



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



**ANATOMIA DO EIXO VEGETATIVO AÉREO DE *Protium heptaphyllum*  
(Aubl.) Marchand. (Burseraceae) COM ÊNFASE NO SISTEMA  
SECRETOR EM AMBIENTE COM INFLUÊNCIA DAS MARÉS**

**MARIA IVANILDE DE ARAUJO RODRIGUES**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Morfologia e Diversidade de Plantas.

**BOTUCATU-SP**

**2017**



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



**ANATOMIA DO EIXO VEGETATIVO AÉREO DE *Protium heptaphyllum*  
(Aubl.) Marchand. (Burseraceae) COM ÊNFASE NO SISTEMA  
SECRETOR EM AMBIENTE COM INFLUÊNCIA DAS MARÉS**

**MARIA IVANILDE DE ARAUJO RODRIGUES**

**PROFA. DRA. TATIANE MARIA RODRIGUES**

ORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Morfologia e Diversidade de Plantas.

**BOTUCATU-SP**

**2017**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Rodrigues, Maria Ivanilde de Araujo.

Anatomia do eixo vegetativo aéreo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae) com ênfase no sistema secretor em ambiente com influência das marés / Maria Ivanilde de Araujo Rodrigues. - Botucatu, 2017

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu  
Orientador: Tatiane Maria Rodrigues  
Coorientador: Tatiane Maria Rodrigues  
Capes: 20300000

1. Comunidades vegetais. 2. Plantas dos cerrados.  
3. Folhas - Anatomia. 4. Caules de planta. 5. Herbivoria.  
6. Bauerácea. 7. Gomas e resinas. 8. Anatomia vegetal.

Palavras-chave: Alagamento; Anatomia; Breu-branco;  
Estrutura secretora; Folha.

***Dedico***

*Ao meu pai José Rodrigues de Oliveira (in  
memoriam) pelo grande exemplo de pai e pelos muitos  
sacrifícios para que pudéssemos estudar.*

*Ofereço*

*À minha mãe Vicência e irmãos Iuanwilson, Irenildes e Isaide pelo total apoio e incentivo. Aos filhos Fabiano, Fernanda e Fabiane pela compreensão diante de tantas ausências em momentos importantes e aos netos Gabriel, Marina e Beatriz pelas fofuras que são.*

*Amo vocês!!!*

## **Agradecimentos**

Primeiramente a Deus, por ter me permitido superar todas minhas limitações e chegar até aqui.

À Profa. Dra. Tatiane Maria Rodrigues pela dedicada orientação, pelos ensinamentos de anatomia e pelo comprometimento e entusiasmo com o trabalho e pesquisa, características que me ajudaram a crescer pessoal e cientificamente.

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, pelo apoio estrutural.

Ao Laboratório de Pesquisa em Anatomia Vegetal que disponibilizou as instalações com toda aparelhagem fundamentais para o desenvolvimento deste trabalho.

À Universidade Estadual do Maranhão pela liberação e ajuda financeira durante esta jornada.

À professora Dra. Elza Guimarães por participar da banca de qualificação e da banca de defesa e também pela colaboração neste trabalho, especialmente pela preciosa ajuda, sugestões, comentários e análises críticas construtivas principalmente com a parte de herbivoria, sempre à disposição quando precisei.

À professora Dra. Silvia Machado por aceitar o convite para participar da banca examinadora, pela amizade e por fazer críticas sábias, construtivas e incentivadoras.

Aos professores Cristiano Medri e Bárbara Haiad, por participarem da banca examinadora e contribuírem para tornar este trabalho mais robusto e com mais qualidade.

À professora Dra. Camila Kissmann e Dra. Yve Canaveze por terem participado da banca de qualificação e pelas contribuições prestadas.

Ao Prof. Dr. Walter Luiz Yauri Muedas do Laboratório do Departamento de Oceanografia e Limnologia da Universidade Federal do Maranhão, pela determinação da concentração de salinidade na água.

Ao Jairo, companheiro de todas as horas, e maior incentivador para a realização dessa jornada, além da ajuda no trabalho de campo, ensinamentos sobre o ambiente, e ajuda no trabalho em geral com suas sugestões.

