



UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO
INSTITUTO DE CIÊNCIAS EXATAS E BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA
DE BIOMAS TROPICAIS



Daniela Boanares de Souza

ABSORÇÃO DE NEBLINA PELO LIMBO FOLIAR DE ESPÉCIES PRESENTES EM
COMPLEXO RUPESTRE FERRUGINOSO

OURO PRETO

Novembro – 2014

Daniela Boanares de Souza

**ABSORÇÃO DE NEBLINA PELO LIMBO FOLIAR DE ESPÉCIES PRESENTES EM
COMPLEXO RUPESTRE FERRUGINOSO**

Dissertação apresentada ao Departamento de Evolução, Biodiversidade e Meio Ambiente do Instituto de Ciências Exatas e Biológicas da Universidade Federal de Ouro Preto como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Ecologia de Biomas Tropicais.

ORIENTADORA: Dra. Alessandra Rodrigues Kozovits - UFOP

CO-ORIENTADORES: Dr. Hildeberto Caldas De Sousa - UFOP

Dra. Rosy Mary Dos Santos Isaias - UFMG

OURO PRETO

Novembro – 2014

S729a Souza, Daniela Boanares de.
Absorção de neblina pelo limbo foliar de espécies presentes em complexo rupestre ferruginoso [manuscrito] / Daniela Boanares de Souza. - 2014.
94f.: il.: color; grafs; tabs; mapas.

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Rodriques Kozovits. Coorientador:
Prof. Dr. Hildeberto Caldas Sousa.
Coorientadora: Profa. Dra. Rosy Mary dos Santos Isaías.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Ouro Preto. Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente. Ecologia de Biomas Tropicais.
Área de Concentração: Evolução e Funcionamento de Ecossistemas.

1. Análise foliar. 2. Dinâmica de vegetação. 3. Ecofisiologia vegetal. 4. Vegetação - Mapeamento. I. Kozovits, Alessandra Rodriques. II. Sousa, Hildeberto Caldas. III. Universidade Federal de Ouro Preto. IV. Título.

CDU: 581.5



UFOP
Universidade Federal
de Ouro Preto

Ministério da Educação
Universidade Federal de Ouro Preto
Programa de Pós-graduação em Ecologia de Biomas Tropicais
ICEB - Campus – Morro do Cruzeiro
Ouro Preto – MG – CEP 35.400-000
Fone: (031)3559-1747
E-mail: biomas@iceb.ufop.br

“Absorção de neblina pelo limbo foliar de espécies presentes em complexo rupestre ferruginoso”

Autora: Daniela Boanares de Souza

Dissertação defendida e aprovada, em 20 de novembro de 2014, pela banca examinadora constituída pelos professores:

Alessandra Rodrigues Kozovits
Professora Dra. Alessandra Rodrigues Kozovits
Universidade Federal de Ouro Preto

Maria Zabelê Dantas Moura
Professora Dra. Maria Zabelê Dantas Moura
Centro Universitário UNA

Marcel Giovanni Costa França
Professor Dr. Marcel Giovanni Costa França
Universidade Federal de Minas Gerais

DEDICATÓRIA

“Eu via a natureza como quem a veste.”

Manoel de Barros

À minha vó Maria “macaquinha”

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Deus e todas as forças positivas que me fizeram chegar até aqui. Sei que sem meu amigo de luz sempre ao meu lado, me mostrando o melhor caminho, isso jamais seria possível.

À Alessandra por ter acreditado em mim e ser uma estrela-guia sempre me ajudando e me confortando nos momentos de ansiedade! Uma verdadeira cientista!! Ensinaamentos que levarei para minha vida, com certeza! Ah...sem contar as conversas que são sempre interessantes e divertidas! Me fez querer conhecer o mundoooooooo!!! Obrigada por ter me dado a oportunidade de conhecer o universo da absorção foliar! Serei grata sempre por tudo que fez por mim!

Ao Hilde, meu co-orientador, que me mostrou a anatomia vegetal de uma forma super interessante. Muito agradecida pelos momentos fotográficos e pelas conversas sempre descontraídas durante os cafês na cantina! Demos muitas risadas no laboratório de Anatomia Vegetal!! Um querido!!!

À Rosy que desde a minha qualificação foi essencial para meu trabalho e que com o tempo foi se tornando uma peça-chave para ele. Muito obrigada por ter aceito participar tão ativamente dele e ser minha co-orientadora! MUITÍSSIMO agradecida!

Ao Pedro, por seu amor e paciência! Por sempre me ajudar nos momentos mais tensos e festejar nos alegres! Por suas idas ao campo comigo, por ser minha plateia quando ensaiava minhas apresentações, pelas conversas de biólogo, por sempre torcer por mim! Meu porto-seguro! Você foi imprescindível para que este mestrado ocorresse! Muito obrigada e te amo muito!

À minha família que, mesmo sem entender o porquê ainda estou estudando e o quê estou fazendo, sempre me deu força para continuar, pois acreditam que isso seria importante para mim.

Aos meus companheiros do laboratório de Ecofisiologia Vegetal, principalmente Antonella, Laís, Maurilin, Poço (Roberta) e Juan. Muito obrigada pelo ótimo convívio e ajuda nos momentos necessários! Ao Hudson que mesmo longe, em terras germânicas, contribuiu para meu trabalho.

Em especial à Antonella, pois minhas idas ao campo não existiriam sem sua ajuda! Sempre disposta mesmo às 06:00 da matina.... Suas quedas no mato e os seus bolinhos, principalmente os de morango (rsrsrsrs) fizeram meu campo inesquecível. Eternamente grata! Não conseguiria fazer os campos sem sua ajuda! Uma amiga de verdade!

À Poço, por fazer do laboratório um lugar menos cansativo e mais divertido! Obrigada pela
cia de sempre, Barletinhaaaaaaaaaaaa!!! Rsrssrsrs Obrigada pela amizade!

À Regis que me mostrou o caminho da metodologia para confecção das lâminas de anatomia
foliar! Foi muito prestativa e me salvou inúmeras vezes! E ao Cláudio que me ajudou bastante. Meus
sinceros agradecimentos!

Ao Milico – Mili (Emerson) e Francisco do laboratório de Ecologia Aquática pela ajuda com
a estatística, com o microscópio e com o software para tirar as fotos das minhas lâminas ! Abriram
mão das suas coisas, muitas vezes, para me ajudar! Muito obrigada mesmo, meninos!!

Ao Dentin (Igor) que me salvou ao ensinar como tirar fotos no microscópio de fluorescência!
Você brilhou mais que o lúcher yellow! Rsrssrs. Muito obrigada!!!

À Capes, agência de fomento da minha bolsa de mestrado. Ao programa de pós-graduação de
Ecologia de Biomas Tropicais, às secretárias e funcionários. Em especial ao Rubens, que sempre foi
muito receptivo quando precisei, tentando fazer com que as coisas ficassem mais fáceis. Um querido
para mim! Muito obrigada mesmo!

Ao Renê por ter sido bastante prestativo quando precisei aprender a trabalhar com o software
AxioVision e CorelDraw. Muito obrigada!

À Ivete (CAPI-UFMG) que foi sempre muito gentil e educada. Renderam boas conversas
com as fotos do MEV! Sempre grata!

À Aline Lima (UNICAMP)! Nossa sintonia fez com que nos tornássemos próximas, mesmo
sem nos conhecermos. Foi meu guru! Sempre tirando minhas dúvidas, me dando toques... uma
pessoa especial! Uma amante, como eu, das plantas beberronas! Muito obrigada!

Aos motoristas da UFOP: Sapo, “Seu” Hélio, Thiago e Serginho que, sempre com carinho,
me levaram à Brígida para coleta dos dados! Muito educados, me ajudaram até mesmo com o
ordinário podão! Rsrssrs Obrigada de coração, mocinhos!

Agradeço a todos os professores do “Biomas” pela troca de experiência, conhecimento, boas
conversas e convívio. Em especial ao professor Sérgio Ribeiro, pela ajuda com a estatística e pelos
toques com relação ao desenho amostral. E às professoras Maria Cristina Braga Messias e Maria Rita
Pires pelo carinho de sempre. Obrigada, pessoal!

Ao professor Jorge de Lena (DEGEO), sempre prestativo a tirar a escuridão estatística da minha vida, me mostrando a luz!!! Rsrssr Obrigada, Lena! Não irei me esquecer desta frase: No pain, no gain!!

Aos amigos que conquistei em Ouro Preto: Matheus, Fernanda, Montanha (Aline), à família “Benzadeus-Bendito” (Claudinha, Carola e André), Tó, Mari Monteiro, Jack, Poço, Márcia, Brehna e Zach! Vocês me proporcionaram momentos únicos em OP! Sem vocês, os almoços no famoso RU e os rocks bombantes nas repúblicas não teriam a mesma graça. Imensa Gratidão!

E, é claro, não poderia deixar de agradecer à Natureza!!! A maior demonstração que existe um deus! E esse deus e a natureza são um só! Obrigada à Vida!!!!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS E TABELAS.....	2
INTRODUÇÃO GERAL.....	6
Revisão Bibliográfica.....	7
MATERIAL MÉTODOS GERAIS.....	13
Área de Estudo.....	13
Espécies estudadas.....	16
CAPÍTULO I.....	20
Resumo.....	20
Abstract.....	21
Introdução.....	22
Material e métodos.....	24
Resultados.....	28
Discussão.....	37
Conclusão.....	46
CAPÍTULO II.....	48
Resumo.....	48
Abstract.....	49
Introdução.....	50
Material e métodos.....	51
Resultados.....	55
Discussão.....	72
Conclusão.....	76
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	77
Referências bibliográficas.....	79

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Material e Métodos

- Figura 1.** Mapa do Mosaico de Unidades de Conservação da APA Cachoeira das Andorinhas Fonte: IEF/UFV, 2006.....14
- Figura 2.** Localização da área de estudo: (A) Serra da Brígida no contexto da cidade de Ouro Preto-MG; (B) Fitofisionomias consideradas no estudo – seta verde (formação florestal) e seta vermelha (formação campestre); (C) Interior da fitofisionomia florestal e (D) Fitofisionomia campestre.....15
- Figura 3.** Dados meteorológicos para a região da Serra da Brígida entre janeiro de 2013 a fevereiro de 2014. Barras representam volume total de precipitação (mm) e a linha representa as médias mensais de temperatura (°C). (*) meses nos quais foram realizadas as coletas para mensuração de absorção foliar.....16
- Figura 4.** Imagem das espécies estudadas. (A-B) *Leandra australis*; (C-D) *Miconia corallina*; (E-F) *Eremanthus erythropappus*; (G-H) *Byrsonima variabilis*; (I-J) *Senna reniformis*; (K-L) *Ouratea semiserrata* e (M-N) *Myrcia splendens*. Barra = 1cm.....17-18
- Figura 5.** Imagem esquemática da metodologia proposta por Liang et al, 2009. (A) Disposição do experimento no laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente – UFOP; (B) Folhas totalmente submersas em água destilada; (C) Secagem das folhas utilizado toalha de microfibras sintética ultra-absorvente e (D) Pesagem das folhas após submersão em água.....20

Capítulo I

- Figura 1.** Conteúdo dinâmico de água nas folhas por tempo de submersão em minutos de acordo com metodologia de Liang et al. (2009). (A-B) folhas de *B. variabilis*; (C-D) *M. corallina*; (E-F) *O. semiserrata* e (G-H) *M. splendens*. Curvas médias dos indivíduos em cada fitofisionomia (campestre e florestal) obtidas nas estações chuvosa (●) e seca (○).....30
- Tabela 1.** Velocidade média de absorção de água pelas folhas (k) de todas as espécies, no campo rupestre e na mata, nos quatro períodos de coleta de dados (Abril, Agosto e Novembro de 2013 e Fevereiro de 2014). R^2 indica o coeficiente de determinação com a equação $C = C_i + (C_{max} - C_i)(1 - e^{-kt})$31
- Tabela 2.** Valores de F (ANOVA de Medidas Repetidas) para a comparação entre as fisionomias campestre e florestal dos valores médios de coeficiente de absorção de água pelas folhas das espécies estudadas.....32
- Tabela 3.** Lista em ordem crescente das espécies estudadas de acordo com o coeficiente de absorção foliar (k) e o Conteúdo Máximo de Água (C_{max}).....33
- Figura 2.** Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis relacionadas com a espessura dos tecidos foliares e o Coeficiente de absorção (k) para os indivíduos presentes no campo e na mata durante a estação chuvosa (abril/2013) e seca (agosto/2013). A. *E.erythropappus* B.; *O. semiserrata* e C. *M. splendens*.....35

Tabela 4. Porcentagem de variância das duas principais componentes e a proporção de contribuição de cada espessura nessas componentes para as espécies *E. erthropappus*, *O. semiserrata* e *M. splendens*. Cutic Adax = Cutícula adaxial, Epid Adax = Epiderme adaxial, Par Paliç = Parênquima Paliçádico, Par Lacun = Parênquima Lacunoso, Epid Abax = Epiderme abaxial, Cutic Abax = Cutícula abaxial e Total = Espessura Total.....**35**

Tabela 5. Valores de R da correlação de Pearson entre os caracteres anatômicos e a absorção foliar. Coeficiente de absorção (*k*) e Conteúdo máximo de água na folha (*Cmax*). Cutic Adax = Cutícula adaxial, Epid Adax = Epiderme adaxial, Par Paliç = Parênquima Paliçádico, Par Lacun = Parênquima Lacunoso, Epid Abax = Epiderme abaxial, Cutic Abax = Cutícula abaxial e Total = Espessura Total.....**36**

Tabela 6. Valores de R da correlação de Pearson dos atributos morfológicos e funcionais com a absorção foliar das espécies presentes em ambas as fitofisionomias (campo e mata) durante três amostragens – Agosto 2013, Novembro 2013 e Fevereiro 2014. Massa Foliar Específica (MFE), Suculência (SU) e Área Foliar Específica (AFE).....**37**

Figura 3. Seções transversais de lâminas foliares de (A-B) *Leandra australis* e (C-E) *Myrcia splendens*. (A) Lâmina foliar com detalhe para parênquima lacunoso parcialmente frouxo (seta); (B) Face adaxial evidenciando a base de uma emergência; (C) Lâmina foliar com bastante glândula secretora; (D) Detalhe da glândula secretora (seta); (E) Lâmina com detalhe do feixe vascular secundário. (A e E) Barra = 20 µm (B e C) Barra = 50 µm (D) Barra = 10 µm. Em – emergência, GlS – glândula secretora, Pl – parênquima lacunoso, FVs – feixe vascular secundário.....**40**

Figura 4. Seções transversais de lâminas foliares de (A-D) *Eremanthus erythropappus* e (E-G) *Miconia corallina*. (A-B) Células parenquimáticas na bainha e extensão da bainha parenquimática do feixe vascular, na porção adaxial e abaxial; (C) Detalhe para traqueídes alargados; (D) Inúmeros feixes vasculares secundários; (E-F) Evidência de fibras e células epidérmicas com mucilagem; (G) Extensões da bainha do feixe vascular com fibras gelatinosas. (A, B, G) Barra = 10 µm (C, D, F) Barra = 20 µm (E) Barra = 50 µm FVs – feixe vascular secundário, CelP – célula parenquimática, TA – traqueídes alargados, BFV- bainha do feixe vascular secundário, Tt - tricoma tector, CEp – célula epidérmica e FM – fibras mucilaginosas.....**42**

Figura 5. Seções transversais de lâminas foliares de (A-B) *Byrsonima variabilis* evidenciando a bainha com fibra lignificada e mucilagem nas células epidérmicas; (C-D) *Ouratea semiserrata* com detalhe para inúmeros feixes vasculares e bastante mucilagem nas células epidérmicas extravasando para os espaços intercelulares devido ao corte transversal realizado (seta); (E-F) *Senna reniformis* Evidência de mucilagem nas células epidérmicas e parenquimáticas. Detalhe para a espessura da parede das fibras nos feixes vasculares (A, C, E) Barra = 50 µm (B, D, F) Barra = 20 µm FVs – feixe vascular secundário, F- fibras, M – mucilagem, FL – Fibra lignificada, Tt – tricoma tector.....**44**

Capítulo II

Tabela 2. Velocidades médias de absorção (*k*) de água pelas folhas de sete espécies ocorrentes nas fitofisionomias campestre e florestal no mês de Abril (estação chuvosa) e no mês de Agosto (estação seca). R^2 indica o coeficiente de determinação com a equação: $C = C_i + (C_{max} - C_i)(1 - e^{-kt})$**52**

Tabela 2. Lista em ordem crescente das espécies de acordo com o coeficiente de absorção foliar (*k*).....**53**

Tabela 3. Caracterização das ceras epicuticulares de acordo com Barthlott et al. (1998) e Riederer & Muller (2006).....**53**

Figura 1. Epiderme de *Byrsonima variabilis* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A,E, I, M) Face adaxial;

(B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.....55

Figura 2. Epiderme de *Miconia coralina* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.....56

Figura 3. Epiderme de *Ouratea semiserrata* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.....57

Figura 4. Epiderme de *Senna reniformes* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.....59

Figura 5. Epiderme de *Leandra australis* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.....60

Figura 6. Epiderme de *Eremanthus erythropappus* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.....61

Figura 7. Epiderme de *Myrcia splendens* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.....62

Figura 8. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares usadas em um ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sob as superfícies adaxiais e abaxiais da espécie *Byrsonima variabilis*. (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico; (C) Face abaxial com traçador apoplástico; (D) Detalhe para concentração do LY com maior intensidade nas células epidérmicas logo acima da bainha do feixe vascular (seta), também impregnada de marcador. (A) Barra = 20 µm (B, C, D) Barra = 10 µm. Af – Autofluorescência, BFV – bainha do feixe vascular, FVs – feixe vascular secundário, CAD – cutícula adaxial, CAb – cutícula abaxial.....63

Figura 9. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares usadas em um ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sob as superfícies adaxiais e abaxiais da espécie *Byrsonima variabilis*. (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico evidenciando a não fluorescência da bainha do feixe vascular; (C) Face abaxial com traçador apoplástico nos tricomas tectores; (D) Detalhe para concentração do LY nos inúmeros tricomas tectores. (A, B, C, D) Barra = 10 µm. Af – Autofluorescência, BFV – bainha do feixe vascular, CAD – cutícula adaxial, Tt – tricoma tector.....64

Figura 10. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares usadas em um ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sob as superfícies adaxiais e abaxiais das espécies (A, B, C) *Ouratea semiserrata*; (D, E, F) *Senna reniformis* e (G, H, I, J) *Myrcia splendens*. (A, D, G) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B, E, H) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico; (C, F, I, J) Face abaxial com traçador apoplástico; (A – F, H, I, J) Barra =

10 µm. (G) Barra = 20 µm. Af – Autofluorescência, BFV – bainha do feixe vascular, CAd – cutícula adaxial, CAb – cutícula abaxial, Tt – tricoma tector, FVs – feixe vascular secundário.....66

Figura 11. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares usadas em um ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sob as superfícies adaxiais e abaxiais da espécie *Eremanthus erythropappus*. (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico no tricoma glandular e não fluorescência no feixe vascular secundário; (C) Face adaxial com traçador apoplástico em depressões superficiais após senescência de tricomas glandulares (seta); (D) impregnação pontual do traçador apoplástico na epiderme adaxial; (E) epiderme abaxial com detalhe na impregnação do corante nos tricomas tectores e não fluorescência na bainha do feixe vascular secundário; (F) Impregnação de LY nos tricomas tectores da face abaxial da lâmina foliar. (A- F) Barra = 10 µm. Af – Autofluorescência, Tt – tricoma tector, Tg – tricoma glandular, EAd – epiderme adaxial, FVs – feixe vascular secundário.....67

Figura 12. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares usadas em um ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sob as superfícies adaxiais e abaxiais da espécie *Leandra australis* (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico no parênquima paliçádico; (C) Face abaxial com traçador apoplástico; (D) impregnação do traçador apoplástico na emergência na face adaxial. (A- C) Barra = 20 µm. (D) Barra = 10 µm Af – Autofluorescência, Pp – parênquima paliçádico, CAb – cutícula abaxial, Em- emergência.....68

INTRODUÇÃO GERAL

Tradicionalmente, a movimentação de água entre compartimentos de seu ciclo, como o solo, as plantas e a atmosfera, é tratada de maneira unidirecional, ou seja, espera-se que o caminho natural da água seja ser absorvida pelas raízes no solo e ser transportada para as folhas, de onde ela migrará para a atmosfera, majoritariamente via transpiração e em menor parte por evaporação. A esse fluxo direcionado de água do solo para a atmosfera via planta, deu-se originalmente o nome de sistema contínuo solo-planta-atmosfera (Tyree & Zimmermann 2002).

Porém, o destino da água entre os compartimentos de tal sistema parece ser bem mais dinâmico, podendo assumir diferentes direções. Burgess & Dawson (2004) e Eller et al. (2013), para citar alguns exemplos, verificaram que sob certas condições de disponibilidade de água no sistema, mais especificamente em locais sujeitos à ocorrência de neblina, a água pode se movimentar no sentido atmosfera-planta-solo. Durante eventos de neblina, por exemplo, a atmosfera pode assumir potencial hídrico superior ao do mesófito, promovendo a absorção de água pela folha. Oliveira et al. (2005) verificaram a ocorrência de um fluxo reverso de água nas folhas em direção às raízes, proporcionando molhamento do solo através de redistribuição hídrica descendente em três espécies da Floresta Amazônica. Segundo Simonin et al. (2009), diferenças de potencial hídrico podem proporcionar um fluxo bidirecional, ou seja, em uma mesma planta pode ocorrer redistribuição hídrica ascendente (das raízes para a folha) e descendente (das folhas para as raízes) (Eller et al. 2013).

Embora a interceptação e absorção de água pelas folhas tenham sido relatadas em publicações desde a década de 1960 (Stone 1963), estudos sobre os mecanismos e vias de absorção se tornaram mais presentes nas últimas décadas (Burgess & Dawson 2004; Anderson 2005; Lai et al 2007; Eichert & Goldbach 2008; Liang et al 2009; Qiu et al, 2010; Goldsmith et al, 2013; Eller et al, 2013). A percepção de que as folhas podem atuar como captadoras de água e minimizar o estresse hídrico (Simonin et al 2009) mesmo que momentaneamente, levanta novas questões sobre o papel desempenhado pela sua organização anatômica/morfológica nestes processos de interação hídrica com a atmosfera. De forma geral, as folhas evoluíram no sentido de proporcionar o melhor balanço hídrico e de carbono ao longo de sua vida, adequando o ganho de energia fotossinteticamente ativa e a perda de água à disponibilidade destes recursos no ambiente (Burgess & Dawson 2004). É claro que folhas desempenham também outras funções notadamente relacionadas a interações positivas e negativas com outros organismos, mas no presente estudo, foco será dado às relações hídricas. Sabidamente, quanto menor a disponibilidade de água no ambiente mais frequentemente observa-se

folha com características escleromórficas, cutícula e parede celular mais espessas, podendo também apresentar maior densidade de estômatos (principalmente em criptas), espinhos, tricomas, succulência, decréscimo da produção da área foliar, maior espessura do parênquima paliçádico e presença de tecido armazenador de água. Se por um lado, tais atributos desempenhem papéis eficientes para evitar ou minimizar o superaquecimento das folhas e a perda de água, eles poderiam também, de alguma forma, facilitar a aquisição deste recurso na atmosfera? Ou que outros parâmetros teriam sido selecionados para tal fim?

A seguir, apresento breve levantamento bibliográfico sobre aspectos relevantes para a compreensão das estratégias ecofisiológicas (com foco na anatomia e em atributos morfológicos funcionais de folhas), presentes em espécies da flora de ecossistemas rupestres montanos. Como modelo de estudo, os complexos rupestres de canga (Jacobi et al 2007; Semir et al. 2011) foram escolhidos, pois devido à grande heterogeneidade microtopográfica, esses sistemas oferecem, sob o mesmo clima, condições edáficas e lumínicas bastante diferentes, possivelmente condicionando arranjos anatômicos foliares distintos em cada tipo de habitat. Além disso, no complexo rupestre estudado, eventos de neblina ocorrem com frequência. De que forma espécies que co-ocorrem em ambientes mais ensolarados, expostos ao vento e sob solos rasos, em contrastes com os ambientes sombreados, mais protegidos do vento e em solos mais bem desenvolvidos, se comportariam em relação à disponibilidade de água ofertada pela neblina?

Revisão Bibliográfica

Absorção foliar acontece quando a água ultrapassa a superfície foliar em resposta ao gradiente de potencial hídrico difundindo-se para os tecidos internos através da cutícula (Yates & Hutley 1995; Gouvra & Grammatikopoulos 2003), de tricomas absorventes (Benzing et al. 1978) ou através dos hidatódios (Martin & von Willert 2000). A absorção de água pelas folhas pode ocorrer durante e logo após diversas formas de precipitação, como chuva e neblina.

A neblina é um fenômeno meteorológico importante para o ciclo hidrológico em vários ecossistemas terrestres (Holder 2004, 2006; Liu et al. 2005; Prada et al. 2009; Qiu et al. 2010), especialmente em altitudes acima de 800 metros (Mc Jannet et al. 2007). Sua formação pode ocorrer através do encontro de massas de ar quentes e frias, pelo resfriamento noturno formando nevoeiros, e pela formação de nuvens baixas (Burgess & Dawson 2004). A estabilidade da massa de ar, topografia do ambiente, direção do fluxo e umidade são fatores responsáveis pela formação da neblina (Money 2000).

Florestas tropicais e subtropicais situadas em cotas altimétricas mais elevadas podem ter a precipitação por neblina como uma representante significativa no seu balanço hídrico e de nutrientes (Bruijnzeel 1990), sendo responsável por 30 a 60% do total da água precipitada em diversos ecossistemas (Bruijnzeel 1990; Hutley et al. 1997; Dawson 1998). As gotas de neblina são geradas de acordo com o tipo, duração e dinâmica dos ventos e pela sua área de contato com a vegetação (Bruijnzeel & Proctor 1995). Partículas de neblina entre 1 a 40 µm exibem velocidade de queda muito baixa (menores que 5 cm/s), permanecendo suspensas e movendo-se horizontalmente com os ventos (Prada & Silva 2001).

Além de contribuir para a hidrologia de ecossistemas, a neblina pode desempenhar papel ecológico relevante como fonte alternativa de água para a vegetação. Primeiramente, ela pode eliminar o déficit de pressão de vapor da atmosfera, reduzindo a evaporação e a transpiração das superfícies das plantas (Juvik & Nullet 1995). Além disso, se o vento dirigir o fluxo de neblina através do dossel, boa parte da água da neblina pode ser interceptada pelas superfícies da vegetação, onde permanecerá por certo tempo, retornando para a atmosfera como evaporação ou irrigando o solo, a partir do escoamento da água pelos trocos das árvores (Hutley et al. 1997). Em adição, como comentado acima, há a possibilidade da absorção do vapor de água ou da água propriamente dita através das folhas das plantas (Martin & von Willert 2000). Folhas e ramos de árvores são responsáveis por 20% do total precipitado nas florestas amazônicas, pois funcionam como importantes superfícies interceptadoras de neblina (Lloyd et al. 1988).

Diversos trabalhos foram desenvolvidos na tentativa de se avaliar a capacidade de absorção foliar de neblina e sua consequência para a ecologia e ecofisiologia de espécies vegetais (Holder 2006; Simonin et al. 2009; Limm et al. 2009; Rosado et al. 2010). Apesar de ser uma porção pequena de entrada de água pelas folhas em relação à entrada total pelas raízes, tal absorção imediatamente aumenta a hidratação foliar e o seu potencial hídrico (Ewing et al. 2009; Simonin et al. 2009), já que a água pode demorar até mais de um mês para ser transportada das raízes até as folhas em espécies de grande porte (Boucher et al. 1995; Yates & Hutley 1995; Gouvra & Grammatikopoulos 2003; Woodward 2004; Zimmermann et al. 2007; Breshears et al. 2008). Assim, a absorção foliar proporciona uma vantagem ecológica para as plantas que ocorrem em locais que apresentam déficit hídrico, pelo menos sazonalmente, desempenhando papel importante na sua sobrevivência e crescimento (Limm et al. 2009; Lima, 2010; Eller et al. 2013).

Burgess & Dawson (2004), por exemplo, constataram que os limites de distribuição de *Sequoia sempervirens* na costa da Califórnia são definidos pela frequência e intensidade de

ocorrência de eventos de neblina e pela capacidade que estas árvores possuem em absorver água dessa fonte pelas folhas durante a estação seca. Além disso, a água de neblina interceptada e absorvida pelas folhas das sequóias reidrata os tecidos durante os períodos secos de verão, o que possibilita maior fixação de carbono (Simonin et al. 2009).

Zheng & Feng (2006) observaram folhas de espécies de epífitas e não epífitas quanto à capacidade de absorção de neblina e comprovaram que as primeiras são mais eficientes neste processo. Já Limm et al. (2009), através de experimento controlado em casa de vegetação, verificaram que espécies de floresta de carvalho vermelho apresentaram maior potencial hídrico quando expostas à neblina artificial, mesmo quando a entrada de água no solo foi impedida. Oito em dez espécies demonstraram capacidade de absorção foliar após imersão por 180 minutos em neblina de água deionizada.

Considerando que a água absorvida pelas folhas atinja as raízes da planta e, provavelmente, a rizosfera, todos os efeitos relacionados com o umedecimento de raízes por redistribuição hidráulica também podem ser cogitados, como a minimização de embolia da raiz, prolongando sua vida útil (Domec et al. 2004, 2006; Bauerle et al. 2008; Eller et al. 2013) e beneficiando as associações com fungos da rizosfera (Querejeta et al. 2007). Esta água absorvida pelas folhas ainda pode proporcionar uma fonte sazonal de nutrientes dissolvidos presentes na atmosfera, favorecendo o crescimento e reduzindo a mortalidade (Bourcher et al. 1995; Wójcik 2004; Anderson 2005; Pang et al. 2013).

