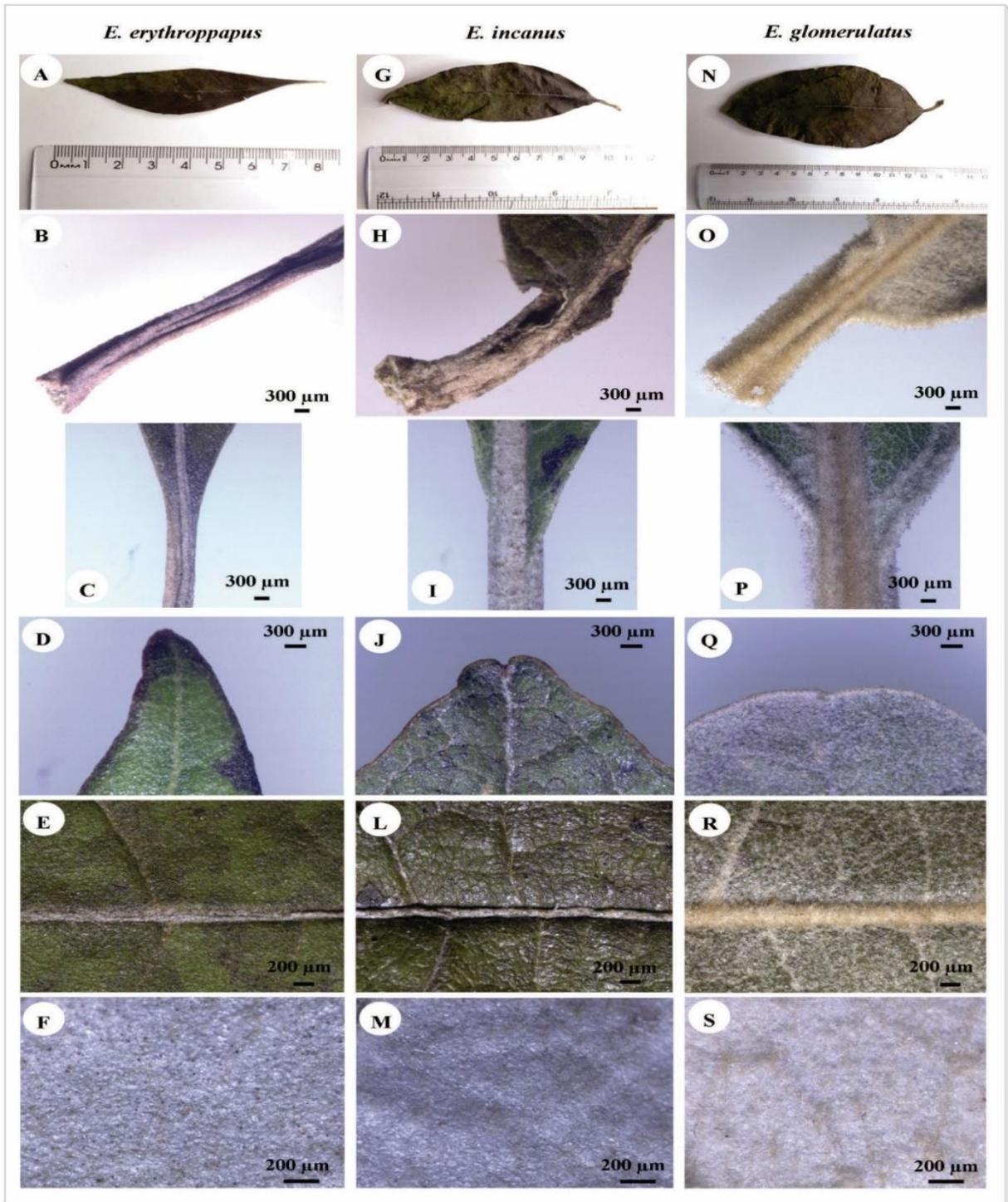
As características morfológicas de cada espécie de “candeia” estão descritas a seguir:

Eremanthus erythroppapus (Figura 2): Formato da folha (2A): elíptica-estreito; consistência (2A): membranáceo; pecíolo (2B): longo, caniculado com indumento acinzentado; base da folha (2C): acuminada; ápice da folha (2D): Agudo; nervura central: caniculada, e com poucos tricomas de cor acinzentada (2E); nervura secundária: bronquidódroma; borda da folha: inteira; face adaxial (2E): cor verde com indumento branco\acinzentado, possui poucos tricomas tectores e muitos tricomas glandulares; face abaxial (2F): indumento branco\acinzentado, possui muitos tricomas tectores e glandulares

Eremanthus incanus (Figura 2): Formato da folha (2G): elíptica\ovada; consistência (2G): coriácea; pecíolo (2H): curto, caniculado com indumento acinzentado; base da folha (2I): aguda; ápice da folha (2J): obtuso; nervura central (2L): caniculada, e com poucos tricomas de cor acinzentada; nervura secundária: bronquidódroma; borda da folha: inteira; face adaxial (2L): cor verde com indumento branco\acinzentado, possui poucos tricomas tectores e glandulares; face abaxial (2M): indumento branco\acinzentado, possui muitos tricomas tectores e poucos tricomas glandulares.

Eremanthus glomerulatus (Figura 2): Formato da folha (2N): elíptica\ovada; consistência (2N): coriácea; pecíolo (2O): curto, caniculado com indumento acastanhado; base da folha (2P): aguda; ápice da folha (2Q): obtuso; nervura central (2R): caniculada, e com muitos tricomas de cor acastanhado; nervura secundária: bronquidódroma; borda da folha: inteira; face adaxial (2R): cor verde com indumento acastanhado, possui muitos tricomas tectores e poucos tricomas glandulares; face abaxial (2S): indumento acastanhado, possui muitos tricomas tectores e poucos tricomas glandulares.

Figura 2: Características morfológicas externas das folhas de *E. erythroppapus* (A – F), *E. incanus* (G – M), *E. glomerulatus* (N – S). Folha inteira (A, G e N); Pecíolo (B, H e O); Base da folha (C, I e P); Ápice da folha (D, J e Q); Face adaxial da folha (E, L e R); Face abaxial da folha (F, M e S).



Fonte: Do autor \ 2023.

As características morfológicas das folhas das três espécies de “candeia”, analisadas neste estudo, estão de acordo com o trabalho de revisão de *Eremanthus* de MacLeish (1987), e de outros estudos de taxonomia e morfologia deste gênero, como o de Teles & Bautista (2006) e Hattori & Nakajima (2009).

A consistência das folhas pode estar relacionada à área de ocorrência das espécies de “candeia”. *E. erythroppapus* ocorre no domínio do Cerrado e da Mata Atlântica (REFLORA, 2020). Esta espécie possui ocorrência em matas de encosta, floresta ciliar ou de galeria (Scolforo, Loeuille, & Altoé, 2012; Flora do Brasil, 2020), apresentando nestas áreas um porte mais elevado, e tendo maior disponibilidade de água no solo. A característica hídrica do solo, assim como o porte elevado que esta espécie pode adquirir, principalmente em fragmentos florestais pode indicar uma correlação com a consistência membranácea da folha de *E. erythroppapus*. Isso evidencia que a espécie apresenta traços genéticos e evolutivos de adaptação a áreas de florestas, apesar de sua ocorrência também no Cerrado, como no caso deste trabalho. Por outro lado, *E. incanus*, possui ocorrência no domínio da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Flora do Brasil, 2020), e *E. glomerulatus* ocorre no domínio do Cerrado (Flora do Brasil, 2020). As folhas destas duas espécies foram coletadas em área de Cerrado *stricto sensu* e apresentaram consistência do limbo coriácea. Folhas de espécies de Cerrado, geralmente apresentam características de ambiente xérico (De Morretes, 1966; Bieras & Sajo, 2009), portanto, a consistência mais enrijecida das folhas de *E. incanus* e *E. glomerulatus*, pode estar relacionado a alguns fatores ambientais, como uma maior intensidade de radiação solar e menor disponibilidade hídrica no solo.

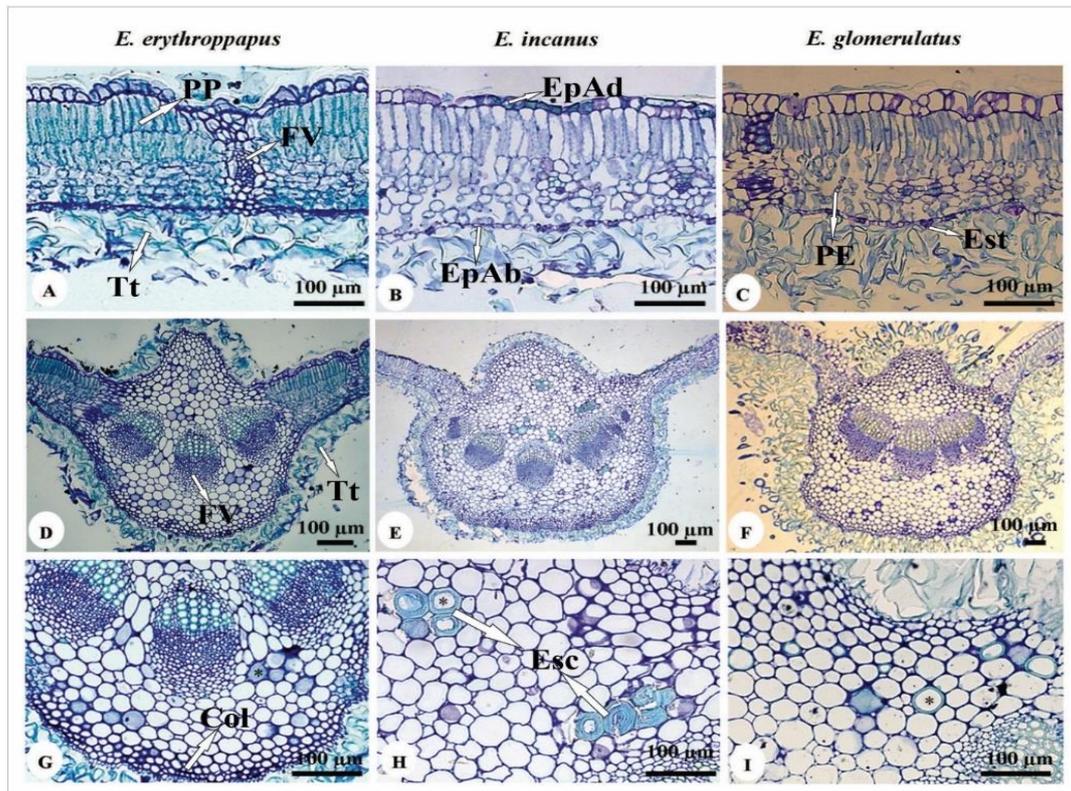
3.2 Análise anatômica, ultraestrutural e histoquímica das folhas.

As três espécies de Candeia analisadas apresentam uma estrutura anatômica foliar bem semelhante, não havendo uma diferenciação estrutural relevante entre as espécies.

Em geral, as folhas são hipostomáticas, apresentando epiderme unisseriada recoberta em ambas as faces por uma camada delgada de cutícula (Figura 3).

Figura 3: Secções transversais das folhas de *E. erythroppapus* (A, D e G), *E. incanus* (B, E e H), *E. glomerulatus* (C, F e I). Secção transversal do mesofilo (A – C); Secção transversal da nervura central (D – I). EpAd = Epiderme Adaxial; EpAb = Epiderme Abaxial; PP = Parênquima paliçádico; PE = Parênquima esponjoso; FV = Feive vascular; Est = Estômato; Tt = Tricoma tector; Col = Colênquima; Esc = Esclereide. Barras de escala: 100µm

Fonte: Do autor \ 2023.



Na face adaxial das folhas, há menor quantidade de tricomas tectores e poucos tricomas glandulares (Figura 4 A, B e C), com exceção de *E. erythroppapus* que apresentou muitos tricomas glandulares. Na face abaxial, as folhas das três espécies apresentaram uma espessa e densa camada de tricomas tectores e alguns tricomas glandulares (Figura 4 D, F e G). Os tricomas tectores são ramificados em forma de bexiga (Figura 4 E), segundo a classificação de De Andrade Wagner, Loeuille, Siniscalchi, Melo-De-Pinna & Pirani (2014). A classificação exata dos estômatos na face abaxial não foi possível devido à quantidade excessiva de tricomas, mas, segundo Metcalfe & Chalk (1950), os estômatos podem ser anomocíticos e anisocíticos na família Asteraceae, sendo que no gênero *Eremanthus* sp. o primeiro tipo é mais ocorrente.

As folhas das três espécies possuem o mesofilo dorsiventral (Figura 3 A, B e C) tendo de duas a três camadas de parênquima paliçádico e de quatro a cinco camadas de parênquima esponjoso com muitos espaços intercelulares, além de pequenos feixes vasculares colaterais

envolvidos por uma bainha de células parenquimáticas. Em alguns feixes, esta bainha apresenta uma extensão de células conectada às duas faces da epiderme. A nervura central (Figura 3 D - I) das três espécies possui tricomas em ambas as faces, sendo seu formato muito protuberante principalmente na face abaxial em *E. glomerulatus* e *E. incanus*, enquanto em *E. erythropappus* é relativamente menor. Todas as espécies apresentaram esclereides dispersos entre as células de parênquima fundamental e colênquima angular abaixo da epiderme nas faces abaxial e adaxial da nervura central. O sistema vascular é formado por feixes do tipo colateral aberto.

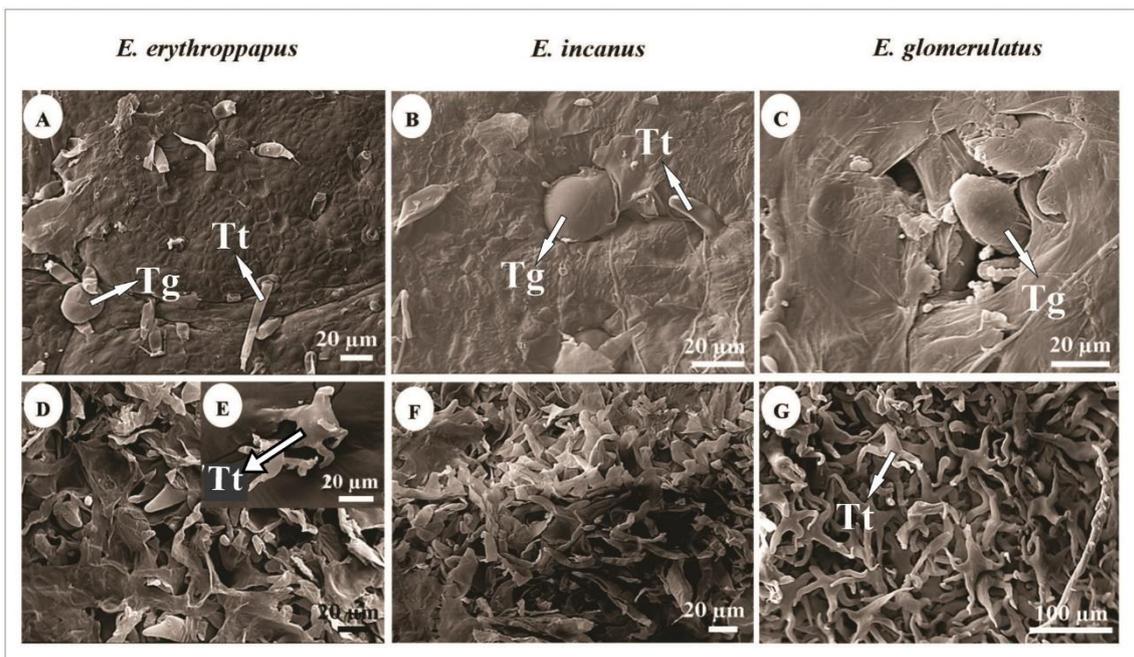
A estrutura anatômica das folhas de Candeia está relacionada ao tipo de ambiente em que ocorrem. A grande quantidade de tricomas presente na face abaxial das folhas pode ser considerada uma adaptação a ambientes com características xéricas como o Cerrado. Este padrão estrutural em folhas de espécies do Cerrado foi constatado por diversos autores (De Morretes & Ferri, 1959; De Morretes, 1966; Bieras & Sajo, 2009; Somavilla & Ribeiro, 2011; Ferreira et al., 2015; Aparecido, Miller, Cahill & Moore, 2017; Simioni, Eisenlohr, Pessoa & Da Silva, 2017). Os tricomas tectores permitem a formação de um microclima para a epiderme foliar onde se tem uma grande quantidade de estômatos. Assim, a água na forma gasosa proveniente da transpiração da planta fica retida, proporcionando a formação de uma camada que evita o contato direto com o meio externo da folha, onde há maior temperatura devido à intensa radiação solar, e reduz a transpiração excessiva (Simioni et al. 2017). Portanto, a formação de grande quantidade de tricomas nas folhas, pode ser uma estratégia adaptativa que espécies como as de Cerrado desenvolvem para evitar a perda de água excessiva para a atmosfera, bem como manter seu metabolismo e a taxa fotossintética em um nível considerado ótimo para a sua sobrevivência.