Ao João Reis Salgado Costa do Laboratório de solos da Universidade Estadual do Maranhão pela realização das análises de solo.

Ao meu genro Prof. Dr. Leonardo Dominici, que mesmo muito ocupado, me ajudou com a parte estatística, no momento mais crucial do trabalho.

A todos os alunos, funcionários e professores do Departamento de Botânica desta instituição, pela agradável convivência e pela pronta ajuda, sempre que precisei.

Aos funcionários da Seção de Pós-Graduação desta Instituição, que sempre foram dedicados a atender minhas solicitações. Especialmente a Luciana sempre muito simpática e profissional.

Aos funcionários da Biblioteca Central da UNESP, Câmpus Botucatu, especialmente a Rose pela edição da ficha catalográfica.

Aos funcionários do Herbário Nice e Henrique por serem sempre solícitos, quando precisei.

À Maria Helena (secretária do Departamento de Botânica) por sempre me auxiliar gentilmente com as questões burocráticas.

Aos colegas da pós Sergio Adachi, Ricardo Tozin, Camila Zanetti, Camila Vaz, Marcia Provinzano, Adriano Valentin e Felipe Giroto, pela convivência e sempre prontos a ajudar.

Aos demais colegas que conheci durante esse trajeto Wanderleia, Diana, Juliana (July), Fernanda Palermo, e que vão deixar saudades.

Aos estagiários Stefany, Muriel e Júnior, pela ajuda com os cortes manuais e a histoquímica e pela convivência agradável.

Ao Juan, pela convivência e ajuda diária no laboratório com nosso projeto com *Protium*, pelos muitos cortes e medidas que fizemos juntos.

À Marília Quinalha, pela ajuda com a estatística e por sempre me ajudar quando precisei.

À Jane Rodrigues, pelo auxílio com as medidas de caule, no Laboratório de Anatomia da Madeira (FCA, Unesp).

À Katiane, pela amizade e grande ajuda com pranchas, tabelas, estatística, sempre que precisei.

Às amigas, Patrícia e Mãela pelos bons momentos juntas e pela ajuda e troca de ideias, durante os anos de convivência. Foram bons anos compartilhando alegrias, desafios, sorrisos, conquistas e novas descobertas.

Ao genro Reges, cunhado Manoel, cunhada Salete, pelo apoio e incentivo.

Aos meus sogros, João e Léa pelas orações e incentivos.

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram para que eu pudesse trilhar mais este percurso meus sinceros agradecimentos.



## Sumário

Resumo .....	1
Abstract .....	3
Introdução .....	6
Revisão Bibliográfica .....	9
Apresentação dos capítulos .....	23
Capítulo 1. Anatomia do eixo vegetativo aéreo de <i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand (Burseraceae) em dois ambientes da restinga pré-amazônica e herbivoria foliar .....	24
Resumo .....	24
Introdução .....	25
Material e métodos .....	26
Resultados.....	31
Discussão .....	35
Referências Bibliográficas .....	40
Tabelas .....	48
Figuras e legendas .....	54
Capítulo 2. Ontogênese, morfologia e histoquímica do sistema secretor interno no eixo vegetativo aéreo de <i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand (Burseraceae) .....	63
Resumo .....	64
Introdução .....	65
Material e métodos .....	66
Resultados .....	67
Discussão .....	70
Referências Bibliográficas .....	74
Tabelas.....	81
Figuras e legendas .....	84
Considerações finais .....	96
Referências bibliográficas .....	97
Anexos.....	116

***RESUMO E ABSTRACT***

**RODRIGUES, M.I.A. “ANATOMIA DO EIXO VEGETATIVO AÉREO DE *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae) COM ÊNFASE NO SISTEMA SECRETOR EM AMBIENTE COM INFLUÊNCIA DAS MARÉS” 2017 121. TESE (DOCTORADO) INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU**