Eller et al. (2013) propuseram então que, em alguns ambientes, os benefícios proporcionados pela absorção foliar para o desempenho da planta devem superar o prejuízo causado pela redução de trocas gasosas quando a folha estiver molhada. Durante a maioria dos eventos de molhamento foliar, como neblina, garoa e chuva leve, a densidade de fluxo de fótons se torna bastante reduzida. Entretanto, segundo os autores, a redução nas trocas gasosas em folhas causadas pela formação de uma película de água durante o período de um nevoeiro não deve diminuir muito o saldo total de carbono da planta (Lima 2010; Eller et al. 2013).

Capacidades absorptivas distintas entre indivíduos de uma espécie podem ocorrer devido à importância da hidratação da planta proveniente da neblina variar regionalmente. Assim, consequentes modificações na paisagem, como a presença ou ausência de certa espécie, possivelmente ocorrerão (Limm & Dawson, 2010). Isto ocorre devido a muitas espécies dependerem de fonte alternativa de água durante os períodos de seca, em que a água é limitante (Yates & Hutley 1995; Dawson 1998; Williams et al. 2008). Logo, a baixa capacidade de absorção foliar em plantas

em uma região pode limitar muito o potencial de alívio da seca que a neblina poderia promover e fazer com que essas plantas sejam mais vulneráveis ao estresse hídrico (Bertoncello et al. 2011).

Em ecossistemas de complexo rupestre de canga (CRC) (Semir et al. 2011) que ocupam topos de morro no Quadrilátero Ferrífero (QF), em geral, com altitudes acima de 800 m, a neblina é um evento atmosférico frequente. Estes ecossistemas são normalmente caracterizados pela marcada sazonalidade de precipitação de chuvas e pela presença de fisionomias campestres ocorrendo sobre afloramentos de itabiritos ou sobre cangas, ou seja, sobre solos rasos e descontínuos, quando presentes. Entretanto, variações microtopográficas adicionam heterogeneidade ambiental, promovendo, em alguns casos, a presença de fisionomias florestais estacionais semidecíduais onde há latossolos ferruginosos ou aluminosos desenvolvidos (Jacobi & Carmo 2008; Valim 2013).

Leuschner (2000) demonstrou que nos períodos sem neblina, ambientes tropicais de altitudes podem ser considerados áridos, caracterizados por uma alta demanda evaporativa. Assim, em ambas as fisionomias, campestres e florestais, acredita-se que a vegetação dos CRC experimente períodos de estresse hídrico durante a longa estação seca (Giulietti et al. 1997; Benites et al. 2003). A severidade do estresse deve, entretanto, ser mais evidente nas feições campestres por estarem distribuídas sobre solos rasos, e mais expostas ao vento e à radiação luminosa.

Em estudo pioneiro nos CRC, Baêta e Kozovits (submetido) demonstraram que *Eremanthus erythropappus* MacLeish (candeia) apresenta capacidade de absorção foliar de água, havendo, entretanto, diferença na taxa de absorção entre indivíduos localizados em áreas campestres e em ambientes de mata (Baêta 2012). Os resultados sugerem que uma mesma espécie que ocorre em microclimas e condições edáficas diferentes, porém sob o mesmo clima, pode apresentar plasticidade de ajustes fisiológicos relevantes em resposta à neblina. Entretanto, cabe perguntar se a diferença na capacidade de absorção de neblina reflete atributos anatômicos e morfológicos foliares que possam influenciar a captura e armazenamento de água nas folhas.

É possível que plantas de fisionomias campestres apresentem menor área foliar específica, mais tricomas, mais células esclerificadas e maior espessura total do limbo foliar, devido à maior espessura da cutícula, das células epidérmicas e do parênquima paliçádico (da parte adaxial) em comparação com as folhas das plantas de fisionomias florestais (Boeger & Wisniewski 2003).

Tricomas capazes de absorção de água estão presentes em várias espécies epífitas, carnívoras, poiquiloídricas, e de ambientes xéricos, e apresentam grande diversidade estrutural, podendo ser classificados em simples, capitados, peltados, uni ou multicelulares escamosos e glandulares

(Pridgeon 1981; Benzing & Pridgeon 1983). Os tricomas glandulares podem absorver solutos, apesar de serem comumente relacionados à secreção de compostos (Fahn 1986; 1990). A influência dos tricomas na absorção foliar difere entre as espécies, podendo ser consequência de distintas propriedades químico-estruturais dos tricomas (Fahn 1986). Além disso, já foram encontrados em tricomas de muitas espécies, especialmente na região da base do tricoma, grande densidade de poros polares e ectodesmas que auxiliam na captação de água (Schlegel et al. 2005; Schönherr 2006). Apesar de todas essas características relacionadas à absorção de água, até o momento, não há concordância sobre o papel funcional dos tricomas nos processos de absorção foliar.

O papel das ceras, por outro lado, parece estar bem estabelecido. A depender de sua natureza bioquímica juntamente com seu grau de cristalinidade, elas se destacam como a principal barreira protetora contra as perdas de água por evapotranspiração excessiva, contra a ação de patógenos, radiações solares e entrada de produtos químicos e contaminantes na folha (Heredia et al. 1998). A quantidade e a composição da cera epicuticular variam de acordo com o organismo estudado, fenologia da planta e condições climáticas (Jetter & Schaffer 2001). Porém, estudos recentes têm mostrado que a cutícula é uma estrutura complexa e dinâmica, capaz de modificar suas propriedades biofísicas e alterar sua permeabilidade em resposta às mudanças das condições ambientais (Schreiber et al. 2001; Schönherr 2006). A cera epicuticular é uma complexa mistura de diferentes compostos alifáticos, e a variação destes compostos pode afetar a hidrofília ou hidrofobicidade das folhas. Devido a estas várias questões, a cutícula influencia inúmeras funções fisiológicas e ecológicas (Markstadter et al. 2000). Depositada sobre a epiderme, a composição heterogênea da cutícula pode exibir regiões mais permeáveis, ricas em poros ou vias aonde pequenas partículas podem se mover (Martin & Juniper 1970; Miller et al. 1984) e promover áreas preferenciais de absorção foliar de água.

Uma vez que a barreira cuticular foi transposta, o movimento da água pode suceder por três principais vias: apoplásticas, simplásticas (pelos plasmodesmas celulares) e transmembranas (pelas membranas celulares) (Steudle & Peterson 1998). O apoplasto é composto pela ligação de todas as paredes celulares, lamela média (ou mediana) e espaços intercelulares. Este espaço forma uma via contínua mais rápida que a via simplástica para o transporte de solutos (Meidner & Sheriff 1976; Canny 1993).

As paredes celulares, em geral, limitam as taxas de difusão de solutos, mudando de acordo com a natureza do tecido devido à quantidade de “nanopaths” (Canny 1990). A absorção de água pelas folhas pode ocorrer através das paredes das células epidérmicas com predileção para as

localizadas acima dos feixes vasculares (Dybing & Currier 1961). Após a entrada da água, esta pode ficar retida em células mucilaginosas (Mastroberti & Mariath 2008) ou se difundir por todo o mesofilo foliar (Gouvra & Grammatikopoulos 2003; Widholzer 2005).

Os parâmetros foliares acima levantados certamente não são os únicos a influenciar a obtenção de água pelas folhas. Conjuntos específicos de atributos fisiológicos, anatômicos e morfológicos atuando sinergicamente ou não, sujeitos a diferentes graus de plasticidades intraespecíficas, foram selecionados ao longo de gradientes edáfico-climáticos, permitindo a existência de vegetação sobre praticamente toda a superfície da crosta terrestre. Entretanto, diante das mudanças climáticas em curso, espera-se que a distribuição de espécies e de fitofisionomias possa ser fortemente alterada na paisagem, pois Modelos Climáticos Globais predizem um aumento do deslocamento médio na formação de nuvens sobre florestas tropicais nebulares (Still et al. 1999). De fato, em uma floresta tropical de altitude na Costa Rica, foi observado o deslocamento da umidade relativa do ar durante a estação seca, quando estas florestas normalmente necessitam de maior umidade (Foster 2001; Enquist 2002). Concomitante a isto, há o aumento das ondas de calor, acarretando na elevação da evapotranspiração, com a possibilidade desse ecossistema experimentar, no futuro, mudanças em sua composição e funcionamento, devido à maior mortalidade prevista de espécies dependentes de neblina (Karmalkar et al. 2008).

Estudos sobre absorção foliar de neblina nos complexos rupestres ferruginosos podem contribuir para o entendimento da evolução dos caracteres morfofuncionais de formações vegetacionais campestres e florestais de altitude, e poderão oferecer informações, mesmo que preliminares, sobre grupos funcionais de espécies mais ou menos adaptadas aos futuros cenários climáticos de mudanças nos padrões hidrológicos.

O objetivo desse estudo foi testar a hipótese de que espécies de famílias bem distribuídas em fitofisionomias diferentes (campestre e florestal) nos complexos rupestres ferruginosos, porém, sob mesmo domínio climático, possuem diferenças anatômicas e morfofuncionais, gerando capacidades distintas de absorção de água de neblina pelas folhas.

Os resultados do presente estudo serão apresentados em dois capítulos redigidos em formato de artigo:

Capítulo I. Foi avaliada a capacidade de absorção foliar através da metodologia proposta por Liang et al. (2009). A capacidade de absorção foliar de indivíduos pertencentes à sete espécies ocorrentes tanto em formações campestres como florestais foi avaliada. Cortes anatômicos foram realizados

com o objetivo de mensurar os tecidos foliares de cada espécie correlacionando-os com a velocidade e com a quantidade máxima de absorção de água pela folha. Atributos morfológicos reconhecidamente relacionados à respostas de plantas aos gradientes de disponibilidade de água e de luz, foram também medidos.

Capítulo II. Experimentos foram conduzidos para a visualização dos momentos iniciais de entrada de água e identificação de canais preferenciais de água na superfície da folha. A existência de diferenças nas vias de entrada de água foliar entre as espécies foram visualizadas através da aplicação de um marcador apoplástico fluorescente nas superfícies adaxiais e abaxiais. Comparou-se a deposição e distribuição da cera epicuticular e das microestruturas através da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), e esses parâmetros foram correlacionados com a capacidade de absorção de cada espécie nos dois ambientes.

MATERIAL E MÉTODOS GERAIS

Área de Estudo

O estudo foi conduzido em um complexo rupestre de canga (CRC) na Serra da Brígida, inserida na área de preservação ambiental (APA) Cachoeira das Andorinhas, no município de Ouro Preto, Quadrilátero Ferrífero, Brasil (20°21'30"S / 43°30'11"W; altitude 1.470-1.500 m) (Fig. 1). A porção leste da área de estudo foi, na década de 1960, impactada pela exploração dos depósitos superficiais de bauxita (Nalini Jr. 1993). Ao redor da área explorada ocorrem fragmentos de vegetação nativa formando um mosaico de formações campestres e florestais (Machado et al. 2013) (Fig. 2A, B).

As coletas de material e dados em campo foram realizadas entre abril de 2013 e fevereiro de 2014 em duas fitofisionomias com praticamente o mesmo gradiente altitudinal: (i) formação campestre com afloramento de canga, caracterizada por uma matriz de vegetação herbáceo-arbustiva (Fig. 2D) e (ii) formação florestal estacional semidecidual sobre cambissolos ou latossolos, caracterizada pela presença de uma cobertura vegetal arbustiva-arbórea com a presença de uma camada de serapilheira mais evidente (Fig. 2C) (Valim et al. 2013).

Mosaico das Unidades de Conservação no interior da APA Cachoeira das Andorinhas - Ouro Preto - MG

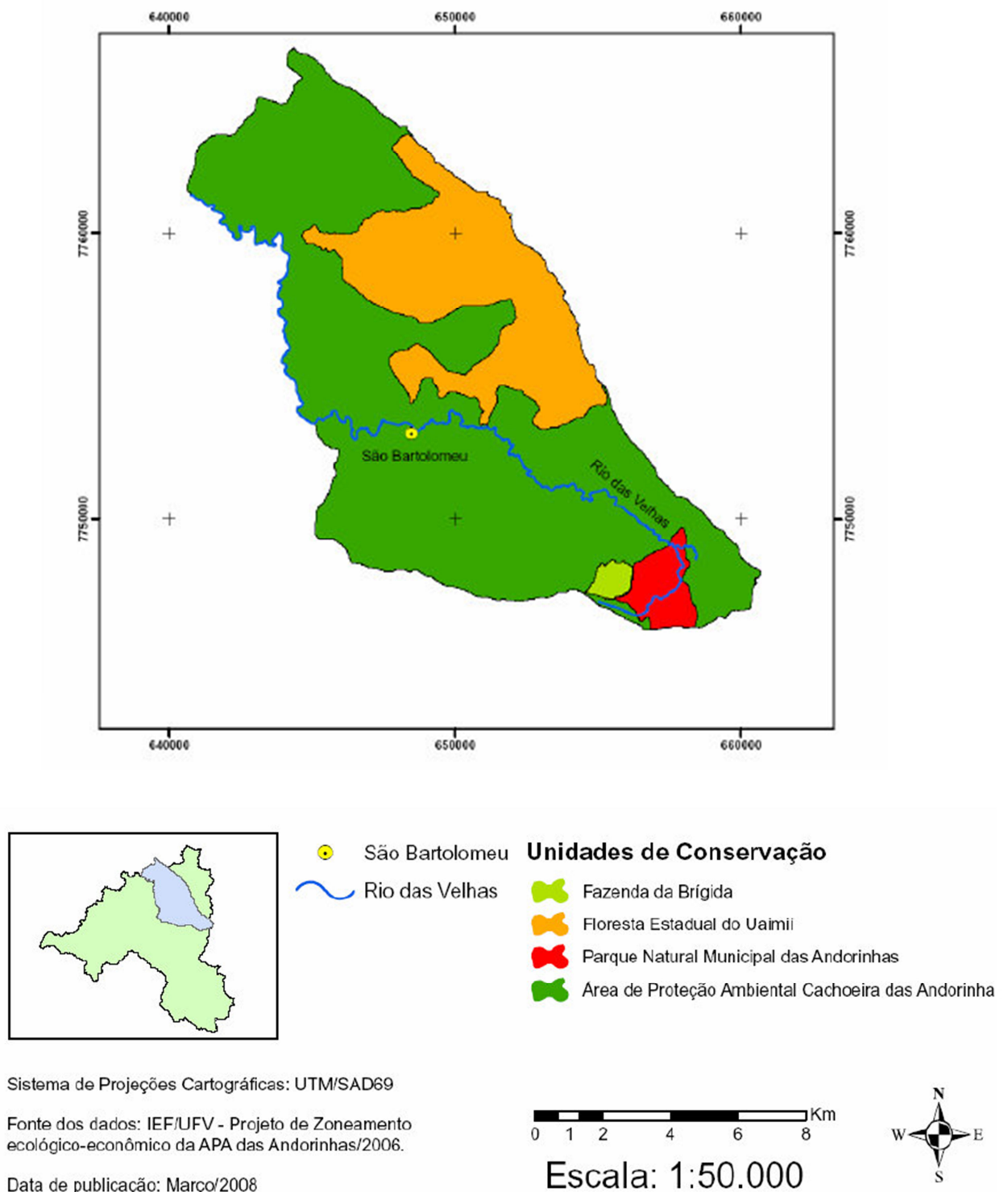


Figura 1. Mapa do Mosaico de Unidades de Conservação da APA Cachoeira das Andorinhas Fonte: IEF/UFV, 2006.

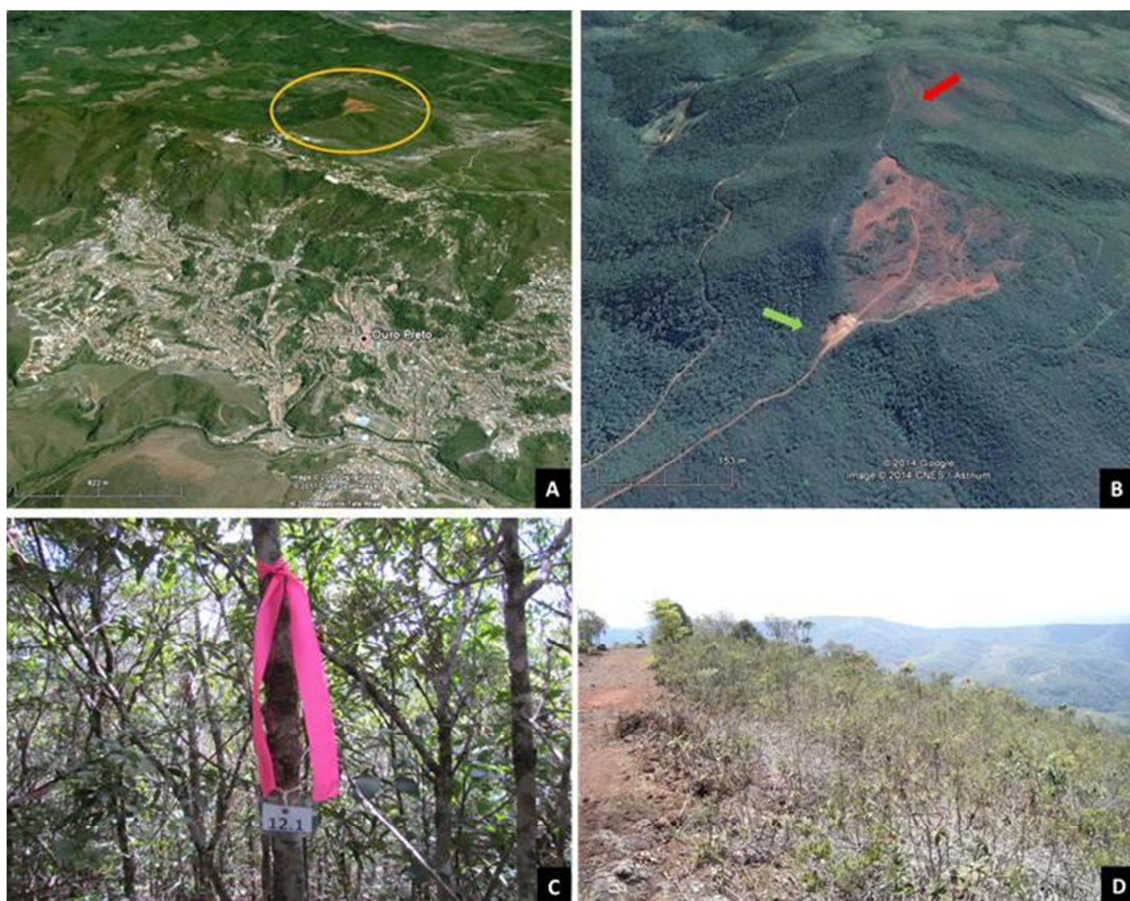


Figura 2. Localização da área de estudo: (A) Serra da Brígida no contexto da cidade de Ouro Preto-MG; (B) Fitofisionomias consideradas no estudo – seta verde (formação florestal) e seta vermelha (formação campestre); (C) Interior da fitofisionomia florestal e (D) Fitofisionomia campestre.

Segundo a classificação climática de Köppen (1931), ocorrem dois tipos climáticos na região de Ouro Preto, o tropical de altitude com verões quentes (Cwa) e tropical de altitude com verões brandos (Cwb), sendo este último o predominante na área de estudo (Alvares et al. 2014). As medidas de temperatura e pluviosidade foram registradas a cada hora por uma estação meteorológica (WatcDog, 2800) localizada na área de estudo (Fig. 1). A temperatura média anual foi de 17°C. As médias mensais mais elevadas foram registradas em janeiro (18,6°C) e fevereiro (19,4°C) e as mais baixas em maio (14,7°C) e novembro (14,8°C). A precipitação anual foi de 979,8 mm, que se concentra nos meses de outubro a abril (734,2 mm). No período de seca a precipitação acumulada não ultrapassou 145 mm. (Fig. 3).

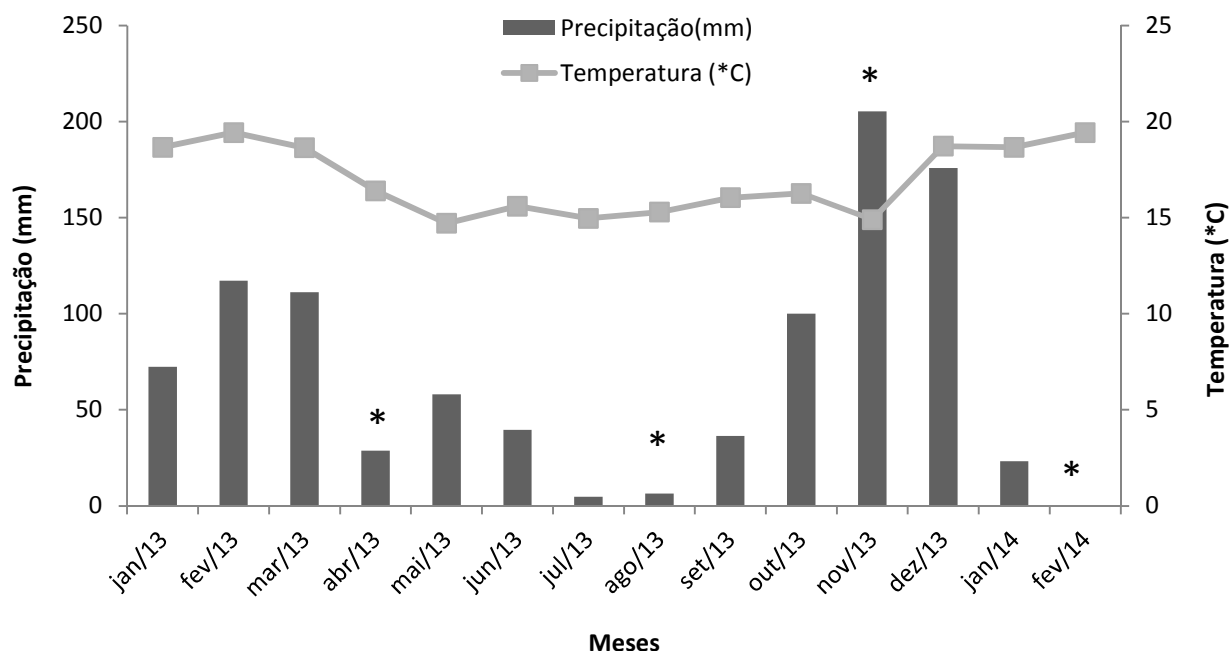


Figura 3. Dados meteorológicos para a região da Serra da Brígida entre janeiro de 2013 a fevereiro de 2014. Barras representam volume total de precipitação (mm) e a linha representa as médias mensais de temperatura (°C). (*) meses nos quais foram realizadas as coletas para mensuração de absorção foliar.

Espécies estudadas

Para o estudo foram escolhidas sete espécies que ocorrem, com frequência, tanto na fisionomia campestre como na florestal, sendo elas: *Leandra australis* (Cham.) Cogn. e *Miconia corallina* Spring. (Melastomataceae), *Eremanthus erythropappus* (DC.) Macleish, (Asteraceae), *Byrsonima variabilis* A.Juss., (Malpighiaceae), *Senna reniformis* (G.Don) H.S.Irwin & Barneby (Fabaceae), *Ouratea semiserrata* (Mart.) Engl. (Ochnaceae) e *Myrcia splendens* (Sw.) DC (Myrtaceae) (Fig. 4). Com isso, pretendeu-se identificar a presença de conjuntos de adaptações morfo-anatômicas foliares em espécies de famílias diferentes em cada fitofisionomia, e compará-los entre si, além de verificar a extensão da plasticidade de cada espécie que co-ocorrem nos dois ambientes lumínicos e edáficos.





Figura 4. Imagem das espécies estudadas. (A-B) *Leandra australis*; (C-D) *Miconia corallina*; (E-F) *Eremanthus erythropappus*; (G-H) *Byrsonima variabilis*; (I-J) *Senna reniformis*; (K-L) *Ouratea semiserrata* e (M-N) *Myrcia splendens*. Barra = 1cm.

Para aleatorizar a escolha dos indivíduos, foi feito um transecto de 50 metros em cada uma das fitofisionomias estudadas. A cada 5 metros marcavam-se indivíduos à esquerda ou à direita do transecto. Em cada fisionomia foram marcados 10 indivíduos de cada espécie com distância mínima

de cinco metros do transecto central. Em seguida, foram sorteados seis indivíduos de cada espécie, totalizando 84 indivíduos.

CAPÍTULO I

Padrões anatômicos revelam duas estratégias de absorção foliar

Resumo

O sistema solo-planta-atmosfera, o “SSPA” pode ocorrer um fluxo bidirecional, no sentido atmosfera-planta-solo, através da absorção foliar proporcionado pela diferença de potencial hídrico. A anatomia e a morfologia de determinadas folhas podem conter atributos que respondam às diferentes capacidades de absorção foliar. Assim, este estudo teve como objetivo verificar possíveis diferenças na capacidade de absorção foliar entre sete espécies vegetais e testar a hipótese de que indivíduos de uma mesma espécie, presentes em fitofisionomias diferentes (ambiente campestre e florestal), possuem diferenças anatômicas e morfofuncionais, gerando capacidades distintas de absorção de água de neblina pelas folhas e seu armazenamento. Por meio de experimentos para medição da absorção de água na folha, das análises da sua estrutura anatômica e de seus atributos funcionais, foi confirmado que todas as espécies possuíam a capacidade de capturar água pelo limbo foliar. Houve diferença nesta capacidade entre indivíduos de ambientes distintos. Verificou-se maior absorção no ambiente campestre na época chuvosa e uma correlação positiva com a espessura da folha, além de um padrão para cinco das sete espécies estudadas. Foram observadas diferenças nas estratégias de aptidão absorptiva, remetendo às adaptações de tolerância ao estresse hídrico, devido às particularidades anatômicas presentes nas espécies. Isto conferiu eficiência na velocidade ou no armazenamento, podendo estas aptidões coexistirem em uma mesma planta, tornando-a bastante eficiente na captura e uso da água.

Palavras-chave: anatomia foliar, estresse hídrico, absorção de água pelo limbo, campos ferruginosos.

Abstract: Anatomic patterns reveal two strategies of leaf absorption

The soil-plant-atmosphere continuum, SPAC, which is commonly used to discuss water movement, is currently incomplete. This is because foliar absorption, caused by the hydraulic potential between the atmosphere and the leaf, can provide bidirectional flow from the atmosphere to the plant to the soil. Both the leaf anatomy and morphology may be attributes that respond to the different capacities of foliar absorption. Thus, this study aimed to verify possible differences in the foliar uptake ability among seven plant species and to test the hypothesis that individuals of the same species present in different vegetation types (forest and rocky outcrop) have anatomical, morphological and functional differences, generating different absorption capacities of fog and water storage by the leaves. Experiments were conducted to measure the water absorption and to analyze the functional attributes of the leaf. Likewise, permanent slides were prepared for anatomical analysis. These processes confirmed that all species have the ability to capture water via the leaf surface. Differences were observed in this ability among individuals of different environments. Five of the seven species studied showed the highest level of absorption in individuals that inhabit rocky outcrops during the rainy season. Additionally, these five species showed a positive correlation between absorption and leaf thickness. Differences in adaptive absorptive strategies, referring to adaptations to water stress tolerance, were examined and related to anatomical peculiarities present in the species. These result in efficient absorption speed and water storage, and may coexist in the same plant, making it very efficient in water capture and use.

Keywords: leaf anatomy, water stress, water absorption, ferruginous fields.

INTRODUÇÃO

Tradicionalmente, a movimentação de água entre compartimentos de seu ciclo, como o solo, as plantas e a atmosfera, é tratada de maneira unidirecional, ou seja, espera-se que o caminho natural da água seja ser absorvida pelas raízes no solo e ser transportada para as folhas, de onde ela migrará para a atmosfera, majoritariamente via transpiração e em menor parte por evaporação. A esse fluxo direcionado de água do solo para a atmosfera via planta, deu-se originalmente o nome de sistema contínuo solo-planta-atmosfera (Tyree & Zimmermann 2002).

Porém, o destino da água entre os compartimentos de tal sistema parece ser bem mais dinâmico, podendo assumir diferentes direções. Burgess & Dawson (2004) e Eller et al. (2013), para citar alguns exemplos, verificaram que sob certas condições de disponibilidade de água no sistema, mais especificamente em locais sujeitos à ocorrência de neblina, a água pode se movimentar no sentido atmosfera-planta-solo. Durante eventos de neblina, a atmosfera poderia assumir potencial hídrico superior ao do mesófilo, promovendo a absorção de água pela folha. Oliveira et al. (2005) verificaram a ocorrência de um fluxo reverso de água nas folhas em direção às raízes, proporcionando molhamento do solo através de redistribuição hídrica descendente em três espécies da Floresta Amazônica. Segundo Simonin et al. (2009), diferenças de potencial hídrico podem proporcionar um fluxo bidirecional, ou seja, em uma mesma planta pode ocorrer redistribuição hídrica ascendente (das raízes para a folha) e descendente (das folhas para as raízes).

Absorção foliar acontece quando a água ultrapassa a superfície foliar em resposta ao gradiente de potencial hídrico difundindo-se para os tecidos internos através da cutícula (Yates & Hutley 1995; Gouvra & Grammatikopoulos 2003), de tricomas absorventes (Benzing et al. 1978) ou através dos hidatódios (Martin & von Willert 2000). A absorção de água pelas folhas pode ocorrer durante e logo após diversas formas de precipitação, como chuva e neblina. Porém, a neblina pode ser a única fonte de água para as plantas em determinadas épocas do ano e em diversos ambientes (Limm et al. 2009). Além de contribuir para a hidrologia de ecossistemas, a neblina pode desempenhar papel ecológico relevante como fonte alternativa de água para a vegetação (Burgess & Dawson 2004).