A presença de esclereides e colênquima na nervura central das folhas está relacionado também com o ambiente que essas plantas habitam. Segundo De Morretes (1966), algumas características anatômicas de plantas de Cerrado como tecidos e elementos de sustentação são consideradas como escleromorfismo, e fazem parte da estruturação interna das plantas que são adaptadas ao ambiente seco. Bieras & Sajo (2009) constataram características escleromórficas em folhas de plantas de Cerrado, e segundo estes autores, o escleromorfismo pode ser considerado oligotrófico, devido às características edáficas como a deficiência de nutrientes no solo, ou escleromorfismo xérico devido à escassez de água no solo em determinados períodos e maiores temperaturas proveniente da radiação solar incidente.

Em relação à análise histoquímica (Tabela 1), as folhas das três espécies de *Eremanthus* apresentaram resultado negativo para Azul de metileno, Cloreto Férrico e Lugol,

e apresentaram resultado positivo para o Sudan IV, evidenciando a presença lipídios nos tricomas glandulares em ambas as faces das folhas (Figura 4). Estas espécies apresentam óleos essenciais armazenados nos tricomas glandulares das folhas, e esses metabólitos possui diversas propriedades terapêuticas, sendo muito utilizado na medicina (Ribeiro, Silva e Castro, 2010). Os tricomas glandulares podem secretar substâncias lipofílicas, no intuito de formar um microambiente hidrofóbico que protege a folha de dessecações por estresse hídrico (Barros & Soares, 2013). Além disso, o óleo essencial do tricoma glandular pode ter função de defesa química contra o ataque de herbívoros (Mitchell, Brennan, Graham & Karley 2016; Tozin, Mayo Marques & Maria Rodrigues, 2017).

Figura 4: Eletromicrografia das folhas de *E. erythropapus* (A, D e E), *E. incanus* (B e F), *E. glomerulatus* (C e G). Face adaxial da folha (A – C); Face abaxial da folha (D, F e G); Detalhe do tricoma tector em forma de bexiga (E). Tg = Tricoma glandular; Tt = Tricoma tector.



Fonte: Do autor \ 2023.

Tabela 1: Teste histoquímico nas folhas de *E. erythroppapus*, *E. incanus* e *E. glomerulatus*. N = Negativo; P = Positivo.

	Azul de metileno	Cloreto Férrico	Lugol	Sudan IV
<i>E. erythroppapus</i>	N	N	N	P
<i>E. incanus</i>	N	N	N	P
<i>E. glomerulatus</i>	N	N	N	P

4 CONCLUSÃO

As folhas das três espécies de *Eremanthus* descritas neste trabalho apresentam estruturação anatômica característica de plantas adaptada ao Cerrado, como grande quantidade de tricomas, presença de esclereides e colênquima. A diferenciação dessas espécies pode ser observada por algumas características morfológicas nas folhas. *E. erythroppapus* possui as folhas com formato mais alongado e estreito (elíptico-estrito), sua consistência é considerado membranáceo e o pecíolo é longo. Já as folhas de *E. incanus* e *E. glomerulatus* possuem um formato mais arredondado (elíptico-ovado), a consistência é coriácea e o pecíolo é curto. As folhas de *E. erythroppapus* e *E. incanus* apresentam indumento de cor branco-acinzentado, enquanto as folhas de *E. glomerulatus* possuem indumento com coloração acastanhado.

REFERÊNCIAS

- ALVES, E., & PERINA, F. J. **Apostila do curso introdutório à microscopia eletrônica de varredura e microanálise de raios-X.** UFLA/FAEPE, Lavras, 63, 2012.
- APARECIDO, L. M., MILLER, G. R., CAHILL, A.T. & MOORE, G.W. **Leaf surface traits and water storage retention affect photosynthetic responses to leaf surface wetness among wet tropical forest and semiarid savanna plants.** *Fisiologia das árvores*, 37 (10), 1285-1300. 2017.
- BARROS, I. O., & SOARES, A. A. **Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira.** *Revista Ciência Agronômica*, 44(1), 192-198. 2013.
- BERSIER, J. D., & BOCQUET, G. **Les méthodes d'éclaircissement en vascularisation et en morphogénie végétales comparées.** *Arch. Sci., Geneve*, 13, 555-66, 1960.
- BIERAS, A. C., & DAS GRAÇAS SAJO, M. **Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants.** *Trees*, 23(3), 451-471. 2009.
- CRONQUIST, A. **The evolution and classification of flowering plants**, 2.ed., Columbia University Press, New York. 1988.
- DE AANDRADE WAGNER, M., LOEUILLE, B. F. P., SINISCALCHI, C. M., MELO-DE-PINNA, G. F., & PIRANI, J. R. **Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernoniae) and taxonomic implications.** *Plant Systematics and Evolution*, 300(5), 1219-1233, 2014.
- DE MORRETES, B. L. **Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado II.** Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica, p. 207-244, 1966.

DE MORRETES, B. L. & FERRI, M. G. **Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado.** Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica, p. 5-70. 1959.

DE OLIVEIRA MORI, C. L. S., MORI, F. A. & MENDES, L. M. **Caracterização anatômica, química e física da madeira de candeia (*Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish).** Cerne, v. 16, n. 4, p. 451-456. 2010.

DUTRA, R. C., FERRAZ, S. O., PIMENTA, D. S. & SOUSA, O. V. **Caracterização morfoanatômica das folhas de *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish, Asteraceae.** *Rev Bras Farmacogn*, 20, 818-824. 2010.

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

FERREIRA, C. S., CARMO, W. S. D., RIBEIRO, D. G., OLIVEIRA, J. M. F. D., MELO, R. B. D., & FRANCO, A. C. **Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima.** *Acta Amazônica*. VOL. 45(4) 2015: 337 – 346, 2015.

FIGUEIREDO, A. C.; BARROSO, J. M. G.; PEDRO, L. M. G. & AACENSÃO, L. **Histoquímica e citoquímica em plantas: princípios e protocolos**, 1ed. Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Centro de Biotecnologia Vegetal, 2007.

FUNK, V. A., SUSANNA, A., STUESSY, T. F., & ROBINSON, H. **Classification of compositae.** *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*, 171-192, 2009.

GALDINO, A. P. P., BRITO, J. O., GARCIA, R. F., & SCOLFORO, J. R. **Estudo sobre o rendimento e qualidade do óleo de candeia (*Eremanthus ssp*) e a influência das diferentes origens comerciais da sua madeira.** *Rev. Bras. Plant. Med.*, 8, 44-46, 2006.

HATTORI, E. K. O. & NAKAJIMA, J. N. **A família Asteraceae na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.** *Hoehnea*, v. 38, p. 165-214, 2011.

HILLEN, T., SCHWAN-ESTRADA, K. R. F., MESQUINI, R. M., CRUZ, M. E. S., STANGARLIN, J. R., & NOZAKI, M. **Atividade antimicrobiana de óleos essenciais no controle de alguns fitopatógenos fúngicos in vitro e no tratamento de sementes.** *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, 14(3), 439-44, 2012.

INMET (2019) INMET - Instituto Nacional de Meteorologia.
<http://www.inmet.gov.br/portal/>. Acessado em 09 de outubro de 2019.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique.** McGraw-Hill Book Company, Inc.; London. 1940.

JUNIOR, M. S., MACHADO, E. L. M., PEREIRA, I. M. & MOTA, S. D. L. L. **Distribuição espacial de *Eremanthus incanus* (Less.) Less.(Asteraceae) em duas áreas com diferentes níveis de conservação.** *Revista Brasileira de Biociências*, 15(1), 2017.

KRAUS, J. E. & ARSUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal.** Seropédica: EDUR. 1997.

Lista de Espécies da Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em 03 de Outubro de 2019.

MACLEISH, N. F. F. **Revision of *Eremanthus* (Compositae: Vernonieae).** *Annals of the Missouri Botanical Garden*, p. 265-290, 1987.

METCALFE, C. R., & CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood, in relation to taxonomy, with notes on economic uses.** *Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem, and wood, in relation to taxonomy, with notes on economic uses.* 1950.

MITCHELL, C., BRENNAN, R. M., GRAHAM, J., & KARLEY, A. J. **Plant defense against herbivorous pests: exploiting resistance and tolerance traits for sustainable crop protection.** *Frontiers in plant science*, 7, 1132, 2016.

REIS, G. H.; MANSANARES, M. E.; DOMINGOS, D. Q.; MEIRELES, L. D. & BERG, E. V. D. **Asteraceae dos Campos Rupestre das Serras da Bocaina e de Carrancas, Minas Gerais, Brasil.** *Rodriguésia* 66(3): 829845, 2015.

RIBEIRO, A. O., SILVA, A. F., & CASTRO, A. H. F. **Identificação de espécies da família Asteraceae, revisão sobre usos e triagem fitoquímica do gênero *Eremanthus* da Reserva Boqueirão, Ingaí-MG.** *Revista Brasileira de Plantas Medicinai*s, 12(4), 456-465, 2010.

SCOLFORO, J. R. S., OLIVEIRA, A. D., DAVIDE, A. C., MELLO, J. M., & ACERBI JUNIOR, F. W. **Manejo sustentado das candeias *Eremanthus erythropappus* (DC.) McLeisch e *Eremanthus incanus* (Less.) Less.** *Lavras, UFLA/FAEPE*, 214, 2002.

SCOLFORO, J. R. S., LOEUILLE, B. F. P. & ALTOÉ, T. F. **Caracterização da candeia. O manejo sustentável da candeia: o caminhar de uma nova experiência florestal em Minas Gerais.** *Lavras: UFLA*, p. 19-27, 2012.

SIMIONI, P.F, EISENLOHR, P. V., PESSOA, M. J. G. & DA SILVA, I. V. **Elucidando estratégias adaptativas da anatomia foliar: savanas amazônicas apresentam características xeromórficas?** *Flora*, 226, 38-46, 2017.

SOARES, T. V., & FABRI, R. L. **Composição química e avaliação do potencial antioxidante e citotóxico das folhas de *Eremanthus erythropappus* (DC) MCLEISH (Candeia).** *Revista Eletrônica de Farmácia*, 8(3), 12-12, 2011.

SOMAVILLA, N. S. & RIBEIRO, D. G. **Análise comparativa da anatomia foliar de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado sensu stricto.** 2011.

SOUSA, O. V., DUTRA, R. C., YAMAMOTO, C. H., & PIMENTA, D. S. **Estudo comparativo da composição química e da atividade biológica dos óleos essenciais das**

folhas de *Eremanthus erythropappus* (DC) McLeisch. *Revista Brasileira de Farmácia*, 89(2), 113-116, 2008.

TELES, A. M. & BAUTISTA, H. P. **Asteraceae no Parque Metropolitano de Pituaçu, Salvador, Bahia, Brasil.** *Lundiana* 7(2):87-96, 2006.

TOZIN, L. R. D. S., MAYO MARQUES, M. O., & MARIA RODRIGUES, T. **Herbivory by leaf-cutter ants changes the glandular trichomes density and the volatile components in an aromatic plant model.** *AoB Plants*, 9(6), plx057, 2017.

CAPÍTULO III - Modificações estruturais e funcionais em *Eremanthus incanus* (Less.) Less. (Asteraceae) sob diferentes condições de disponibilidade hídrica e radiação solar

Resumo: *Eremanthus incanus* é uma espécie endêmica do Brasil que ocorre em diferentes fitofisionomias do Cerrado. Considerando esta ocorrência e sua importância ecológica e econômica, o objetivo desse trabalho foi analisar as variações das características estruturais e funcionais das folhas e raízes de plantas jovens de *Eremanthus incanus* em diferentes condições de disponibilidade hídrica e de intensidade de radiação. Para isso, realizou-se um experimento em casa de vegetação com *Eremanthus incanus* plantados em vasos de plástico de 0,8L, com substrato de terra de subsolo peneirada e casca de arroz carbonizada (3:1), mais a adição de superfosfato simples e cloreto de potássio. O experimento teve 4 tratamentos, com 10 repetições cada: T1 - 100% H₂O e 100% Luz; T2 - 100% H₂O e 50% Luz; T3 - 50% H₂O e 100% Luz e T4 - 50% H₂O e 50% Luz. Foram realizadas as seguintes análises: anatomia foliar e radicular (estrutura primária e secundária), trocas gasosas e análise de crescimento. Plantas jovens de *E. incanus* apresentaram modificações estruturais e funcionais devido às variações nas condições hídricas e de radiação, sendo que em melhores condições desses recursos, essa espécie tem um melhor crescimento e consegue melhor ajustar as características estruturais que estão diretamente relacionadas a uma maior taxa fotossintética. Na folha, as espessuras da cutícula, do parênquima paliçádico e esponjoso, do limbo e da camada de tricomas, a densidade estomática na face adaxial e as áreas dos tecidos vasculares na nervura central foram afetadas pelos tratamentos. Na raiz, apenas a estrutura primária apresentou modificações, sendo na espessura da epiderme, córtex e endoderme, e no Índice de Vulnerabilidade de Carlquist. Todas as variáveis de trocas gasosas e de crescimento foram influenciadas pelas condições experimentais. Assim, foi possível estabelecer algumas correlações entre variáveis estruturais e funcionais que podem favorecer o melhor crescimento das plantas, sendo a fotossíntese e a densidade estomática as variáveis com maior plasticidade, principalmente em relação à disponibilidade de radiação.

Palavras-chave: Análise de crescimento. Anatomia vegetal. Candeia. Trocas gasosas. Plasticidade fenotípica.

1. INTRODUÇÃO

A ocorrência das espécies vegetais em cada Bioma brasileiro depende de características adaptativas moduladas pelos próprios fatores ambientais (GUISAN & THUILLER 2005). Sendo assim, fatores como precipitação, fertilidade, tipo de solo, radiação, temperatura, ventos e eventos extremos, como ocorrência de fogo, são determinantes na ocorrência das espécies, bem como na fisionomia vegetal (PETERSON & REICH 2008; BARTELS & CHEN 2010).

Espécies que habitam diferentes ambientes, geralmente, apresentam características anatômico, morfológico e fisiológico para sobreviverem a diferentes condições ambientais, como é o caso do *Eremanthus incanus* (Less.), que ocorre em diferentes ambientes do Cerrado (SIMIONI et al. 2018; DE MATTOS et al. 2019).

As espécies de Cerrado geralmente apresentam uma estruturação anatômica de adaptação a ambiente de clima seco como epiderme com camada espessa de cutícula, grande quantidade de tricomas de diversos tipos em uma ou nas duas faces da folha, presença significativa de elementos mecânicos como colênquima e esclerênquima, entre outras características (MORRETES, 1966; BIERAS, 2006). Estas características nas folhas, geralmente estão relacionadas à transpiração das plantas de cerrado, o que confere a estas uma adaptação às condições climáticas e ambientais como a alta temperatura proveniente de constante radiação solar, pouca disponibilidade hídrica no solo, etc. (MORRETES e FERRI, 1959; MORRETES, 1966).

A ocorrência de *E. incanus* em diferentes ambientes indica que essa espécie possui mecanismos estruturais e funcionais para sobreviver em diferentes condições de cada fitofisionomia do Cerrado, com disponibilidade hídrica e de radiação variáveis. Com isso, o objetivo desse trabalho foi avaliar as características de estrutura anatômica de folhas e raízes, e de trocas gasosas e analisar o crescimento de plantas jovens de *E. incanus* sob diferentes condições de radiação e disponibilidade hídrica, a fim de entender como essa espécie se ajusta para sobreviver nas diferentes fisionomias de vegetação do Cerrado.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Coleta do material botânico e obtenção das sementes

Foram coletadas inflorescências (glomérulos de capítulos) de cinco árvores de “candeia”, da espécie *Eremanthus incanus*, no Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, que está situado ao sul da cidade de Lavras, Minas Gerais, mantido pela Fundação Abraham Kasinski (FAK). A coleta foi realizada em Outubro de 2018, período de frutificação da espécie (SCOLFORO et al. 2002).

O material foi levado para o laboratório de sementes florestais do departamento de Ciências Florestais da Universidade Federal de Lavras, onde foi realizado o processamento do material para a obtenção das sementes.

O processamento das sementes foi realizado de forma manual, seguindo a metodologia de Scolforo et al. (2002). Primeiramente os glomérulos (inflorescência) capítulos são colocados em bandejas com lâmpadas de fluorescência para secagem completa do material, posteriormente, é feito a maceração sobre uma peneira, de modo que ao esfregar os glomérulos na peneira, vai separar os diásporos do capítulo e retirado também o pappus. Em seguida, o material que foi recolhido na bandeja, deve ser peneirado utilizando peneira de malha fina, para separar os diásporos dos outros resíduos da inflorescência.

Posteriormente, as sementes (diásporos), foram submetidas a separação com a utilização de soprador do tipo Seed Blower (Oeste Sintonia CFY-II), seguindo a metodologia de Tonetti (2004), sendo regulado o soprador na abertura 6.0 e tempo de ventilação de 30 segundos, visando separar o máximo possível das sementes de menor peso, que são inviáveis para germinação, devido a possível ausência do embrião.

Após a separação com maior porcentagem de germinação, estas, por serem sementes ortodoxas, foram armazenados em câmara fria e seca (10°C; 40%UR), sendo colocadas em tubos de fibra com tampa vedada, até que sejam utilizadas para a semeadura.

2.2 Delineamento do experimento

A semeadura foi realizada no dia 2 de Dezembro de 2019, na casa de vegetação do setor de cultura de tecidos do Departamento de Agricultura da Universidade Federal de Lavras. A casa de vegetação possui sombrite e controle de temperatura sendo controlado com irrigação automática, mantendo a temperatura em torno de 26°C a 30°C, não ultrapassando os 31°C.