**Resumo** - *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand é uma espécie arbórea de Burseraceae importante na produção de resina com elevado valor econômico e ecológico bastante utilizada na produção de fármacos, cosméticos, repelentes, inseticidas e incensos. Apresenta grande plasticidade no que se refere aos ambientes de ocorrência, sendo encontrada em áreas com solos inundáveis, argilosos ou arenosos, secos ou úmidos, o que justifica sua ampla utilização em projetos de restauração em áreas inundáveis ou não. No litoral do Maranhão, populações de *P. heptaphyllum* ocorrem em áreas naturalmente alagáveis pelo pulso das marés e em áreas não-alagáveis. Sabe-se que o alagamento e a salinidade do solo podem influenciar o desenvolvimento das plantas promovendo alterações morfológicas que pode refletir na herbivoria. Entretanto, estudos sobre os aspectos estruturais de seus órgãos vegetativos estão faltando, principalmente no que se refere aos sítios secretores de substâncias bioativas. Diante disso, este trabalho teve como objetivo investigar as características anatômicas em caules e folhas de indivíduos de *P. heptaphyllum* em ambiente alagável pelas marés e não alagável na restinga maranhense; verificar se a tolerância ao alagamento influencia na herbivoria foliar, analisar e descrever a morfologia, distribuição, as principais classes de compostos produzidos, assim como os estágios iniciais de desenvolvimento dos espaços secretores. Amostras de folhas e caule em estrutura primária e secundária foram processadas segundo técnicas usuais em anatomia vegetal. Dados quantitativos sobre os tecidos/células foliares e caulinares foram obtidos e analisados ao microscópio de luz e submetidos ao teste T-student. As porcentagens das áreas foliares consumidas estimadas com auxílio de programa de edição de imagens foram submetidas à ANOVA. As folhas de *P. heptaphyllum* são hipostomáticas, heterobáricas, mesófilo dorsiventral; o sistema vascular na nervura principal envolto por uma calota de fibras lignificadas. No caule em estrutura primária, cristais de oxalato de cálcio e esclereides são abundantes no córtex externo; uma bainha de fibras gelatinosas delimita externamente o cilindro vascular. No caule em estrutura secundária, a periderme apresenta lenticelas de tamanhos variados; floema desenvolvido e abundância de esclereides em sua porção mais externa; o xilema secundário apresenta elementos de vasos com tilos.

Espaços secretores (i.e., canais e cavidades) e idioblastos ocorrem associados ao floema do caule e da nervura principal de folhas; nas nervuras foliares imersas no mesofilo foram encontradas cavidades secretoras. Os espaços secretores constituídos por epitélio unisseriado e lume amplo se originam por processo esquizógeno e se expandem por esquizolisigenia. Canais secretores podem se ramificar e se unir a espaços secretores vizinhos formando uma rede secretora anastomosada. Lipídios, compostos fenólicos, terpenos e polissacarídeos foram detectados através de análises histoquímicas nos espaços secretores e nos idioblastos e podem ser importantes na defesa da planta contra herbívoros e patógenos e na proteção contra fatores abióticos como alta intensidade luminosa e dessecação. No que se refere aos dados quantitativos, indivíduos do ambiente alagável apresentaram maior área ocupada pelos espaços intercelulares no parênquima lacunoso das folhas, sistema secretor mais desenvolvido em folhas e caule e maior porcentagem de vasos agrupados no xilema secundário do caule. As áreas foliares consumidas por herbívoros não variaram entre os indivíduos dos dois ambientes. Os órgãos vegetativos aéreos de *P. heptaphyllum* da restinga, apresentam de forma geral, um misto de caracteres mesomórficos e xeromórficos. Com base nos resultados encontrados a espécie *P. heptaphyllum*, apresenta grande plasticidade no que se refere aos ambientes de ocorrência e por ser tolerante ao alagamento podemos recomendá-la em programas de restauração de vegetação em locais sujeitos a inundações.