Além da diferença de potencial hídrico, existem características anatômicas como microporos e disposição da cera epicuticular (Schreiber et al. 2001; Schönherr 2006), tricomas absorventes (Benzing et al. 1978), hidatódios (Martin & von Willert 2000), mucilagem (Mastroberti & Mariath 2008) e espessura da folha, que podem influenciar a absorção da água pela planta. A combinação de

diferentes tecidos e arranjos espaciais com diferentes funções atuando em conjunto caracterizam a forma da folha que se diversifica entre espécies e ambientes fazendo com que a folha seja o resultado fortemente refinado da evolução (Raven et al. 2007). Assim, diferentes padrões anatômicos, ligados a plasticidade anatômica e fisiológica, de indivíduos que se desenvolveram em ambientes com diferentes disponibilidade de água podem interferir na capacidade de absorção foliar. Muitas espécies dependem de fonte alternativa de água durante os períodos de seca (Yates & Hutley 1995; Dawson 1998; Williams et al. 2008), tal como demonstrou Leuschner (2000) nos períodos sem neblina, ambientes tropicais de altitudes podem ser considerados ambientes áridos, caracterizados por uma alta demanda evaporativa.

Devido a limitações de caráter seletivo impostas pela água, espécies que ocorrem em locais com déficit hídrico possuem estratégias adaptativas diferentes, onde algumas espécies podem apresentar diferentes mecanismos de captura ou manutenção da água (Reich et al. 2003). Sendo assim, os complexos rupestres devem ter adaptações anatômicas diferentes dos ambientes florestais, principalmente em locais onde há ocorrência de eventos de neblina, pois pode ocorrer seleção de atributos que facilitem a captação desta água pelas folhas. O conhecimento dessas estratégias distintas auxilia no esclarecimento de coexistência de espécies mediante suas adaptações a variações temporais e espaciais a que o ambiente tropical está sujeito, sendo fatores-chave para o entendimento da riqueza de espécies (Tyree et al. 2003), principalmente em relação às mudanças climáticas.

Modelos Climáticos Globais predizem um aumento do deslocamento médio na formação de nuvens em florestas tropicais nebulares (Still et al. 1999). Estes autores constataram também que em uma floresta tropical de altitude a umidade relativa do ar está sendo deslocada durante a estação seca, quando estas florestas normalmente necessitam de maior umidade. Concomitante a isto, há o aumento do índice de calor, acarretando a elevação da evapotranspiração, com a possibilidade desse ecossistema experimentar no futuro uma mudança em sua composição e funcionamento, devido à maior mortalidade prevista de espécies dependentes de neblina (Karmalkar et al. 2008).

Sabe-se que quanto maior a altitude de uma floresta tropical maior a ocorrência de árvores de menor estatura, folhas menores, mais duras e espessas, apresentando um caráter xeromórfico (Whitmore 1989). Diante disso, acredita-se que indivíduos presentes nas feições sobre solos rasos tenham uma maior capacidade de absorção foliar. Apesar de as espécies apresentarem folhas xerófitas, que poderiam interferir negativamente nesta absorção, elas teriam menores potenciais hídricos, resultando em maior absorção, principalmente na estação seca, que é caracterizada por ser a época de maior estresse hídrico. Sendo assim, o objetivo desse estudo foi testar a hipótese de que

espécies que co-ocorrem em fitofisionomias diferentes (campestre e florestal), porém sob mesmo domínio climático caracterizado por uma presença maciça de eventos de neblina, especialmente na estação seca, possuem diferenças anatômicas, morfológicas e funcionais, gerando capacidades distintas de absorção de água de neblina e seu armazenamento pelas folhas.

MATERIAL E METODOS

Absorção Foliar

A capacidade de absorção de água pelo limbo foliar foi determinada em quatro épocas do ano, em abril, representando o fim da estação chuvosa, em agosto, representando a estação seca, em novembro, representando o início da estação chuvosa e fevereiro para representar a estação chuvosa, para verificar o efeito da sazonalidade climática sobre a absorção foliar. Em cada campanha foram necessários quatro dias de coletas, sendo duas espécies analisadas por dia.

Foram selecionadas quatro folhas totalmente desenvolvidas de cada indivíduo das espécies estudadas. As folhas foram coletadas de acordo com a metodologia proposta por Collen (2013), de forma que cada folha retirada estivesse orientada para um ponto cardinal e totalmente exposta. Ainda em campo, as folhas coletadas foram pesadas com o auxílio de uma balança portátil (Mark S, ES), envolvidas em papel toalha umedecido e armazenadas em envelopes de alumínio. Os envelopes foram acondicionados em caixas de isopor contendo gelo, de forma a evitar perda d'água por transpiração durante o deslocamento até o laboratório.

No laboratório, após serem pesadas novamente, as folhas foram submersas em água destilada (Fig. 5). Em intervalos de 15 minutos nas primeiras duas horas, de 30 minutos nas duas horas seguintes e finalmente após 1 hora no final do experimento (Liang et al 2009), as folhas foram secas suavemente com toalha de microfibras sintética ultra-absorvente para retirar a lâmina de água superficial, pesadas, e colocadas novamente em água destilada. Ao final do experimento, as folhas foram secas em estufa com circulação de ar por 48 horas a 60°C e seu peso seco registrado.



Figura 5. Imagem esquemática da metodologia proposta por Liang et al, 2009. (A) Disposição do experimento no laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente – UFOP; (B) Folhas totalmente submersas em água destilada; (C) Secagem das folhas utilizado toalha de microfibra sintética ultra-absorvente e (D) Pesagem das folhas após submersão em água.

A seguinte equação (Liang et al, 2009) foi usada para calcular a quantidade de água absorvida (conteúdo dinâmico) pelas folhas:

$$C = \frac{PF_t - PS}{PS} \quad (\text{eq.: 1})$$

Onde C é o conteúdo dinâmico de água, PF é o peso fresco das folhas depois de submersa em água destilada por t minutos e PS é o peso seco das folhas.

Com o passar do tempo de submersão no experimento, há o decréscimo gradual da taxa de absorção até o ponto zero, atingindo a saturação, ou seja, determinando-se o conteúdo máximo de água na folha. Assim, a absorção foliar pode ser descrita por uma equação diferencial:

$$C = C_i + (C_{m\acute{a}x} - C_i)(1 - e^{-kt})$$

(eq.: 2)

Onde k é o coeficiente de absorção de água pelo limbo foliar e corresponde à velocidade de absorção, t é o tempo de permanência da lamina d'água sobre o limbo foliar, C é o conteúdo água dinâmico na folha no instante t , C_i é o conteúdo inicial de água e $C_{m\acute{a}x}$ é o conteúdo máximo de água no limbo foliar.

Umidade do solo superficial

Medidas pontuais de umidade do solo superficial (0-10 cm) foram tomadas no mesmo dia da coleta das folhas para medição pontual do conteúdo de água no solo. Abaixo da copa de cada indivíduo, quatro medidas foram feitas com auxílio de uma sonda de “time domain reflectrometry” (TDR) (Fiel Scout TDR 300). O equipamento mede a disponibilidade de água no solo, que juntamente com a umidade relativa do ar, podem afetar a capacidade de absorção foliar (Toop et al. 1980; Thomsen et al. 2000).

Análises de caracteres anatômicos

As coletas de folhas para as análises de parâmetros anatômicos ocorreram concomitantemente às coletas de dados de absorção foliar, tanto na estação chuvosa (Abril/2013) como na seca (Agosto/2013), totalizando duas coletas. Conforme proposto por Collen (2013), seis folhas expandidas maduras, e sem danos, foram coletadas dos indivíduos de cada espécie nas duas áreas de estudo. Estas foram fixadas em FAA 70% (formaldeído, ácido acético, etanol 70%, 1:1:18 v/v) por 48 horas e preservadas em etanol 70%. Fotomicrografias foram feitas utilizando o software AnalySIS getIT, Olympus Soft Imaging Solutions, versão 5.1

As lâminas histológicas foram preparadas no Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente (DEBIO / UFOP). Cortes histológicos transversais à mão livre da região mediana da lâmina foliar foram corados com azul de Astra e fucsina básica e para detecção da lignina nos feixes vasculares, foi utilizado o floroglucinol acidificado (Costa 1982). Os cortes foram montados em glicerina 50%. Em seguida, foram feitas medições das espessuras de todos os tecidos das folhas - epidermes adaxial e abaxial, parênquima paliádico, parênquima lacunoso - juntamente com as espessuras das cutículas adaxiais e abaxiais, utilizando o software AxioVision, Zeiss Imaging Systems, versão 4.7.2 (Zeiss 2008). Além das espessuras desses tecidos, outras características que podem afetar a capacidade de absorção e estoque

de água nas folhas foram anotadas, como a presença de tricomas, cristais de oxalato de cálcio, cavidades secretoras, mucilagem, fibras lignificadas ou não e caracterização do parênquima lacunoso quanto ao grau de compactação das células.

Atributos morfológicos e funcionais

Além de parâmetros anatômicos, foram analisados também atributos ecofisiológicos considerados de importância adaptativa aos gradientes de disponibilidade de água e luz no ambiente, como massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE), e suculência (SU). Dez folhas de cada indivíduo nas duas áreas foram coletadas em três campanhas (Agosto 2013, Novembro 2013 e Fevereiro 2014) para verificar se existe relação entre esses atributos e a capacidade de absorção foliar.

As folhas foram digitalizadas em scanner de mesa (Xerox, 1500) para posterior cálculo da área foliar utilizando o software *Image J* (Abramoff et al, 2004). Em seguida, elas foram acondicionadas dentro de sacos plásticos contendo água destilada durante 12 horas a 4°C para permitir a máxima absorção (Araus & Hogan 1994). Após esse período de absorção de água, as folhas foram pesadas para determinação da massa fresca máxima (MFM). Posteriormente, as folhas foram colocadas em estufa de circulação, a 70°C, por um período mínimo de 48h até a obtenção de valor constante de massa seca (MS) (Rozendaal et al. 2006).

A MFE foi obtida pela razão entre a massa seca (MS) e a área do tecido (A), conforme Rozendaal et al. (2006), sendo: $MFE = MS/A$. A AFE foi obtida pela razão entre a área do limbo foliar (A) e a massa seca (MS), sendo: $AFE = A/MS$. Para calcular a Suculência (SU) foi adotada a fórmula proposta por Mantovani (1999), em que a SF é determinada a partir da diferença entre a massa fresca máxima (MFM) e a massa seca (MS), divididas pela área foliar, sendo: $SU = (MFM - MS) / A$.

Para verificar se há diferença na capacidade de absorção entre as folhas no campo e na mata nas quatro campanhas, foi utilizada a ANOVA de Medidas Repetidas tendo como fatores fixos as fitofisionomias e o período de pesagem das folhas.

Esta estatística foi utilizada para retirar o efeito do indivíduo na análise (Singer, 2007). A diferença entre indivíduos de uma mesma fitofisionomia não seria interessante para responder a pergunta proposta e poderia interferir nos resultados. Todos os dados e resíduos de ANOVA foram submetidos ao teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov com nível de significância de 5%. Uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada utilizando os valores da velocidade de

absorção (k) e do Conteúdo Máximo de água na folha (C_{max}) para verificar se existe um padrão que esteja relacionado com as espessuras do mesofilo e a absorção foliar. O teste de correlação de Pearson foi realizado, paralelamente, com o intuito de certificar quais são os tecidos que mais interferem na capacidade de absorção foliar. O teste de correlação também foi feito com os atributos morfológicos e funcionais para verificar se há influência na capacidade de absorção de água pelas folhas.

RESULTADOS

Absorção Foliar

As curvas de absorção de água pelas folhas de todas as espécies estudadas adequaram-se ao modelo proposto por Liang et al. (2009), que prediz ser a taxa de absorção maior nos primeiros momentos pós-interceptação da água. Isso ocorre porque a folha está menos hidratada. À medida que as células vão se tornando mais túrgidas, a taxa de absorção diminui gradativamente até o valor zero, quando a folha atinge o seu conteúdo máximo de água (C_{max}).

A figura 1 exemplifica, através das curvas de *Byrsonima. variabilis*, *Miconia corallina* e, o padrão encontrado para cinco das sete espécies estudadas, ou seja, maiores absorções ocorreram na estação chuvosa e na fitofisionomia campestre, com exceção de *Myrcia splendens* (Fig. 1G, H) e *Leandra australis* (curva não apresentada). Estas duas espécies apresentaram maiores velocidades de absorção (k) na mata em pelo menos três dos quatro períodos de coleta de dados no ano (Tab. 1). Já *Outarea semiserrata* ocorreu uma inversão na capacidade de absorção foliar, em que na fisionomia florestal observou-se maior absorção na estação seca.

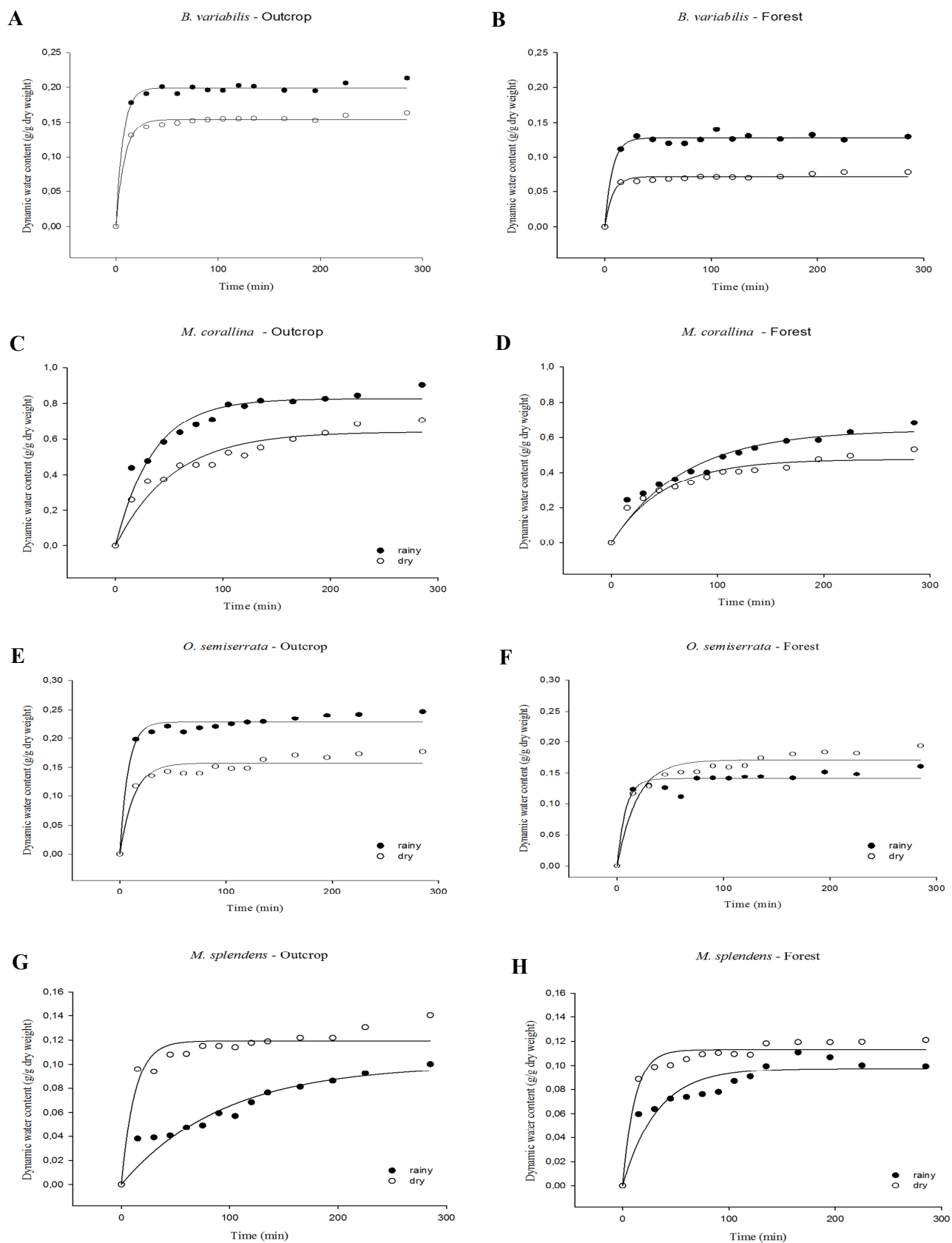


Figura 1. Conteúdo dinâmico de água nas folhas por tempo de submersão em minutos de acordo com metodologia de Liang et al. (2009). (A-B) folhas de *B. variabilis*; (C-D) *M. corallina*; (E-F) *O. semiserrata* e

(G-H) *M. splendens*. Curvas médias dos indivíduos em cada fitofisionomia (campestre e florestal) obtidas nas estações chuvosa (•) e seca (○).

Tabela 3. Velocidade média de absorção de água pelas folhas (k) de todas as espécies, no campo rupestre e na mata, nos quatro períodos de coleta de dados (Abril, Agosto e Novembro de 2013 e Fevereiro de 2014). R^2 indica o coeficiente de determinação com a equação: $C = C_i + (C_{\max} - C_i)(1 - e^{-kt})$.

		Amostragem (meses)							
Espécies/ Ambiente		Abril		Agosto		Novembro		Fevereiro	
<i>Byrsonima variabilis</i>									
Campestre	0,1644	R ² : 0,988	0,1448	R ² :0,650	0,0986	R ² : 0,924	0,0531	R ² : 0,849	
Florestal	0,1505	R ² : 0,985	0,0787	R ² :0,475	0,0342	R ² : 0,884	0,0473	R ² : 0,840	
<i>Miconia corallina</i>									
Campestre	0,0299	R ² : 0,9497	0,0205	R ² : 0,9143	0,0240	R ² : 0,9522	0,0122	R ² : 0,9388	
Florestal	0,0177	R ² : 0,9387	0,0201	R ² : 0,9370	0,0118	R ² : 0,9775	0,0058	R ² : 0,9412	
<i>Ouratea semiserrata</i>									
Campestre	0,0611	R ² : 0,757	0,0581	R ² : 0,928	0,0482	R ² : 0,940	0,0322	R ² : 0,894	
Florestal	0,0139	R ² : 0,950	0,0190	R ² : 0,967	0,0422	R ² : 0,910	0,0304	R ² : 0,933	
<i>Senna reniformes</i>									
Campestre	0,1375	R ² : 0,971	0,0758	R ² : 0,922	0,1162	R ² : 0,894	0,0065	R ² : 0,907	
Florestal	0,1147	R ² : 0,877	0,0637	R ² : 0,925	0,1151	R ² : 0,801	0,0054	R ² : 0,956	
<i>Leandra australis</i>									
Campeste	0,1257	R ² : 0,894	0,2115	R ² : 0,056	0,0885	R ² : 0,940	0,0215	R ² : 0,890	
Florestal	0,1646	R ² : 0,702	0,7152	R ² : 0,966	0,0855	R ² : 0,956	0,1473	R ² : 0,613	
<i>Eremanthus erythropappus</i>									
Campestre	0,0315	R ² : 0,847	0,0271	R ² : 0,967	0,0211	R ² : 0,980	0,0424	R ² : 0,921	
Florestal	0,0273	R ² : 0,702	0,0172	R ² : 0,915	0,0180	R ² : 0,988	0,0252	R ² : 0,909	
<i>Myrcia splendens</i>									
Campestre	0,0341	R ² : 0,906	0,1163	R ² : 0,918	0,0810	R ² : 0,966	0,0267	R ² : 0,665	
Florestal	0,0398	R ² : 0,867	0,0908	R ² : 0,960	0,1068	R ² : 0,943	0,0357	R ² : 0,971	

A tabela 2 resume os resultados da ANOVA de medidas repetidas, reforçando a existência de diferença significativa na velocidade média de absorção (k) entre as fitofisionomias, como visualizado na figura 1, porém, a análise estatística também indicou que as diferenças numéricas não

foram significativas em todas as campanhas (Tab. 2). *M. corallina*, *O. semiserrata* e *S. reniformis*, por exemplo, só apresentaram diferenças significativas entre as fitofisionomias em abril, enquanto *B. variabilis*, *L. australis* e *E. erythropappus* diferiram significativamente em seus coeficientes de absorção em três dos quatro meses amostrados.

Tabela 2. Valores de F (ANOVA de Medidas Repetidas) para a comparação entre as fisionomias campestre e florestal dos valores médios de coeficiente de absorção de água pelas folhas das espécies estudadas

Species	Amostragem			
	Abril	Agosto	Novembro	Fevereiro
<i>Byrsonima variabilis</i>	4,13*	7,95**	0,05	7,84**
<i>Miconia corallina</i>	10,21**	2,76	0,43	0,05
<i>Ouratea semiserrata</i>	29,89**	1,25	0,62	2,02
<i>Senna reniformis</i>	8,00**	0,01	0,06	0,79
<i>Leandra australis</i>	3,88*	35,29**	1,98	28,03**
<i>Eremanthus erythropappus</i>	18,10**	11,62**	0,11	16,16*
<i>Myrcia splendens</i>	0,77	0,06	2,16	10,12*

P-valor * $\leq 0,10$ e ** $\leq 0,05$

De fato, um padrão em relação aos períodos de chuva e de seca foi observado. Entre os períodos de coleta de dados do presente estudo, novembro foi o mês de maior pluviosidade (205,4 mm), e no qual não foi encontrada diferença significativa do coeficiente de absorção entre as fitofisionomias em nenhuma das espécies. Em abril, que apresentou a segunda maior pluviosidade (28,8 mm), embora representando apenas cerca de 10% da precipitação de novembro, diferenças significativas entre as fisionomias ocorreram em seis espécies, exceto *M. splendens*. Agosto apresentou pluviosidade de 6,5 mm e Fevereiro, que atipicamente não representou a estação chuvosa, tendo registrado precipitação de 0 mm, caracterizaram meses de seca. Nestes dois meses, três e quatro espécies, respectivamente, diferiram significativamente em seus coeficientes de absorção de água pelas folhas ao se comparar as duas fitofisionomias.

Leandra australis e *B. variabilis* nos dois ambientes tiveram os maiores valores de velocidade de absorção (k). Porém, não tiveram os maiores valores de conteúdo máximo de água nas folhas (C_{max}). *E. erythropappus* e *M. corallina* que não possuíam um alto valor de k , apresentaram os maiores valores de C_{max} . Isto demonstra que a velocidade de absorção (k) é inversamente proporcional ao conteúdo máximo de água (C_{max}) (Tab. 3). A maioria das espécies apresentou maior absorção no campo em relação ao ambiente florestal e este padrão persistiu em relação à

sazonalidade. Apenas as espécies *L. australis* e *M. splendens* que apresentaram maior absorção na fitofisionomia florestal tiveram maior absorção na seca (Agosto). Todas as outras espécies exibiram maiores taxas de absorção na estação chuvosa (Abril) no fitofisionomia campestre (Tab. 3). *B. variabilis* apresentou indivíduos com maiores valores de velocidade de absorção (k) e de conteúdo máximo de água na folha (C_{max}) na fitofisionomia campestre na estação chuvosa. Porém, em relação às outras espécies, ela exibiu alto valor de k , porém um baixo C_{max} . Este resultado indica que *B. variabilis* tem uma velocidade maior de absorção em detrimento da capacidade de reter uma quantidade maior de água (Tab. 3).

As espécies *M. corallina* e *E. erythropappus* também apresentaram na fitofisionomia campestre na estação chuvosa, indivíduos com maiores valores de velocidade de absorção (k) e de conteúdo máximo de água na folha (C_{max}). Entretanto, ao contrário de *B. variabilis*, essas espécies apresentaram um C_{max} muito maior em relação às outras espécies estudadas, demonstrando uma capacidade maior de acúmulo de água em seu interior em relação à velocidade de aquisição deste recurso (Tab. 3). Já *S. reniformis* também exibiu indivíduos com maiores valores de velocidade de absorção (k) e de conteúdo máximo de água na folha (C_{max}) na fitofisionomia campestre na estação chuvosa. Todavia, esta espécie apresentou valores proporcionais dos dois parâmetros analisados, sendo a terceira com maior valor de k e C_{max} de todas as espécies, com um balanço nas duas estratégias (Tab. 3). *O. semiserrata* por sua vez apresentou diferença nos coeficientes. O maior valor de k ocorreu em indivíduos presentes no ambiente campestre na estação chuvosa, como as espécies acima citadas. Porém, o maior valor de C_{max} ocorreu também nos indivíduos do campo, porém da estação seca. Contudo, em relação às outras espécies, os valores desses parâmetros são baixos, demonstrando pouca capacidade de absorção foliar. Assim, apesar desta divergência, em *O. semiserrata*, verificou-se que na fitofisionomia campestre e na estação chuvosa prevaleceram os maiores valores de capacidade de absorção (Tab. 3).

Leandra australis e *M. splendens* tiveram maior valor de k e C_{max} no ambiente florestal, na estação seca, opondo-se ao padrão exposto acima pelas outras cinco espécies. *L. australis* apresentou os maiores valores de k entre as espécies, mas um C_{max} com valores não tão altos, exibindo a mesma estratégia de *B. variabilis* (Tab. 3).

Tabela 3. Lista em ordem crescente das espécies estudadas de acordo com o coeficiente de absorção foliar (k) e o Conteúdo Máximo de Água (C_{max}).

Espécies	Ambiente	Estação	k	Espécies	Ambiente	Estação	C_{max}
<i>L. australis</i>	Florestal	Seca	0,7160	<i>E. erythropappus</i>	Campestre	Chuvosa	1,1092
<i>L. australis</i>	Campestre	Seca	0,2116	<i>E. erythropappus</i>	Campestre	Seca	1,0157

<i>L. australis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1646	<i>E. erythropappus</i>	Florestal	Seca	0,9312
<i>B. variabilis</i>	Campestre	Chuvosa	0,1644	<i>M. corallina</i>	Campestre	Chuvosa	0,9032
<i>B. variabilis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1505	<i>M. corallina</i>	Campestre	Seca	0,7066
<i>B. variabilis</i>	Campestre	Seca	0,1449	<i>M. corallina</i>	Florestal	Chuvosa	0,6838
<i>S. reniformis</i>	Campestre	Chuvosa	0,1375	<i>E. erythropappus</i>	Florestal	Chuvosa	0,6348
<i>L. australis</i>	Campestre	Chuvosa	0,1257	<i>S. reniformis</i>	Campestre	Chuvosa	0,5992
<i>B. variabilis</i>	Florestal	Seca	0,1201	<i>S. reniformis</i>	Florestal	Seca	0,5823
<i>M. splendens</i>	Campestre	Seca	0,1164	<i>L. australis</i>	Campestre	Chuvosa	0,5396
<i>S. reniformis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1148	<i>M. corallina</i>	Florestal	Seca	0,5324
<i>M. splendens</i>	Florestal	Seca	0,0909	<i>L. australis</i>	Florestal	Seca	0,2471
<i>S. reniformis</i>	Campestre	Seca	0,0730	<i>L. australis</i>	Campestre	Seca	0,2450
<i>S. reniformis</i>	Florestal	Seca	0,0637	<i>B. variabilis</i>	Campestre	Chuvosa	0,2129
<i>O. semiserrata</i>	Campestre	Chuvosa	0,0611	<i>L. australis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1938
<i>O. semiserrata</i>	Campestre	Seca	0,0581	<i>S. reniformis</i>	Campestre	Seca	0,1772
<i>M. splendens</i>	Florestal	Chuvosa	0,0390	<i>B. variabilis</i>	Campestre	Seca	0,1633
<i>M. splendens</i>	Campestre	Chuvosa	0,0342	<i>S. reniformis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1605
<i>E. erythropappus</i>	Campestre	Chuvosa	0,0316	<i>O. semiserrata</i>	Campestre	Seca	0,1532
<i>M. corallina</i>	Campestre	Chuvosa	0,0299	<i>M. splendens</i>	Campestre	Seca	0,1405
<i>E. erythropappus</i>	Campestre	Seca	0,0274	<i>O. semiserrata</i>	Campestre	Chuvosa	0,1333
<i>E. erythropappus</i>	Florestal	Chuvosa	0,0273	<i>B. variabilis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1293
<i>M. corallina</i>	Campestre	Seca	0,0206	<i>M. splendens</i>	Florestal	Seca	0,1211
<i>M. corallina</i>	Florestal	Seca	0,0201	<i>M. splendens</i>	Campestre	Chuvosa	0,1003
<i>O. semiserrata</i>	Florestal	Seca	0,0191	<i>M. splendens</i>	Florestal	Chuvosa	0,0995
<i>M. corallina</i>	Florestal	Chuvosa	0,0178	<i>B. variabilis</i>	Florestal	Seca	0,0787
<i>E. erythropappus</i>	Florestal	Seca	0,0173	<i>O. semiserrata</i>	Florestal	Chuvosa	0,0459
<i>O. semiserrata</i>	Florestal	Chuvosa	0,0139	<i>O. semiserrata</i>	Florestal	Seca	0,0395

Não foi encontrada correlação significativa entre a umidade do solo superficial com o coeficiente de absorção (k) e com o conteúdo máximo de água na folha (C_{max}).

Análises de caracteres anatômicos

Através da análise de componentes principais (PCA, Figura 2; Tabela 4) dois padrões entre a espessura dos tecidos foliares e a taxa de absorção de água pela folha foi visualizado. Em cinco espécies visualizou-se que quanto mais espessos os tecidos, maior velocidade de absorção (k). O contrário, entretanto, foi observado em folhas de *L. australis* e *Myrcia splendens*, onde quanto maior a espessura dos tecidos, menor a taxa de absorção.