Para a semeadura, foi utilizado bandeja de sementeira, preenchidas com substrato de subsolo peneirada e casca de arroz carbonizada, na proporção 3:1, contendo superfosfato

simples (5kg a cada 1000L de substrato) e cloreto de potássio (120gr a cada 1000L de substrato) (Davide & Melo, 2012). O desbaste foi realizado 4 dias após o transplante, deixando apenas 3 plântulas por vaso. sendo semeadas 8 sementes em cada célula da bandeja. A germinação completa de todas as sementeiras, ocorreu 13 dias após a semeadura (Figura 5). Posteriormente a germinação, as plântulas foram transplantadas para vasos de plástico com capacidade de 0,8L e dimensões de 14,4 cm de altura por 6,4 cm de largura, preenchidos com o mesmo substrato utilizado nas sementeiras.

Figura 5: Sementeira mostrando a germinação de *Eremanthus incanus* no viveiro de mudas sob condição de temperatura controlada.



Fonte: Do autor \ 2023.

As mudas foram transferidas para a casa de vegetação do setor de genética do departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras, para passar por período de aclimatação. No final do período de aclimatação, após uma semana, foi realizado o segundo desbaste nos vasos, deixando apenas uma planta por vaso. Assim, foram selecionadas as plantas mais vigorosas com altura e número de folhas semelhantes.

O experimento, se iniciou no dia 22 de Janeiro de 2020, e teve duração de 56 dias, sendo realizado em casa de vegetação em condições controladas de temperatura (25°C a 27°C), com as plantas submetidas a condição de 100% da capacidade de campo do solo (irrigado), 50% da capacidade de campo (déficit hídrico), pleno sol (sem uso de sombrite) e

50% sombreamento (com uso de sombrite). Para disponibilidade da água nos vasos foi utilizado uma sonda de umidade do solo (Delta-T, ML2x-UM-1.21). A calibração foi realizada através da curva a curva de retenção, onde três amostras de substrato, com mesmo volume utilizado dos vasos, foram secas a 60.0 ± 1.0 °C e submetidas a adição gradativa de 10 mL de água e a medição da umidade pela sonda até a estabilização do valor ($784 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^3$), considerada a capacidade de campo. Para atribuir déficit hídrico foi disponibilizado metade do valor da capacidade de campo ($392 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^3$). A manutenção da umidade do solo foi realizada pelo monitoramento com a sonda e reposição da água até atingir o valor atribuído. Já a condição de sombreamento foi estabelecida por meio da utilização sombrite de cor preto, de malha 50% de sombreamento.

Dessa forma, quatro tratamentos foram atribuídos (Figura 6): Tratamento 1 (T1): 100% H₂O e 100% Luz (controle); Tratamento 2 (T2): 100% H₂O e 50% Luz; Tratamento 3 (T3): 50% H₂O e 100% Luz; Tratamento 4 (T4): 50% H₂O e 50% Luz.

Figura 6: Experimento em casa de vegetação sob temperatura controlada. **A)** Tratamento 1 (T1): 100% H₂O e 100% Luz (controle); **B)** Tratamento 2 (T2): 100% H₂O e 50% Luz; **C)** Tratamento 3 (T3): 50% H₂O e 100% Luz; **D)** Tratamento 4 (T4): 50% H₂O e 50% Luz.



Fonte: Do autor \ 2023.

2.3 Análise da Anatomia.

Foram coletadas 5 folhas e as raízes de cada amostra por tratamento ao final do período experimental, fixadas e conservadas em frascos de plástico contendo etanol 70%. As análises anatômicas foram realizadas no laboratório de anatomia vegetal do departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras.

Para as secções paradérmicas das folhas, foi realizado o processo de dissociação com hipoclorito de sódio (NaClO) (Bersier & Bocquet, 1960). Foi feita a raspagem da porção mediana da folha para eliminar o máximo possível de tricomas e selecionados cortes de cada folha para ser colocado no reagente no período de sete dias. Posteriormente, foram separadas a mão com auxílio de pinça as faces adaxial e abaxial da epiderme, e realizada a coloração com Safranina 1% para então ser montadas as lâminas com glicerina 50% (KRAUS; ARDUIN, 1997), cobertas com lamínula.

As secções transversais foram obtidas de fragmentos de 2cm² retirados das regiões mediana das folhas, contendo nervura central, e da região pilífera (estrutura primária) e de ramificação (estrutura secundária) da raiz. Para as análises, o material foi submetido a uma série etanólica crescente para desidratação (70, 80, 90 e 100%), a temperatura ambiente de acordo com Johansen (1940), com modificações. Em seguida o material foi imerso em solução de pré-infiltração, composta por etanol 100% e resina base (1:1), seguindo as instruções do fabricante (Kit Historesina Leica) por 24 horas. Após esse período, prosseguiu-se a infiltração em resina base por mais 24 horas à 4°C. Para a polimerização foi utilizado o kit Historesina (hidroxietilmetacrilato, Leica, Heidelberg). Secções transversais foram realizadas em micrótomo rotativo semiautomático, em espessura de 7 µm, sendo em seguida coradas com Azul de Toluidina 1%, Ph 6,7 (FEDER e O'BRIEN, 1968).

As secções paradérmicas e transversais foram fotografadas em microscópio óptico com câmera digital acoplada e as análises foram feitas por meio do software UTHSCSA-Imagetool, versão 3.0, permitindo a medição dos tecidos foliares e da raiz. Nas secções paradérmicas analisou-se a densidade estomática (DE - número de estômatos/mm²) na face adaxial e abaxial da epiderme. Nas secções transversais foliares, na região da nervura central, foram analisadas a área de floema e de xilema; na região do limbo foliar foram analisadas as espessuras da epiderme na face adaxial e abaxial, do parênquima paliçádico, do parênquima esponjoso, do limbo foliar, da camada de tricomas na face abaxial da epiderme e da cutícula.

Na raiz foram analisadas as espessuras da epiderme, endoderme, córtex, área de xilema e de floema, diâmetro do metaxilema e Índice de Vulnerabilidade de Carlquist (IVC).

2.4 Análise de trocas gasosas e clorofila

As características de trocas gasosas das plantas foram avaliadas em uma folha de dez indivíduos por tratamento, considerando as folhas completamente expandidas e livres de ataque de herbívoros, através de analisador de trocas gasosas por infravermelho (IRGA) modelo LI-6400XT Li-cor. A densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos foi fixada na câmara de 6 cm² com fonte de luz red-blue LED. Foram avaliadas a condutância estomática (gs), a taxa transpiratória (E), a taxa fotossintética (A), e a concentração intercelular de CO₂ (Ci). Além disso, com os dados obtidos calculou-se a eficiência do uso da água (EUA) pela relação A e E.

O teor de clorofila, foi mensurado de modo indireto utilizando o medidor portátil de clorofila SPAD - Soil Plant Analysis Development, sendo analisado em três folhas totalmente expandidas de cada amostra e calculado a média.

2.5 Análise de Crescimento

As coletas e mensuração das amostras para a análise de crescimento foram realizadas em dois momentos do experimento: Após 35 dias do início e ao final do período experimental na casa de vegetação. Para a devida análise foram utilizadas 10 amostras de plântulas de cada tratamento, por coleta. Foi analisado e mensurado nas amostras: número de folhas, área foliar, comprimento da parte aérea, comprimento da raiz e comprimento total da planta. Em seguida, o material foi colocado em estufa de circulação forçada a 60 °C até obter o peso de massa constante, para então, ser obtido a massa seca das folhas e das raízes. Os dados de massa seca foram obtidos em balança analítica. Os dados de massa seca e área foliar foram utilizados para a obtenção dos parâmetros de análise de crescimento, segundo HUNT et al., 2002.

2.6 Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI)

As variáveis estruturais e funcionais das folhas e de crescimento das plantas foram utilizadas para calcular o Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI). Para isso a distância absoluta entre as variáveis de dois indivíduos selecionados aleatoriamente (X e X')

da mesma espécie pertencentes aos diferentes ambientes (E e E', onde E sempre é diferente de E', como indivíduos crescendo em ambientes diferentes). Esta abordagem é estendida para todos os ambientes e espécies avaliados, comparando as distâncias pareadas.

Desta forma, a distância entre pares de indivíduos crescidos em diferentes ambientes é calculada como o valor absoluto da diferença absoluta $XE - X'E'$ e a distância relativa é obtida pela diferença absoluta dividida pela soma ($XE + X'E'$). Assim, as distâncias relativas são obtidas como $XE - X'E' / (XE + X'E')$ para todos os pares de indivíduos de uma dada espécie crescendo em diferentes ambientes. Quando se calcula essas distâncias para todas as variáveis em consideração, a distribuição estatística resultante, distâncias relativas para cada variável podem ser sujeitas a teste de hipóteses para testar as diferenças entre as distâncias fenotípicas em função do ambiente. O RDPI variando de 0 (sem plasticidade) a 1 (plasticidade máxima) pode ser obtido para cada variável como: $RDPI = \sum (XE - X'E' / (XE + X'E')) / n$, onde n é o número total de distâncias (VALLADARES; SANCHEZ-GOMEZ; ZAVALA, 2006).

2.5 Análises estatísticas

As análises estatísticas foram realizadas usando o software R versão 4.1.2 (R Core Team, 2022). Os dados foram submetidos a testes de normalidade (Shapiro-Wilk) e homoscedasticidade (Bartlett test). Dados não normais foram transformados (log e box cox). Foi realizada uma Two-away ANOVA para avaliar o efeito dos fatores água, luz e da interação entre eles. Para as variáveis que algum dos fatores foram significativos ($p \leq 0,05$) foram realizados testes de Tukey para comparar as médias. Além disso, foi realizada uma análise de correlação de Pearson ($p \leq 0,05$) entre as variáveis.

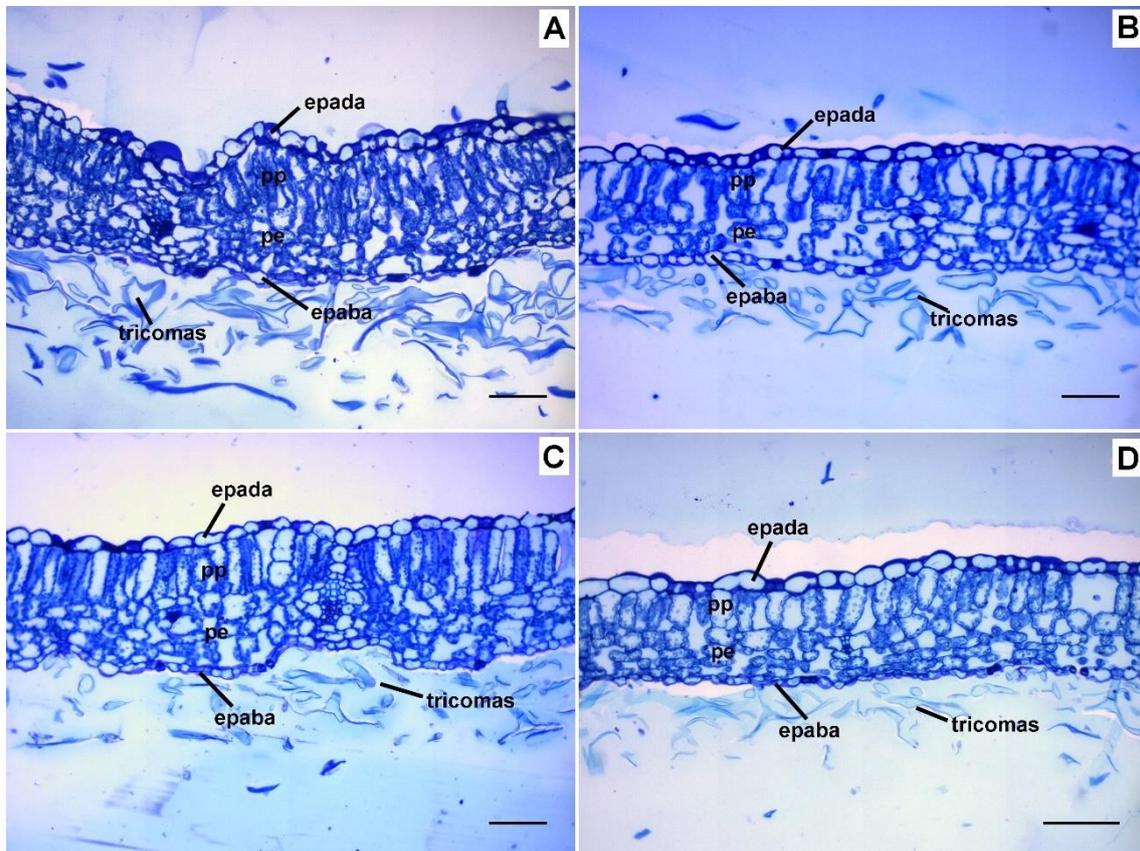
3. RESULTADOS

3.1 Análises de estrutura anatômica das folhas

Considerando as duas fontes de variação (água e radiação), observou-se interações significativas apenas para espessura da epiderme na face abaxial e da camada de tricomas (Figuras 7 e 8). A disponibilidade de água teve efeito significativo para espessura do parênquima esponjoso e do limbo foliar, área de xilema e de floema (Figura 9). Enquanto, a intensidade de radiação influenciou de forma significativa para densidade estomática na face

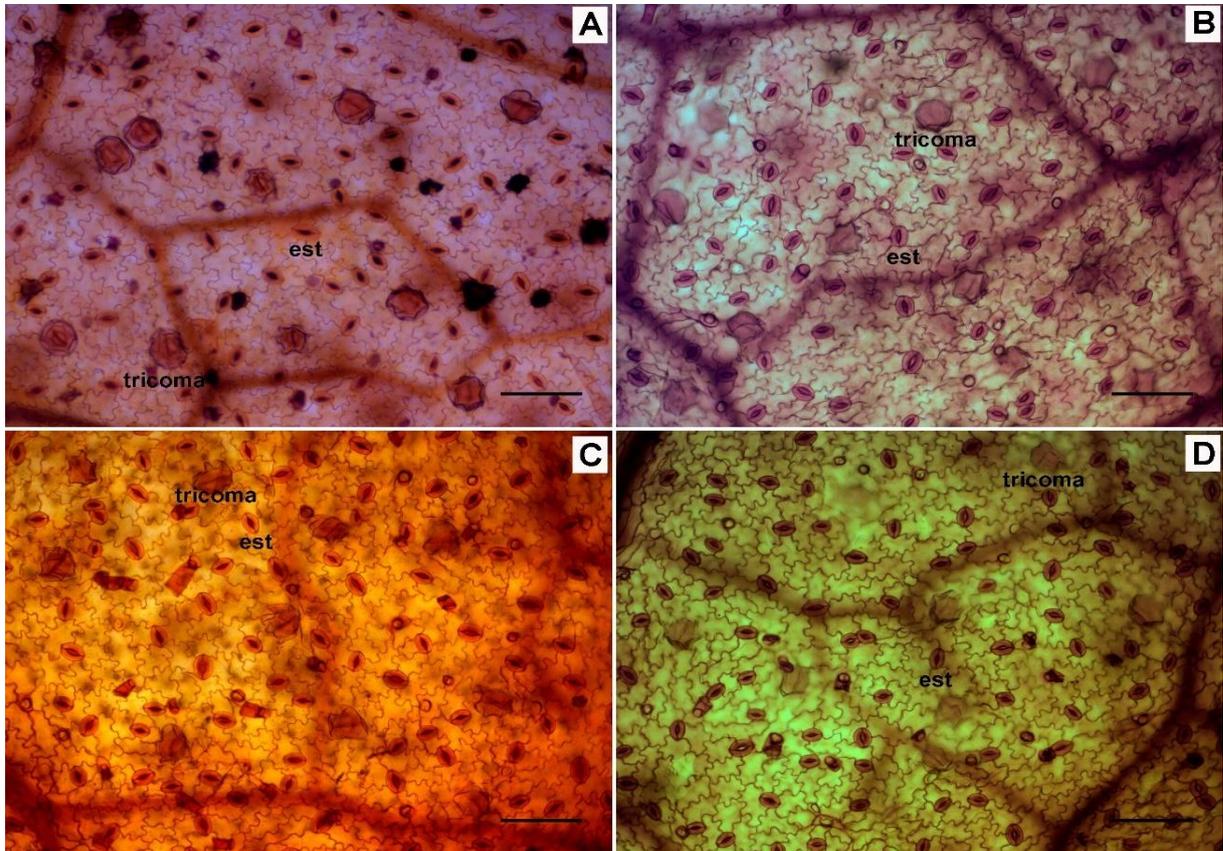
adaxial, espessuras da epiderme na face adaxial (Figura 10), do parênquima paliçádico e esponjoso, do limbo foliar, da camada de tricomas e área de xilema e floema. Para as demais características analisadas, não houve variações entre os tratamentos.

Figura 7: Secção transversal da do limbo foliar *Eremanthus incanus* submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. **A)** 100% H₂O e 100% Luz; **B)** 100% H₂O e 50% Luz; **C)** 50% H₂O e 100% Luz; **D)** 50% H₂O e 50% Luz. pp: Parênquima paliçádico; pe: Parênquima esponjoso; epada: Epiderme adaxial; epaba: Epiderme. abaxial Barras; 100µm.