**Palavras-chave:** alagamento, anatomia, breu-branco, caule, estruturas secretoras, folha, herbivoria foliar

**RODRIGUES, M.I.A. ANATOMY OF THE AERIAL VEGETATIVE AXIS OF *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand. (Burseraceae) WITH EMPHASIS ON THE SECRETORY SYSTEM IN ENVIRONMENT WITH INFLUENCE OF TIDE 2017. 121p. PhD THESIS. INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.**

**ABSTRACT** – *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand is a Burseraceae tree important in production of resin with high economic and ecological values, which is widely employed to produce drugs, cosmetics, repellent, insecticides and incenses. This species presents great plasticity concerning the growing environments and it is found in semideciduous forest, cerrado, restinga (“sandy coastal plains”) and riparian forests, in areas with flooding, clay or sandy, dry or wet soils, justifying its using in projects of degraded areas restoration. In Maranhão coast, populations of *P. heptaphyllum* occur in areas naturally flooded by the tide pulse and in non-flooded areas. It is known that the soil flooding and salinity can influence the plant development causing morphological alterations can reflect in the herbivory. However, studies on the structural features of its vegetative organs are lacking, mainly concerning the sites of production of the bioactive compounds. The objective of this study was to investigate the anatomical characteristics of *P. heptaphyllum* stems and leaves in tidal floodplain and not flooded in the Maranhão restinga, and if flood tolerance influences foliar herbivory, as well as describe the distribution, morphology, the main classes of compounds produced and the initial stages of development of secretory spaces. Stem and leaf samples were processed according to usual techniques in plant anatomy. Quantitative anatomical data were obtained under light microscope and submitted to T-student test. The percentage of consumed leaf areas were estimated using image editing program and submitted to ANOVA. The leaves of *P. heptaphyllum* are hypostomatic, heterobaric and present dorsiventral mesophyll; the vascular system in the midrib is surrounded by a sheath of lignified fibers. In the primary stem, calcium oxalate crystals and sclereids are abundant in the outer cortex; a sheath of gelatinous fibers surrounds the vascular cylinder. In the secondary stem, the periderm present lenticels with variable sizes; the phloem is developed and present abundant sclereids in the outer portion; the secondary xylem present vessel members with tylosis. Secretory spaces (i.e., canals and cavities) and idioblasts occur in the phloem of stem and midrib; in the vein immersed in the leaf mesophyll, secretory cavities were observed. The secretory spaces constituted by uniseriate epithelium and wide lumen originate by schyzogenous process and expand by schyzolysigenesis. The secretory canals can branch and fuse with neighboring secretory spaces

originating an anastomosing secretory network. Lipids, phenolic compounds, terpenes and polysaccharides were detected by histochemical analysis in secretory spaces and idioblasts and can be important in the plant defense against herbivores and pathogens and in the protection against abiotic factors as high light intensity and desiccation. Concerning the quantitative data, individuals from the floodable environment presented greater area occupied by intercellular spaces in the leaf spongy parenchyma, more developed secretory system in leaves and primary and secondary stems and higher percentage of grouped vessels in the stem secondary xylem. The leaf areas consumed by herbivores did not vary among individuals of the different environments. The aerial vegetative organs of *P. heptaphyllum* from the restinga present, in a general way, a mixture of mesomorphic and xeromorphic characters. Based on the reduced number of structural characters that presented variations among individuals of *P. heptaphyllum* from both environments, we can suggest that this species is tolerant to the flooding, emphasizing its importance in programs of vegetation restoration in sites subjected to flooding.

**Keywords:** anatomy, “breu-branco”, flooding, herbivory, leaf, secretory structures, stem

# ***INTRODUÇÃO***

---

## Introdução

Nas restingas do estado do Maranhão, é comum a ocorrência de comunidades vegetais formadas por espécies congêneres que ocorrem em ambiente naturalmente alagável pelo ciclo das marés e em áreas não-alagáveis, tendo como exemplos espécies de Cyperaceae, Poaceae, Amaranthaceae, Fabaceae, Convolvulaceae, Burseraceae, dentre outros. Na Ilha de Itaputua, que faz parte do município da Raposa, populações de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand, uma espécie de Burseraceae, caracterizam o estrato arbóreo da vegetação em ambiente alagável e não-alagável da restinga. Trata-se de uma espécie nativa popularmente conhecida como améscla, almecega ou breu-branco (Corrêa 1984), importante produtora de resina utilizada na fabricação de vernizes, incensos, repelentes, cosméticos e medicamentos com função analgésica, cicatrizante e expectorante (Maia et al. 2001). A resina que exsuda de seu tronco é fortemente aromática e endurece em contato com o ar, sendo conhecido seu papel na proteção da planta contra ataque de herbívoros e patógenos (Susunaga 1996). Segundo Bieras & Sajo (2009), cavidades secretoras de resina ocorrem nas folhas de *P. heptaphyllum*. Reis (2016), faz referência à presença de canais secretores em *Protium* como uma característica do gênero. Entretanto, apesar da importância ecológica e econômica da resina, estudos detalhados sobre os sítios de síntese dos compostos químicos dessa espécie não foram encontrados.