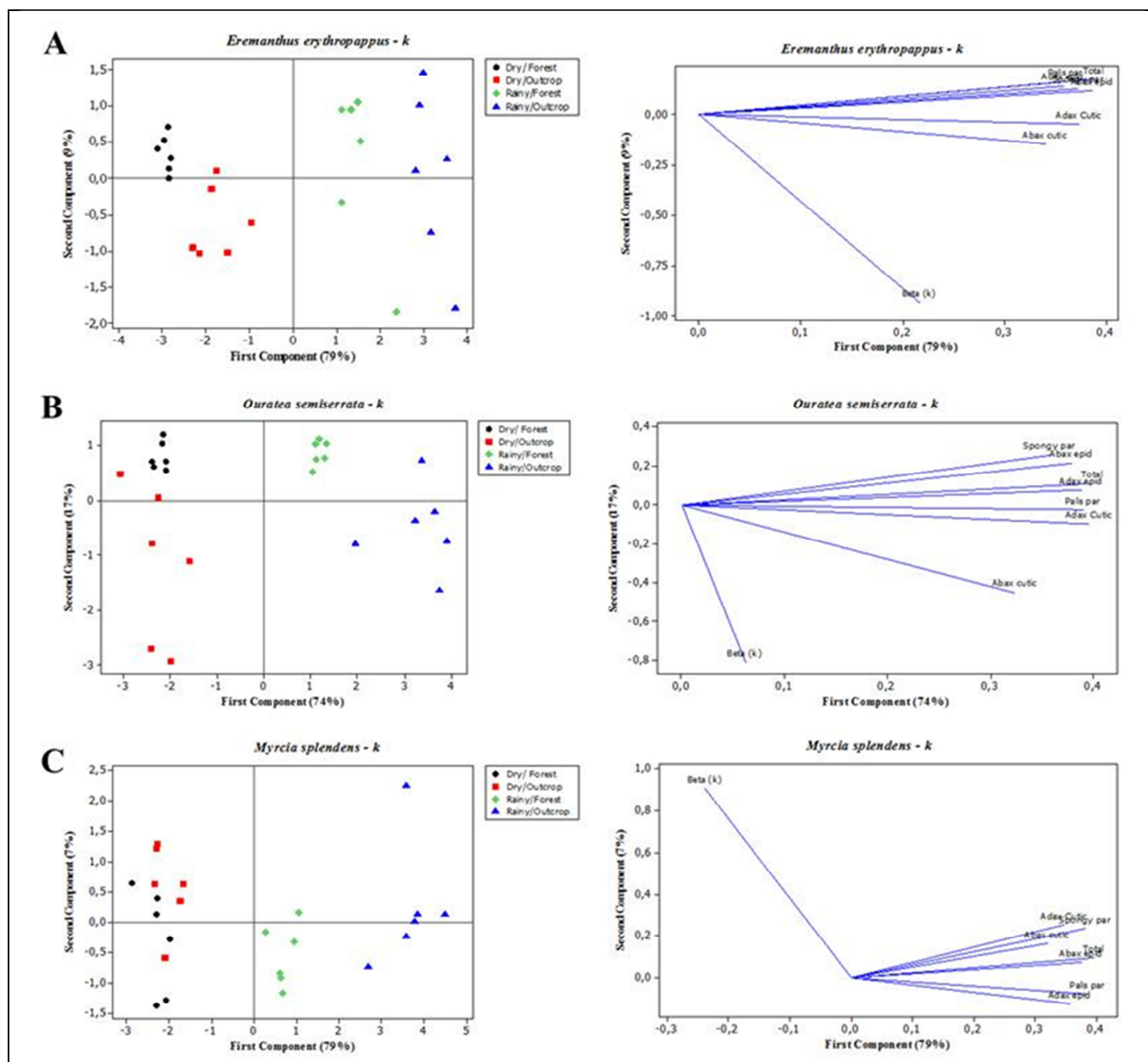


Figura 2. Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis relacionadas com a espessura dos tecidos foliares e o Coeficiente de absorção (k) para os indivíduos presentes no campo e na mata durante a estação chuvosa (abril/2013) e seca (agosto/2103). **A.** *E.erythropappus* **B.;** *O. semiserrata* e **C.** *M. splendens*.

Tabela 4. Porcentagem de variância das duas principais componentes e a proporção de contribuição de cada espessura nessas componentes para as espécies *E. ertthropappus*, *O. semiserrata* e *M. splendens*. Cutic Adax = Cutícula adaxial, Epid Adax = Epiderme adaxial, Par Paliç = Parênquima Paliçádico, Par Lacun = Parênquima Lacunoso, Epid Abax = Epiderme abaxial, Cutic Abax = Cutícula abaxial e Total = Espessura Total.

	<i>E. erythropappus</i>		<i>O. semiserrata</i>		<i>M. splendens</i>	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
% variância	79,5	9,8	74,8	17,1	78,0	9,5
k	0,217	-0,933	0,062	-0,811	-0,238	0,906
Cutic Adax	0,374	-0,048	0,396	-0,098	0,347	0,25

Epid Adax	0,358	0,141	0,389	0,075	0,358	-0,127
Par Paliç	0,361	0,164	0,39	-0,026	0,386	-0,078
Par Lacun	0,373	0,128	0,358	0,255	0,382	0,234
Epid Abax	0,387	0,115	0,379	0,215	0,376	0,070
Cutic Abax	0,340	-0,145	0,324	-0,451	0,319	0,162
Total	0,388	0,175	0,399	0,108	0,397	0,093

A PCA foi realizada para todas as espécies tanto para k quanto para C_{max} que representam o padrão encontrado: Com o aumento da espessura, há o aumento da capacidade de absorção (Fig. 1A, B), com exceção para *M. splendens* (Fig. 1C) e *L. australis* (gráfico não mostrado). Verificou-se ainda que há uma divisão bem estabelecida entre indivíduos das estações seca e chuvosa e certa separação entre indivíduos do campo e da mata, especialmente na estação chuvosa.

Em *E. erythropappus* os vetores mais próximos ao vetor de k representam a espessura da cutícula das faces adaxial e abaxial. Logo, a correlação corrobora o resultado (Tab. 5). Já em *O. semiserrata*, o vetor que representa a cutícula da face abaxial está mais próximo do vetor k , sendo confirmado pela correlação. Porém, em *M. splendens* há inversão dos vetores, ou seja, o vetor k está no sentido oposto àqueles que representam as espessuras dos tecidos foliares (Tab. 4). O resultado da correlação reafirma este padrão encontrado na PCA (Fig. 2).

Correlações entre as variáveis anatômicas e a velocidade de absorção de água mostraram, entretanto, que a espessura de cada tecido nem sempre está correlacionada com a capacidade absorptiva das folhas, com exceção de *S. reniformis* que apresentou correlação significativa positiva entre espessura de todos os tecidos e da cutícula com a absorção foliar (Tab. 5). Em *B. variabilis* e *M. corallina*, a espessura de nenhum dos tecidos interferiu significativamente no valor de k . Já em *L. australis*, *E. erythropappus*, *S. reniformis* e *M. splendens*, o valor de C_{max} não apresentou correlação com as espessuras dos tecidos foliares (Tab. 5).

Tabela 5. Valores de R da correlação de Pearson entre os caracteres anatômicos e a absorção foliar. Coeficiente de absorção (k) e Conteúdo máximo de água na folha (C_{max}). Cutic Adax = Cutícula adaxial, Epid Adax = Epiderme adaxial, Par Paliç = Parênquima Paliçádico, Par Lacun = Parênquima Lacunoso, Epid Abax = Epiderme abaxial, Cutic Abax = Cutícula abaxial e Total = Espessura Total.

Espécies	Cutic Adax	Epid Adax	Par Paliç	Par Lacun	Epid Abax	Cutic Abax	Total
<i>B. variabilis</i>							
k	0,035	0,322	0,041	0,205	0,19	0,151	0,188
C_{max}	0,15	0,379	0,189	0,511**	0,526**	0,421**	0,425**
<i>M. corallina</i>							
k	0,087	-0,069	0,147	0,304	-0,113	0,068	0,175

<i>O. semiserrata</i>	<i>Cmax</i>	0,09	0,215	0,525**	0,422**	0,204	0,389	0,568**
	<i>k</i>	0,244	0,018	0,151	-0,07	-0,076	0,547**	0,062
	<i>Cmax</i>	0,205	0,168	0,114	-0,171	0,003	0,443**	0,003
<i>S. reniformis</i>	<i>k</i>	0,598**	0,489**	0,645**	0,541**	0,46**	0,601**	0,625**
	<i>Cmax</i>	0,09	0,126	0,132	0,039	0,062	0,096	0,101
<i>L. australis</i>	<i>k</i>	-0,385	-0,373	-0,414**	-0,252	-0,365	-0,32	-0,353
	<i>Cmax</i>	-0,319	-0,222	-0,052	0,08	-0,068	-0,242	-0,069
<i>E. erythropappus</i>	<i>k</i>	0,545**	0,394	0,394	0,427**	0,464**	0,519**	0,412**
	<i>Cmax</i>	-0,111	0,099	-0,216	0,111	0,007	0,034	0,016
<i>M. splendens</i>	<i>K</i>	-0,372	-0,561**	-0,6**	-0,427**	-0,522**	-0,362	-0,52**
	<i>Cmax</i>	-0,248	-0,353	-0,354	-0,271	-0,199	-0,194	-0,291

**p-valor $\leq 0,05$

Atributos morfológicos e funcionais

Através da análise de correlação, constatou-se que os atributos morfológicos e funcionais não influenciam no processo de absorção foliar para a maioria das espécies estudadas (Tab. 6). Apenas *B. variabilis* apresentou correlação significativa de dois dos três parâmetros analisados (MFE e SU). Entretanto, os valores de Pearson são pouco significativos para que se possa afirmar existir correlação com a absorção foliar.

Tabela 6. Valores de R da correlação de Pearson dos atributos morfológicos e funcionais com a absorção foliar das espécies presentes em ambas as fitofisionomias (campo e mata) durante três amostragens – Agosto 2013, Novembro 2013 e Fevereiro 2014. Massa Foliar Específica (MFE), Suculência (SU) e Área Foliar Específica (AFE).

Espécie		MFE	SU	AFE
<i>Leandra australis</i>	<i>k</i>	0,22	-0,062	-0,287
	<i>Cmax</i>	-0,337	0,135	0,401**
<i>Eremanthus erythropappus</i>	<i>k</i>	-0,254	-0,163	0,267
	<i>Cmax</i>	0,194	0,268	-0,198
<i>Byrsonima variabilis</i>	<i>k</i>	0,193	-0,009	-0,126
	<i>Cmax</i>	0,419**	0,303	-0,345**
<i>Miconia corallina</i>	<i>k</i>	0,2	0,182	-0,165
	<i>Cmax</i>	0,232	0,311	-0,132
<i>Ouratea semiserrata</i>	<i>k</i>	-0,174	-0,228	0,278
	<i>Cmax</i>	-0,046	-0,216	0,000
<i>Senna reniformes</i>	<i>k</i>	-0,014	-0,003	-0,001
	<i>Cmax</i>	-0,086	0,096	0,06
<i>Myrcia splendens</i>	<i>k</i>	0,291	0,12	-0,409**

	<i>C_{max}</i>	-0,051	0,002	0,124
p-valor ≤ 0,05 **				

Descrição das lâminas anatômicas

Verificou-se, através da microscopia ótica, que as espécies estudadas possuem características anatômicas que podem atribuir maior velocidade na absorção e/ou armazenamento de água. Dentre as características que, provavelmente, conferem maior velocidade na absorção estão a presença de emergências com muitas fibras vistas em *L. australis* (Fig. 3); grande quantidade de fibras com parede espessada presentes em *S. reniformis* (Fig. 5-C) e *B. variabilis* (Fig. 5-A); fibras lignificadas visualizadas em *O. semiserrata* e *B. variabilis* e tricomas não-lignificados presentes em *S. reniformis*, *E. erythropappus* (Fig. 4-A) e *M. corallina* (Fig. 4-E). Já características que, possivelmente, estão relacionadas com armazenamento de água visualizadas em algumas das espécies estudadas foram a presença de substâncias fenólicas presentes em *M. corallina* e *S. reniformis*; presença de mucilagem em *M. corallina*, *O. semiserrata*, *B. variabilis* e *S. reniformis*; fibras não-lignificadas e fibras gelatinosas encontradas em *M. corallina*; traqueídes alargados, bainha parenquimática, extensão da bainha parenquimática do feixe vascular podendo ter a função de uma parênquima aquífero presentes em *E. erythropappus* e parede da fibra espessada não-lignificada encontrada em *S. reniformis*.

DISCUSSÃO

Todas as espécies estudadas, pertencentes a seis famílias distintas, apresentaram capacidade de absorção foliar. Limm et al. (2009), constataram também a capacidade de absorção foliar de oito das dez espécies estudadas após imersão por 180 minutos das folhas, sem o pecíolo, em água deionizada. Segundo os autores, a absorção foliar não parece ser uma estratégia exclusiva de um determinado grupo taxonômico ou linhagem filogenética, não havendo restrição da capacidade de absorção foliar em espécies endêmicas de um local com ocorrência de neblina frequente. Goldsmith et al. (2013) em trabalho realizado em uma Floresta Tropical de Altitude na Costa Rica relacionaram fortemente a capacidade de absorção foliar com os eventos de neblina. Assim, acredita-se que absorção foliar de neblina pode ser uma característica chave que explica a distribuição ecológica de algumas espécies em ambientes de elevadas altitudes, constantemente sujeitas às secas sazonais, como também verificado em *Drimys brasiliensis*, no trabalho de Eller et al. (2013).

Foi observado neste estudo um padrão na capacidade de absorção foliar. Das sete espécies analisadas, cinco apresentaram maior absorção no campo e na época chuvosa, e a retenção

parece estar, em alguns casos, positivamente relacionada à espessura dos tecidos foliares. *L. australis* e *M. splendens* foram exceções a este padrão, pois apresentaram maior absorção na mata e na estação seca.

Aceitando a epiderme como um caminho viável de entrada de água na folha, em situação de estresse hídrico acentuado, a absorção poderia ser limitada em decorrência da contração desta camada de tecido e da cutícula devido à desidratação (Barthlott et al, 1998). Burgess & Dawson (2004) viram um declínio considerável na absorção foliar em folhas maduras de *Sequoia sempervirens* em épocas de grande estresse hídrico. Os resultados do presente estudo corroboram estas evidências, pois as taxas de absorção foram reduzidas na época seca, em ambos os ambientes, sendo maiores na estação chuvosa para as cinco espécies estudadas. Tal resultado pode estar relacionado com a dormência fisiológica normalmente observada durante a estação seca em ambientes com marcante sazonalidade de chuvas.

Até que ponto a desidratação da superfície foliar pode explicar padrões de absorção de água pela folha, entretanto, permanece uma questão a ser quantificada. De forma geral, as maiores taxas de absorção foliar foram encontradas no ambiente campestre, no qual as plantas estão mais expostas à radiação solar e ao vento que os indivíduos da mesma espécie na mata. Ou seja, em princípio, indivíduos nos campos rupestres poderiam ressecar suas superfícies foliares mais facilmente. Leuschner (2000) demonstrou, de fato, que nos períodos sem neblina, ambientes tropicais de altitudes podem ser considerados áridos, caracterizados por alta demanda evaporativa e desenvolvimento de estresse hídrico. Por outro lado, adaptações anatômicas e morfológicas das espécies de campos rupestres poderiam minimizar o dessecamento e/ou seus efeitos. Ainda, poder-se-ia esperar que plantas dos campos rupestres desenvolvessem menores valores de potencial hídrico durante o período de seca, favorecendo a captura de água pelas folhas, mas não foi o observado para as cinco espécies estudadas.

A variedade dos atributos funcionais pode ser um sinal da existência de forças seletivas contrastantes relacionadas com adaptação a diferentes ambientes (Via et al. 1995). Características que estabelecem relação com o ganho, uso, interceptação, trocas e manutenção de recursos criam esse espectro de variação (Lusk et al. 2008). Nas sete espécies estudadas em ambientes de campo e de mata, verificou-se que a C_{max} é inversamente proporcional a k . Pode-se inferir que tal inversão ocorre, provavelmente, devido a questões evolutivas, caracterizando diferenças no maior investimento na velocidade da absorção ou no estoque e manutenção da água nos tecidos foliares. Uma espécie que possui a C_{max} alta deve ter estratégias de maior quantidade de retenção de água.

Entretanto, ela não possuirá maior velocidade de absorção, pois as características que conferem maior conteúdo absorvido são contrárias às que conferem maior velocidade na absorção. O mesmo acontece com espécies com maior k , que confere uma capacidade de absorver rapidamente a água disponível, porém baixo C_{max} .

Uma provável explicação para um menor valor de C_{max} em relação ao valor de k observada em *L. australis* seja a presença de parênquima lacunoso parcialmente frouxo (Fig. 3A). Esta organização tecidual confere muitos espaços intercelulares, com menor número de células e poucos vacúolos para armazenamento de água. Este tipo de parênquima lacunoso pode ser o fator responsável pela relação inversa entre absorção foliar e espessura foliar encontrada nesta espécie. Entretanto, o alto valor de k pode estar relacionado com a presença de emergências com traqueídes (Fig. 3B) que favorecem a captação de água e ajudam na velocidade de absorção (Fig. 3B). Já *M. splendens*, que também apresentou esta mesma relação de alto valor de k para baixo C_{max} , possui muitas glândulas secretoras (Fig. 3C,D), que contribuem para a maior espessura da folha, sem que haja o aumento no número relativo de células parenquimáticas e, conseqüentemente, de vacúolos para armazenar água (Fig. 3D). Além disso, esta espécie apresenta também parênquima lacunoso parcialmente frouxo (Fig. 3E).

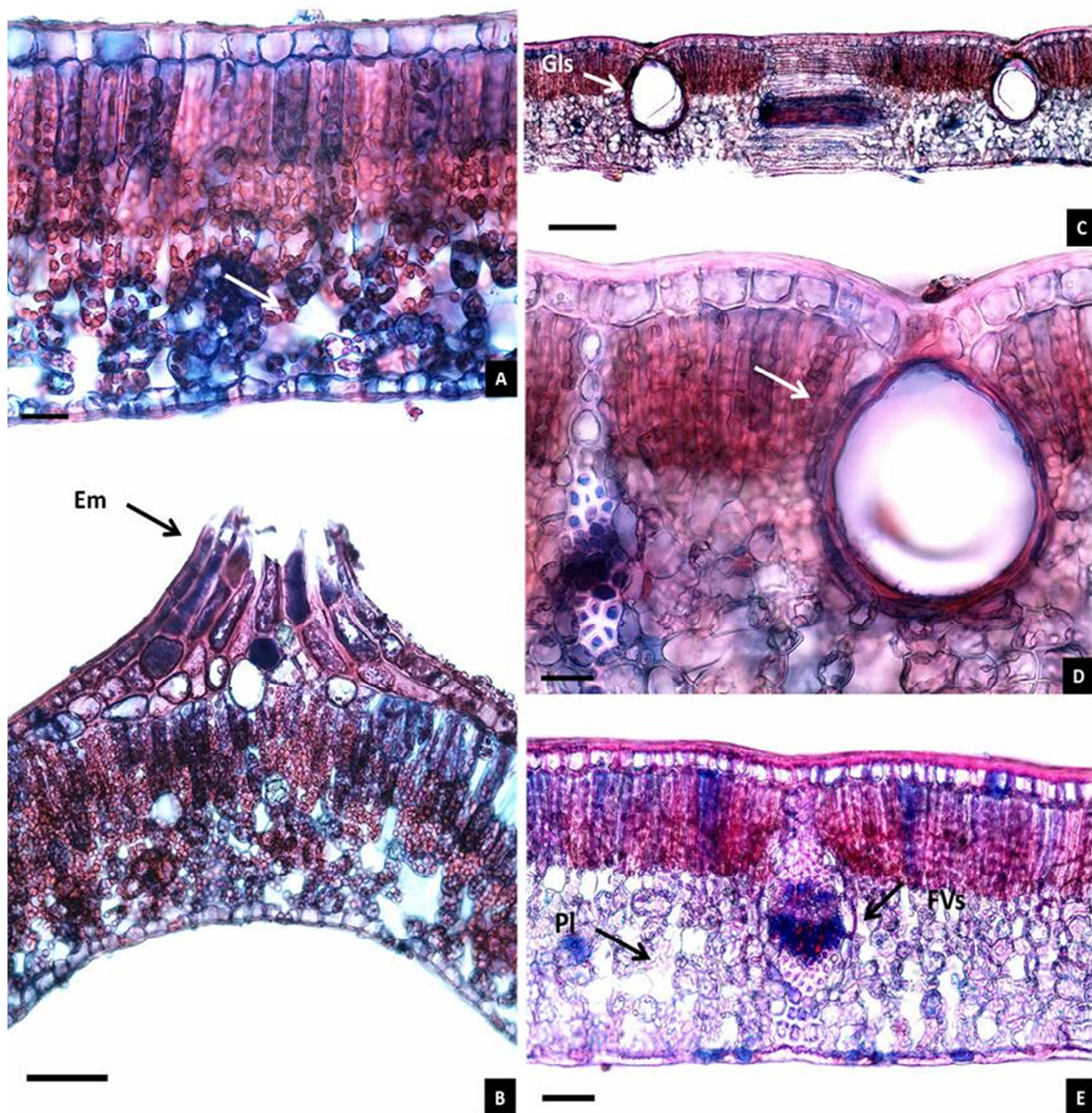


Figura 3. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares de (A-B) *Leandra australis* e (C-E) *Myrcia splendens*. (A) Lâmina foliar com detalhe para parênquima lacunoso parcialmente frouxo (seta); (B) Face adaxial evidenciando a base de uma emergência; (C) Lâmina foliar com glândulas secretoras; (D) Detalhe da glândula secretora (seta); (E) Lâmina com detalhe do feixe vascular secundário e parênquima lacunoso frouxo (seta). (A e E) Barra = 20 μm (B e C) Barra = 50 μm (D) Barra = 10 μm . Em – emergência, GlS – glândula secretora, Pl – parênquima lacunoso, FVs – feixe vascular secundário.

As espécies *E. erythropappus* e *M. corallina* tiveram maior C_{max} , apesar de não possuírem maior k . Em *E. erythropappus*, isto pode ser devido, às células parenquimáticas na bainha e extensão

da bainha parenquimática do feixe vascular, que podem funcionar como parênquima aquífero (Fig. 4A, B), visto também por Lima (2010). Estes atributos auxiliam na retenção de água dentro da folha e ocasionam maiores compartimentos para seu armazenamento e transporte (Tomlinson 2003; Eller et al. 2013). Koller & Rost (1988) e Scatena & Menezes (1996) relacionaram a presença destes grupos de células parenquimáticas em plantas localizadas onde a seca é marcante. Uma vez que a água é armazenada principalmente nos vacúolos, quanto maior o número de células – com vacúolo, maiores os espaços para armazenamento de água e, conseqüentemente, maior C_{max} . Verificou-se, também, a presença de inúmeros feixes vasculares na lâmina foliar (Fig. 4D). As terminações vasculares com traqueídes alargados podem funcionar como “caixas-d’água” (Tucker 1964; Lersten & Carvey 1974; Braga 1992) também estão presentes nesta espécie (Fig. 4C). Este tipo de terminação vascular foi observado também em *Chamaecrista dentata* e *C. hedysaroides* por Francino (2010).

Já em *M. corallina* as nervuras maiores apresentam extensão de bainha do feixe vascular com fibras gelatinosas na lâmina foliar (Fig. 4E). Essas fibras, juntamente com células epidérmicas com mucilagem (Fig. 4F, G), podem conferir uma maior capacidade de retenção de água e assim, maior C_{max} para essa espécie. A capacidade de retenção de água em células e cavidades mucilaginosas já foi mostrada por Fahn & Cutler (1992) e Mastroberti & Mariath (2008) e pode ser estratégico para plantas xerófitas ou sujeitas a déficit hídrico, mesmo que sazonalmente. Isto ocorre porque a mucilagem faz parte da fração polissacarídica das plantas, capaz de se tornar viscosa na presença de água, e *in vivo* atua como um reservatório de água (Cárdenas et al. 1998). Fibras mucilaginosas presentes nas extensões dos feixes vasculares auxiliam na manutenção de água, devido à sua capacidade higroscópica. Paviani (1978) atribui um papel de retenção de água para essas fibras em plantas do cerrado. Estudos posteriores, como os de Marcati et al. (2001) e Luchi (2004) mostraram que fibras com camada mucilaginosa possuem parede celular com uma camada interna rica em celulose, altamente hidrofílica. Porém, a absorção nessas fibras é lenta, já que meios gelatinosos diminuem a velocidade da água transpassar. Uma característica comum às duas espécies é a presença de tricomas não lignificados (Fig. 4F) que estão relacionados com um maior C_{max} , em detrimento de um menor k (Fig. 4B, C, E, F).

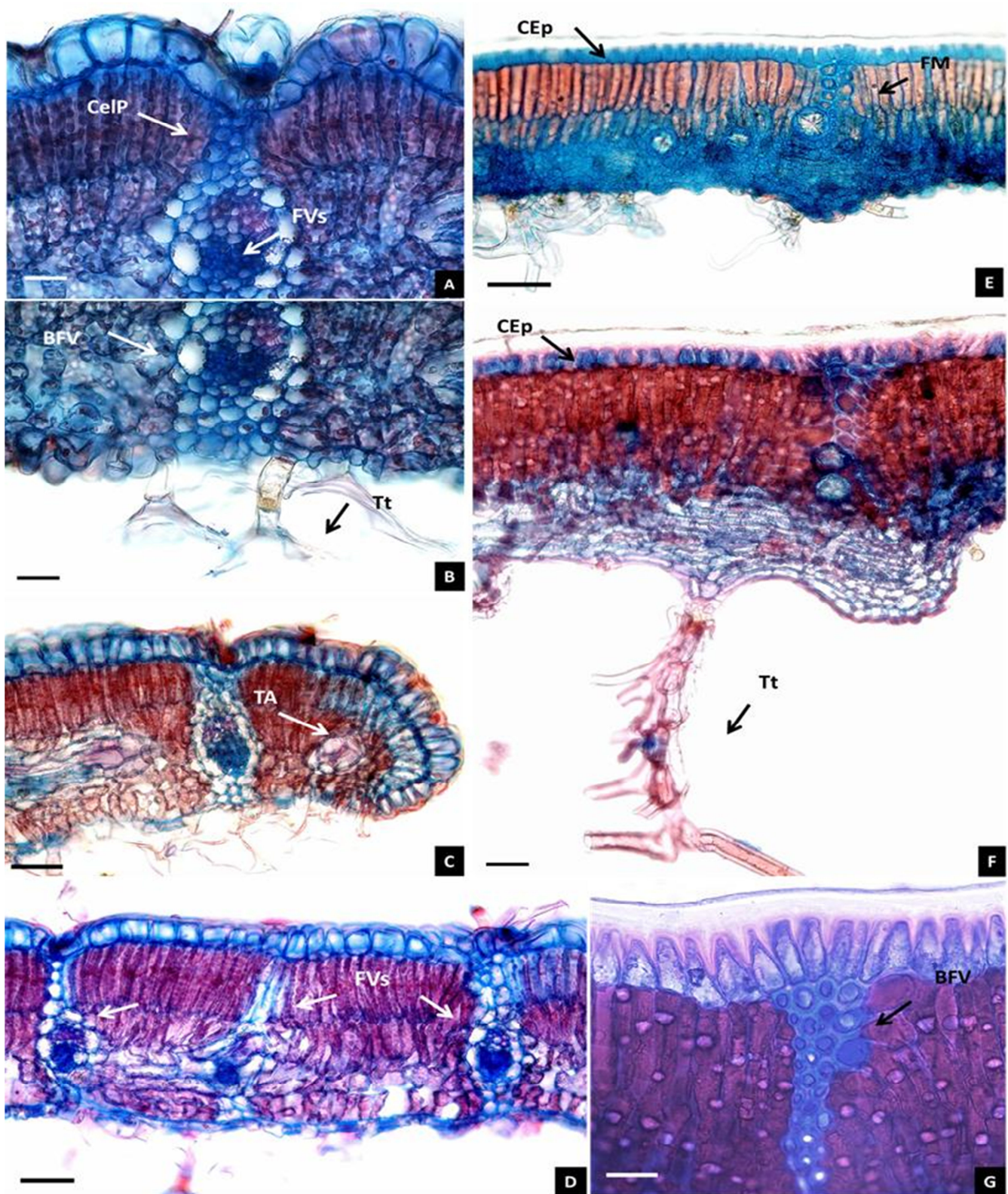


Figura 4. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares de (A-D) *Eremanthus erythropappus* e (E-G) *Miconia corallina*. (A-B) Células parenquimáticas na bainha e extensão da bainha parenquimática do feixe vascular, na porção adaxial e abaxial; (C) Detalhe para traqueídes alargados; (D) Feixes vasculares secundários; (E-F) Evidência de fibras e células epidérmicas com mucilagem; (G) Extensões da bainha do feixe vascular com fibras gelatinosas. (A, B, G) Barra = 10 μm (C, D, F) Barra = 20 μm (E) Barra = 50 μm

FVs – feixe vascular secundário, CelP – célula parenquimática, TA – traqueídes alargados, BFV- bainha do feixe vascular secundário, Tt - tricoma tector, CEp – célula epidérmica e FM – fibras mucilaginosas.

Apesar de apresentar bainha com fibra lignificada e conter mucilagem em algumas porções de células, principalmente epidérmicas (Fig. 5A, B), *Byrsonima variabilis*, nos dois ambientes, teve os maiores valores de k apesar de ter apresentado menor C_{max} .