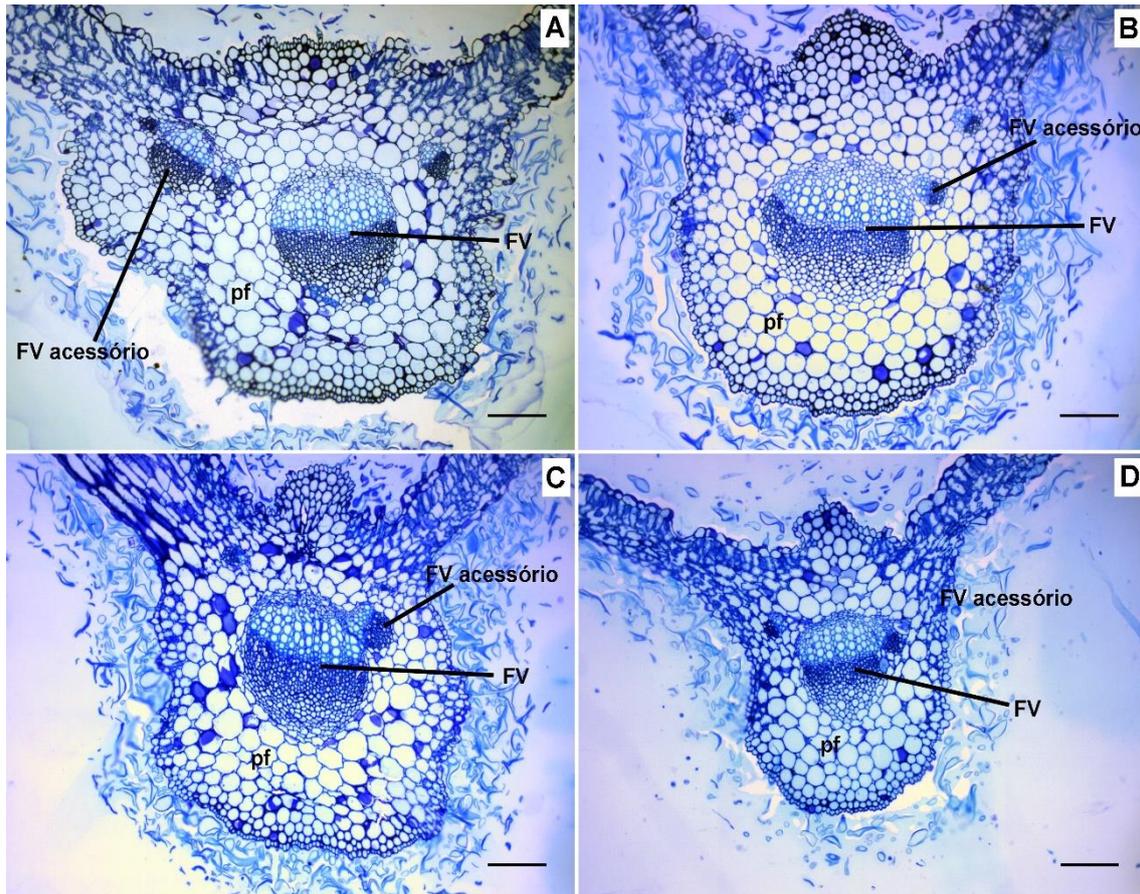
Fonte: Do autor \ 2023.

Figura 8: Superfície abaxial das folhas de *Eremanthus incanus* submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. **A)** 100% H₂O e 100% Luz; **B)** 100% H₂O e 50% Luz; **C)** 50% H₂O e 100% Luz; **D)** 50% H₂O e 50% Luz. est: Estômato. Barras; 100µm.



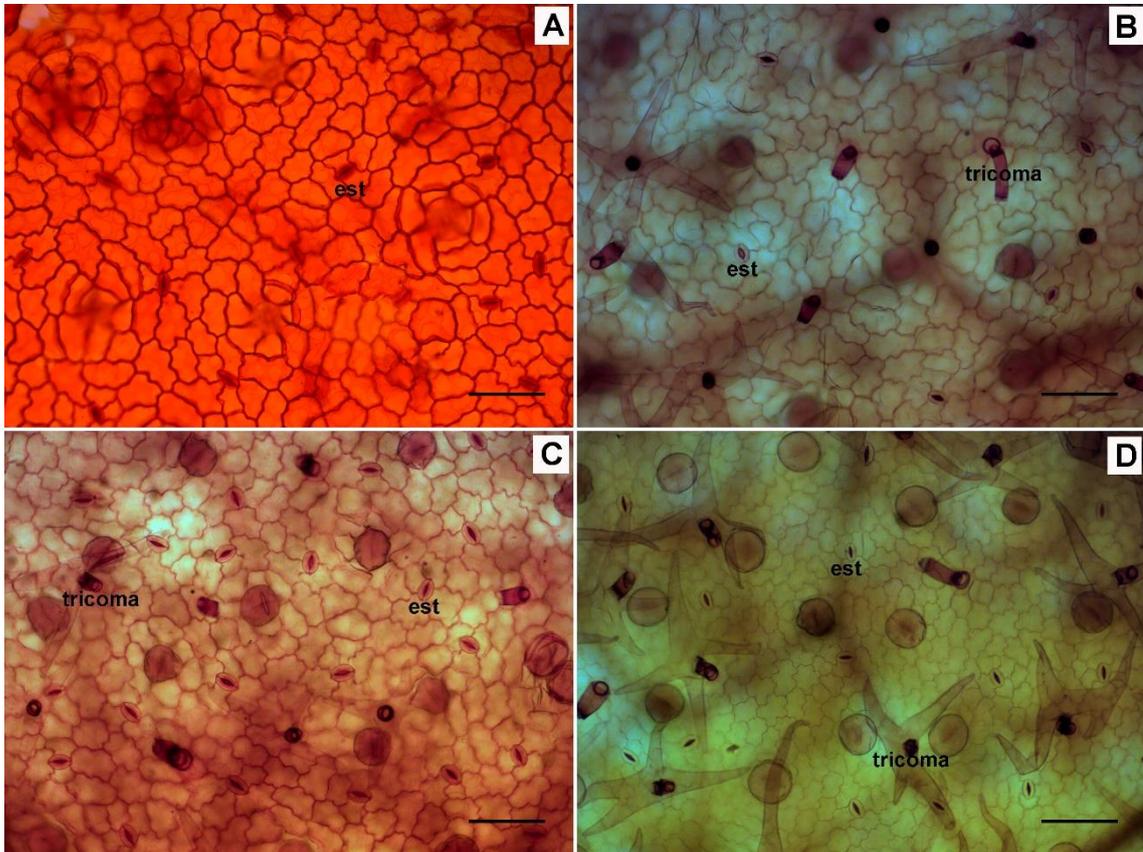
Fonte: Do autor \ 2023.

Figura 9: Secção transversal da nervura central das folhas de *Eremanthus incanus* submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. **A)** 100% H₂O e 100% Luz; **B)** 100% H₂O e 50% Luz; **C)** 50% H₂O e 100% Luz; **D)** 50% H₂O e 50% Luz. pf: Parênquima fundamental; FV: Feixe vascular; Barras; 100µm.



Fonte: Do autor \ 2023.

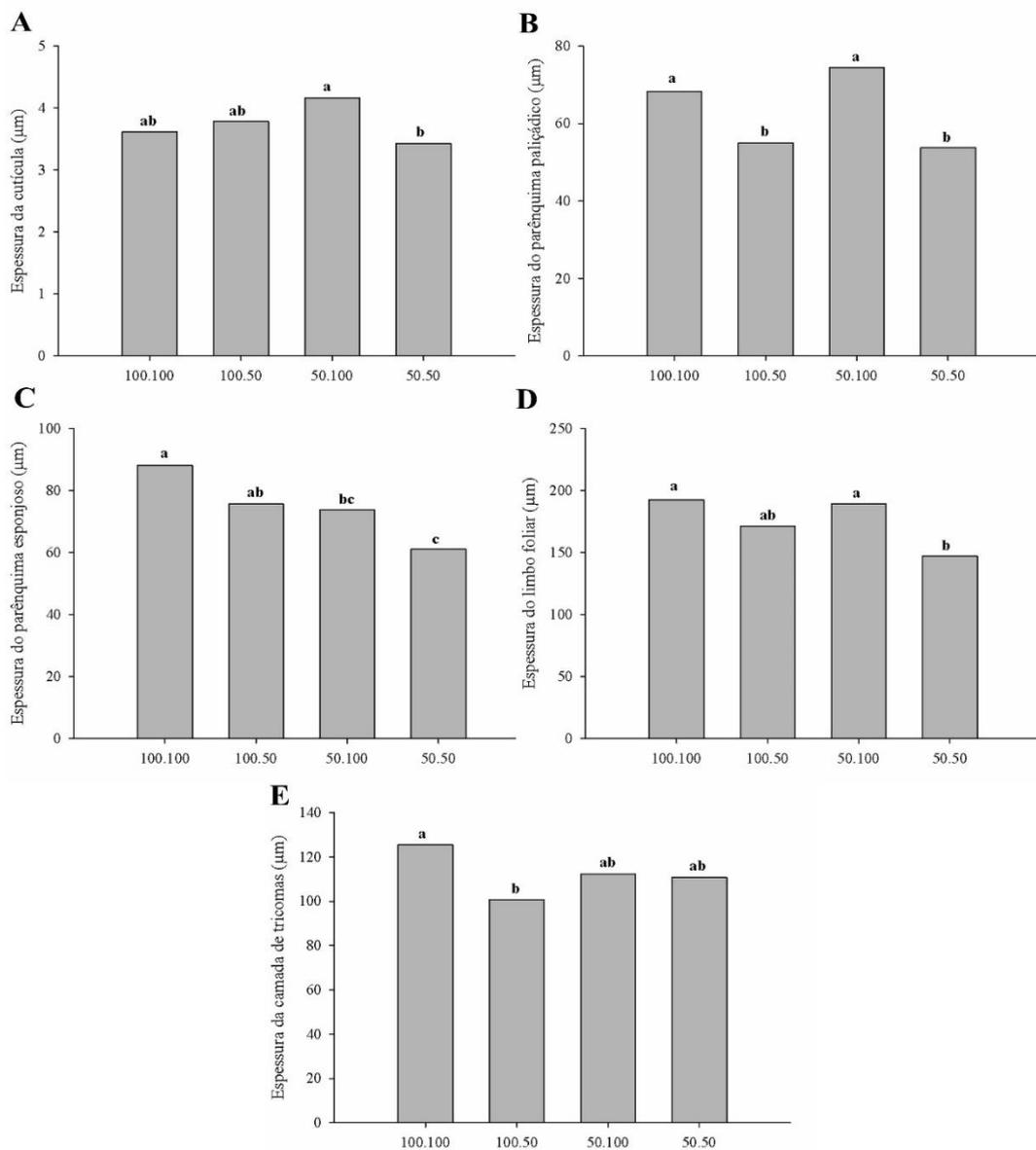
Figura 10: Superfície adaxial das folhas de *Eremanthus incanus* submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. **A)** 100% H₂O e 100% Luz; **B)** 100% H₂O e 50% Luz; **C)** 50% H₂O e 100% Luz; **D)** 50% H₂O e 50% Luz. est: Estômato. Barras; 100µm.



Fonte: Do autor \ 2023.

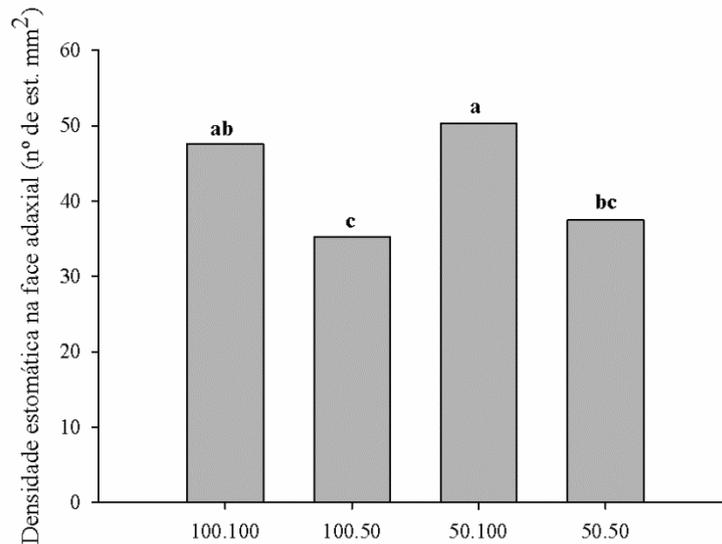
As plantas submetidas à condição com maior disponibilidade de água e de radiação (100.100) apresentaram folhas com maiores espessuras do parênquima esponjoso, do limbo foliar, da camada de tricomas, área de xilema e de floema (Figuras 11 e 13). Já no tratamento com maior disponibilidade de água e 50% de sombreamento (100.50), as folhas apresentaram menor densidade estomática na face adaxial e menor espessura da camada de tricomas (Figuras 11 e 12). Enquanto, na presença de 50% de água e maior intensidade de radiação (50.100), observou-se folhas com maior densidade estomática na face adaxial, maiores espessuras da cutícula, do limbo foliar e da camada de tricomas (Figuras 9 e 10). E sob a menor disponibilidade hídrica e menor intensidade de radiação (50.50), observou-se folhas com menores espessuras do parênquima esponjoso, do limbo foliar e menor área de floema (Figuras 11 e 13).

Figura 11: Características anatômicas dos tecidos foliares de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. **A)** Espessura da cutícula; **B)** Espessura do parênquima paliçádico; **C)** Espessura do parênquima esponjoso; **D)** Espessura do limbo foliar; e **E)** Espessura da camada de tricomas. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.



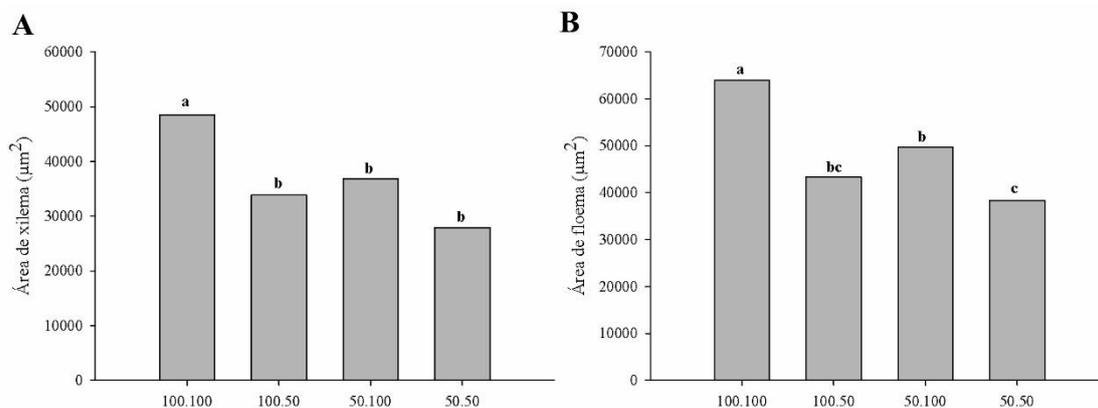
Fonte: Do autor \ 2023.

Figura 12: Densidade estomática de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.



Fonte: Do autor \ 2023.

Figura 13: Características anatômicas dos tecidos vasculares das folhas de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. **A)** Área de xilema; **B)** Área de floema. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.

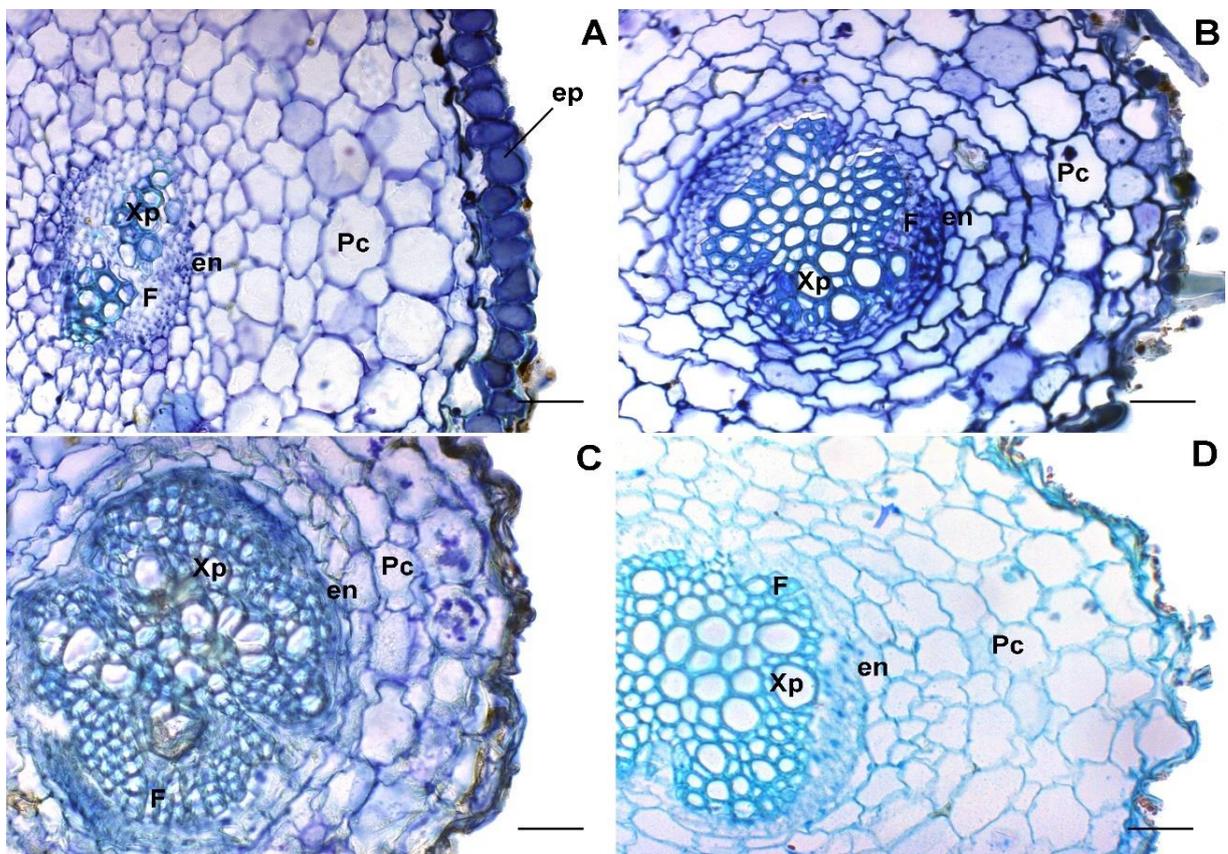


Fonte: Do autor \ 2023.