As restingas são mosaicos de vegetação que ocupam as planícies arenosas costeiras geologicamente recentes (quaternário), tendo sido colonizadas por plantas das florestas tropicais vizinhas, fazendo parte da Mata Atlântica (Silva 1999; Sugiyama 2003; Coutinho 2006, Magnano et al. 2010, IBGE 2012), onde a seca, altas temperaturas, ventos constantes, elevada salinidade e deficiência em nutrientes são os fatores limitantes (Scarano 2002). As comunidades vegetais localizadas mais próximas ao mar sofrem intensa ação das marés e são constantemente submetidas ao contato com a água do mar e à mobilidade do substrato (Arruda et al. 2009). Nas áreas mais elevadas e distantes do oceano, embora não estejam sujeitas ao alagamento diário provocado pelo ciclo das marés, as comunidades vegetais da restinga continuam expostas a alta salinidade do solo, aos aerossóis salinos, às temperaturas elevadas, aos altos índices de radiação solar e aos ventos constantes (Pammenter 1984).

Estudos têm demonstrado que a falta ou diminuição na concentração de oxigênio disponível no solo provocada por situações de alagamento constante ou temporário podem induzir alterações fisiológicas e estruturais nas plantas, tais como redução das taxas de crescimento (Rinne 1990; Pimenta et al. 1996), epinastia, senescência e abscisão precoce das



folhas (Wareing & Phillips 1981), formação de raízes adventícias (Pimenta et al. 1994; Yamamoto et al. 1995), desenvolvimento de aerênquima (Feldman 1984; Wiedenroth 1993), hipertrofia de lenticelas (Medri & Correa 1985; Pimenta et al. 1994, 1996), aumento de níveis de etileno (Feldman 1984) e redução da transpiração com consequente diminuição do fluxo de nutrientes para as folhas (Colin-Belgrand et al. 1991). Da mesma forma, o excesso de salinidade associado à alta intensidade luminosa da restinga podem provocar alterações morfofisiológicas favorecendo o desenvolvimento de plantas com caracteres xeromórficos como folhas anfiestomáticas, com cutícula espessa, abundância de ceras epicuticulares, parênquima aquífero bastante desenvolvido e abundância de células esclerenquimáticas (Fahn & Cuttler 1992; Naidoo et al. 1992; Boeger & Gluzezak 2006; Arruda et al. 2009), além de causar a redução no crescimento das plantas (Flowers et al. 1985; Hasegawa & Bressan 2000). Tais alterações morfoanatômicas que ocorrem ao longo do desenvolvimento dos órgãos, sejam causadas por fatores endógenos ou externos, podem refletir na proteção das plantas contra herbivoria. Dentre os caracteres anatômicos relacionados ao sistema de proteção das plantas contra ataques de herbívoros estão o desenvolvimento de tecidos mecânicos, a abundância de cristais de cálcio, e, principalmente, a presença de estruturas secretoras de substâncias deterrentes (Dickison 2000; Langenheim 2003). Nesse sentido, estudos tem demonstrado que o alagamento pode influenciar no número e no tamanho das estruturas secretoras (Yamamoto et al. 1987; Medri et al. 2007), e consequentemente, na quantidade de secreção produzida, o que tem implicação direta na interação das plantas com os herbívoros (Harbone 1993; Langenheim 2003).