Ouratea semiserrata possuiu um valor de k baixo, provavelmente devido à uma quantidade muito grande de mucilagem. Esta mucilagem poderia favorecer o C_{max} , o que não foi observado. Esta espécie possui feixes vasculares com extensão de bainha compostas por fibras com lúmen muito estreito (Fig. 5C, D), diminuindo o espaço para passagem da água, interferindo na velocidade de absorção. Isto demonstra que essa espécie não é tão eficiente para capturar e armazenar água pelas folhas, pois apesar de ter estruturas que favoreçam o armazenamento, elas não foram suficientes para tal finalidade.

Já *S. reniformis* se manteve como a terceira espécie com maior k e C_{max} . A espécie apresenta nervação e terminações vasculares com muitas fibras com parede espessada gelatinosa que favorecem a velocidade na captação de água. E a presença de mucilagem em células epidérmicas de alguns trechos, principalmente da face adaxial (Fig. 5E) e no parênquima paliçádico (Fig. 5E), pode ter sido responsável pelo maior C_{max} de suas folhas. As folhas dessa espécie mostraram certa diversidade nos atributos tanto para benefício de k , quanto de C_{max} . Assim, pode-se inferir que, de todas as espécies estudadas, ela seria a que melhor se adapta em condições heterogêneas.

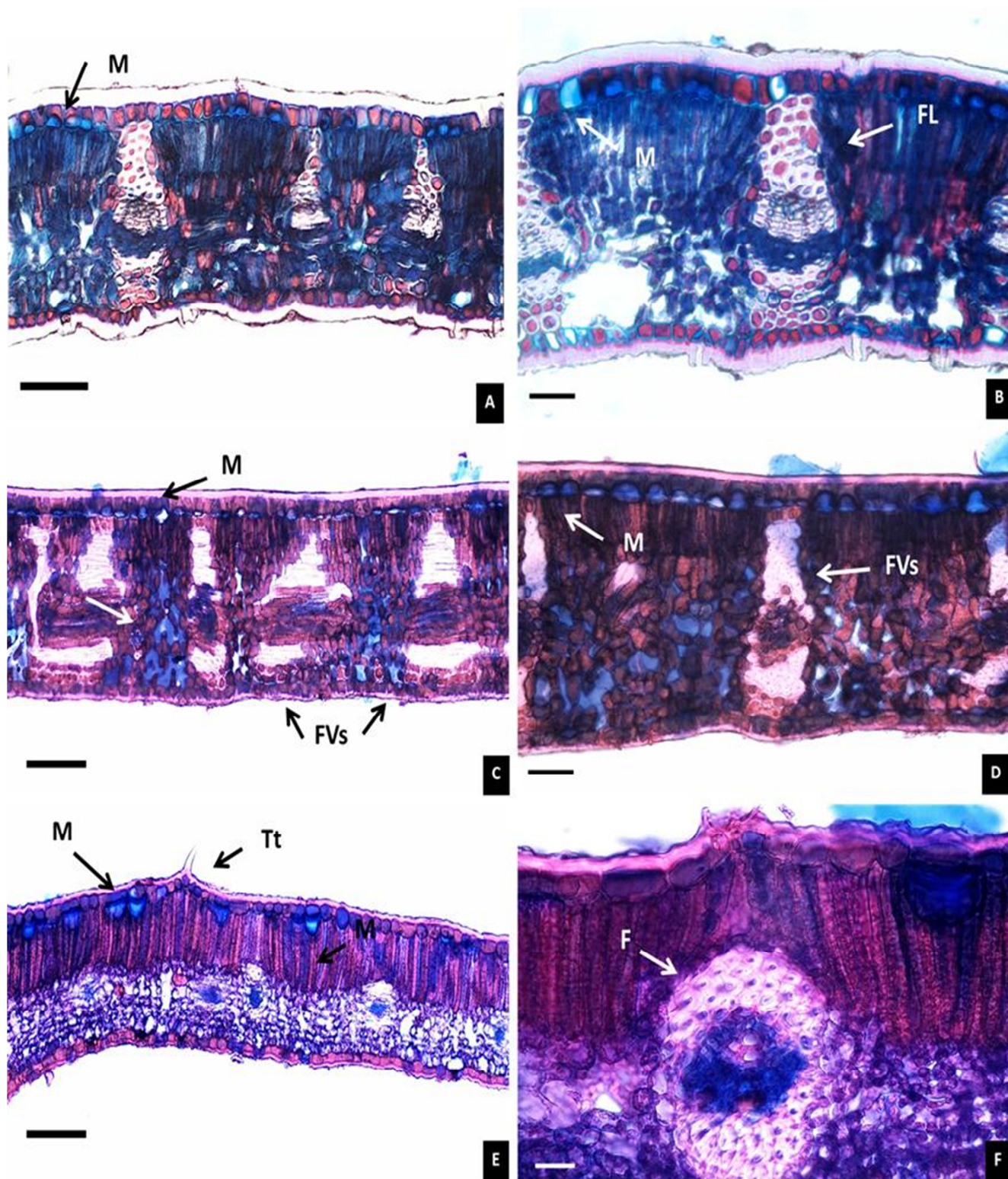


Figura 5. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares de (A-B) *Byrsonima variabilis* evidenciando a bainha do feixe vascular com fibra lignificada e mucilagem nas células epidérmicas; (C-D) *Ouratea semiserrata* mostrando feixes vasculares com fibras e mucilagem nas células epidérmicas extravasando para os espaços intercelulares (seta); (E-F) *Senna reniformis* evidenciando mucilagem nas células epidérmicas e parenquimáticas. Detalhe para a espessura da parede das fibras nos feixes vasculares (A, C, E) Barra = 50 μm (B, D, F) Barra = 20 μm FVs – feixe vascular secundário, F- fibras, M – mucilagem, FL – Fibra lignificada, Tt – tricoma tector.

Zimmermann et al. (2004) ao verificarem que árvores antigas que cresciam em locais com neblina continham uma quantidade grande de mucilagem, sugeriram que esta mucilagem poderia estar envolvida na absorção de umidade da atmosfera, em um processo denominado "transpiração reversa" por fitofisiologistas (Yates e Hutley 1995; Dawson 1998; Burgess e Dawson 2004). Diante dessa observação, os autores analisaram essa correlação em cinco espécies arbóreas e concluíram que a absorção de umidade da atmosfera pelas folhas (incluindo nevoeiro e chuva) é facilitada por camadas de mucilagem na superfície, as quais são capazes de tamponar as alterações no estado hídrico até ao meio-dia, quando transpiração alcança um máximo (Zimmermann et al. 2007). Fortalecendo essa afirmativa, estão os dados do presente trabalho, no qual a presença da mucilagem é demonstrada não só na absorção de água pelas folhas, quanto no seu armazenamento.

O padrão para a capacidade de absorção, aqui observado, indica que maiores taxas de absorção acontecem no campo, na estação chuvosa e em espécies com folhas mais espessas. Entretanto, foram encontradas diferenças nas estratégias adaptativas ligadas à capacidade absorptiva entre as sete espécies estudadas. Este resultado reforça o paradigma que o estresse hídrico determina limitações de caráter seletivo, contudo as espécies que ocorrem em ambientes com falta de água apresentam diferentes estratégias adaptativas (Grime 2001). Elucidar estas diferentes estratégias pode auxiliar o entendimento sobre a riqueza de um determinado local dada à coexistência de espécies mediante variações temporais que o ambiente está sujeito (Tyree et al. 2003).

De acordo com Grime (2001), é possível qualificar as espécies quanto às diferentes respostas à pressão de fatores ambientais. Neste estudo, as espécies estudadas parecem ser capazes de retardar a dessecação, pois têm a capacidade de manter a hidratação nos tecidos foliares. Porém, cinco delas podem ser divididas em dois grupos dentro deste mecanismo – as econômicas, que tem consumo moderado da água conservando parte para posterior utilização em seu ciclo de vida. Estas são representadas por *E. erythropappus*, e *M. corallina*, espécies que apresentaram maior C_{max} . O segundo grupo é formado por *L. australis*, *B. variabilis* e *M. splendens*, espécies dispendiosas, que têm consumo irrestrito, utilizando muitas vezes, grandes quantidades de água, com maiores valores de k , pois sua rapidez na obtenção de água faz com que elas possam utilizar esta água de maneira irrestrita.

Embora as características morfológicas das plantas sejam estabelecidas geneticamente, elas também podem ser fortemente influenciadas pelo meio ambiente (Schlichting & Smith 2002). A plasticidade fenotípica significa qualquer tipo de variação do fenótipo induzida pelo ambiente sem a necessidade de mudanças no genótipo (Stearns 1989; Scheiner 1993). Esse mecanismo de adaptação

é considerado o mais importante para as espécies vegetais em ambientes heterogêneos, já que plantas são organismos sésseis (Pigliucci & Schlichting 1996). Evidenciou-se neste trabalho a plasticidade fenotípica entre indivíduos de ambientes com distintas características edáficas e microclimáticas, quanto à radiação solar. Os indivíduos do ambiente campestre apresentaram maior espessura do limbo, maior massa foliar específica, menor área foliar específica, dentre outras características xeromórficas. Este resultado confirma que este ambiente pode ser caracterizado como um local de maior déficit hídrico em relação ao ambiente florestal.

Apesar de essas características xeromórficas sugerirem uma influência negativa na capacidade absorptiva foliar devido à presença, por exemplo, de folhas menores e mais coriáceas, parede celular e cutícula mais espessas, este estudo certificou que os indivíduos do campo apresentaram maior absorção foliar, para a maioria das espécies. Entretanto, não foi confirmada qualquer correlação entre as características mensuradas (AFE, MFE e SU) e a capacidade de absorção foliar (Tab. 5). Esta ausência de correlação pode ser respondida pelo fato da absorção foliar estar mais associada com as características anatômicas como presença de células mucilaginosas, fibras gelatinosas ou lignificadas, tricomas e emergências e não somente, com atributos quantitativos.

Maiores taxas de C_{max} diminuem a chance dos indivíduos chegarem ao ponto de murcha permanente, o que ocorre comumente em solos rasos, condição na qual a evaporação é mais rápida em relação aos solos profundos. Assim, manter um conteúdo maior de água nas células pode auxiliar no controle interno da temperatura. A maior velocidade de absorção foliar de água, por sua vez, pode se refletir em maior taxa de crescimento, e reprodução mais vigorosa. Essas duas estratégias foram observadas em *S. reniformis*, colocando-a em favorecimento diante de ambientes com estresse hídrico.

CONCLUSÃO

As folhas das sete espécies estudadas nos ambientes de mata e campo têm capacidade de absorver água. Constatou-se diferenças nesta capacidade de absorção entre os indivíduos dos dois ambientes, diferença esta relacionada com características anatômicas que também diferiram, entre espécies e entre indivíduos de uma mesma espécie. Foi atestado que existem diferentes estratégias de absorção foliar: eficiência na velocidade e no armazenamento, podendo coexistir em uma mesma espécie (*S. reniformis*), tornando-a bastante eficiente na captura e uso da água. Os resultados obtidos trazem informações relevantes para a compreensão da evolução de estratégias adaptativas moduladas por caracteres anatômicos em ambientes tropicais de altitude e despertam a necessidade de novas

pesquisas, revelando dois padrões: velocidade de absorção e armazenamento de água. Decisões a serem tomadas sobre manejo e conservação de espécies de campos ferruginosos, por exemplo, deveriam favorecer, sempre, a manutenção de maior diversidade de espécies possível, pois isso aumentaria também a probabilidade de conservação de diferentes estratégias ecofisiológicas adaptativas. Tal diversidade de estratégias é de relevância inquestionável para a sobrevivência do mosaico de tipos vegetacionais no contexto das mudanças climáticas vigentes e futuras.

CAPÍTULO II

Cera epicuticular e vias preferenciais de entrada da água em folhas de espécies de ambientes campestre e florestal

Resumo

A absorção de água pelo limbo foliar ocorre em função do gradiente de potencial hídrico estabelecido entre a atmosfera e o interior da folha. Apesar de ter função de barreira físico-química contra a perda de água, a cera epicuticular (CE) pode auxiliar na absorção de água pela folha. Foi evidenciado que os tricomas também podem facilitar a absorção, mas até agora não há concordância sobre o seu papel funcional nos processos de absorção de água. O objetivo deste trabalho foi verificar a relação entre a capacidade de absorção foliar e a estruturação da CE, sua forma de deposição, característica e distribuição (com auxílio de microscopia de varredura) em folhas de sete espécies que ocorrem tanto em áreas campestres quanto em formações florestais. Além disso, pretendeu-se analisar possíveis variações na CE entre as estações seca e chuvosa. As vias preferenciais de entrada pela superfície foliar foram também visualizadas com o uso de um traçador apoplástico fluorescente (LY). Cinco das sete espécies estudadas apresentaram mais de um tipo de CE. Sazonalidade meteorológica e tipo de habitat (campestre e florestal) interferiram na disposição das ceras e na capacidade de absorção foliar. As folhas de todas as espécies absorveram as soluções com o marcador. Não foi observada grande diferença quanto à via de entrada que praticamente se deu por difusão direta pela cutícula e/ou por tricomas tectores ou glandulares. Foi confirmada a participação dos tricomas na absorção foliar das espécies estudadas. Constatou-se que as características da cera epicuticular devido às diferentes formas e exposição à precipitação e metais pesados refletem nas taxas de absorção de água pelas folhas em diferentes sazonalidades e em diferentes ambientes. O traçador apoplástico fluorescente foi importante para visualização do processo inicial e os sítios preferenciais de entrada de água, sendo necessários, entretanto, mais experimentos para clarificar a importância dessas vias preferenciais de entrada com a capacidade de absorção foliar.

Palavras-chave: Absorção foliar de água, tricomas, cutícula, marcador apoplástico, MEV

Abstract: Epicuticular wax and preferred ways of water input into the leaves of rock outcrop and forest-dwelling species

The water absorption at the leaf surface occurs due to the water potential gradient established between the atmosphere and the interior of the leaf. In addition to acting as a physicochemical barrier against water loss, the epicuticular wax (EW) can facilitate the absorption of water by the leaf. It has been shown that trichomes may also facilitate absorption, but so far there is little agreement about its functional role in the processes of water uptake. The aim of this study was to investigate the relationship between the foliar absorption ability and the EW structure, its depositional shape, characteristics and distribution (with the aid of scanning electron microscopy) in leaves of seven species that occur both in rocky outcrops and forests. In addition, we sought to examine possible variations in EW between the dry and rainy seasons. Preferred routes of entry through the leaf surface have also been visualized using a fluorescent tracer apoplastic (LY). Five of the seven species showed more than one type of EW. Seasonality and habitat type modified wax deposition and foliar uptake ability. The leaves of all species absorbed the solutions with LY. There wasn't a big difference observed between the route of entry that occurred by direct diffusion through the cuticle and the glandular trichomes. Participation of trichomes in foliar absorption of the studied species was confirmed. This study found that the characteristics of EW, effected by different rainfall and heavy metal exposure, are reflected in the rates of water absorption by leaves in different seasons and environments. The LY was important for visualizing the initial process and the preferred water inlet channels. However more experiments are needed to clarify the importance of these preferred routes of entry to the foliar uptake ability.

Keywords: leaf water absorption, trichomes, cuticle apoplastic marker, SEM

INTRODUÇÃO

A absorção de água pelo limbo foliar ocorre em função do gradiente de potencial hídrico entre os meios externo e interno da folha (Simonin et al. 2009). Gotas de água na atmosfera difundem-se na parte aérea das plantas ultrapassando a superfície foliar, derivando-se para os tecidos internos (Rundel 1982) através da cutícula (Yates & Hutley 1995; Gouvra & Grammatikopoulos 2003), tricomas absorventes (Benzing et al. 1978) ou hidatódios (Martin & von. Willert 2000). Esta absorção aumenta no mesmo instante o potencial hídrico e a hidratação foliar (Grammatikopoulos e Manetas 1994; Boucher et al. 1995; Gouvra e Grammatikopoulos 2003; Breshears et al. 2008).

Ceras epicuticulares (CE) revestem as superfícies exteriores das folhas e protegem a planta de uma variedade de pressões ambientais (Thompson 1993). Suas principais funções são proporcionar uma barreira físico-química eficiente contra perda de água (Anderson 2005; Widholzer 2005; Mastroberti & Mariath 2008; Schönherr 2006; Kerstiens 2006), defesa contra patógenos, difração do excesso de luz (Rosenqvist e Laakso, 1991) Assim, ela deve influenciar também a eficiência de entrada de água pelas folhas (Schreiber e Schönherr, 1992).

A quantidade e a composição química da cera epicuticular variam de acordo com o organismo estudado, fenologia e as condições climáticas (Jetter & Schaffer 2001). Por ser uma estrutura complexa e plástica, ela é capaz de modificar suas propriedades biofísicas, alterando sua permeabilidade em resposta às mudanças nas propriedades ambientais (Schreiber et al. 2001; Schönherr 2006). A composição química da CE pode ser heterogênea na superfície foliar, promovendo a existência de regiões mais permeáveis, ricas em poros ou vias por onde pequenas partículas podem se mover (Miller et al. 1984) e ser absorvidas.

A cutícula e suas ceras desempenham também papel essencial na estruturação celular e umedecimento da superfície, a partir da formação de cristais de ceras na superfície da planta ou através de sua dobra, proporcionando uma grande influência sobre as inúmeras abordagens funcionais da camada-limite da planta (Koch 2008).

Uma vez que a barreira cuticular foi transposta, o movimento da água pode suceder por três principais vias: apoplásticas, simplásticas (pelos plasmodesmas celulares) e transmembranas (pelas membranas celulares) (Steudle & Peterson 1998). O apoplasto é composto pela ligação de todas as paredes celulares, lamela média (ou mediana) e espaços intercelulares. Esta via é contínua e muito mais rápida em relação à via simplástica para o transporte de solutos (Canny 1993). Sais

fluorescentes marcadores de vias apoplásticas podem então ser usados para visualizar os caminhos de entrada e transporte apoplástico de água nas folhas (Eller et al. 2013).

Foi evidenciado que os tricomas também podem absorver água da atmosfera em consequência de atividade osmótica tanto em briófitas e pteridófitas, mas igualmente em muitas fanerófitas (Schreiber et al. 2001; Schlegel et al. 2005). Entretanto, apesar de tricomas já terem sido relacionados à absorção, até agora não há concordância sobre o seu papel funcional nesses processos de absorção. Escassas evidências sugerem grande plasticidade estrutural e dinamismo dos tricomas (Eller et al. 2013). Esta incongruência nas opiniões sobre os tricomas ocorre também devido ao fato de que mesmo camadas consideradas hidrofóbicas podem expor microcanais que se expandem em atmosfera saturada ocasionando a absorção de água pelas porções hidrofílicas. Este microcanais se fecham em condições de seca, diminuindo a transpiração excessiva (Lyshede 1979).

O objetivo deste trabalho foi verificar a relação da capacidade de absorção foliar de água com a estruturação da CE, sua deposição, característica e distribuição. Além disso, pretendeu-se verificar a influência da sazonalidade meteorológica e de diferença da exposição à radiação solar e ao vento sobre as características da CE em sete espécies que ocorrem tanto em ambientes campestres como florestais. Através de traçadores apoplásticos fluorescentes, o processo inicial de entrada de água e seus canais preferenciais no limbo foliar foram observados.

MATERIAL E MÉTODOS

Absorção Foliar

A capacidade de absorção de água pelo limbo foliar foi determinada em quatro épocas do ano, em abril, representando o fim da estação chuvosa, em agosto, representando a estação seca, em novembro, representando o início da estação chuvosa e fevereiro para representar a estação chuvosa, para verificar o efeito da sazonalidade climática sobre a absorção foliar. Em cada campanha foram necessários cinco dias de coletas, sendo duas espécies analisadas por dia.

Foram selecionadas quatro folhas totalmente desenvolvidas de cada indivíduo das espécies estudadas. As folhas foram coletadas de acordo com a metodologia proposta por Collen (2013), de forma que cada folha retirada estivesse orientada para um ponto cardinal e totalmente exposta. Ainda em campo, as folhas coletadas foram pesadas com o auxílio de uma balança portátil (Mark S, ES), envolvidas em papel toalha umedecido e armazenadas em envelopes de alumínio. Os envelopes

foram acondicionados em caixas de isopor contendo gelo, de forma a evitar perda d'água por transpiração durante o deslocamento até o laboratório.

No laboratório, após serem pesadas novamente, as folhas foram submergidas em água destilada (Fig. 5). Em intervalos de 15 minutos nas primeiras duas horas, de 30 minutos nas duas horas seguintes e finalmente após 1 hora no final do experimento (Liang et al 2009), as folhas foram secas suavemente com toalha de microfibra sintética ultra-absorvente para retirar a lâmina de água superficial, pesadas, e colocadas novamente em água destilada. Ao final do experimento, as folhas foram secas em estufa com circulação de ar por 48 horas a 60°C e seu peso seco registrado.



Figura 5. Imagem esquemática da metodologia proposta por Liang et al, 2009. (A) Disposição do experimento no laboratório de Ecofisiologia Vegetal do Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente – UFOP; (B) Folhas totalmente submersas em água destilada; (C) Secagem das folhas utilizado toalha de microfibra sintética ultra-absorvente e (D) Pesagem das folhas após submersão em água.

A seguinte equação (Liang et al, 2009) foi usada para calcular a quantidade de água absorvida (conteúdo dinâmico) pelas folhas:

$$C = \frac{PF_t - PS}{PS} \quad (\text{eq.: 1})$$

Onde C é o conteúdo dinâmico de água, PF é o peso fresco das folhas depois de submersa em água destilada por t minutos e PS é o peso seco das folhas.

Com o passar do tempo de submersão no experimento, há o decréscimo gradual da taxa de absorção até o ponto zero, atingindo a saturação, ou seja, determinando-se o conteúdo máximo de água na folha. Assim, a absorção foliar pode ser descrita por uma equação diferencial:

$$C = Ci + (C_{m\acute{a}x} - Ci)(1 - e^{-kt}) \quad (\text{eq.: 2})$$

Onde k é o coeficiente de absorção de água pelo limbo foliar e corresponde à velocidade de absorção, t é o tempo de permanência da lamina d'água sobre o limbo foliar, C é o conteúdo água dinâmico na folha no instante t , Ci é o conteúdo inicial de água e $C_{m\acute{a}x}$ é o conteúdo máximo de água no limbo foliar.

Umidade do solo superficial

Medidas pontuais de umidade do solo superficial (0-10 cm) foram tomadas no mesmo dia da coleta das folhas para medição pontual do conteúdo de água no solo. Abaixo da copa de cada indivíduo, quatro medidas foram feitas com auxílio de uma sonda de “time domain reflectrometry” (TDR) (Fielscout TDR 300). O equipamento mede a disponibilidade de água no solo, que juntamente com a umidade relativa do ar, podem afetar a capacidade de absorção foliar (Toop et al. 1980; Thomsen et al. 2000).

Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Folhas coletadas em Abril (2013) e Agosto (2013) fixadas em álcool 70% foram utilizadas para retirada de 1 fragmento de 0,5 cm de lado da parte mediana de folhas de 4 indivíduos de cada espécie nos dois ambientes. Os fragmentos foram preparados para a Microscopia Eletrônica de Varredura no laboratório de Anatomia Vegetal – UFMG sob supervisão da Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias. O material foi desidratado em soluções crescentes de etanol (70%, 90% e 100%) e em seguida, os fragmentos foram montados em suporte de alumínio (stubs) e levados à secagem ao ponto crítico com CO₂ líquido (Balzers CPD 020). Posteriormente, as superfícies dos fragmentos

foram cobertas por uma fina camada de ouro em metalizador (Edwards Scancoat Six) e examinadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV) – DSM 950 Carl Zeiss no Centro de Aquisição e Processamento de Imagens (CAPI) ICB-UFMG.

Traçador Apoplástico Fluorescente

Três folhas maduras de todos os indivíduos de cada espécie foram coletadas em agosto/2014. No laboratório de Ecofisiologia Vegetal – DEBIO/UFOP, para que não ocorresse possível entrada de corante pelo pecíolo, estes foram selados com parafilme. Em seguida, 100µL da solução aquosa a 1% de Lucifer Yellow CH Dilithium salt – Sigma (LY) foram aplicados com auxílio de uma pipeta sobre a face adaxial em uma folha e abaxial na outra folha de cada indivíduo, sendo uma terceira folha usada como controle. Para as folhas-controle, aplicou-se apenas água destilada sobre as superfícies. Priorizou-se a aplicação das soluções na porção mediana da folha para maior representação da área foliar (Oparka & Read 1994).

O corante LY é interessante para esse tipo de experimento pois não é tóxico para os tecidos da folha, sendo considerado um corante vital. Apresenta fluorescência ao entrar em contato com pH presente na parede celular, sendo um marcador importante para a via apoplástica, (Oparka et al. 1988; Oparka & Read 1994; Widholzer 2005; Mastroberti & Mariath 2008). Após aplicação do corante, as folhas foram acondicionadas em placas de Petri forradas por papel filtro umedecido com água destilada, envoltas por papel alumínio, criando-se câmaras úmidas e escuras (Widholzer 2005, Lima 2010). As folhas permaneceram no escuro por 1 hora nas placas de Petri. Este período foi determinado pela medição da absorção foliar (Fig. 1 – Cap. 1), pois em torno de 50 a 60 minutos, as espécies já atingiam um pico de absorção. Após esse intervalo, as folhas foram lavadas em água destilada corrente para a remoção do excesso do traçador e secas cuidadosamente em papel filtro. Logo após, foram feitos cortes transversais à mão livre da região mediana das lâminas foliares.

As lâminas histológicas foram montadas em glicerol em tampão fosfato a 90%, ajustado ao pH 9 com a adição de 0,5 M de carbonato de sódio (Lima 2010). As lâminas foram então observadas e fotografadas em microscópio Leica DFC500M-R em epifluorescência, sob excitação verde intenso com comprimento de onda de 470 a 495 nm com filtro de barreira se 525 nm utilizando o filtro Enton GFP no Laboratório de Multiusuários do Departamento de Ciências Biológicas – NUPEB/UFOP.

RESULTADOS

Absorção Foliar

O mês de abril, apesar de não ter apresentado grandes valores de pluviosidade, foi considerado como estação chuvosa e o mês de agosto foi considerado correspondente à estação seca. As velocidades de absorção (k) de cinco das sete espécies amostradas foram maiores no campo, em ambas as estações, as outras duas espécies de *L. australis* e *M. splendens* que tiveram maior absorção na mata nas duas estações (Tab. 1).

Tabela 4. Velocidades médias de absorção (k) de água pelas folhas de sete espécies ocorrentes nas fitofisionomias campestre e florestal no mês de Abril (estação chuvosa) e no mês de Agosto (estação seca). R^2 indica o coeficiente de determinação com a equação: $C = C_i + (C_{max} - C_i)(1 - e^{-kt})$.

Espécies/ Ambiente	Abril		Agosto	
<i>Byrsonima variabilis</i>				
Campestre	0,1644	R ² : 0,988	0,1448	R ² :0,6500
Florestal	0,1505	R ² : 0,985	0,0787	R ² :0,4753
<i>Miconia corallina</i>				
Campestre	0,0299	R ² : 0,9497	0,0205	R ² : 0,9143
Florestal	0,0177	R ² : 0,9387	0,0201	R ² : 0,9370
<i>Ouratea semiserrata</i>				
Campestre	0,0611	R ² : 0,757	0,0581	R ² : 0,9285
Florestal	0,0139	R ² : 0,950	0,0190	R ² : 0,9678
<i>Senna reniformes</i>				
Campestre	0,1375	R ² : 0,971	0,0758	R ² : 0,9223
Florestal	0,1147	R ² : 0,877	0,0637	R ² : 0,9252
<i>Leandra australis</i>				
Campestre	0,1257	R ² : 0,894	0,2115	R ² : 0,0566
Florestal	0,1646	R ² : 0,702	0,7152	R ² : 0,9662
<i>Eremanthus erythropappus</i>				
Campestre	0,0315	R ² : 0,847	0,0271	R ² : 0,9677
Florestal	0,0273	R ² : 0,702	0,0172	R ² : 0,9159
<i>Myrcia splendens</i>				
Campestre	0,0341	R ² : 0,906	0,1163	R ² : 0,9180

As espécies *L. australis* e *B. variabilis*, nos dois ambientes, apresentaram os maiores valores de velocidade de absorção (k), enquanto *E. erythropappus* e *M. corallina* apresentaram os menores valores de k (Tab. 2). A maioria das espécies teve maior absorção no campo em relação à mata e este padrão persistiu em relação à sazonalidade meteorológica. Apenas *L. australis* e *M. splendens*, que apresentaram maior absorção na mata, tiveram maior absorção na estação seca. Todas as outras espécies exibiram absorção maior na estação chuvosa e no campo.

Tabela 2. Lista em ordem crescente das espécies de acordo com o coeficiente de absorção foliar (k).

Espécies	Ambiente	Estação	K
<i>L. australis</i>	Florestal	Seca	0,7160
<i>L. australis</i>	Campestre	Seca	0,2116
<i>L. australis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1646
<i>B. variabilis</i>	Campestre	Chuvosa	0,1644
<i>B. variabilis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1505
<i>B. variabilis</i>	Campestre	Seca	0,1449
<i>S. reniformis</i>	Campestre	Chuvosa	0,1375
<i>L. australis</i>	Campestre	Chuvosa	0,1257
<i>B. variabilis</i>	Florestal	Seca	0,1201
<i>M. splendens</i>	Campestre	Seca	0,1164
<i>S. reniformis</i>	Florestal	Chuvosa	0,1148
<i>M. splendens</i>	Florestal	Seca	0,0909
<i>S. reniformis</i>	Campestre	Seca	0,0730
<i>S. reniformis</i>	Florestal	Seca	0,0637
<i>O. semiserrata</i>	Campestre	Chuvosa	0,0611
<i>O. semiserrata</i>	Campestre	Seca	0,0581
<i>M. splendens</i>	Florestal	Chuvosa	0,0390
<i>M. splendens</i>	Campestre	Chuvosa	0,0342
<i>E. erythropappus</i>	Campestre	Chuvosa	0,0316
<i>M. corallina</i>	Campestre	Chuvosa	0,0299
<i>E. erythropappus</i>	Campestre	Seca	0,0274
<i>E. erythropappus</i>	Florestal	Chuvosa	0,0273
<i>M. corallina</i>	Campestre	Seca	0,0206
<i>M. corallina</i>	Florestal	Seca	0,0201
<i>O. semiserrata</i>	Florestal	Seca	0,0191
<i>M. corallina</i>	Florestal	Chuvosa	0,0178
<i>E. erythropappus</i>	Florestal	Seca	0,0173
<i>O. semiserrata</i>	Florestal	Chuvosa	0,0139

Caracterização das ceras epicuticulares

Através da MEV verificou-se a presença de seis diferentes formas da cera epicuticular nas espécies estudadas (Tab. 3).