3.2 Análises da estrutura anatômica das raízes

Para as variáveis anatômicas das raízes em estrutura primária, a interação entre as duas fontes de variação foi significativa para espessura da endoderme e do córtex, e área de floema (Figura 14). A disponibilidade de água demonstrou influência significativa apenas para espessura da endoderme e do córtex. Por outro lado, a intensidade de radiação afetou de modo significativo a espessura da epiderme, da endoderme, do córtex, a área de xilema, o diâmetro de metaxilema e o índice de vulnerabilidade de Calrquist. As demais variáveis anatômicas da raiz em estrutura primária não foram modificadas pelos tratamentos.

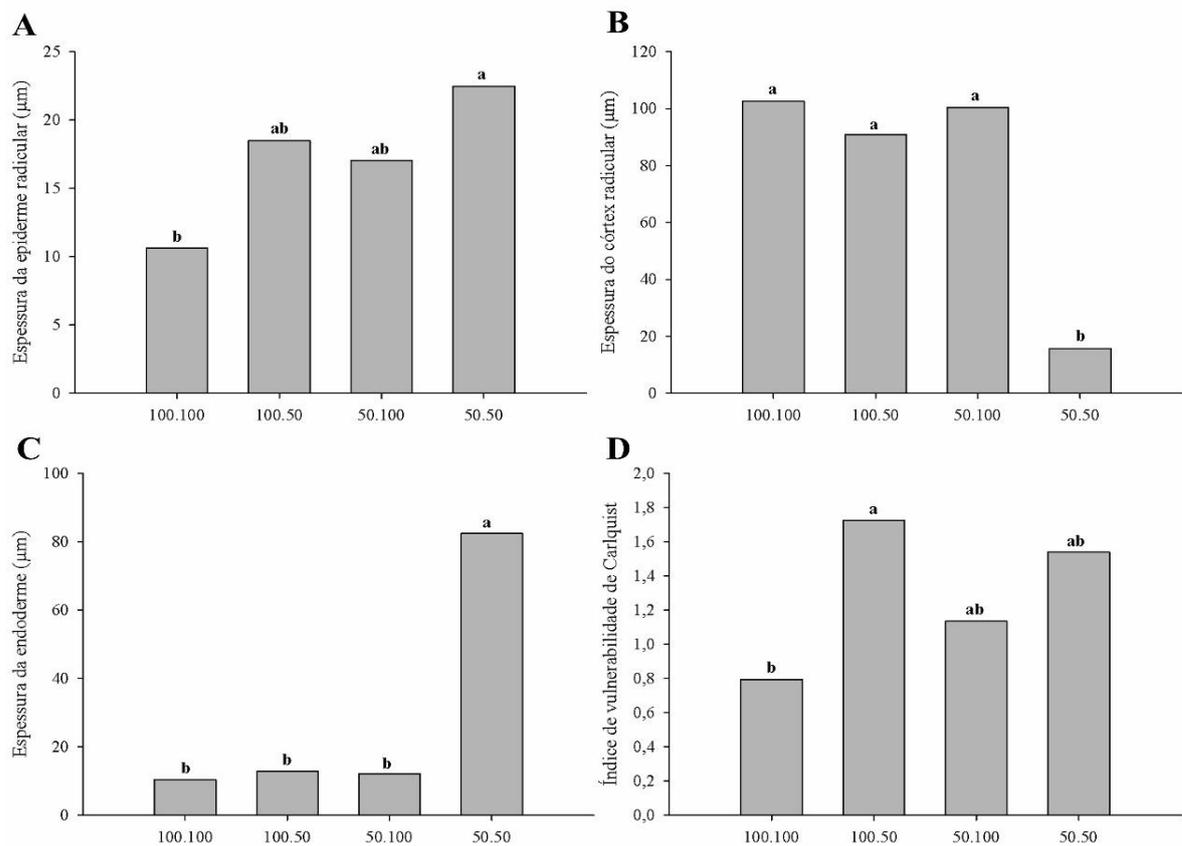
Figura 14: Raiz em estrutura primária de *Eremanthus incanus*, em secção transversal, submetidas a diferentes disponibilidades hídrica e de radiação. **A)** 100% H₂O e 100% Luz; **B)** 100% H₂O e 50% Luz; **C)** 50% H₂O e 100% Luz; **D)** 50% H₂O e 50% Luz. ep: Epiderme; Pc: Parênquima cortical; en: Endoderme; Xp: Xilema primário; F: Floema. Barras; 100µm.



Fonte: Do autor \ 2023.

Nas plantas submetidas à condição 100.100 observou-se raízes com menor espessura da epiderme e menor Índice de Vulnerabilidade de Calrquist. Já na condição 100.50, as raízes apresentaram maior diâmetro do metaxilema e maior índice de Vulnerabilidade de Calrquist. As raízes de plantas submetidas à condição 50.100 apresentaram menor diâmetro do metaxilema. Enquanto, nas raízes crescidas sob a condição 50.50 observou-se maiores espessuras da epiderme e da Endoderme, e menor espessura do córtex (Figura 15).

Figura 15: Características anatômicas dos tecidos radiculares de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. **A)** Espessura da epiderme; **B)** Espessura do córtex; **C)** Espessura da endoderme; **D)** Índice de vulnerabilidade de Carlquist. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.



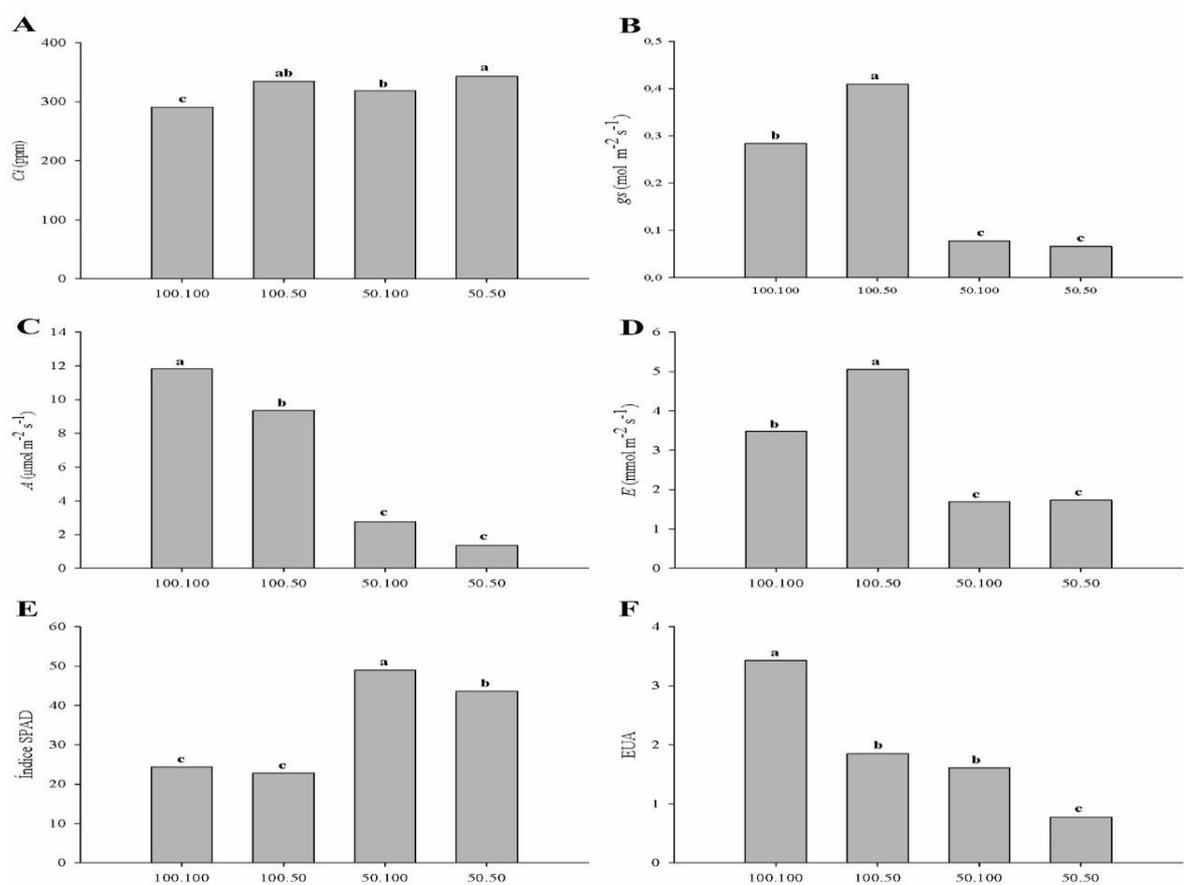
Fonte: Do autor \ 2023.

Em relação as raízes em estrutura secundária, nenhuma das variáveis anatômicas analisadas foram afetadas pelas condições experimentais (anexo).

3.3 Análises de Trocas gasosas

A interação entre disponibilidade hídrica e intensidade de radiação foi significativa somente para as variáveis condutância estomática (gs) e transpiração (E). Em relação a cada fonte de variação, todas as variáveis de trocas gasosas analisadas foram afetadas significativamente: fotossíntese (A), gs, carbono intercelular (ci), E, eficiência do uso da água (EUA) e conteúdo de clorofila (SPAD) (Figura 16).

Figura 16: Características de trocas gasosas dos tecidos foliares de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. **A)** Carbono intercelular; **B)** Condutância estomática; **C)** Fotossíntese; **D)** Transpiração; **E)** Clorofila; **F)** Eficiência do uso da água. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.



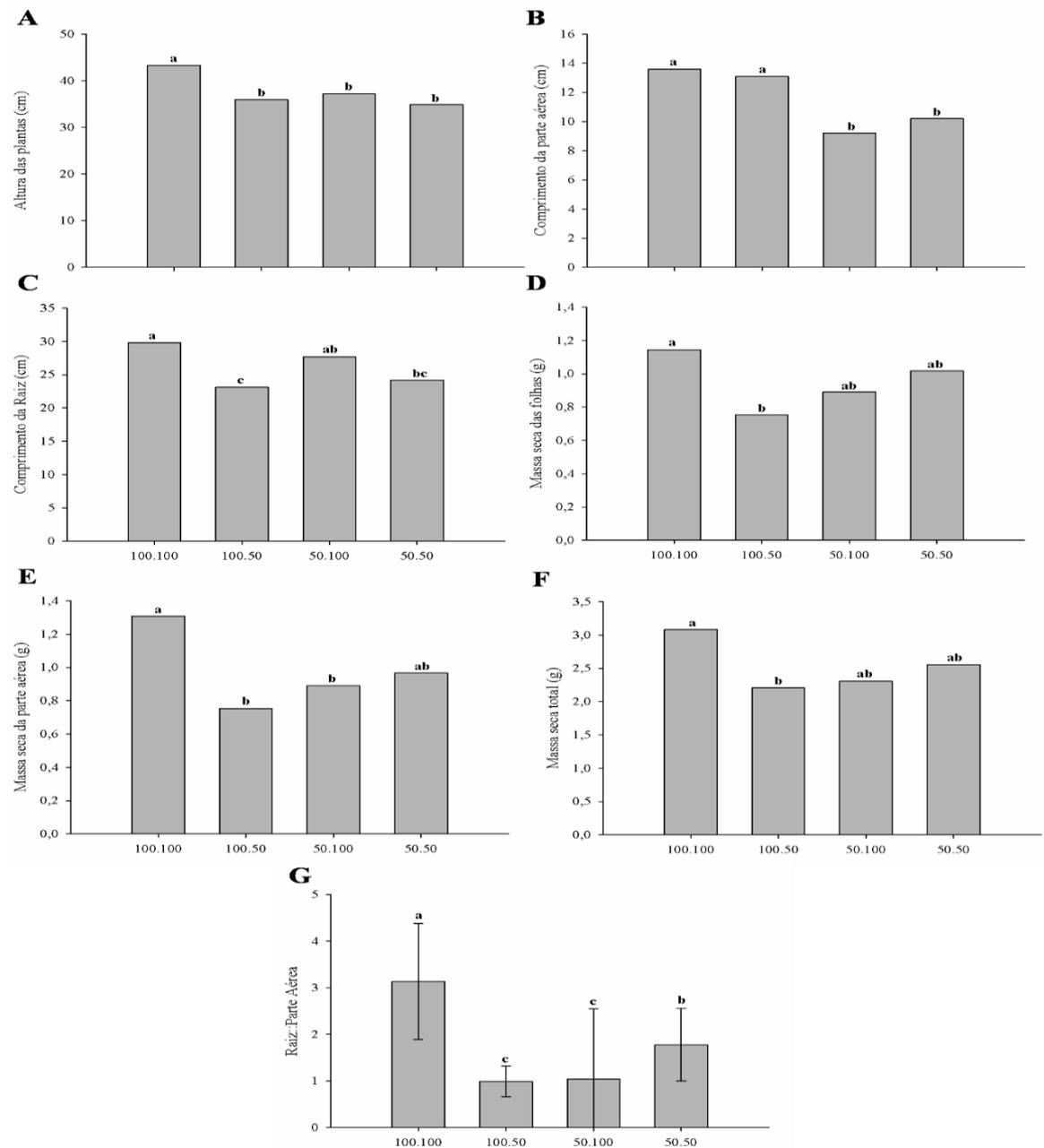
Fonte: Do autor \ 2023.

As folhas de *E. incanus* desenvolvidas na condição 100.100 apresentaram maior A e EUA, e menor Ci e teor de clorofila. Nas folhas de plantas crescidas na condição 100.50 exibiu maior gs e E e menor teor de clorofila. Já na condição 50.100, observou-se folhas com maior teor de clorofila e menores A, gs e E. E na condição 50.50, as folhas apresentaram maior Ci e menor A, gs, E e EUA.

3.4 Análise de Crescimento

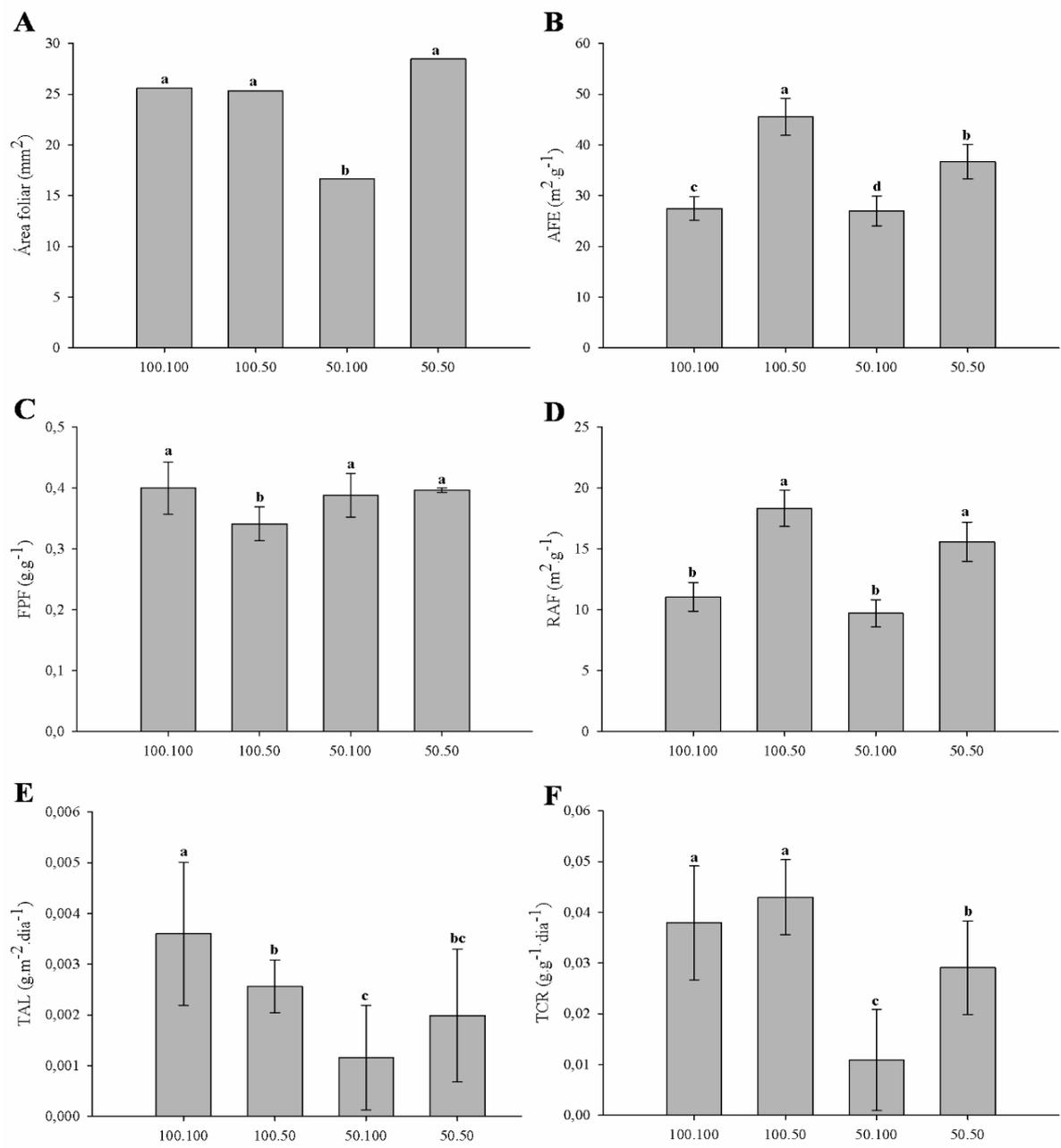
Em relação as variáveis da análise de crescimento de *E. incanus*, a interação entre as duas fontes de variação foi significativa para altura, área foliar, massa seca das folhas, massa seca total, taxa de crescimento relativo, taxa assimilatória líquida e fração de área foliar (Figuras 17 e 18). As plantas na condição 100.100 apresentaram maiores comprimentos da parte aérea da raiz e total da planta, maiores massa seca da parte aérea (MSPA), área foliar (AF), massa seca da folha (MSF), massa seca total (MST), altura, Taxa de crescimento relativo (RGR), Taxa assimilatória líquida (TAL) e Fração de peso foliar (FPF) e menor Razão de área foliar (RAF). Nas plantas submetidas à 100.50 observou-se maiores comprimentos da parte aérea, AF, Área Foliar Específica (AFE), TCR e RAF e menores comprimento da raiz, MSPA, MSF, MST e LFP. Já as plantas na condição 50.100 demonstraram maior FPF e menores MSPA, AF, AFE, comprimento da parte aérea, TCR, TAL e RAF. E, por fim, a condição 50.50 induziu as maiores AF, RAF, FPF e menor comprimento da parte aérea.