O objetivo do estudo foi investigar as características anatômicas em caules e folhas de indivíduos de *P. heptaphyllum* em ambiente alagável pelas marés e não alagável na restinga maranhense e verificar se a tolerância ao alagamento influencia na herbivoria foliar, além de analisar a distribuição, morfologia, principais classes de compostos produzidos e os estágios iniciais de desenvolvimento dos espaços secretores.

## ***REVISÃO BIBLIOGRÁFICA***

## Revisão Bibliográfica

### Restinga

Desde a época dos primeiros naturalistas, a restinga é reconhecida como um tipo diferente de vegetação (Martius 1858). O termo “vegetação de restinga” é considerado por Sugiyama (1998) como o conjunto de comunidades vegetais fisionomicamente distintas sob influência marinha e flúvio-marinha. No sentido ecológico, refere-se às comunidades que recebem influência marinha, com cobertura vegetal em mosaico, encontrada em praias, cordões arenosos, dunas e depressões, apresentando, de acordo com o estágio sucessional, estrato herbáceo, arbustivo e arbóreo (Scarano, 2002). Abrangem mais de 7000 km da costa brasileira (Sugiuo & Tessler 1984); influenciadas principalmente pelo nível do lençol freático (Scarano 2002) sendo encontradas formações naturalmente inundáveis e não-inundáveis pelo ciclo das marés (Pereira 2002). São geologicamente recentes (quaternário), tendo sido colonizadas por plantas das florestas tropicais vizinhas. Assim, são parte da Mata Atlântica (Silva 1999; Sugiyama 2003; Coutinho 2006, Magnano et al. 2010, IBGE 2012). Segundo Reis (2006), é difícil delimitar com precisão o que é a restinga, uma vez que é representada por um conjunto reduzido e descontínuo de manchas de vegetação.

Atualmente, o ambiente da restinga tem despertado interesse científico pelo relevante papel ecológico na preservação da morfologia costeira (Cordeiro 2005). As primeiras unidades de conservação englobando sistemas de restinga foram criadas durante as duas últimas décadas, mas seu número ainda é bastante reduzido (Lacerda & Esteves 2000). Nos primeiros anos da colonização, as espécies arbóreas de grande proporção, os mamíferos e as aves, que eram abundantes, foram largamente explorados e negociados, transformando a costa brasileira no principal local de exportação de biodiversidade por quase 100 anos (Bueno 1999). Ultimamente, após o esgotamento de boa parte desses recursos florestais, as restingas sob influência de zonas urbanas tornaram-se locais interessantes para desenvolvimento urbano e turístico (Pinto et al. 1984; Lacerda & Esteves 2000), colocando várias espécies animais e vegetais em risco de extinção.

### O ambiente de estudo

A Zona Costeira Amazônica brasileira representa cerca de 35% da costa do País, estendendo-se por mais de 2.500 km, desde a foz do Rio Oiapoque, no Amapá, até a Baía de São Marcos, no Maranhão (Isaac & Barthem 1995). As restingas do litoral amazônico brasileiro ou

equatorial não ocupam mais que 0,1% do total das tipologias vegetacionais existentes na Amazônia (Amaral et al. 2008). A Costa Norte do Brasil é dominada por macromarés e apresenta feições geomorfológicas características, com extensos depósitos de planície de maré, estuários, manguezais, baixios, pântanos salinos, dunas e praias (Souza Filho & El-Robrini 1996). Exibe características hidrodinâmicas e climatológicas únicas no Brasil e representa uma das áreas prioritárias para o reconhecimento e conservação da biodiversidade de ecossistemas costeiros (Smith & Demaster 1996).