Tabela 3. Caracterização das ceras epicuticulares de acordo com Barthlott et al. (1998) e Riederer & Muller (2006).

Espécies	Tipo de cera epicuticular	
<i>Byrsonima variabilis</i>	Adaxial	Crust
	Abaxial	Syntopism of fissured layer with spiral ribbons
<i>Miconia corallina</i>	Adaxial	Syntopism of crust with granules and threads
	Abaxial	Syntopism of film with granules and threads
<i>Ouratea semiserrata</i>	Adaxial	Crust
	Abaxial	Syntopism of film with theads
<i>Senna reniformis</i>	Adaxial	Smoth layer
	Abaxial	Syntopism of film and plateles
<i>Leandra australis</i>	Adaxial	Syntopism of plates with granules
	Abaxial	Syntopism of plates with granules
<i>Eremanthus erythropappus</i>	Adaxial	Syntopism of crust with threads
	Abaxial	Syntopism with film and threads on trichomes
<i>Myrcia splendens</i>	Adaxial	Syntopism of granules and threads
	Abaxial	Film

A ocorrência de diferentes tipos de CE em uma mesma espécie pode ocorrer, recebendo neste caso a denominação de “syntopism”, o que ocorreu em todas as espécies estudadas.

A espécie *B. variabilis* apresentou em sua face adaxial ceras epicuticulares do tipo “crust”. E na face abaxial, “syntopism of fissured layer with spiral ribbons”. Verificou-se que “spiral ribbons” estavam presentes apenas nos indivíduos do ambiente florestal na época chuvosa e nos indivíduos do ambiente campestre na seca (Fig. 1). Em *M. corallina*, foi verificado o tipo “syntopism of crust with granules and threads” na face adaxial, e o tipo “syntopism of film with granules and threads” nas paredes dos tricomas na face abaxial. Constatou-se uma deposição maior de cristaloides nos indivíduos da fitofisionomia florestal nas duas estações (Fig. 2).

Na região adaxial de *O. semiserrata* predominou o tipo “crust”, mas na face abaxial foi o “syntopism of film with theads” sendo que os “threads” estão aderidos à superfície. Assim como

observado por *M corallina*, ocorreu uma maior quantidade de “threads” na mata nas duas estações (Fig. 3).

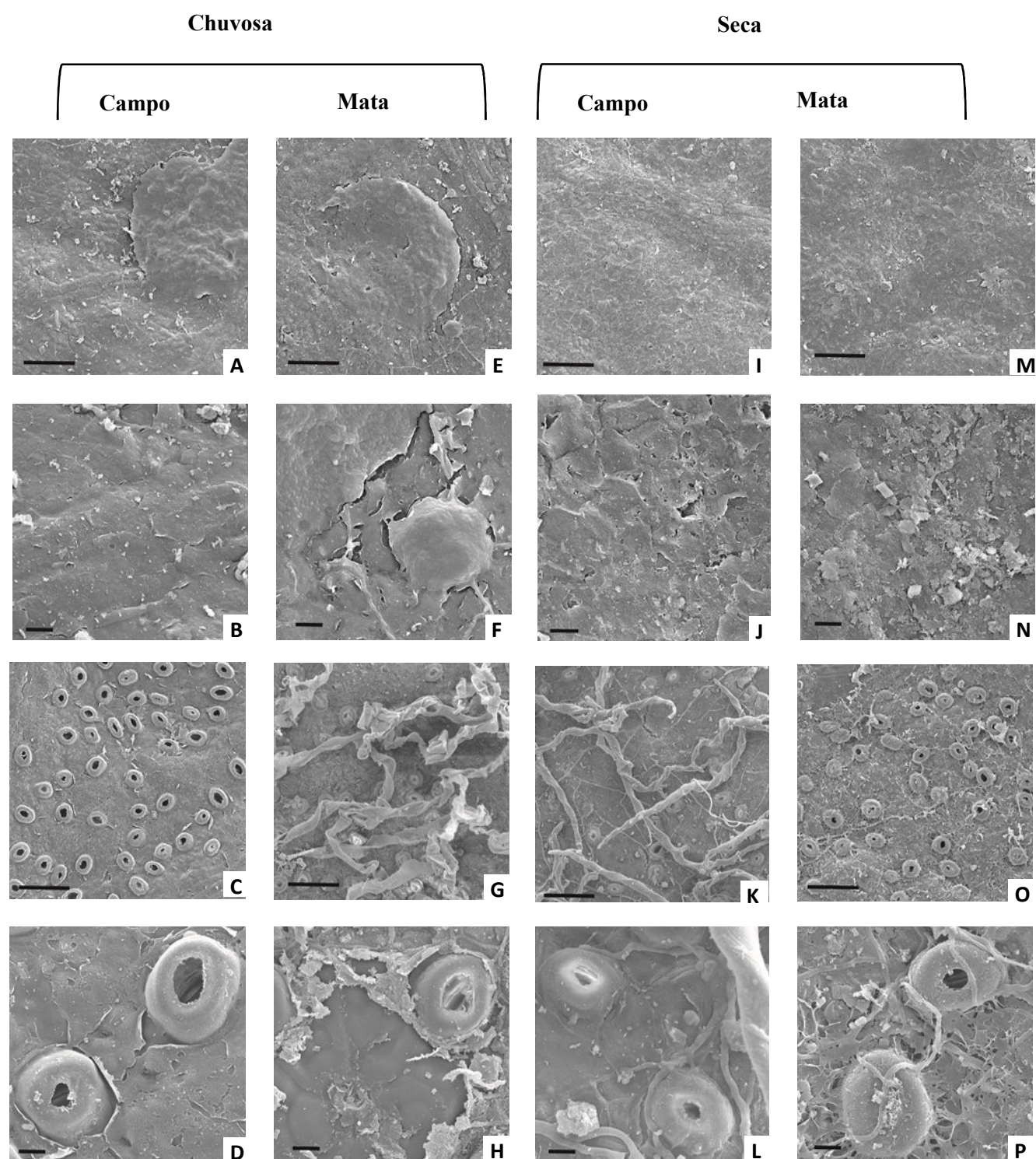


Figura 1. Epiderme de *Byrsonima variabilis* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A,E, I, M) Face adaxial; (B, F, j, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.

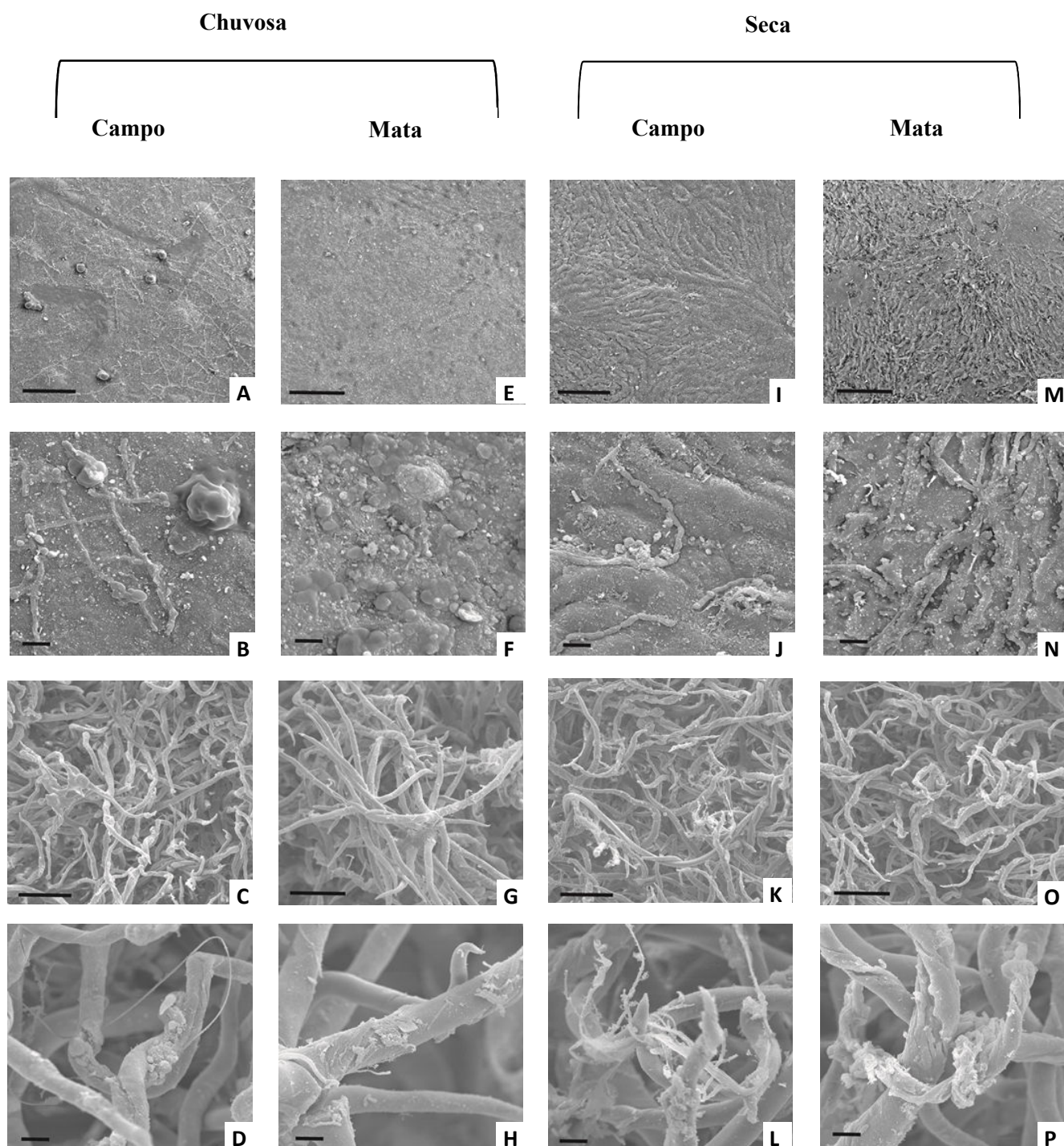


Figura 2. Epiderme de *Miconia coralina* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, J, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.

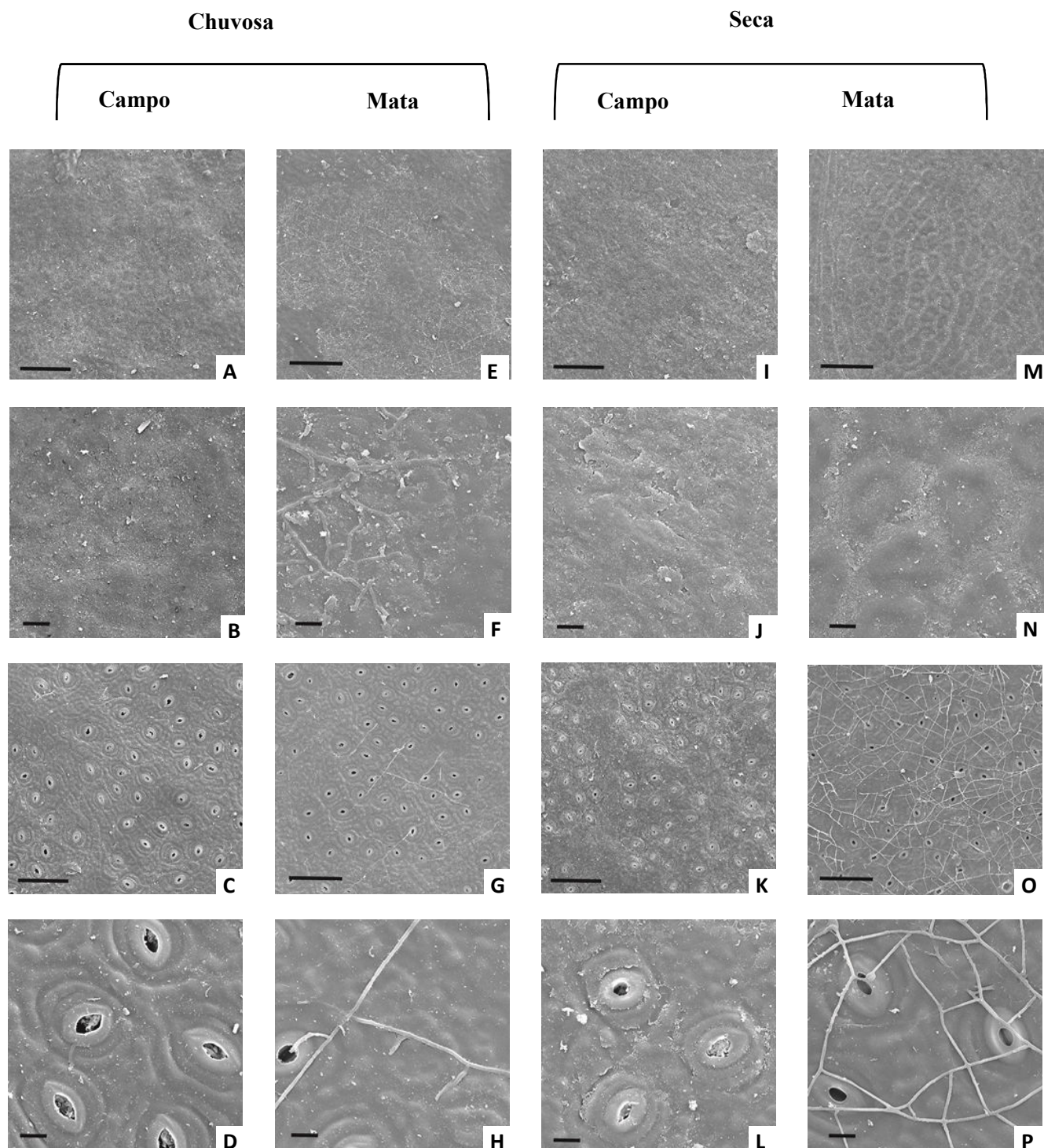


Figura 3. Epiderme de *Ouratea semiserrata* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, J, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.

A espécie *Senna reniformes*, na face adaxial, apresentou ceras epicuticulares do tipo “smooth layer” e na face abaxial o “syntopism of film with platelets”. Não houve grande alteração nas ceras entre os indivíduos dos diferentes ambientes e estações (Fig. 4). Foi encontrado em *L. Australis*, nas duas faces, o tipo “syntopism of platelets with granules”. Na estação chuvosa, os indivíduos de campo apresentaram maior quantidade de cristaloides que na mata. Entretanto, na época seca foram os indivíduos da mata que apresentaram a maior quantidade de “granules” e “platelets”. No geral, as ceras se mostraram mais conservadas nos indivíduos da mata na estação seca (Fig. 5).

Em *E. erythropappus*, na face adaxial, ocorreu a cera do tipo “syntopism of crust with threads” e na abaxial, o tipo “syntopism of film with threads” (Fig. 6). Juntamente com *M. corallina* e *O. semiserrata*, a maior concentração de cristaloides foi observada nos indivíduos da mata, nas duas estações. Já a face adaxial de *M. splendens* foi caracterizada pela CE do tipo “syntopism of granules with threads” e a face abaxial por “film”. Indivíduos da mata na estação chuvosa apresentaram acúmulo de cera amorfa em partes isoladas (Fig. 7).

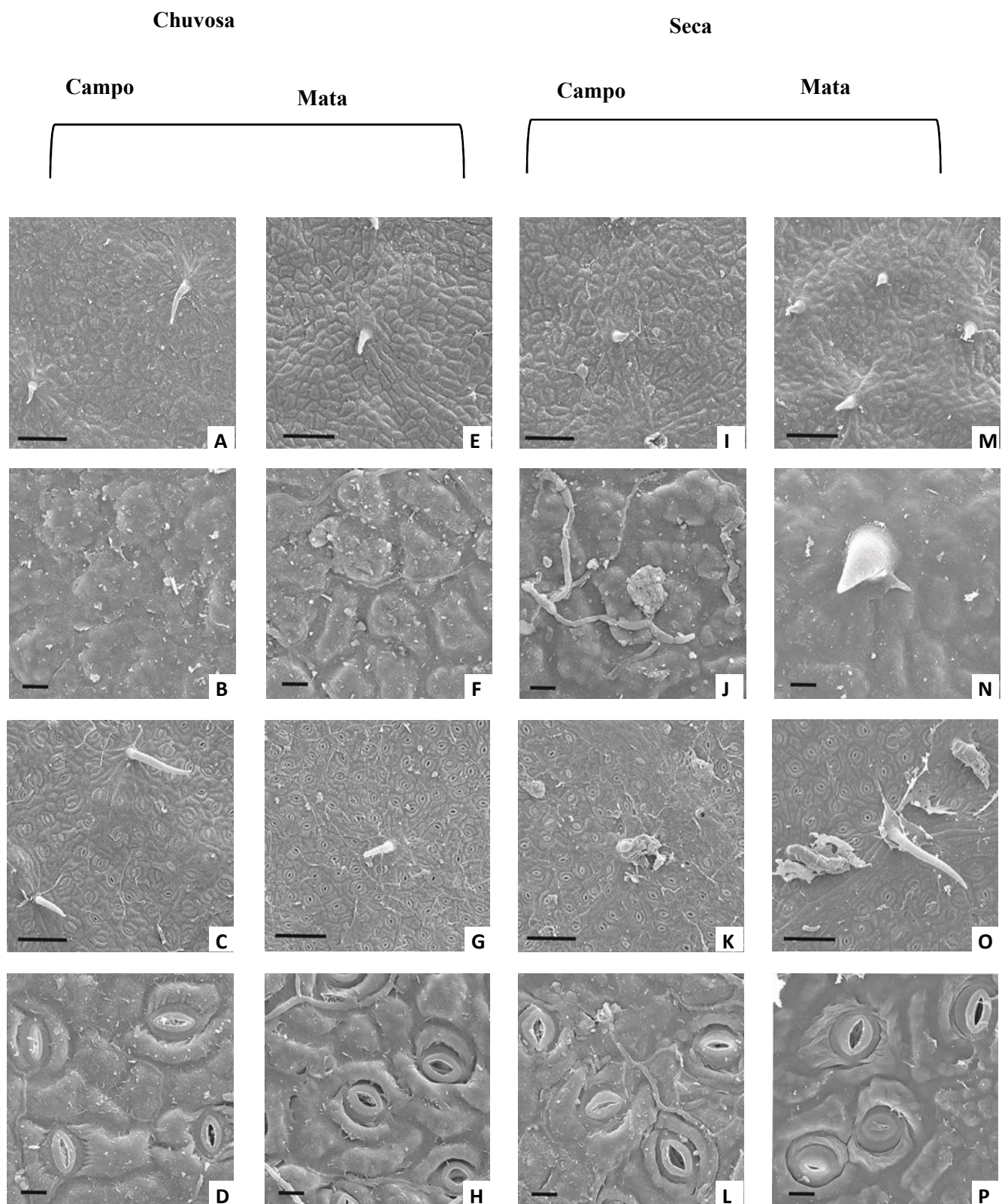


Figura 4. Epiderme de *Senna reniformes* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, J, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.

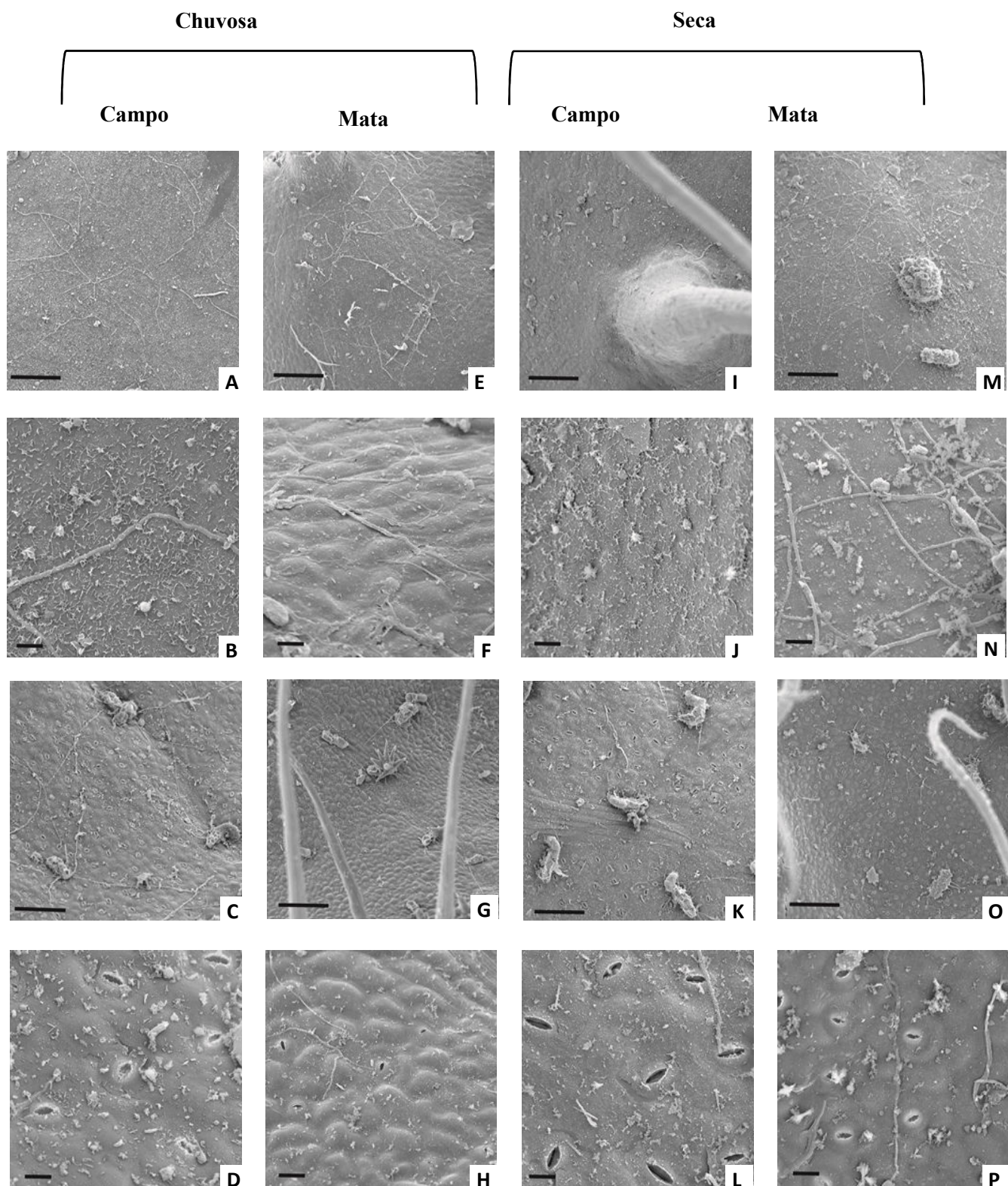


Figura 5. Epiderme de *Leandra australis* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, J, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.

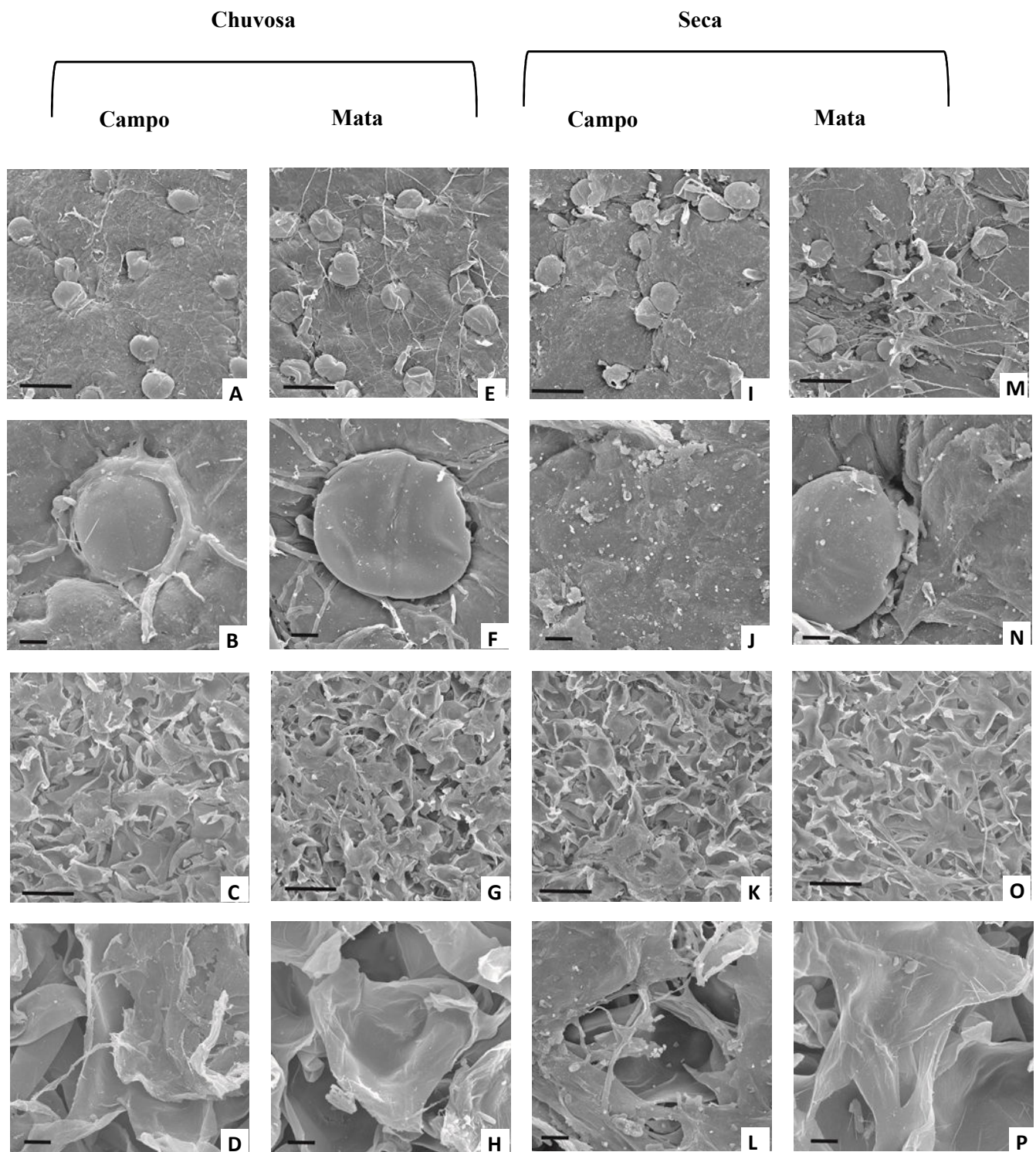


Figura 6. Epiderme de *Eremanthus erythropappus* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, J, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.

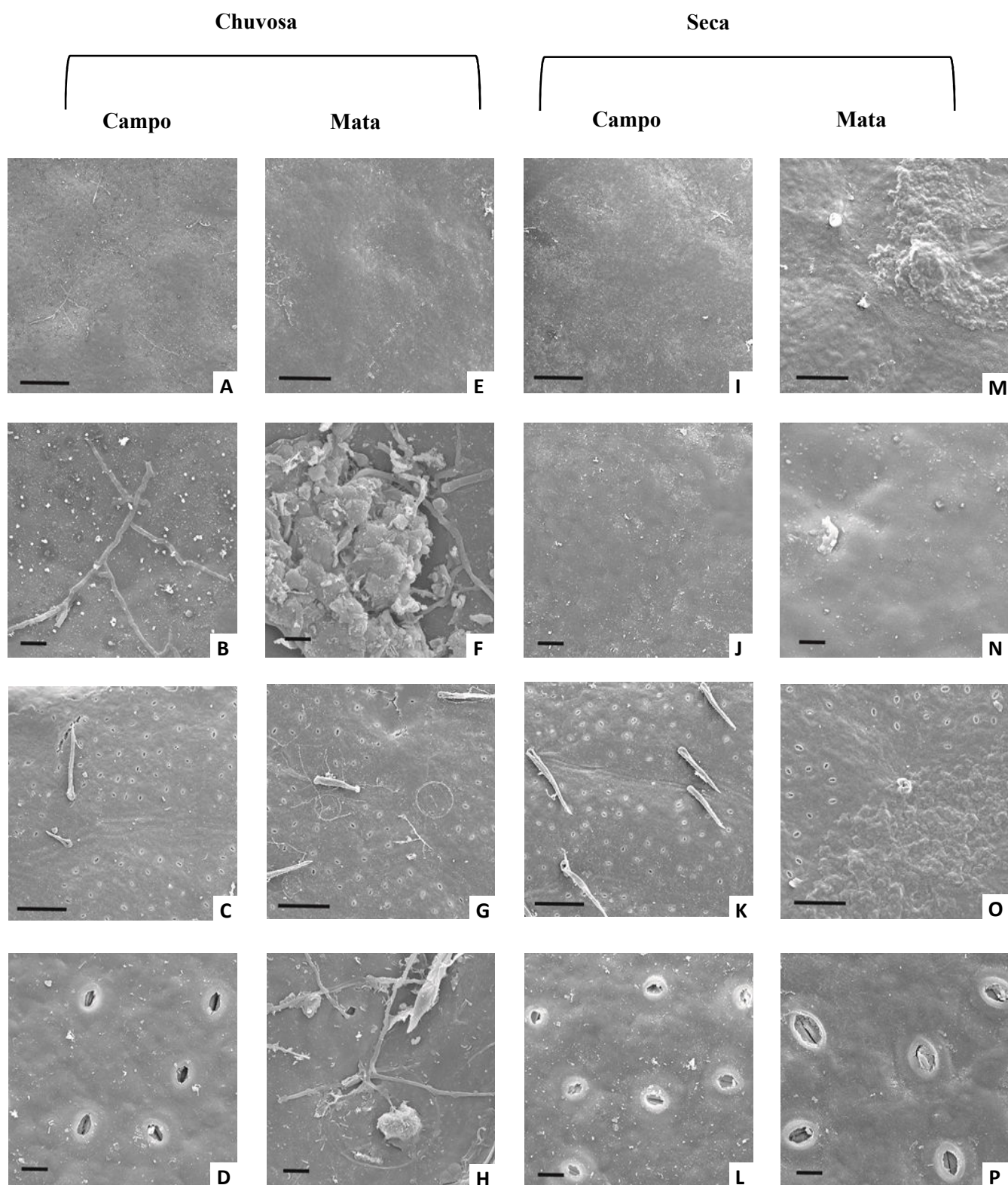


Figura 7. Epiderme de *Myrcia splendens* em microscopia eletrônica de varredura (MEV). (A-H) Estação chuvosa; (A-D) campo; (E-H) mata. (I-P) Estação seca; (I-L) campo; (M-P) mata. (A, E, I, M) Face adaxial; (B, F, J, N) face abaxial. (A, C, E, G, I, K, M e P) Barra= 100 µm. (B, D, F, H, J, L, N e P) Barra= 10 µm.