Figura 17: Parâmetros de crescimento de plantas jovens de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. **A)** Altura das plantas; **B)** Comprimento da parte aérea; **C)** Comprimento da raiz; **D)** Massa seca das folhas; **E)** Massa seca da raiz; **F)** Massa seca total das plantas; **G)** Razão raiz/parte aérea. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.



Fonte: Do autor \ 2023.

Figura 18: Parâmetros de crescimento de plantas jovens de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. **A)** Área foliar; **B)** Área foliar específica; **C)** Fração de peso foliar; **D)** Razão de área foliar; **E)** Taxa assimilatória líquida; **F)** Taxa de crescimento relativo. As barras indicam o erro padrão. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.

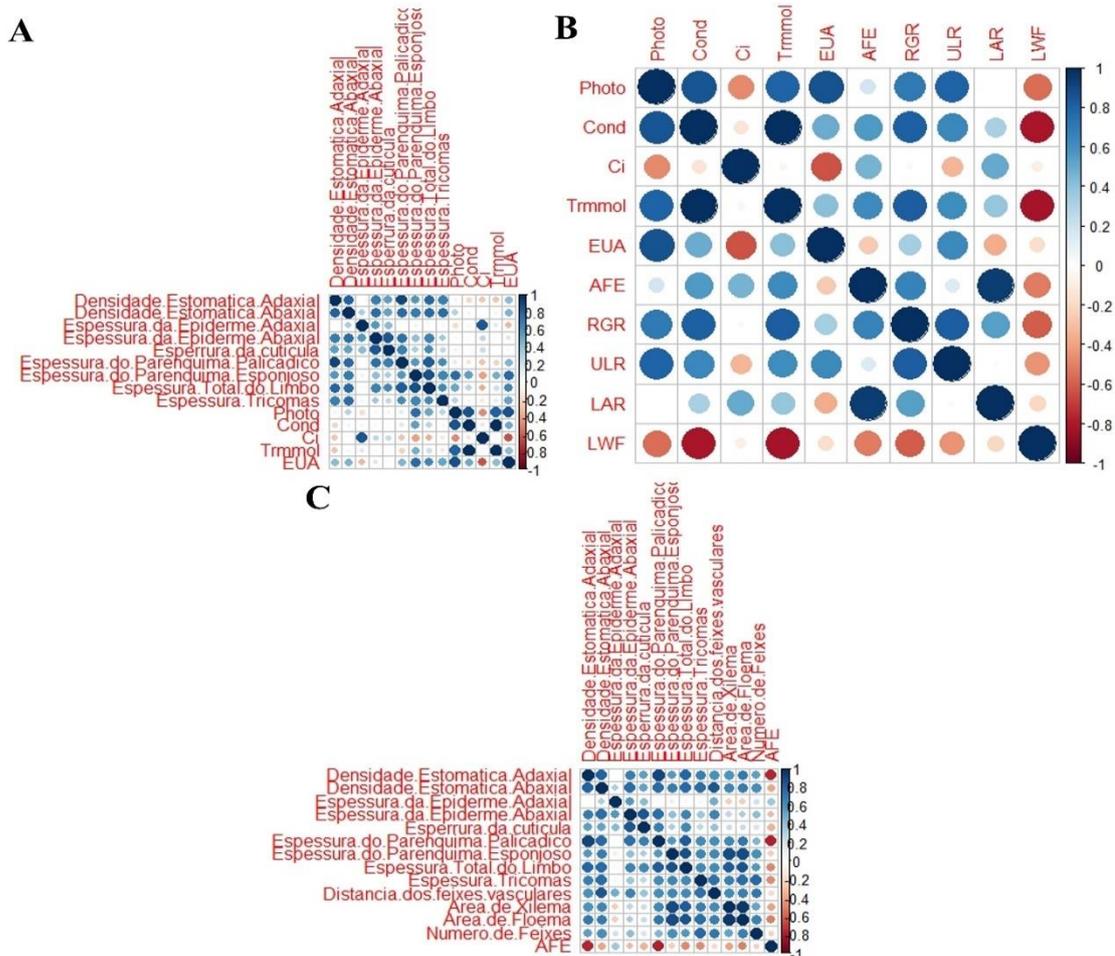


Fonte: Do autor \ 2023.

3.5 Correlação entre variáveis estruturais e funcionais

A análise de correlação (Figura 19A) entre variáveis estruturais e funcionais (processos) das folhas de *E. incanus* demonstrou a maior correlação positiva entre, espessura do parênquima esponjoso x fotossíntese (A). Também se observou correlação positiva entre, espessura da camada de tricomas x EUA, espessura do limbo foliar x A, densidade estomática nas faces adaxial e abaxial x EUA. As demais variáveis apresentaram baixas correlações positivas ou negativas (anexo).

Figura 19: Matriz de correlação entre variáveis anatômicas foliares e de trocas gasosas (A), entre trocas gasosas e parâmetros de crescimento (B) e entre variáveis anatômicas foliares e Área foliar específica de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar.



Fonte: Do autor \ 2023.

Considerando estes resultados, analisou-se também a correlação entre as variáveis funcionais (processos) das folhas e as variáveis de crescimento avaliadas em *E. incanus* (Figura 19B). Nesse caso, as maiores correlações positivas foram observadas entre A x taxa de crescimento relativo (TCR), A x taxa assimilatória líquida (TAL), e EUA x TAL. Também houve correlação positiva entre, ci x AFE, ci x AFE, e ci x RAF. Por outro lado, correlações negativas ocorreram entre A, gs e E com a variável fração de área foliar. As demais variáveis apresentaram baixas correlações positivas ou negativas.

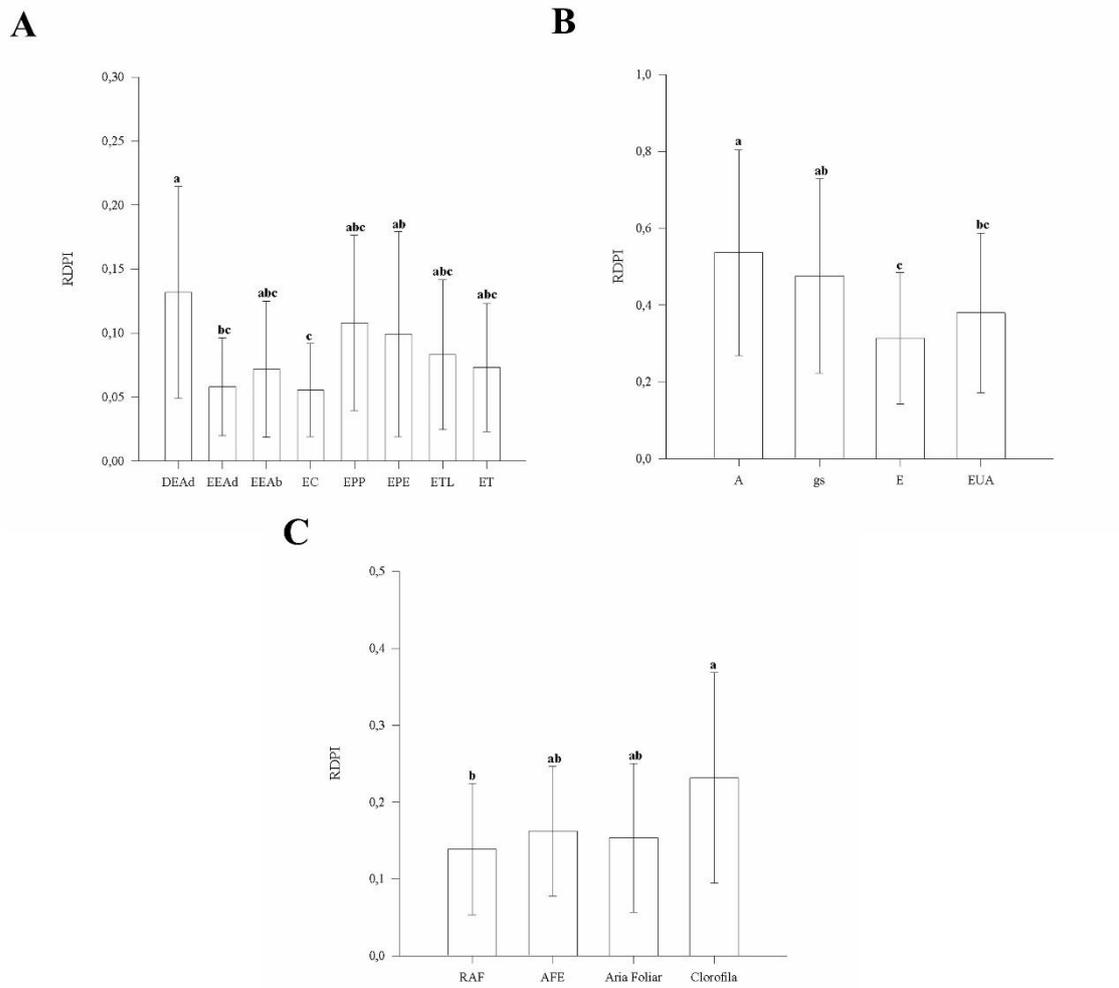
Por fim, a correlação entre AFE e as variáveis anatômicas das folhas de *E. incanus* foi negativa, sendo mais relevante com a densidade estomática na face adaxial e espessura do parênquima paliçádico (Figura 19C).

3.6 Índice de plasticidade de distância relativa (RDPI)

O RDPI foi calculado para todas as variáveis analisadas neste estudo, que foram divididas em três grupos: estruturais, funcionais e de crescimento (Figura 20). Entre as variáveis estruturais, a densidade estomática na face adaxial foi a variável com maior RDPI, e a espessura da cutícula apresentou o menor RDPI.

Para as variáveis funcionais, a A apresentou o maior RDPI, enquanto E teve o menor RDPI. E para as variáveis de crescimento, o maior RDPI foi observado para clorofila e o menor para FPA.

Figura 20: Índice de plasticidade de distância relativa de plantas jovens de *Eremanthus incanus* sob diferentes condições hídricas e de radiação solar. **A)** RDPI das variáveis anatômicas foliares; **B)** RDPI das variáveis de trocas gasosas; **C)** RDPI de parâmetros de crescimento. As barras indicam o erro padrão. As médias seguidas por letras iguais nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Scott knott à 5% de significância.



Fonte: Do autor \ 2023.

4. DISCUSSÃO

E. incanus é uma espécie que ocorre com grande frequência no Cerrado e Caatinga do Brasil (REFLORA, 2023). As espécies de cerrados geralmente apresentam uma estruturação anatômica de adaptação a ambiente de clima seco como epiderme adaxial com camada espessa de cutícula, grande quantidade de tricomas de diversos tipos em uma ou nas duas faces da folha, presença significativa de elementos mecânicos como colênquima e

esclerênquima, entre outras características (MORRETES, 1966; BIERAS, 2006). Algumas destas características anatômicas como cutícula espessa na face adaxial da folha e grande quantidade de pilosidade foram constatadas nas folhas de *E. incanus*, e estas características geralmente estão relacionadas à transpiração das plantas de cerrado, o que confere a estas uma adaptação às condições climáticas e ambientais como a alta temperatura proveniente de constante radiação solar em ambientes mais abertos e pouca disponibilidade hídrica no solo (MORRETES e FERRI, 1959; MORRETES, 1966). Nesse sentido, várias respostas estruturais e de trocas gasosas observadas neste estudo indicam o efeito mais acentuado da radiação no crescimento de plantas jovens de *Eremanthus incanus*. Embora a disponibilidade hídrica também tenha influenciado algumas características, especialmente nas folhas.

Na condição com maior disponibilidade hídrica e menor radiação (100.50), as folhas de *E. incanus* apresentaram menor espessura da camada de tricomas, maior densidade estomática, maior condutância estomática e transpiração. Com isso, observa-se que, por não ter limitação hídrica, as folhas não apresentam respostas anatômicas que reduzem a perda de água pelos estômatos. No entanto, este resultado foi contrário ao de Silva et al, (2017) no qual foi visto que o *E. incanus* no Cerrado *stricto sensu* (ambiente considerado menos limitante em comparação ao Campo rupestre) investiu em maior espessura de tricomas na face abaxial das folhas onde havia maior quantidade de estômatos, e assim diminuir a transpiração e condutância estomática e aumentar a EUA sem prejuízos a fotossíntese. Isso porque os tricomas desempenham um papel de proporcionar um microclima favorável na folha para evitar a transpiração excessiva (BARROS et al. 2012). De fato, neste estudo, é possível inferir que os tricomas são mais afetados pela radiação, o que pode indicar o papel dos tricomas no controle da temperatura foliar em ambientes com maior intensidade de radiação. Nessas condições também se observou maior fotossíntese e EUA.

Além disso, a menor radiação (100.50) fez com que as plantas de *E. incanus* apresentassem maior comprimento da parte aérea, AF, AFE, TCR e RAF. Esse maior desenvolvimento da parte aérea das plantas jovens provavelmente se deu no intuito de tentar absorver melhor a pouca radiação que chega para o processo fotossintético (FERREIRA et al. 2013; LEME et al. 2020). Nessa condição, os indivíduos apresentaram também maior diâmetro do metaxilema e maior índice de Vulnerabilidade de Calrquist nas raízes em crescimento primário. Isso, provavelmente, foi em razão desses indivíduos terem apresentado maior transpiração, o que possibilita o maior fluxo de água das raízes até a parte aérea, numa condição de maior quantidade de água disponível. Porém nesse caso, submetendo a um maior risco de ocorrência de embolia nos vasos do xilema.

A radiação (100.100 e 50.100) influenciou o desenvolvimento de algumas estruturas foliares como os parênquimas paliçádico e esponjoso e, conseqüentemente, a espessura total do limbo, como uma estratégia para otimizar a fotossíntese. Esse padrão estrutural das folhas também foi constatado no trabalho de Borges et al. (2019) em *Eremanthus erythropappus*, onde no Cerrado foram mais espessas que em ambiente de floresta nublada. No entanto, em 100.100, onde se teve maior disponibilidade hídrica, foi observado que os indivíduos apresentaram maior fotossíntese e menor C_i , presumindo que o carbono intercelular estava sendo utilizado no processo fotossintético. Além disso, observou-se maior desenvolvimento das plantas, apresentando maior área de xilema e floema, maior comprimento da parte aérea e da raiz, maior massa seca total da planta, e maior TCR, TAL e FPF. Isso indica que em boas condições de água e radiação, há um melhor desenvolvimento de *E. incanus*. Em contrapartida, em 50.100, onde se teve menor disponibilidade hídrica, ocorreu o oposto, com os indivíduos apresentando menor AF, AFE, TR e TAL. Nessa condição, por outro lado, os indivíduos apresentaram maior densidade estomática na face adaxial da folha, maior espessura da cutícula e a segunda maior espessura da camada de tricomas para sobreviver numa condição mais hostil. Assim, com essas características estruturais nas folhas esses indivíduos apresentaram menor transpiração e menor condutância estomática, porém, uma menor fotossíntese.