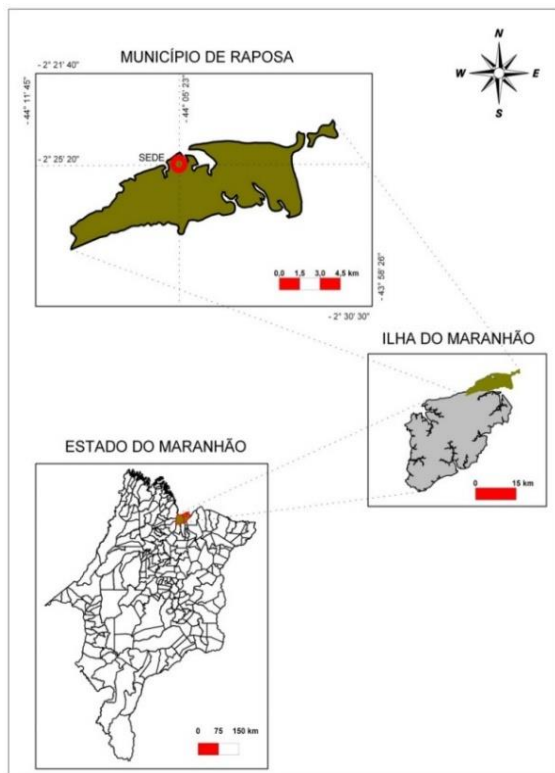
Nas áreas litorâneas do Brasil, há regiões como na área do estudo, onde acontecem alterações constantes, causadas pela grande variação das marés, fenômeno de subida e descida periódicas dos níveis marinhos e de outros corpos d'água ligados aos oceanos (Suguio 1992). Essa mudança ocorre a cada 6 horas, onde em um dia o nível das águas sobe e desce duas vezes (Pacievitch 2009). A mudança diária no nível das águas é determinada pela atração da lua e do sol, causando interferência sobre o campo gravitacional da Terra (Suguio 1992). O nível mais alto da maré é chamado de preamar e o mais baixo de baixa-mar; se o local estiver alinhado com a lua serão produzidas marés altas, caso contrário, marés baixas (Suguio 1992). A maré é chamada de semidiurna quando ocorrem duas marés altas e duas marés baixas durante o período (ciclo) de um dia lunar que corresponde a 24 horas e 50 minutos (Suguio 1992). Essa característica determina que a cada intervalo de seis horas aproximadamente, ocorre um pico de maré, seja alto ou baixo (Correia & Sovierzoski 2005). A maré de sizígia corresponde às marés com amplitudes mais altas e mais baixas em relação ao nível do mar, que ocorrem durante a lua cheia e nova respectivamente (Suguio 1992). No litoral maranhense as marés atingem seu nível mais alto nos meses de agosto e setembro, chegando a 7,2 metros de altura (Feitosa 1989). Na linha costeira do Norte do Brasil, o ciclo das marés determina a variação e a amplitude do nível do mar, isto é, a diferença que existe entre a altura máxima e a mínima das marés, ao longo de cada dia do ano.

O litoral ocidental da Ilha do Maranhão é banhado pela Baía de São Marcos e está localizada ao norte do estado do Maranhão, região nordeste do Brasil, com uma área de aproximadamente 100 quilômetros, composta pelos municípios de São Luís (ocupa a maior parte do litoral ocidental), São José de Ribamar, Paço do Lumiar e Raposa (Silva & Silva 2012).

O município litorâneo de Raposa no Estado do Maranhão está situado na região Costa Norte do Brasil (02°21' a 02°32' S e 44°00' a 44°12' O), limita-se com o município de Paço do Lumiar (sul e oeste) e o oceano atlântico (norte, leste e oeste), e tem como principal via de acesso a MA-203 (Silva 2008). A fisiografia costeira da região da Raposa é formada por extensas baixadas litorâneas com formações de praias arenosas, dunas móveis, paleodunas, manguezais, restingas,

marismas e depósitos de vasos modelados por uma extensa rede de canais, normalmente preenchidos pela preamar (Feitosa, 1989).

A ilha de Itaputiua, faz parte do município de Raposa e está localizada a leste entre as coordenadas  $2^{\circ}25'56''\text{S}$  e  $44^{\circ}3'30''\text{O}$ , ocupando uma área de 80 ha (Fig. abaixo). Especificamente, nosso estudo foi realizado nessa ilha em uma mata de restinga com solo arenoso, em uma área de  $8.000\text{ m}^2$ , abrangendo os dois ambientes: a) uma área situada na parte mais alta da ilha, onde a maré não chega e b) uma área situada na bordadura da ilha entre o manguezal e a terra firme, sujeita à inundações; onde a maré pode atingir mais de 7 metros de altura em alguns meses do ano.