Marcador Apoplástico Fluorescente

O experimento com o traçador apoplástico fluorescente lucifer yellow (LY) mostrou que todas as espécies apresentaram absorção foliar. Não foi observada grande diferença quanto à via de entrada e os mecanismos envolvidos, tendo ocorrido difusão direta pela cutícula e/ou por tricomas tectores ou glandulares. Diferenças entre ambiente e sazonalidade meteorológica não interferiram no padrão do caminho de absorção da água entre os indivíduos.

Em *B. variabilis*, a absorção da solução ocorreu pela cutícula e paredes das células epidérmicas, alcançando os feixes vasculares pelo apoplásto. Porém, em algumas regiões ocorreu absorção mais concentrada na superfície adaxial, em que houve grande intensidade da fluorescência dos sais, principalmente nas células epidérmicas acima dos feixes vasculares (Fig. 8D). O mesmo padrão foi verificado na aplicação da solução na superfície abaxial, diferindo apenas pela quantidade e, consequentemente, intensidade da fluorescência (Fig. 8C).

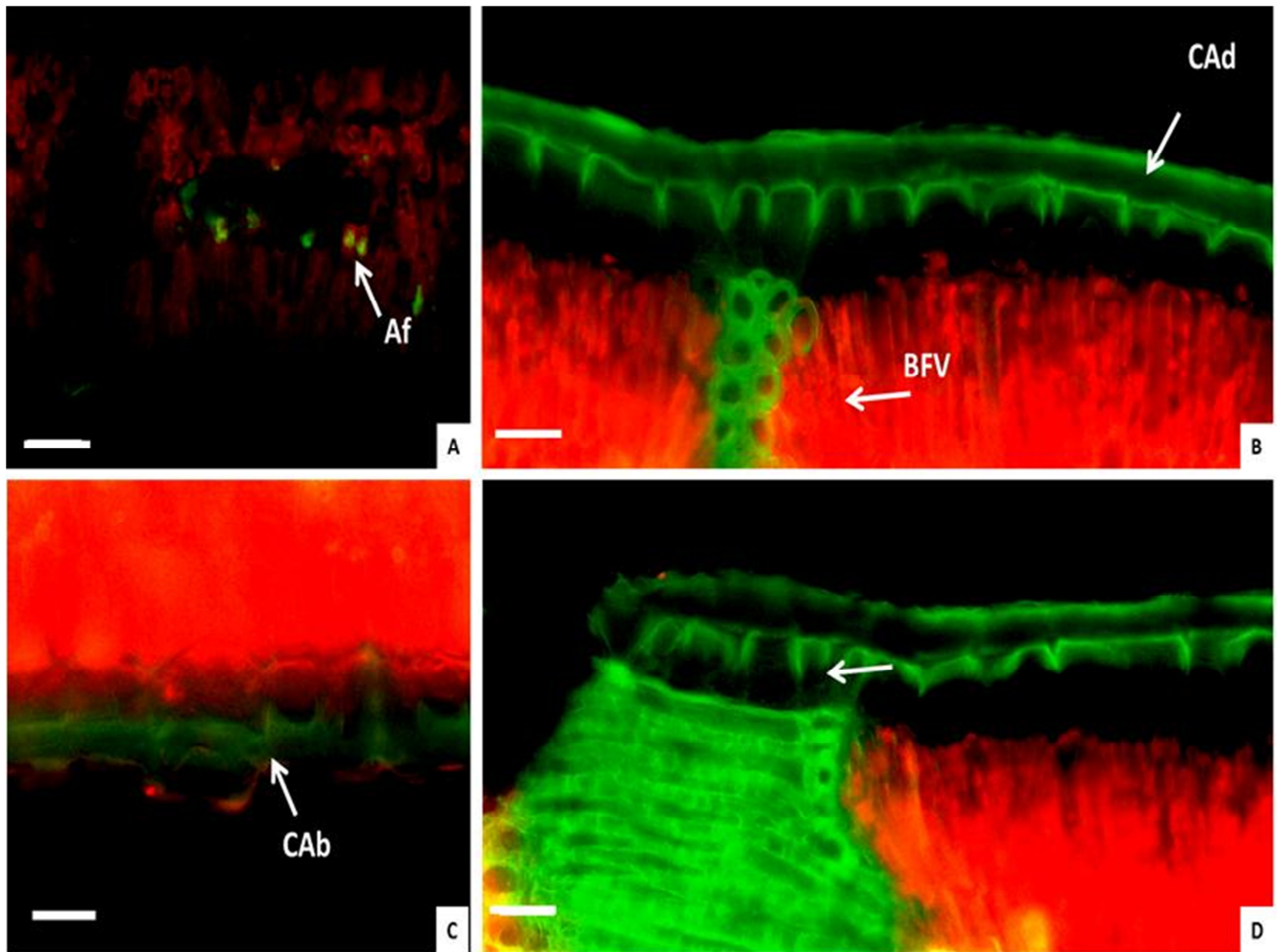


Figura 8. Secções transversais de lâminas foliares usadas em ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sobre as superfícies adaxiais e abaxiais da folha de *Byrsonima variabilis*. (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico; (C) Face abaxial com traçador apoplástico; (D) Detalhe para concentração do LY com maior intensidade nas células epidérmicas logo acima da bainha do feixe vascular (seta), também impregnada de marcador. (A) Barra = 20 µm (B, C, D) Barra = 10 µm. Af – Autofluorescência, BFV – bainha do feixe vascular, FVs – feixe vascular secundário, CAd – cutícula adaxial, CAb – cutícula abaxial.

Em *M. Corallina*, a absorção ocorreu via cutícula e paredes das células da epiderme da face adaxial, sem que a solução tenha alcançado o parênquima paliçádico e os feixes vasculares (Fig. 9B). Na face abaxial, os tricomas tectores foram responsáveis pela absorção (Fig. 9 C, D). Não foi verificada diferença visual na intensidade entre as faces.

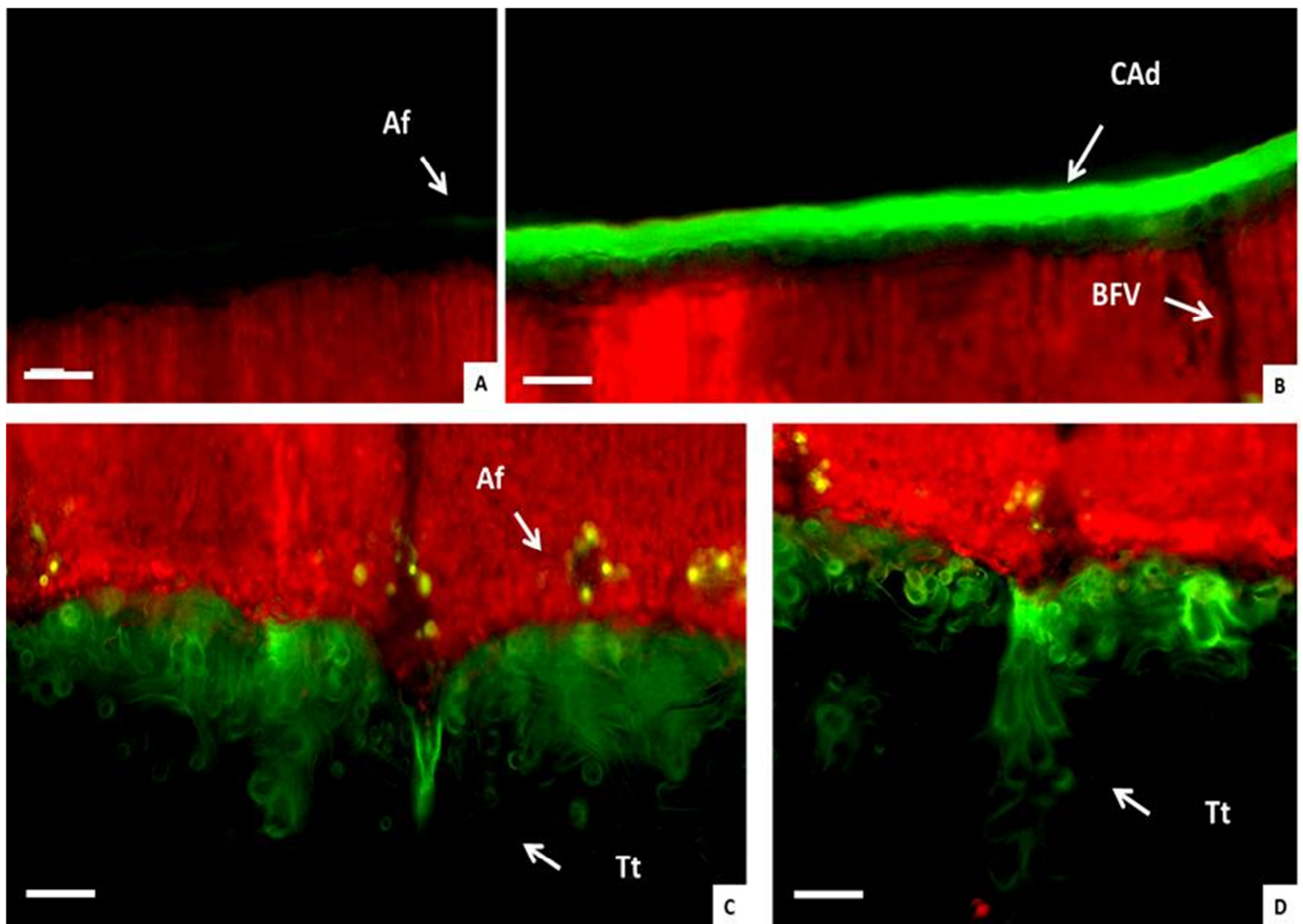


Figura 9. Secções transversais de lâminas foliares usadas em ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sobre as superfícies adaxiais e abaxiais da folha de *Byrsonima variabilis*. (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico evidenciando a não fluorescência da bainha do feixe vascular; (C) Face abaxial com traçador apoplástico nos tricomas tectores; (D) Detalhe para concentração do LY nos tricomas tectores. (A, B, C, D) Barra = 10 μm. Af – Autofluorescência, BFV – bainha do feixe vascular, CAAd – cutícula adaxial, Tt – tricoma tector.

O padrão de via de absorção foi igual para *O. semiserrata*, *S. reniformis* e *M. splendens*. Verificou-se absorção via cutícula e parede das células epidérmicas adaxiais e abaxiais e nos feixes vasculares, com intensidade visualmente similar. Em *S. Reniformis* ocorreu absorção também por poucos tricomas tectores unicelulares na face adaxial.

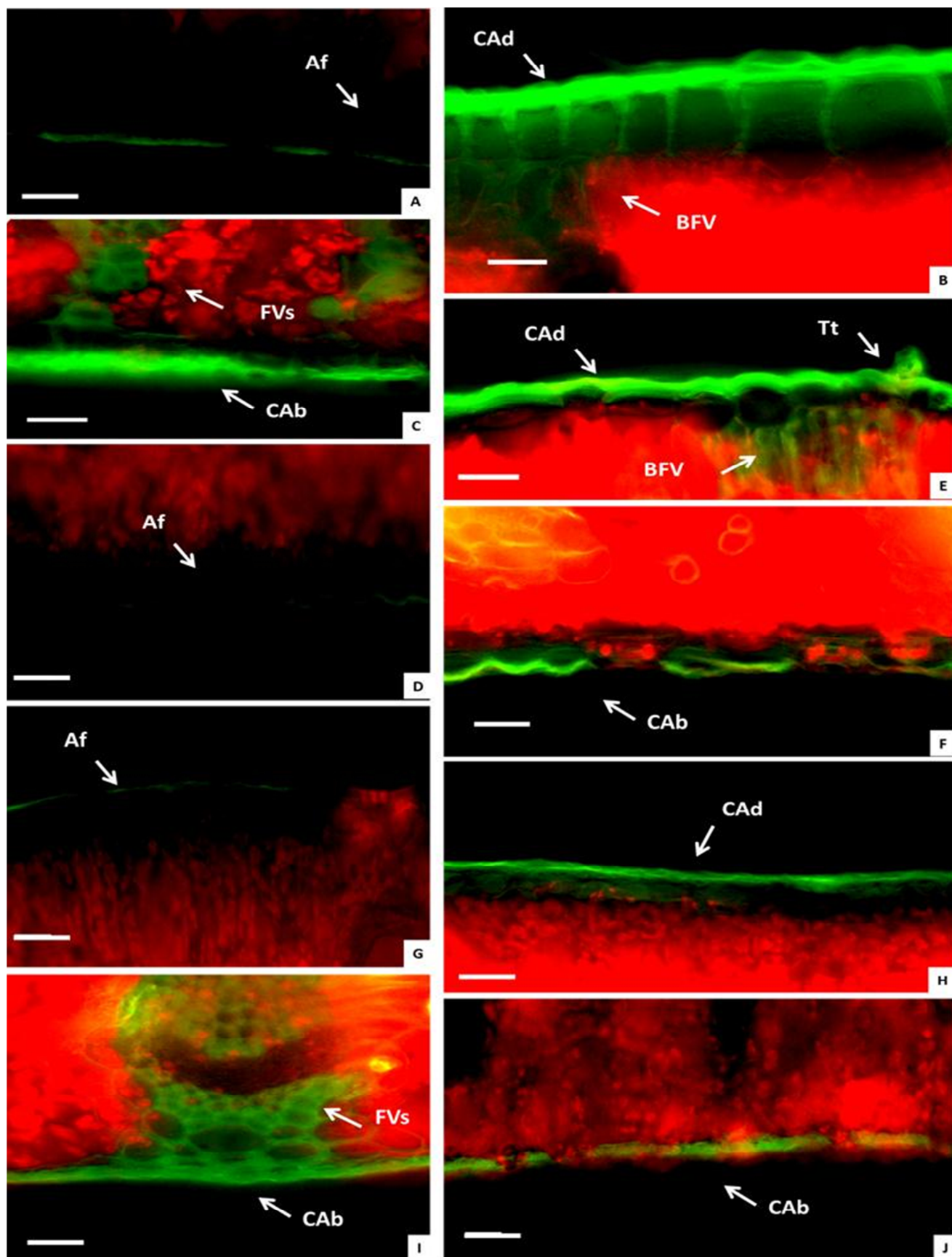


Figura 10. Secções transversais de lâminas foliares usadas em ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sobre as superfícies adaxiais e abaxiais de (A, B, C) *Ouratea semiserrata*; (D, E, F)

Senna reniformis e (G, H, I, J) *Myrcia splendens*. (A, D, G) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B, E, H) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico; (C, F, I, J) Face abaxial com traçador apoplástico; (A – F, H, I, J) Barra = 10 µm. (G) Barra = 20 µm. Af – Autofluorescência, BFV – bainha do feixe vascular, CAd – cutícula adaxial, CAb – cutícula abaxial, Tt – tricoma tector, FVs – feixe vascular secundário.

A fixação do traçador em *E. erythropappus* foi visualizada em toda a cutícula sobre a superfície foliar adaxial, sendo mais intensa nas regiões de depressões superficiais formadas após a senescência dos tricomas glandulares e nos próprios tricomas glandulares (Fig. 11B, C). Houve impregnação aleatória do LY em algumas células epidérmicas da face adaxial (Fig. 11D). Na região abaxial, houve intensa impregnação de LY por todas as paredes dos tricomas tectores ramificados e abundantes (Fig. 11E). Poucas células epidérmicas abaxiais foram coradas (Fig. 11F).

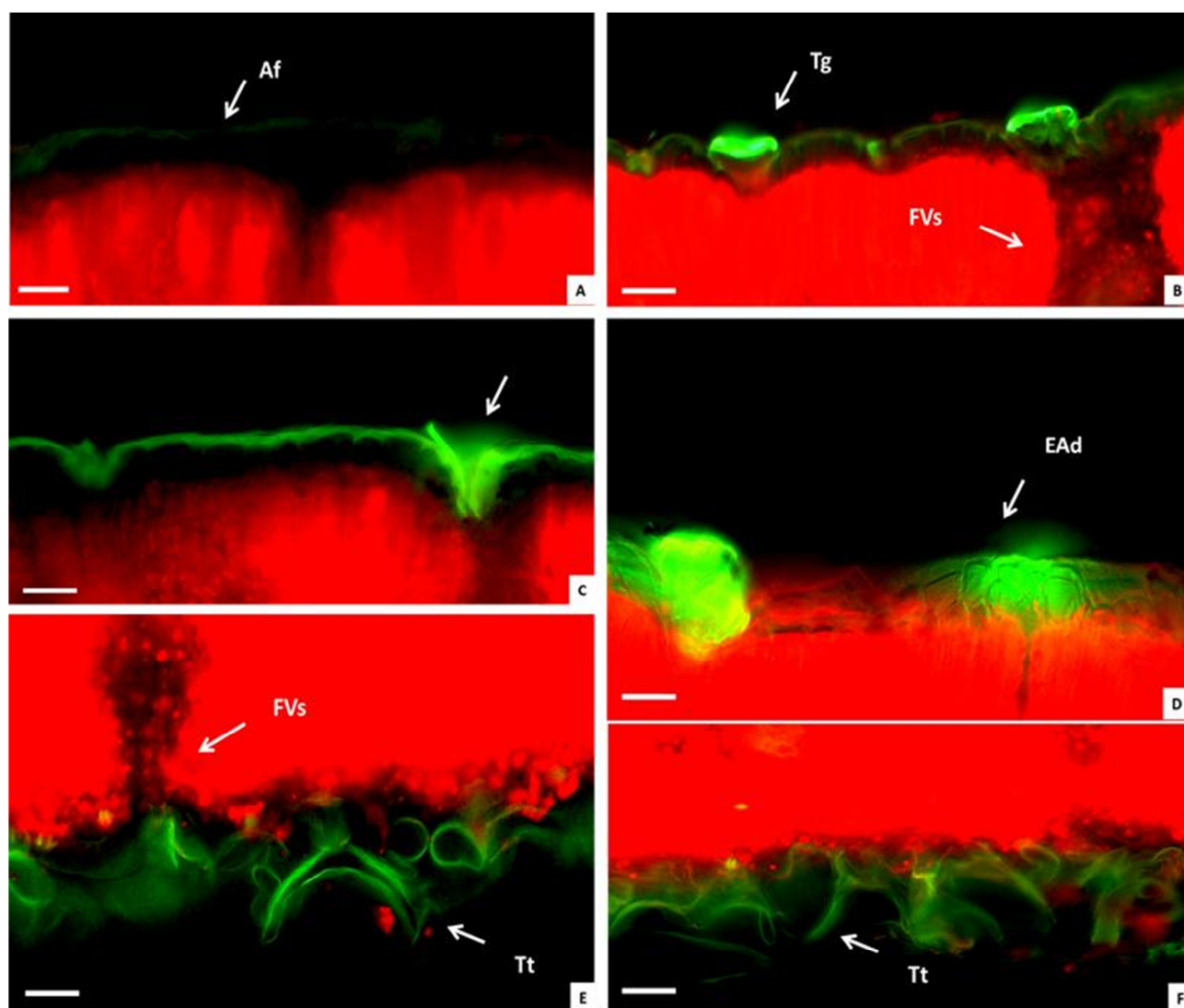


Figura 11. Secções transversais de lâminas foliares usadas em ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sobre as superfícies adaxiais e abaxiais de *Eremanthus erythropappus*. (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do

traçador apoplástico no tricoma glandular e não fluorescência no feixe vascular secundário; (C) Face adaxial com traçador apoplástico em depressões superficiais após senescência de tricomas glandulares (seta); (D) impregnação pontual do traçador apoplástico na epiderme adaxial; (E) epiderme abaxial com detalhe na impregnação do corante nos tricomas tectores e não fluorescência na bainha do feixe vascular secundário; (F) Impregnação de LY nos tricomas tectores da face abaxial da lâmina foliar. (A- F) Barra = 10 μ m. Af – Autofluorescência, Tt – tricoma tector, Tg – tricoma glandular, EAd – epiderme adaxial, FVs – feixe vascular secundário.

Em *L. Australis*, foi observado impregnação do marcador na cutícula e nas paredes das células epidérmicas da face adaxial e no parênquima paliçádico, com fluorescência pouco intensa na cutícula da face adaxial (Fig. 12B, C). As emergências foram as responsáveis pela maior absorção dos sais (Fig. 12D).

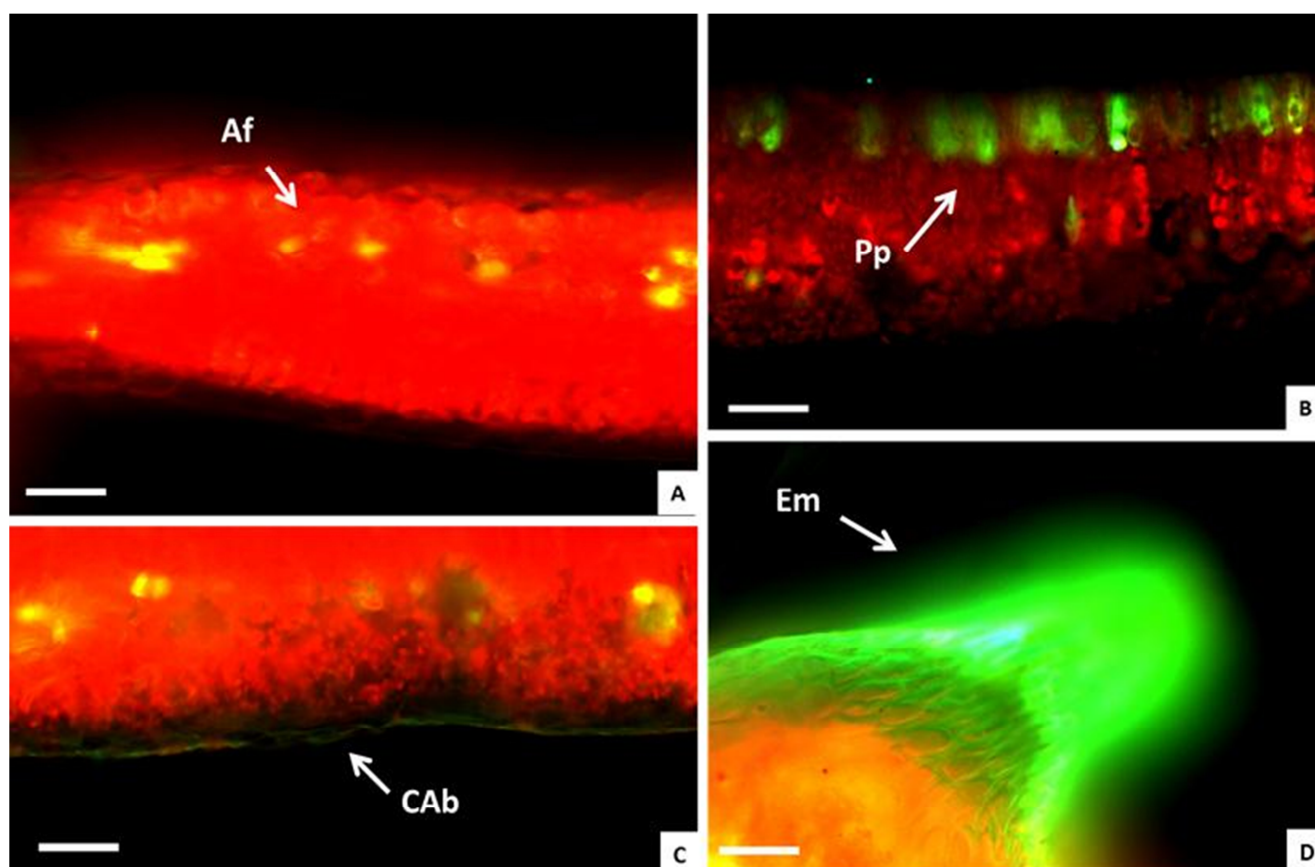


Figura 12. Secções transversais de lâminas foliares usadas em ensaio com solução aquosa de Lucifer Yellow CH Dilithium salt a 1% sobre as superfícies adaxiais e abaxiais de *Leandra australis* (A) Autofluorescência da lâmina foliar (Controle); (B) Detalhe da face adaxial com fluorescência proveniente do traçador apoplástico no parênquima paliçádico; (C) Face abaxial com traçador apoplástico; (D) impregnação do traçador apoplástico na emergência na face adaxial. (A- C) Barra = 20 μ m. (D) Barra = 10 μ m Af – Autofluorescência, Pp – parênquima paliçádico, CAb – cutícula abaxial, Em - emergência.

Foi constatado que a água pode se difundir diretamente pelas cutículas foliares em todas as espécies. Tricomas tectores e glandulares são estruturas que influenciam positivamente a absorção

nas espécies que os possuem. Após atravessarem a barreira cuticular, as soluções aquosas têm a capacidade de difundirem através de caminhos apoplásticos das células epidérmicas e parenquimáticas até atingirem os feixes vasculares de *B. variabilis*, *Myrcia splendens*, *O. semiserrata* e *S. reniformis*.

DISCUSSÃO

Microscopia Eletrônica de Varredura - MEV

As ceras epicuticulares (CE) variaram em forma intraespecificamente. Estas variações foram atribuídas à grandes variações químicas e estruturais ligadas a uma enorme variedade de funções da cutícula (Barthlott & Neinhuis 1997). Tendo em vista a distinção entre os dois ambientes, campo e mata aqui avaliados, a cutícula juntamente com as CE podem apresentar variações na capacidade de umedecimento da superfície foliar que pode ir desde superhidrofílicas à superhidrofóbicas (Koch, 2008). A flor de Lótus (*Nelumbo nucifera*) possui superfície extremamente hidrofóbica, enquanto epífitas, por exemplo, apresentam um comportamento oposto, com uma superfície bastante hidrofílica, conferindo absorção de água eficiente (Kerstiens, 2006).

Folhas de cinco das sete espécies do presente estudo exibiram maior degradação física visual da cutícula nos indivíduos do ambiente campestre, apesar de ser apenas visualmente, sem nenhum outro experimento que comprove tal degradação. Este resultado reforça a questão do ambiente campestre possuir uma maior exposição das folhas à pluviosidade, fazendo com que haja maior dano as ceras dessas folhas, diminuindo a hidrofobicidade e, portanto, aumentando a absorção foliar. Holder (2007) constatou que elevados níveis de precipitação podem explicar reduções de repelência de água na folha entre espécies florestais tropicais úmidas e espécies em regiões semi-áridas do Colorado devido à perda de cera epicuticular.

Já foi visto por Hudson (2012) que a precipitação que ocorre na Serra da Brígida apresenta em sua composição uma grande concentração de Al, Ba e Zn, principalmente devido às atividades mineradoras adjacentes. Burghardt et al. (2001) observaram que a vegetação exposta à poluição ambiental pode apresentar diminuição da hidrofobicidade da folha. Estas podem se tornar hidrofílicas devido ao acúmulo de contaminantes ambientais, como esporos, bactérias, partículas de sujeira e aerossóis químicos sobre sua superfície. Partículas atmosféricas constituem, em sua maioria, um conglomerado de diferentes sais que se dissolvem pela chuva, neblina e orvalho, influenciando a umedecimento das superfícies das folhas (McHale et al. 2005). Possivelmente, o

fato das maiores absorções terem ocorrido em indivíduos na fitofisionomia campestre podem ter relação com estes fatores que interferiram na superfície das folhas, conferindo maior capacidade de captação de água.

Vários estudos mostraram que repelência à água é influenciada por microestruturas tridimensionais tais como tricomas (Jeffree 2006; Koch & Barthlott 2009; Koch et al. 2009; Garcia-Estringana et al. 2010), logo, com o aumento da densidade dos tricomas deixaria as folhas mais hidrofóbicas (Pierce et al. 2001). Porém, no presente estudo ocorreu o contrário, as espécies com maiores valores de k não possuíam um número grande de tricomas, comparado com as espécies de menores valores de k . Ademais, os tricomas funcionaram como via de entrada de água em todas as espécies analisadas. Outra via de entrada seria pela cutícula que cobre os estômatos e os tricomas que apresenta sítios preferenciais de penetração de compostos polares, sendo, então, capazes de absorver água (Schlegel e Schonherr 2002).