Em condições de menor disponibilidade hídrica e de radiação (50.50) foi observado menores espessuras do parênquima esponjoso, do limbo foliar e menor área de floema. A menor espessura da folha provavelmente é decorrente da menor radiação, por isso *E. incanus* apresentou também, nesse caso, maior AF, RAF, FPF, pois em ambientes mais sombreados as folhas tendem a serem maiores para maximizar a captura de radiação (MENDONÇA et al. 2020). Os indivíduos desse tratamento apresentaram também menor A, e maior C_i , tendo muito acúmulo de carbono, que não foi utilizado no processo fotossintético. Além disso, uma possível limitação de enzimas envolvidas no processo fotossintético pode ter ocorrido, devido a menor quantidade de água e de radiação, podendo ser considerado uma condição de estresse para *E. incanus*. Além disso gs, E e EUA foram menores nessa condição, o que se pode inferir que menores intensidades de radiação e disponibilidade hídrica afetaram negativamente o desenvolvimento de *E. incanus*.

Nesse tratamento, as raízes apresentaram maior espessura da epiderme e da endoderme e menor espessura do córtex, em resposta a menor disponibilidade de água. Com isso, pode haver uma redução na perda radial de água da raiz (refluxo) ao mesmo tempo em que há uma menor distância percorrida pela água a partir da epiderme até o xilema, o que facilitaria o

processo de absorção de água do solo em uma condição de estresse (DE MORAIS CAMPOS et al., 2021).

Nesse contexto de interação entre as características estruturais e funcionais, as correlações entre espessura do parênquima esponjoso x fotossíntese (A), espessura da camada de tricomas x EUA, espessura do limbo foliar x A e densidade estomática nas faces adaxial e abaxial x EUA, proporcionou um melhor ajuste para os indivíduos de *E. incanus* melhor se desenvolverem. Em relação a estrutura da folha, observa-se que quanto maior a espessura do tecido foliar maior será taxa fotossintética, isso também tem relação com a densidade estomática e com a camada de tricomas, sendo que quanto melhor for esse ajuste, melhor será a eficiência do uso da água pelas plântulas, pois uma menor densidade estomática e uma maior camada de tricomas na folha, tende a evitar a transpiração excessiva.

Assim como observado um melhor ajuste de *E. incanus* na interação entre as características estruturais e funcionais, a relação entre características funcionais e análise de crescimento como, A x taxa de crescimento relativo (TCR), A x taxa assimilatória líquida (TAL), EUA x TAL, ci x AFE, E x EUA, ci x AFE, e ci x RAF comprova o comportamento de *E. incanus* de se ajustar as variações de recursos, modificando tecidos ou estruturas diretamente relacionadas à fotossíntese e uso eficiente da água, de modo que, quanto maior for a taxa fotossintética isso favorecerá um maior crescimento dos indivíduos de *E. incanus* e com uma boa economia no uso da água, e também, quanto maior for a assimilação de dióxido de carbono nas folhas, maior será o crescimento em estrutura na parte área como o investimento em tecidos fotossintéticos.

Considerando estas diferentes variáveis, as que apresentaram maior RDPI foram a A e Clorofila, sendo essas duas variáveis importantes e dependentes uma da outra para o bom crescimento e homeostase de *E. incanus*, pois para se ter um bom funcionamento do processo fotossintético, deve se ter uma boa quantidade de pigmentos como no caso a clorofila, possibilitando um melhor ajuste quando necessário.

5. CONCLUSÃO

As variáveis de disponibilidade hídrica no solo e de radiação, tem forte influência nos ajustes estruturais e de trocas gasosas nas folhas e na anatomia da raiz de *E. incanus* nas diferentes condições desses recursos, sendo que em maiores condições desses recursos há um melhor desenvolvimento de *E. incanus*. Além disso, essa espécie consegue melhor ajustar as

características estruturais que estão diretamente relacionadas a uma maior taxa fotossintética, sendo essa característica funcional, a mais plástica dessa espécie.

REFERÊNCIAS

- BARROS, F. D. V., GOULART, M. F., SÁ TELLES, S. B., LOVATO, M. B., VALLADARES, F., & LEMOS-FILHO, J. D. **Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna)**. *Plant Biology*, *14*(1), 208-215, 2012.
- BARTELS S.F., CHEN H.Y.H. **Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity?** *Ecology* **91**:1931–1938, 2010.
- BIERAS, A. C. **Morfologia e anatomia foliar de dicotiledôneas arbóreo-arbustivas do Cerrado de São Paulo, Brasil**. 2006.
- BORGES, E. R., PRADO-JUNIOR, J., SANTANA, L. D., DELGADO, C. N., RAYMUNDO, D., RIBEIRO, J. H. C. & CARVALHO, F. A. **Trait variation of a generalist tree species (*Eremanthus erythropappus*, Asteraceae) in two adjacent mountain habitats: savanna and cloud forest**. *Australian Journal of Botany*, *66*(8), 640-646. 2019.
- CAMPOS, A. J. de M., SANTOS, S. M.; NACARATH, I. R. F. F. **Water stress in plants: a review. Research, Society and Development**, [S. l.], v. 10, n. 15, p. e311101523155, 2021. DOI: 10.33448/rsd-v10i15.23155, 2023.
- DE MATTOS E.A., SCARANO F.R., CAVALIN P.O., FERNANDES G.W., RENNENBERG H., LÜTTGE U. Ecophysiological performance of four species of Clusiaceae with different modes of photosynthesis in a mosaic of riverine, rupestrian grasslands, and cerrado vegetation in SE-Brazil. *Trees - Structure and Function* **33**:641–652. [online] URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-018-1805-x>. 2019.
- DE MORRETES, BERTA LANGE. **Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado II**. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica, p. 207-244, 1966.
- DE MORRETES, BERTA LANGE; FERRI, MARIO GUIMARÃES. **Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado**. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica, p. 5-70, 1959.

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

FERREIRA, G. Â., DO PRADO JÚNIOR, J. A., SCHIAVINI, I., & DE MELO, C. **Plastic responses in tree architecture and specific leaf area of *Xylopia aromatica* (Annonaceae): adaptations to environments with different light intensities.** *Brazilian Journal of Botany*, 36(4), 279-283, 2013.

GUISAN A., THUILLER W. **Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models.** Ecology Letters 8:993–1009, 2005.

JOHANSEN, DONALD ALECANDER. **Plant microtechnique.** McGraw-Hill Book Company, Inc.; London. 1940.

LEME, G. M., RAMOS, F. N., PEREIRA, F. J., & POLO, M. **High levels of anatomical and physiological leaf plasticity of *Ocotea odorifera* (Lauraceae) in response to different radiation intensities.** *Botany*, 99(1), 23-32, 2021.

MELO, L. A. D., DAVIDE, A. C., & TEIXEIRA, L. A. F. **Metodologia para resgate de matrizes e enraizamento de estacas de *Eremanthus erythropappus*.** *Cerne*, 18, 631-638, 2012.

MENDONÇA, A. M. D. C., LIRA, J. M. S., RODRIGUES, M., MONTEIRO, V. D. F. C., SIMÃO, E., & BARBOSA, J. P. R. A. D. **Anatomical, physiological and allometric contrasts of the Cerrado tree *Dalbergia miscolobium* in full sun and shade environments.** *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 82(2), 104-111, 2020.

PETERSON D.W., REICH P.B. **Fire frequency and tree canopy structure influence plant species diversity in a forest-grassland ecotone.** *Plant Ecology* 194:5–16, 2008.

SCOLFORO, J. R. S., OLIVEIRA, A. D., DAVIDE, A. C., MELLO, J. M., & ACERBI JUNIOR, F. W. **Manejo sustentado das candeias *Eremanthus erythropappus* (DC.) McLeisch e *Eremanthus incanus* (Less.) Less.** *Lavras, UFLA/FAEPE*, 214, 2002.

SCOLFORO, J. R. S., LOEUILLE, B. F. P. & ALTOÉ, T. F. **Caracterização da candeia. O manejo sustentável da candeia: o caminhar de uma nova experiência florestal em Minas Gerais.** Lavras: UFLA, p. 19-27, 2012.

SIMIONI P.F., EISENLOHR P. V., PESSOA M.J.G., SILVA I.V. DA. **Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: Do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics?** *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **226**:38–46. [online] URL: <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.11.004>. 2017.

SIMIONI P.F., PESSOA M.J.G., CARDOSO M.A., CABRAL F.F., TEIXEIRA S.O., DA SILVA I.V. **Leaf anatomy of *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (annonaceae) occurring in a rocky savannah in the Brazilian Amazonian.** *Acta Scientiarum - Biological Sciences* **40**:1–7, 2018.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, v. 94, n. 6, p. 1103–1116, 2006.

ANEXO 1

ANÁLISE DOS DADOS DE ESTRUTURA ANATÔMICA DA FOLHA

1) Tabela de análise de variância para densidade estomática na face adaxial:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	31.68	31.68	0.8717	0.3643701
Luz	1	790.65	790.65	21.7571	0.0002591 ***
Agua:Luz	1	0.30	0.30	0.0081	0.9292977
Residuals	16	581.44	36.34		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.100	50.304	a
100.100	47.544	ab
50.50	37.486	bc
100.50	35.212	c

2) Tabela de análise de variância para densidade estomática na face abaxial:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	75.9	75.86	0.2089	0.65375
Luz	1	1290.7	1290.74	3.5552	0.07765 .
Agua:Luz	1	0.0	0.00	0.0000	0.99991
Residuals	16	5808.9	363.06		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	190.668	a
50.100	186.774	a
100.50	174.602	a
50.50	170.706	a

3) Tabela de análise de variância para espessura da epiderme na face adaxial:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	1.2600	1.2600	0.7863	0.3883
Luz	1	12.5770	12.5770	7.8488	0.0128 *

Agua:Luz 1 1.9719 1.9719 1.2306 0.2837
 Residuals 16 25.6384 1.6024

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50	16.634	a
50.50	16.508	a
50.100	15.550	a
100.100	14.420	a

4) Tabela de análise de variância para espessura da epiderme na face adaxial:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.4176	0.4176	0.2468	0.62607
Luz	1	3.1601	3.1601	1.8679	0.19062
Agua:Luz	1	10.6434	10.6434	6.2911	0.02329 *
Residuals	16	27.0693	1.6918		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.100	12.848	a
100.50	11.764	a
100.100	11.100	a
50.50	10.594	a

5) Tabela de análise de variância para espessura do parênquima paliçádico:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	31.75	31.75	0.7153	0.4102
Luz	1	1445.34	1445.34	32.5586	3.247e-05 ***
Agua:Luz	1	69.56	69.56	1.5671	0.2286
Residuals	16	710.27	44.39		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.100	74.512	a
100.100	68.262	a
100.50	54.990	b

50.50 53.780 b

6) Tabela de análise de variância para espessura do parênquima esponjoso:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Água	1	1040.84	1040.84	17.3646	0.0007269 ***
Luz	1	790.78	790.78	13.1928	0.0022415 **
Água:Luz	1	0.01	0.01	0.0002	0.9891104
Residuals	16	959.04	59.94		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	88.154	a
100.50	75.626	ab
50.100	73.774	bc
50.50	61.150	c

7) Tabela de análise de variância para espessura do limbo foliar:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Água	1	937.5	937.5	4.6280	0.0470772 *
Luz	1	4949.0	4949.0	24.4307	0.0001469 ***
Água:Luz	1	550.7	550.7	2.7187	0.1186734
Residuals	16	3241.1	202.6		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	192.466	a
50.100	189.268	a
100.50	171.500	ab
50.50	147.312	b

8) Tabela de análise de variância para espessura da camada de tricomas:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Água	1	12.39	12.39	0.0927	0.76464
Luz	1	857.79	857.79	6.4225	0.02209 *
Água:Luz	1	672.34	672.34	5.0340	0.03936 *

Residuals 16 2136.96 133.56

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	125.392	a
50.100	112.222	ab
50.50	110.720	ab
100.50	100.698	b

9) Tabela de análise de variância para distância entre os feixes vasculares:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	1334.0	1333.98	1.1321	0.3031
Luz	1	949.4	949.40	0.8058	0.3827
Agua:Luz	1	610.9	610.94	0.5185	0.4819
Residuals	16	18852.4	1178.28		

10) Tabela de análise de variância para área de xilema na nervura principal:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	387759178	387759178	12.4914	0.002756 **
Luz	1	686797391	686797391	22.1247	0.000239 ***
Agua:Luz	1	41003258	41003258	1.3209	0.267323
Residuals	16	496673702	31042106		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	48435.69	a
50.100	36765.66	b
100.50	33851.97	b
50.50	27909.29	b

11) Tabela de análise de variância para área de floema na nervura principal:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	463371289	463371289	14.1686	0.001696 **
Luz	1	1275893060	1275893060	39.0133	1.168e-05 ***
Agua:Luz	1	106534741	106534741	3.2575	0.089949 .
Residuals	16	523264472	32704030		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	63970.97	a
50.100	49728.28	b
100.50	43380.72	bc
50.50	38369.91	c

ANÁLISE DOS DADOS DE ESTRUTURA ANATÔMICA DA RAIZ EM ESTRUTURA SECUNDÁRIA

1) Tabela de análise de variância para espessura da periderme:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	10.9	10.9	0.0073	0.93284
Luz	1	5758.4	5758.4	3.8702	0.06674 .
Agua:Luz	1	1688.5	1688.5	1.1349	0.30255
Residuals	16	23805.7	1487.9		

2) Tabela de análise de variância para espessura do córtex:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	86.6	86.56	0.0776	0.7842
Luz	1	1297.4	1297.45	1.1625	0.2969
Agua:Luz	1	33.4	33.45	0.0300	0.8647
Residuals	16	17857.9	1116.12		

3) Tabela de análise de variância para espessura do floema:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	2701.5	2701.50	2.3246	0.1469
Luz	1	665.1	665.13	0.5723	0.4603
Agua:Luz	1	312.3	312.28	0.2687	0.6113
Residuals	16	18594.6	1162.16		

4) Tabela de análise de variância para espessura do xilema:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	1955	1955	0.0116	0.9156
Luz	1	301118	301118	1.7862	0.2001

Agua:Luz 1 78478 78478 0.4655 0.5048
Residuals 16 2697210 168576

5) Tabela de análise de variância para diâmetro da raiz:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	16315	16315	0.0578	0.8131
Luz	1	782823	782823	2.7735	0.1153
Agua:Luz	1	195227	195227	0.6917	0.4178
Residuals	16	4515986	282249		

6) Tabela de análise de variância para proporção entre área da raiz e área do xilema:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.00686	0.0068582	0.3241	0.5771
Luz	1	0.01207	0.0120665	0.5702	0.4611
Agua:Luz	1	0.00003	0.0000295	0.0014	0.9707
Residuals	16	0.33857	0.0211609		

7) Tabela de análise de variância para diâmetro de vasos:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	249.10	249.10	2.4732	0.1354
Luz	1	144.66	144.66	1.4362	0.2482
Agua:Luz	1	270.69	270.69	2.6875	0.1206
Residuals	16	1611.55	100.72		

8) Tabela de análise de variância para índice de vulnerabilidade de Carlquist:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.024240	0.0242404	2.8680	0.1097
Luz	1	0.002419	0.0024192	0.2862	0.6000
Agua:Luz	1	0.015093	0.0150933	1.7858	0.2001
Residuals	16	0.135233	0.0084521		

ANÁLISE DOS DADOS DE ESTRUTURA ANATÔMICA DA RAIZ EM ESTRUTURA PRIMÁRIA

1) Tabela de análise de variância para espessura da epiderme:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	134.63	134.630	3.7995	0.06902 .
Luz	1	221.79	221.794	6.2595	0.02358 *
Agua:Luz	1	7.41	7.410	0.2091	0.65360
Residuals	16	566.93	35.433		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.50	22.46713	a
100.50	18.49547	ab
50.100	17.02427	ab
100.100	10.61787	b

2) Tabela de análise de variância para espessura da endoderme:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	6326.7	6326.7	21.689	0.0002630 ***
Luz	1	6633.9	6633.9	22.742	0.0002092 ***
Agua:Luz	1	5752.3	5752.3	19.720	0.0004110 ***
Residuals	16	4667.2	291.7		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.50	82.47233	a
100.50	12.98240	b
50.100	12.12913	b
100.100	10.47580	b

3) Tabela de análise de variância para espessura do córtex:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	7487.9	7487.9	5.3597	0.03421 *
Luz	1	11647.8	11647.8	8.3372	0.01072 *
Agua:Luz	1	6638.2	6638.2	4.7514	0.04456 *
Residuals	16	22353.4	1397.1		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	102.69587	a
50.100	100.43393	a
100.50	90.86707	a
50.50	15.73180	b

4) Tabela de análise de variância para espessura total da raiz:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	3.5411e+09	3541123147	0.3983	0.5369
Luz	1	1.9246e+08	192463534	0.0216	0.8849
Agua:Luz	1	2.8352e+09	2835178901	0.3189	0.5801
Residuals	16	1.4226e+11	8891035690		

5) Tabela de análise de variância para área do cilindro vascular:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	3.3760e+08	337598702	0.4388	0.5171
Luz	1	1.2555e+09	1255479473	1.6317	0.2197
Agua:Luz	1	1.1285e+09	1128546936	1.4667	0.2434
Residuals	16	1.2311e+10	769420323		

6) Tabela de análise de variância para área do floema:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	53669332	53669332	0.2813	0.60313
Luz	1	115677200	115677200	0.6063	0.44755
Agua:Luz	1	1350976033	1350976033	7.0809	0.01708 *
Residuals	16	3052656510	190791032		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50	29130.890	a
50.100	21044.700	a
50.50	9417.016	a
100.100	7883.343	a