A equação de Wenzel (1936) indica que microestruturas tridimensionais podem aumentar a repelência à água devido à rugosidade que aprisiona bolsas de ar, diminuindo o ângulo de contato das moléculas e água com a superfície foliar. Porém, apesar de todas as sete espécies estudadas possuírem um “syntopism” com diferentes formas de granulóides, esta característica não interferiu na entrada de água pela cutícula. Estas microestruturas não impediram a absorção, mas podem ter interferido na velocidade desta, pois *M. corallina* e *E. erythropappus*, com valores de k menores possuíam as cutículas mais ornamentadas de todas as espécies (Fig. 2 e Fig. 6). Indivíduos de *O. semiserrata* na mata, na época seca, possuíam maior quantidade aparente de “threads” e, conseqüentemente, menos absorção (Fig. 3). Pode-se inferir que estas microestruturas atuaram na diminuição da superfície de contato da folha com a água, cujo ângulo de contato deveria ser medido para confirmar tal inferência.

Assim, o papel da cutícula na capacidade de absorção foliar de água deve ser enfatizado, pois é contrário a sua função mais conhecida como barreira físico-química contra perda de água (Martin & Juniper 1970). Efetivamente, a cutícula possui estrutura bastante trabalhada e complexa que pode modificar sua permeabilidade em respostas a estímulos ambientais (Schreiber et al. 2001; Schreiber 2005). E, apesar de sugerido por muitos estudos anatômicos descritivos, a permeabilidade da cutícula não está obrigatoriamente relacionada com sua espessura. A composição e a disposição (orientação e densidade) de sua estrutura molecular são os principais determinantes do aumento da condutividade cuticular e podem sofrer alterações conforme a pressão osmótica do tecido e do déficit de pressão de vapor atmosférico (Widholzer 2005; Kerstiens 2006).

Principais vias de entrada de água nas folhas

Apesar de ser uma ferramenta ainda pouco utilizada para elucidar as vias apoplásticas e a deposição das soluções absorvidas tanto em folhas quanto em raízes, o uso de marcadores fluorescentes apresenta um grande potencial neste papel (Widholzer 2005; Mastroberti & Mariath 2008).

As espécies *E. erythropappus*, *M. corallina* e *S. reniformis* não apresentaram fluorescência nos feixes vasculares secundários. Porém, Lima (2010) confirmou a entrada de LY nos feixes vasculares de *E. erythropappus* durante exposição por 24 h. Assim, supõe-se que a não verificação do marcador nos feixes dessas espécie está relacionado com o pouco tempo de exposição ao marcador e o baixo valor de k , assim evidenciando a relação entre a entrada do marcador e as medidas de absorção foliar.

Em *L. australis* ficou pouco evidente a fluorescência na cutícula e nas paredes das células epidérmicas. Porém, houve fluorescência no parênquima paliádico, reforçando o resultado da absorção foliar, no qual esta espécie teve a maior velocidade (k), com 1 hora sendo suficiente para que a água com o marcador atravessasse alguns pontos da cutícula e células epidérmicas, atingindo o parênquima paliádico. Além disso, as emergências foram as maiores responsáveis pela capacidade de absorção de água, pelo aumento expressivo da superfície de contato da folha com a água.

Já *B. variabilis*, *M. splendens* e *O. semiserrata* tiveram o mesmo padrão de fluorescência: absorção pela cutícula, pelas paredes das células epidérmicas, até atingir os feixes vasculares. Contudo, houve pontos de maior fluorescência nas células epidérmicas acima dos feixes vasculares, inferido a maior velocidade na absorção nestes pontos.

Ocorreu uma maior intensidade da fluorescência na face adaxial de todas as espécies estudadas, indicando maior permeabilidade desta superfície, como observado em *D. brasiliensis*, *M. umbellata* e *E. erythropappus* por Eller et al. 2013).

Os tricomas, observados em quantidade significativa na face abaxial das folhas de *M. coralina* e *E. erythropappus*, foram marcados intensamente com o marcador LY. Isso indica que os tricomas têm papel importante na absorção foliar nessas espécies. Lima (2010) também visualizaram fluorescência utilizando LY nos tricomas tectores de *E. erythropappus* e nos tricomas glandulares peltados de *M. umbellata*, interpretando que estas estruturas podem ser importantes para a absorção de água nessas espécies. Em *E. erythropappus*, os tricomas glandulares presentes na face adaxial também foram corados, evidenciando absorção e reforçando o proposto por Fahn (1986, 1990) de

que tricomas glandulares são geralmente relacionados à secreção de compostos, mas também podem absorver solutos. Estes tricomas podem possuir, especialmente na região da base, grande densidade de poros aquosos (Schlegel et al. 2005; Schönherr 2006; Ohruit et al. 2007) e ectodesmas (Schönherr 2006) que podem facilitar a formação de uma via apoplástica contínua do exterior até o mesofilo, conferindo-lhes papel de absorção (Wahid 2003).

Os tricomas tectores de *E. erythropappus* e *M. corallina*, por serem bastante ramificados, aumentam as reentrâncias e a superfície de contato com o marcador e, possivelmente, com a água. Esta modificação morfológica expõe a superfície abaxial absorativa quando ocorre a perda de turgor a partir do déficit hídrico, facilitando a retenção e absorção da umidade depositada na superfície (Moran 2004).

Foi confirmado que ocorreu absorção do marcador nos tricomas das duas espécies que o possuíam, reforçando que os tricomas também podem absorver soluções em decorrência de atividade osmótica não somente em briófitas e pteridófitas, mas também em varias fanerófitas (Schneider et al. 2001; Schlegel et al. 2005; Lima 2010). Tal resultado contrasta com aquele de Brewer et al. (1991) que verificou que folhas com tricomas eram mais repelentes à água do que as superfícies foliares sem tricomas.

A presença de tricomas na superfície foliar não somente aumenta a superfície absorativa, mas pode, efetivamente, aumentar a retenção de água, favorecendo o status hídrico da planta através da redução da transpiração e aumento das chances de absorção foliar (Grammatikoupolos & Manetas 1994). Nossos resultados corroboram essa afirmativa, uma vez que as espécies que mais possuem tricomas em sua superfície foliar, são as que apresentaram o maior C_{max} , devido a uma maior retenção de água.

Em uma mesma espécie, os tricomas podem proporcionar acúmulo de água, que posteriormente poderá evaporar, reduzindo a transpiração (“*segregating strategy*”), ou atuar como camada de repulsão às gotículas de água (“*lifting strategy*”) (Brewer & Smith 1997). Isto pode explicar a ocorrência de indivíduos de uma mesma espécie em ambientes contrastantes, em relação ao estresse hídrico e luminoso.

O presente estudo permite concluir que o arranjo das superfícies foliares determinado pela cutícula, epiderme e tricomas pode proporcionar, de forma geral, um aumento da superfície de contato e adsorção mais eficiente da película de água (Burkhardt 2010).

Apesar de o traçador apoplástico fluorescente ter sido um método interessante para visualização das vias de entrada de água, ele apresenta limitações para afirmar alguns parâmetros.

Outros atributos podem interferir no potencial hídrico e, portanto, na absorção foliar. Variações pontuais na meteorologia, como chuvas repentinas durante um período do dia ou aumento da temperatura podem influenciar nessa capacidade e o marcador apoplástico só capta um momento deste período. Assim, utilizar a metodologia de Liang et al (2009) juntamente com o marcador poderia obter dados visuais mais fideis desta capacidade de absorção.

CONCLUSÃO

Os diferentes tipos de CE e a densidade das microestruturas refletem nas taxas de absorção de água pelas folhas em diferentes sazonalidades - seca e chuvosa – em diferentes ambientes, tendo por base a exposição às precipitações e a radiação solar. O traçador apoplástico fluorescente foi importante para visualização do processo inicial e os sítios preferenciais de entrada de água, sendo fundamental para confirmar a participação dos tricomas na absorção foliar das espécies estudadas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As condições edáficas e climáticas dominantes nos complexos rupestres ferruginosos devem selecionar características fisiológicas, anatômicas e morfológicas que favoreçam a aquisição e minimizem as perdas de recursos limitantes como a água. Ofertas esporádicas desse recurso na forma de precipitação de chuva na estação chuvosa, ou de neblina, especialmente na estação seca, devem ser muito bem aproveitadas. De fato, todas as espécies estudadas apresentaram capacidade de absorção de água via limbo foliar, embora tenham diferido quanto à velocidade de absorção e à quantidade máxima de armazenamento na folha. Conjuntos diferentes de caracteres anatômicos internos e de ceras epicuticulares parecem ser responsáveis por essas duas estratégias de captação e uso de água da atmosfera. É importante ressaltar, entretanto, que essas estratégias não necessariamente são excludentes, como observado em *S. reniformis*.

O tamanho das células, o tipo de feixe vascular e presença de mucilagem são algumas características que influenciam a capacidade de absorção. Entretanto, mais estudos sobre características químicas das mucilagens e dos compostos fenólicos presentes nas espécies estudadas serão importantes para responder de forma mais segura questões de absorção.

Nos campos ferruginosos, mosaicos edáficos e microclimáticos também oferecem oportunidades para a expressão de plasticidade anatômica.

A diferença de exposição à radiação solar e precipitação interveem na dinâmica da cera epicuticular. Isso faz com que haja diferença de absorção foliar em diferentes ambientes, devido, principalmente, à degradação desta cera. Os compostos químicos da cera epicuticular também influenciam a hidrofobicidade da folha. Portanto, estudos futuros envolvendo a química da cutícula são interessantes para melhor entendimento da habilidade na captação de água.

O processo inicial e os sítios preferenciais de entrada de água vistos através do marcador apoplástico fluorescente nos apontou a participação dos tricomas na absorção foliar. Porém, mais experimentos unindo curvas de absorção com o traçador e curvas de potencial hídrico seriam interessantes para se obter dados mais fiéis relacionados com a capacidade de absorção.

Este trabalho foi bastante importante para verificar que a plasticidade anatômica interfere na capacidade de absorção foliar, conferindo estratégias distintas de resposta ao estresse hídrico. Diferenças na exposição a fatores ambientais, como radiação solar e precipitação, modificam a eficiência de captação de água pelas folhas devido às mudanças na dinâmica das ceras epicuticulares. Apesar de ser uma barreira hidrofóbica, a cera epicuticular participa da absorção de água, juntamente

com os tricomas e as emergências nas espécies aqui estudadas. Estes dados auxiliam no entendimento da dinâmica dos ecossistemas, proporcionando mais conhecimento para prever consequências devido às mudanças no fluxo de precipitações, e então ajudar a melhorar possíveis planos de manejo e de conservação para essas espécies.

Referências Bibliográficas

- Abramoff MD, Magalhaes PJ, & Ram SJ (2004) Image Processing with Image J. *Biophotonics International* 11:36-42.
- Anderson B (2005) Adaptations to foliar absorption of faeces: a pathway in plant carnivory. *Annals of Botany* 95:757-761.
- Angelocci LR (2002) Água na planta e trocas gasosas/energéticas com atmosfera: introdução ao tratamento biofísico. Piracicaba: Edição do autor.
- Araus JL, Hogan KP (1994) Comparative leaf structure and patterns of photoinhibition of the neotropical palms *Scheelea zonensis* and *Socratea durissima* growing in clearings and forest understory during the dry season in Panama. *Am. J. Botany* 81:726-738.
- Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theise I, Wilhelmi H (1998) Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126:237-260.
- Bauerle TL, Richard JH, Smart DR, Eissenstat DM (2008) Importance of internal hydraulic redistribution for prolonging the lifespan of roots in dry soil. *Plant, Cell & Environment* 31:177-186.
- Benites VM, Caiafa AN, Mendonça ES, Schaefer CE, Ker JC (2003) Solos e Vegetação nos Complexos Rupestres de Altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente* 10:76-85.
- Benzing DH, Pridgeon AM (1983) Foliar Trichomes of Pleurothallidinae (Orchidaceae): Functional Significance. *American Journal of Botany* 70:173-180.
- Benzing DH, Seemann J, Renfrow A (1978) Foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *Am J Bot* 65:359-365.
- Boeger MRT, Wisniewski C (2003) Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 26:61-72.
- Boucher JF, Munson AD, Bernier PY (1995) Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiology* 15:815-823.
- Breshears DD, McDowell NG, Goddard KL et al (2008) Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* 89:41-47.
- Brewer CA, Smith WK (1997) Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. *Plant, Cell and Environment* 20:1-11.
- Brewer CA, Smith WK, Vogelmann TC (1991) Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. *Plant, Cell Environ.* 14:955-962.
- Bruijnzeel LA (1990) Hydrology of Moist Tropical Forests and Effects of Conversion: a State of Knowledge Review. IHP-UNESCO Humid Tropical Programme, Paris – França.
- Bruijnzeel LA, Proctor J (1995) Hydrology and biogeochemistry of tropical montane cloud forests: what do we really know? In *Tropical montane cloud forests*. (eds. Hamilton L.S., Juvik J.O. &

Scatena F.N.). pp.25-46. Proceedings of an international symposium. East-West Center, Honolulu/Hawaii - USA.

Burgess SSO, Dawson TE (2004) The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant Cell and Environment* 27:1023-1034.

Burkhardt J (2010) Hygroscopic particles on leaves: nutrients or desiccants? *Ecological Monographs* 80:369-399.

Burghardt J, Koch K, Kaiser H (2001) Deliquescence of deposited atmospheric particles on leaf surfaces, *Water, Air, Soil Pollut.* 1:313–321.

Canny MJ (1990) Rates of apoplastic diffusion in wheat leaves. *New Phytologist* 116: 263-268.

Canny MJ (1993) The transpiration stream in the leaf apoplast: water and solutes. *Philos Trans R Soc Lond B* 341:87–100.

Colleen MH (2013) Sampling for Plant Analysis. Department of Agriculture and Consumer Services. Agronomic Sampling, Folder No. 5, North Carolina, January

Dawson TE (1998) Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* 117:476-485.

Eichert T, Goldbach H (2008) Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and watersuspended nanoparticles. *Physiologia Plantarum* 134:151-160.

Eller CB, Lima AL, Oliveira RS (2013) Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* 199:151–162.

Enquist BJ(2002) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology* 22:1045–1064.

Ewing HA, Weathers KC, Templer PH, Dawson TE, Firestone MK, Elliott AM, Boukili VKS (2009) Fog water and ecosystem function: heterogeneity in a California redwood forest. *Ecosystems* 12:417–433.

Fahn A (1990) *Plant Anatomy*. 4^{ed}. 588p. Oxford : Butterworth-Heinemann.

Fahn A (1986) Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany* 57:631-637.

Feild TS, Zwieniecki MA, Donighue MJ, Holdbrook M (1998) Stomatal plugs of *Drimys winteri* (Winteraceae) protect leaves from mist but not drought. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America* 95:14256-14259.

Foster P (2001) The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews* 55:73-106.

Francino, DMT (2010) Anatomia foliar de *Chamaecrista Moench* (Leguminosae-Caesalpinioideae) como subsídio à taxonomia e à filogenia. Tese (Doutorado em Botânica)-Universidade Federal de Viçosa.

Garcia-Estringana P, Alonso-Blázquez N, Alegre J (2010) Water storage capacity, stemflow and water funneling in Mediterranean shrubs. *Journal of Hydrology* 389: 363–372.

Giulietti AM, Pirani JR, Harley RM (1997) Espinhaço range region. Eastern Brazil. In: S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton (eds). *Centres of plant diversity. A guide and strategies for the conservation*, Vol. 3. The Americas. pp. 397-404. WWF/IUCN, Cambridge.

Goldsmith GR, Matzke NJ, Dawson TE (2013) The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters* 16:307-314.

Gouvra E, Grammatikopoulos G (2003) Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 81:1280-1286.

Grammatikopoulos G, Manetas Y (1994) Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Can J Bot.* 72:1805–1811.

Grime JP (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*, 2nd edn. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.

Heredia A. *et al.* (1998) La cutícula vegetal: estructura y funciones. *Ecologia* 12:293-305.

Holder CD (2004) Rainfall interception and fog precipitation in a tropical montane cloud forest of Guatemala. *Forest Ecology and Management* 190:373–384.

Holder CD (2007) Leaf water repellency of species in Guatemala and Colorado (USA) and its significance to forest hydrology studies. *Journal of Hydrology* 336:147– 154.

Holder CD (2006) The hydrological significance of cloud forests in the Sierra de las Minas Biosphere Reserve, Guatemala. *Geoforum* 37:82–93.

Hutley LB, Doley D, Yates DJ, Boosaner A (1997) Water balance of an Australian subtropical rainforest at altitude: the ecological and physiological significance of intercepted cloud and fog. *Australian Journal of Botany* 45: 311–329.

Jacobi CM, *et al.* (2007) Plant communities on ironstone outcrops – a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 16:2185-2200.

Jacobi CM, Carmo FF (2008) The Contribution of Ironstone Outcrops to Plant Diversity in the Iron Quadrangle, a Threatened Brazilian Landscape. *AMBIO* 37:324-326.

Jeffree CE (2006) The fine structure of the plant cuticle, in *Biology of the plant cuticle*, ed. M. Riederer and C. Muller, Blackwell, Oxford 11–125.

Jetter R, Schaffer S (2001) Chemical Composition of the *Prunus laurocerasus* Leaf Surface. Dynamic Changes of the Epicuticular Wax Film during Leaf Development. *Plant Physiology*, 126:1725–1737.

- Juvik JO, Nullet D. (1995) A proposed standard fog collector for use in high-elevation regions – comment. *Journal of Applied Meteorology* 34:2108–2110.
- Karmalkar AV, Bradley RS, Diaz HF (2008). Climate change scenario for Costa Rican montane forests. *Geophys. Res. Lett.*, 35, L11702.
- Kerstiens G. (2006) Water transport in plant cuticles: an update. *Journal of Experimental Botany* 57:2493–2499.
- Koch K, Barthlott W (2009) Superhydrophobic and superhydrophilic plant surfaces: an inspiration for biomimetic materials. *Phil. Trans. R. Soc. A* 367:1487–1509.
- Koch K, Bhushanb B, Barthlott W (2008) Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. *Soft Matter*, 4:1943–1963.
- Koller AL, Rost TL (1988) Leaf anatomy in *Sansevieria*(Agavaceae). *Botanical Gazette* 149:260-274.
- Lai IL, Schroeder WH, Wu J, Mohl C, Chou C (2007) Can fog contribute to the nutrition of *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*? Uptake of a fog solute tracer into foliage and transport to roots *Tree Physiology* 27:1001–1009.
- Leuschner C (2000) Are the high elevations in Tropical Montane Arid Environments for plants? *Ecology* 81: 1425-1436.
- Liang X, Su D, Yin S, Wang Z (2009) Leaf water absorption and desorption functions for three turggrasses. *Journal of Hydrology* 376:243-248.
- Lima AL (2010). O papel ecológico da neblina e a absorção foliar de água em três espécies lenhosas de matas nebulares, SP – Brasil (Dissertação) Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Limm E, Dawson T (2010) *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. *American Journal of Botany* 97:1121–1128.
- Limm E, Simonin K, Bothman A, Dawson T (2009) Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* 161:449-459.
- Liu WJ, Zhang YP, Li HM, Liu YH (2005) Fog drip and its relation to groundwater in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, Southwest China: a preliminary study. *Water Research* 39:787-794.
- Lloyd CR, Gash JHC, Shuttleworth WJU, Marques F, De OF (1988) The measurement and modeling of rainfall interception by Amazonian rain forest. *Agric. Forest Meteorol.* 43:277–294.
- Luchi AE (2004) Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 271-280.

- Lusk CH, Falster DS, Jara-Vergara CK, Jimenez-Castillo M, Saldana-Mendoza A. 2008. Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Funct. Ecol.* 22:454–50.
- Lyshede OB (1978) Studies on outer epidermal cell walls with microchannels in a xerophytic species. *New phytologist* 80:421-426.
- Machado NAM *et al.* (2013) Growing *Eremanthus erythropappus* in crushed laterite: A promising alternative to top soil for bauxite-mine revegetation. *Journal of Environmental Management*, 129:149-156.
- Mantovani A (1999) A Method to Improve Leaf Succulence Qualification. *Brazilian Archives and Biology and Technology*, 42:9-14.
- Marcatti CR, Angyalossy-Alfonso V, Benetati L (2001) Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta ecerradão. *Revista Brasileira de Botânica* 24:311-320.
- Markstädter C, Queck I, Riederer M, Schreiber U, Bilger W (2001) Epidermal transmittance of leaves of *Vicia faba* for UV radiation as determined by two different methods. *Photosynthesis Research* February 2001, Volume 67:17-25.
- Martin JT, Juniper BE (1970) *The cuticles of plants*. R & R Clark, Ltd. Edinburgh, St. Martins's Press, New York/USA.
- Martin CE, Willert DJ (2000) Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in southern Africa. *Plant Biology* 2:229-242.
- Mastroberti AA, Mariath JEA (2008) Development of mucilage cells of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Protoplasma* 232:222-245.
- McHale G, Newton MI, Shirtcliffe MJ (2005) Water-repellent soil and its relationship to granularity, surface roughness and hydrophobicity: a materials science view, *Eur. J. Soil Sci.*, 56:445–452.
- Mcjannet D, Wallace J, Reddell P (2007). Precipitation interception in Australian tropical rainforests: II. Altitudinal gradients of cloud interception, stemflow, throughfall and interception. *Hydrological Processes* 21:1703–1718.
- Meidner H, Sheriff DW (1976) *Water and Plants* (Tertiary Biology Series). pp.1-135. Blackie, Glasgow and London.
- Miller M, Gardner IC, Scott A (1984) Structure and function of trichomes in the shoot tip of *Ardisia crispa* (Thunb.) A.DC. (Myrsinaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 88:223-236.
- Money DC (2000) *Weather and climate*. pp. 16. Focus on geography. Nelson Thornes Ltd. – UK.
- Moran MS (2004) TIR as an indicator of plant ecosystem health. In: Quattrochi, D. A.; Luvall, J.C. *Thermal remote sensing in land surface processes*. Boca Raton: CRC Press, 1:257-282.
- Nalini Jr, HA (1993) Análise estrutural descritiva e cinemática do Flanco Sul e terminação periclinal do Anticlinal de Mariana e adjacências, região sudeste do quadrilátero ferrífero, Minas Gerais,

Brasil. Instituto de Geociências, Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil. Dissertação de mestrado, 132p.

Niinemets Ü, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76:521-547.

Ohnishi T, Nobira H, Sakata Y, et al. (2007) Foliar trichome and aquaporin aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. *Planta* 227:47-56.

Oliveira RS, Dawson TE, Burgess SSO, Nepstad DC (2005) Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* 145:354-363.

Oparka KJ, Robinson D, Prior DAM, Derrick P, Wright KM (1988) Uptake of Lucifer Yellow CH into intact barley roots: evidence for fluid-phase endocytosis. *Planta* 176: 541-547.

Oparka KJ, Read ED (1994) The use of fluorescent probes for studies of living plant cells. In: *Plant Cell Biology: a practical approach*. (Eds Harris N. & Oparka K.J.). pp. 27-50. Oxford: Oxford University Press.

Pierce K, Muller RA, Ambrose J, Allen G, Courchesne E (2001): Face processing occurs outside the fusiform “face area” in autism: Evidence from functional MRI. *Brain* 124:2059 –2073.

Pigliucci M, Schlichting CP (1996) Reaction norms of *Arabidopsis*. IV. Relationship between plasticity and fitness. *Heredity* 76:427-436.

Prada S, Sequeira MM, Figueira C, Silva MO (2009) Fog precipitation and rainfall interception in the natural forests of Madeira Island (Portugal). *Agricultural and Forest Meteorology* 149:1179-1187.

Prada SN, Silva MO (2001) Fog precipitation on the Island of Madeira (Portugal). *Environmental Geology* 41:384–389.

Pridgeon AM (1981) Absorbing trichomes in the *Pleurothallidinae* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 68:64–71.

Qiu Y, Hong-Lang X, Liang-Ju Z, Sheng-Cun X, Mao-Xian Z, Cai-Zhi L, Liang Z (2010) Research progress on water uptake through foliage. *Acta Ecologica Sinica* 30: 172-177.

Querejeta JJ, Egerton-Warburton, LM, Allen MF (2007) Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California oak savanna. *Soil Biology and Biochemistry* 39:409–417.

Riederer M, Muller, C (2006) *Biology of the plant cuticle*, Blackwell, Oxford.

Pang J, Wang Y, Lambers H, Tibbet M, Siddique KHM, Ryan MH. 2013. Commensalism in an agroecosystem: Hydraulic redistribution by deep-rooted legumes improves survival of a droughted shallow-rooted legume companion. *Physiologia Plantarum*, doi: 10.1111/ppl.12020.

Rosado BHP, Oliveira RS, Aida MPM (2010) Is leaf water repellency related to vapor pressure deficit and crown exposure in tropical forests? *Acta Oecologica* 36:645–649.

- Rosenqvist H, Laakso S (1991) Fatty acids and alkanes in leaves of frost-tolerant and frost-susceptible willows. *Phytochemistry* 30:2161–2164.
- Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20:207–216.
- Rundel PW (1982) Water uptake by organs other than roots. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) *Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation*. Springer, Berlin, 111–134
- Schlegel TK, Schonherr J (2002) Selective permeability of cuticles over stomata and trichomes to calcium chloride. *Acta Horticulturae* 549:91–96.
- Scheiner SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24:35–68.
- Schlegel TK, Schönherr J, Schreiber L (2005) Size selectivity of aqueous pores in stomatous cuticles of *Vicia faba* leaves. *Planta* 221:648–655.
- Schönherr J. (2006) Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *Journal of Experimental Botany* 57:2471–2491.
- Schreiber L, Krimm U, Knoll D, Sayed M, Auling G, Kroppenstedt RM (2005) Plant–microbe interactions: identification of epiphytic bacteria and their ability to alter leaf surface permeability. *New Phytologist* 166:589–594.
- Schreiber L, Schonherr J (1992) Uptake of organic chemicals in conifer needles: surface adsorption and permeability of cuticles. *Environmental Science and Technology* 26: 153–159.
- Schreiber L, Skrabs M, Hartmann KD, *et al.* (2001) Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta* 214, 274–282.
- Semir J, Rezende AR, Monge M, Lopes NP (2011) As arnicas endêmicas das serras do Brasil: uma visão sobre a biologia e a química das espécies de *Lychnophora* (Asteraceae). Ouro Preto: Editora UFOP.
- Simonin KA, Santiago LS, Dawson TE (2009) Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant Cell and Environment* 32:882–892.
- Stearns SC (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39:436–445.
- Steudle E, Peterson C (1998) Review article: How does water get through roots? *Journal of Experimental Botany* 49:775–788.
- Still CJ, Foster PN, Schneider SH (1999) Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398:608–610.
- Stone EC (1963) The ecological importance of dew. *Quarterly Review of Biology* 38: 328–341.
- Thomsen A, Hansen B, Schelde K (2000) Application of TDR to water level measurement. *J. Hydrol.* 236:252–258.
- Tomlinson PB (2003) Development of gelatinous (reaction) fibers in stems of *Gnetum gnemon* (Gnetales). *American Journal of Botany* 90:965–972.

- Topp GC, Davis JL, Annan AP (1980) Electromagnetic determination of soil water content: Measurement in coaxial transmission lines. *Water Res. Res.*, 16:574-582.
- Tyree, MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* 132:1439-1447.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) Xylem structure and the ascent of sap. Berlin, Germany: Springer Verlag.
- Valim EAR, et al (2013) Litterfall dynamics in a iron-rich rock outcrop complex in the southeastern portion of the Iron Quadrangle of Brazil *Acta bot. bras.* 27:286-293.
- Valladares F, Pearcy R.W (2002) Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry el Niño year. *Plant, Cell & Environment* 25:749-759.
- Via S, Gomulkiewicz R, Dejong G, Scheiner SM, Schlichting CD, Tienderen PHV (1995). Adaptive phenotypic plasticity. *Consensus and Controversy. TREE* 10:212-217.
- Yates DJ, Hutley LB (1995) Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsii* an Australian subtropical rainforest tree. *Australian Journal of Botany* 43:157-167.
- Wahid A (2003) Air pollution impacts on vegetation in Pakistan. In: Emberson L, Ashmore MR, Murray F, editors. *Air pollution impacts on crops and forests — a global assessment*. London:Imperial College Press; p. 189–214
- Wenzel RN (1936) Resistance of Solid Surfaces to Wetting by Water, *Industrial and Engineering Chemistry* 28:988-994
- Widholzer CFN (2005) Bases anatômicas do transporte de água e solutos através da epiderme foliar: estudos de *Sophranitis cernua* Ldl. (Orchidaceae). pp. 50-83. Tese de doutorado. UFRGS, Porto Alegre/RS – Brasil.
- Williams AP, Still CJ, Fischer DT, Leavitt SW (2008) The influence of summertime fog and overcast clouds on the growth of a coastal Californian pine: A tree-ring study. *Oecologia* 156:601 – 611.
- Whitmore TC (1998) Potential impact of climatic change on tropical rain forest seedlings and forest regeneration. *Climatic Change* 39:429–438.
- Wójcik P (2004) Uptake of mineral nutrients from foliar fertilization. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research (Special edition)* 12; 201-21.
- Woodward I (2004) Tall storeys. *Nature* 428:807-808.
- Zheng YL, Feng YL (2006) Fog water absorption by the leaves of epiphytes and non-epiphytes in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* 17:977–981.

Zimmermann U, Schneider H, Wegner LH, Haase A (2004) Water ascent in tall trees: does evolution of land plants rely on a highly metastable state? *New Phytologist* 162: 575-615.

Zimmermann, D, Westhoff M, Zimmermann G, et al. (2007) Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. *Protoplasma* 232:11-34.