7) Tabela de análise de variância para área do xilema:

100.50	24004.08	a
50.100	12200.55	a
100.100	12037.20	a
50.50	10535.75	a

8) Tabela de análise de variância para diâmetro de metaxilema:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	135.76	135.760	4.0555	0.06116 .
Luz	1	189.74	189.738	5.6680	0.03005 *
Agua:Luz	1	47.21	47.209	1.4103	0.25234
Residuals	16	535.60	33.475		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50	26.06633	a
50.50	17.78280	ab
100.100	16.83340	ab
50.100	14.69540	b

9) Tabela de análise de variância para índice de vulnerabilidade de Carlquist:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.03045	0.03045	0.1651	0.689864
Luz	1	2.22696	2.22696	12.0760	0.003124 **
Agua:Luz	1	0.34548	0.34548	1.8734	0.189998
Residuals	16	2.95060	0.18441		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50	1.7247712	a
50.50	1.5399508	ab
50.100	1.1354342	ab
100.100	0.7945337	b

ANÁLISE DOS DADOS DE PROCESSOS (TROCAS GASOSAS)

1) Tabela de análise de variância para fotossíntese:

Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
----	--------	---------	---------	--------

Agua	1	363.12	363.12	576.9228	5.589e-14	***
Luz	1	18.51	18.51	29.4066	5.638e-05	***
Agua:Luz	1	1.39	1.39	2.2146	0.1562	
Residuals	16	10.07	0.63			

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	11.804	a
100.50	9.352	b
50.100	2.754	c
50.50	1.358	c

2) Tabela de análise de variância para condutância estomática:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.37812	0.37812	635.504	2.627e-14 ***
Luz	1	0.01625	0.01625	27.302	8.334e-05 ***
Agua:Luz	1	0.02381	0.02381	40.008	1.009e-05 ***
Residuals	16	0.00952	0.00059		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50	0.410	a
100.100	0.284	b
50.100	0.078	c
50.50	0.066	c

3) Tabela de análise de variância para carbono interelular:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	1634.3	1634.3	8.9050	0.008765 **
Luz	1	5927.5	5927.5	32.2987	3.394e-05 ***
Agua:Luz	1	441.1	441.1	2.4038	0.140595
Residuals	16	2936.3	183.5		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.50	343.450	a
100.50	334.764	ab

50.100 318.412 b
 100.100 290.940 c

4) Tabela de análise de variância para transpiração:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	32.768	32.768	567.829	6.326e-14 ***
Luz	1	3.297	3.297	57.128	1.149e-06 ***
Agua:Luz	1	2.934	2.934	50.839	2.387e-06 ***
Residuals	16	0.923	0.058		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50 5.056 a
 100.100 3.478 b
 50.50 1.730 c
 50.100 1.684 c

5) Tabela de análise de variância para eficiência do uso da água:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	10.4835	10.4835	63.3206	5.943e-07 ***
Luz	1	7.2722	7.2722	43.9241	5.811e-06 ***
Agua:Luz	1	0.6994	0.6994	4.2243	0.05655 .
Residuals	16	2.6490	0.1656		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100 3.428 a
 100.50 1.848 b
 50.100 1.606 b
 50.50 0.774 c

6) Tabela de análise de variância para clorofila (SPAD):

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	2578.72	2578.72	516.1054	1.33e-13 ***
Luz	1	59.51	59.51	11.9108	0.003285 **
Agua:Luz	1	18.24	18.24	3.6507	0.074135 .

Residuals 16 79.94 5.00

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.100 48.96 a

50.50 43.60 b

100.100 24.34 c

100.50 22.80 c

ANÁLISE DOS DADOS DE CRESCIMENTO

1) Tabela de análise de variância para comprimento da parte aérea:

Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)

Agua 1 66.612 66.612 101.5048 2.476e-08 ***

Luz 1 0.313 0.313 0.4762 0.50004

Agua:Luz 1 2.812 2.812 4.2857 0.05498 .

Residuals 16 10.500 0.656

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100 13.6 a

100.50 13.1 a

50.50 10.2 b

50.100 9.2 b

2) Tabela de análise de variância para comprimento da raiz:

Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)

Agua 1 1.25 1.250 0.2183 0.6466076

Luz 1 130.05 130.050 22.7162 0.0002104 ***

Agua:Luz 1 12.80 12.800 2.2358 0.1543080

Residuals 16 91.60 5.725

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100 29.8 a

50.100 27.7 ab

50.50 24.2 bc

100.50 23.1 c

3) Tabela de análise de variância para altura das plantas:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	64.80	64.800	10.5473	0.0050458 **
Luz	1	115.20	115.200	18.7508	0.0005171 ***
Agua:Luz	1	31.25	31.250	5.0865	0.0384716 *
Residuals	16	98.30	6.144		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	43.3	a
50.100	37.2	b
100.50	36.0	b
50.50	34.9	b

4) Tabela de análise de variância para massa seca da parte aérea:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.05101	0.05101	1.0904	0.31191
Luz	1	0.28561	0.28561	6.1056	0.02510 *
Agua:Luz	1	0.50245	0.50245	10.7412	0.00474 **
Residuals	16	0.74844	0.04678		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	1.308	a
50.50	0.968	ab
50.100	0.890	b
100.50	0.752	b

5) Tabela de análise de variância para massa seca da raiz:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.10082	0.100820	6.6340	0.02032 *
Luz	1	0.00800	0.008000	0.5264	0.47860
Agua:Luz	1	0.00512	0.005120	0.3369	0.56971
Residuals	16	0.24316	0.015197		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50 0.702 a

100.100 0.630 a

50.50 0.528 a

50.100 .520 a

6) Tabela de análise de variância para área foliar:

Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)

Agua 1 42.341 42.341 3.7619 0.0702718 .

Luz 1 166.465 166.465 14.7903 0.0014279 **

Agua:Luz 1 182.771 182.771 16.2390 0.0009694 ***

Residuals 16 180.080 11.255

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.50 28.456 a

100.100 25.596 a

100.50 25.320 a

50.100 6.640 b

7) Tabela de análise de variância para massa seca das folhas:

Df Sum Sq Mean Sq F value Pr(>F)

Agua 1 0.00017 0.00017 0.0073 0.932891

Luz 1 0.08939 0.08939 3.7711 0.069963 .

Agua:Luz 1 0.33709 0.33709 14.2207 0.001672 **

Residuals 16 0.37927 0.02370

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100 1.14502 a

50.50 1.01720 ab

50.100 0.89126 ab

100.50 0.75166 b

8) Tabela de análise de variância para massa seca total:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.2287	0.22874	1.0423	0.32248
Luz	1	0.4914	0.49144	2.2393	0.15401
Agua:Luz	1	1.6084	1.60841	7.3287	0.01554 *
Residuals	16	3.5115	0.21947		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100	3.08482	a
50.50	2.55742	ab
50.100	2.30376	ab
100.50	2.20414	b

9) Tabela de análise de variância para área foliar específica:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	110.67	110.67	31.8187	3.684e-05 ***
Luz	1	514.63	514.63	147.9586	1.690e-09 ***
Agua:Luz	1	4.79	4.79	1.3761	0.2579
Residuals	16	55.65	3.48		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50	33.69858	a
50.50	28.01546	b
100.100	22.57492	c
50.100	8.84861	d

10) Tabela de análise de variância para taxa de crescimento relativo:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.00209287	0.00209287	157.259	1.084e-09 ***
Luz	1	0.00067450	0.00067450	50.682	2.434e-06 ***
Agua:Luz	1	0.00021542	0.00021542	16.187	0.0009828 ***
Residuals	16	0.00021294	0.00001331		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50	0.04296166	a
--------	------------	---

100.100 0.03791088 a
 50.50 0.02906640 b
 50.100 .01088795 c

11) Tabela de análise de variância para taxa assimilatória líquida:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	1.2438e-05	1.2438e-05	49.355	2.866e-06 ***
Luz	1	7.5600e-08	7.5600e-08	0.300	0.591430
Agua:Luz	1	4.4054e-06	4.4054e-06	17.481	0.000706 ***
Residuals	16	4.0322e-06	2.5200e-07		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.100 0.003688446 a
 100.50 0.002626819 b
 50.50 0.001988263 bc
 50.100 .001172576 c

12) Tabela de análise de variância para razão de área foliar:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	2.989	2.989	4.9763	0.04036 *
Luz	1	57.518	57.518	95.7664	3.708e-08 ***
Agua:Luz	1	0.779	0.779	1.2971	0.27151
Residuals	16	9.610	0.601		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

100.50 11.482857 a
 50.50 11.104430 a
 100.100 8.485873 b
 50.100 7.317997 b

13) Tabela de análise de variância para fração de peso foliar:

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Agua	1	0.0057001	0.0057001	20.1962	0.0003681 ***
Luz	1	0.0008456	0.0008456	2.9961	0.1027008

Agua:Luz 1 0.0023597 0.0023597 8.3606 0.0106274 *
 Residuals 16 0.0045158 0.0002822

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

50.50 0.3965185 a
 50.100 0.3877991 a
 100.100 0.3757590 a
 100.50 0.3410303 b

ANEXO II

CORRELAÇÃO ENTRE DADOS DE ESTRUTURA DAS FOLHAS E DE TROCAS GASOSAS

Row	Column	correlação	p
Densidade Estomática Adaxial	Photo	0,09698566	0,684179498
Densidade Estomática Abaxial	Photo	0,298862214	0,200549318
Espessura da Epiderme Adaxial	Photo	-0,188753757	0,425461242
Espessura da Epiderme Abaxial	Photo	0,052810977	0,824995725
Espessura da cutícula	Photo	-0,105127183	0,659143053
Espessura do Parenquima Palicadico	Photo	0,126848275	0,594091318
Espessura do Parenquima Esponjoso	Photo	0,75386466	0,000123662

Espessura Total do Limbo	Photo	0,504503209	0,023300229
Espessura Tricomas	Photo	0,272801621	0,244550207
Densidade Estomatica Adaxial	Cond	-0,217782625	0,356330146
Densidade.Estomatica.Abaxial	Cond	0,098241509	0,68029602
Espessura.da.Epiderme.Adaxial	Cond	0,064788394	0,786105721
Espessura.da.Epiderme.Abaxial	Cond	0,041682659	0,861486066
Esperrura.da.cuticula	Cond	-0,021927178	0,926890526
Espessura.do.Parenquima.Palicao	Cond	-0,167438839	0,480437031
Espessura.do.Parenquima.Esponjoso	Cond	0,537024931	0,014623118
Espessura.Total.do.Limbo	Cond	0,277443682	0,236293796
Espessura.Tricomas	Cond	-0,073391427	0,758464652
Densidade.Estomatica.Adaxial	Ci	-0,278205146	0,234956865
Densidade.Estomatica.Abaxial	Ci	0,039050798	0,87015853
Espessura.da.Epiderme.Adaxial	Ci	0,843050198	3,0594E-06
Espessura.da.Epiderme.Abaxial	Ci	0,265287719	0,258301915
Esperrura.da.cuticula	Ci	0,234610647	0,319425138
Espessura.do.Parenquima.Palicao	Ci	-0,285790683	0,221905924
Espessura.do.Parenquima.Esponjoso	Ci	-0,418095551	0,066585352
Espessura.Total.do.Limbo	Ci	-0,365297222	0,113245558
Espessura.Tricomas	Ci	-0,121444815	0,610022494
Densidade.Estomatica.Adaxial	Trmmol	-0,289084049	0,216390465
Densidade.Estomatica.Abaxial	Trmmol	0,063739423	0,789493633
Espessura.da.Epiderme.Adaxial	Trmmol	0,144330198	0,543787413
Espessura.da.Epiderme.Abaxial	Trmmol	0,045152051	0,850077214
Esperrura.da.cuticula	Trmmol	-0,012041899	0,959814017
Espessura.do.Parenquima.Palicao	Trmmol	-0,224094222	0,342211022
Espessura.do.Parenquima.Esponjoso	Trmmol	0,472715472	0,035305605

Espessura.Total.do.Limbo	Trmmol	0,21228615	0,368894568
Espessura.Tricomas	Trmmol	-0,127937838	0,590900135
Densidade.Estomatica.Adaxial	EUA	0,429185849	0,058976312
Densidade.Estomatica.Abaxial	EUA	0,453236374	0,044753996
Espessura.da.Epiderme.Adaxial	EUA	-0,33911363	0,143559267
Espessura.da.Epiderme.Abaxial	EUA	0,177468842	0,45413827
Esperrura.da.cuticula	EUA	-0,037305678	0,87591696
Espessura.do.Parenquima.Palicađico	EUA	0,445172374	0,049191297
Espessura.do.Parenquima.Esponjoso	EUA	0,760003477	0,000100967
Espessura.Total.do.Limbo	EUA	0,643792195	0,002190904
Espessura.Tricomas	EUA	0,511536013	0,021144526

CORRELAÇÃO ENTRE DADOS DE TROCAS GASOSAS E DE CRESCIMENTO

Row	Column	Correlação	p
Photo	Photo	1	
Cond	Photo	0,858469	1,28E-06
Ci	Photo	-0,47706	0,033429
Trmmol	Photo	0,804908	1,87E-05
EUA	Photo	0,860117	1,16E-06
AFE	Photo	0,180125	0,447302
RGR	Photo	0,707936	0,000479
ULR	Photo	0,801109	2,19E-05
LAR	Photo	-0,00934	0,968839
LWF	Photo	-0,55449	0,011173
Photo	Cond	0,858469	1,28E-06
Cond	Cond	1	

Ci	Cond	-0,14131	0,552342
Trmmol	Cond	0,992463	0
EUA	Cond	0,497526	0,025608
AFE	Cond	0,562521	0,009826
RGR	Cond	0,814669	1,22E-05
ULR	Cond	0,647767	0,002014
LAR	Cond	0,323042	0,164757
LWF	Cond	-0,81177	1,39E-05
Photo	Ci	-0,47706	0,033429
Cond	Ci	-0,14131	0,552342
Ci	Ci	1	
Trmmol	Ci	-0,04099	0,863765
EUA	Ci	-0,63421	0,002672
AFE	Ci	0,467792	0,037531
RGR	Ci	0,035473	0,88197
ULR	Ci	-0,33097	0,154045
LAR	Ci	0,50601	0,022824
LWF	Ci	-0,08999	0,705958
Photo	Trmmol	0,804908	1,87E-05
Cond	Trmmol	0,992463	0
Ci	Trmmol	-0,04099	0,863765
Trmmol	Trmmol	1	
EUA	Trmmol	0,415259	0,068645
AFE	Trmmol	0,622018	0,003408
RGR	Trmmol	0,825645	7,37E-06
ULR	Trmmol	0,610703	0,004235
LAR	Trmmol	0,384765	0,093908

LWF	Trmmol	-0,82659	7,04E-06
Photo	EUA	0,860117	1,16E-06
Cond	EUA	0,497526	0,025608
Ci	EUA	-0,63421	0,002672
Trmmol	EUA	0,415259	0,068645
EUA	EUA	1	
AFE	EUA	-0,2594	0,269409
RGR	EUA	0,338743	0,144025
ULR	EUA	0,634908	0,002634
LAR	EUA	-0,36648	0,111997
LWF	EUA	-0,17288	0,466066
Photo	AFE	0,180125	0,447302
Cond	AFE	0,562521	0,009826
Ci	AFE	0,467792	0,037531
Trmmol	AFE	0,622018	0,003408
EUA	AFE	-0,2594	0,269409
AFE	AFE	1	
RGR	AFE	0,664983	0,001379
ULR	AFE	0,148363	0,532465
LAR	AFE	0,943528	4,52E-10
LWF	AFE	-0,51747	0,01945
Photo	RGR	0,707936	0,000479
Cond	RGR	0,814669	1,22E-05
Ci	RGR	0,035473	0,88197
Trmmol	RGR	0,825645	7,37E-06
EUA	RGR	0,338743	0,144025
AFE	RGR	0,664983	0,001379

RGR	RGR	1	
ULR	RGR	0,822927	8,38E-06
LAR	RGR	0,544357	0,013083
LWF	RGR	-0,60289	0,004897
Photo	ULR	0,801109	2,19E-05
Cond	ULR	0,647767	0,002014
Ci	ULR	-0,33097	0,154045
Trmmol	ULR	0,610703	0,004235
EUA	ULR	0,634908	0,002634
AFE	ULR	0,148363	0,532465
RGR	ULR	0,822927	8,38E-06
ULR	ULR	1	
LAR	ULR	0,025827	0,913931
LWF	ULR	-0,44003	0,052191
Photo	LAR	-0,00934	0,968839
Cond	LAR	0,323042	0,164757
Ci	LAR	0,50601	0,022824
Trmmol	LAR	0,384765	0,093908
EUA	LAR	-0,36648	0,111997
AFE	LAR	0,943528	4,52E-10
RGR	LAR	0,544357	0,013083
ULR	LAR	0,025827	0,913931
LAR	LAR	1	
LWF	LAR	-0,20956	0,37521
Photo	LWF	-0,55449	0,011173
Cond	LWF	-0,81177	1,39E-05
Ci	LWF	-0,08999	0,705958

Trmmol	LWF	-0,82659	7,04E-06
EUA	LWF	-0,17288	0,466066
AFE	LWF	-0,51747	0,01945
RGR	LWF	-0,60289	0,004897
ULR	LWF	-0,44003	0,052191
LAR	LWF	-0,20956	0,37521
LWF	LWF	1	