Fonte: Google Map



Localização da área de estudo Iha de Itaputiua, município de Raposa-MA. Fonte: Silva 2008

### **Influência de fatores externos na morfologia das plantas**

Num ecossistema, cada ser vivo está permanentemente sujeito a fatores bióticos e fatores abióticos que exercem influência sobre aspectos fisiológicos e morfológicos dos indivíduos, bem como sobre o crescimento das populações e sua distribuição geográfica (Pereira et al. 2001).

Os fatores abióticos que podem influenciar o desenvolvimento das plantas são representados por fatores climáticos como intensidade luminosa, temperatura, vento e umidade do ar, além da disponibilidade hídrica e as características físico-químicas do solo (Cardoso & Schiavini 2002; Joly et al. 2012). A ação conjunta de fatores abióticos e bióticos que compõem um ecossistema leva a um meio heterogêneo (Hutchings et al. 2000). Nesse contexto, Ricklefs (1977) afirma que a distribuição heterogênea dos fatores ambientais determina a ocorrência e distribuição de espécies vegetais.

Para se ajustarem às condições do ambiente, as plantas podem desenvolver adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas (Dickison 2000). Assim, as respostas morfoanatômicas e fisiológicas das plantas ao meio podem indicar estratégias que permitem a continuidade do vegetal em um dado ambiente (Bóttta-Dukát 2005; Ricotta 2005; Petchey & Gaston 2006). De forma geral, todos os órgãos da planta podem responder com alterações morfológicas e/ou funcionais aos fatores ambientais; principalmente as folhas, órgãos com maior plasticidade fenotípica (Fahn 1978; Dickison 2000). Dentre os fatores abióticos que podem induzir alterações morfológicas, anatômicas e funcionais nos vegetais, destacamos o alagamento e a salinidade do solo.

Espécies vegetais tolerantes ao alagamento tendem a apresentar modificações morfoanatômicas que podem melhorar a difusão do oxigênio no corpo da planta e possibilitar uma respiração aeróbica mais equilibrada (Kozłowski 1984a). Diversas espécies tolerantes quando estão em total alagamento exibem a reorientação de suas raízes para a superfície da água ou a formação de estruturas que melhorem a difusão de oxigênio no corpo da planta (Sena-Gomes & Kozłowski 1980; Lopez & Kursar 1999; Costa et al. 2006), tais como a presença de tecidos mais frouxos em raízes, caules e folhas e a formação de lenticelas hipertrofiadas em raízes e caules, além da formação de raízes adventícias (Tsukahara & Kozłowski 1985; Medri & Correa 1985; Zook et al. 1986; Kozłowski et al. 1991; Larson et al. 1991; Joly 1994; Pimenta et al. 1998; Vasellati et al. 2001; Evans 2003; Mazzoni-Viveiros & Costa 2003; Poot et al. 2008; Xiao et al. 2009; Tanaka et al. 2011; Porto et al. 2012; Alves et al. 2013).

Espécies submetidas ao alagamento podem ainda apresentar maior número de células no xilema (Yamamoto et al. 1995) e no floema (Yamamoto & Kozłowski 1987a, b, c), menor diâmetro dos elementos de vaso (Alves et al. 2013) e maior espessura das paredes celulares (Yamamoto et al. 1987). Nas folhas, estudos demonstram que a espessura foliar, a espessura do mesófilo, a relação de parênquima paliçádico/esponjoso e a espessura da hipoderme diminuem em plantas mantidas sob alagamento (Xiao et al. 2009), ocorrendo maior desenvolvimento do aerênquima (Vasellati et al. 2001), células com paredes mais delgadas, menor espessura cuticular

(Mommer et al. 2007) e diminuição da esclerificação (Xiao et al. 2009). Plantas em solos alagados podem ainda apresentar menor investimento no acúmulo de substâncias ergásticas e na formação de estruturas secretoras (Medri et al. 2007), o que pode estar diretamente relacionado ao desempenho das plantas na proteção contra herbívoros. Além disso, a redução no crescimento de plantas submetidas ao total alagamento tem sido comumente verificada em muitas espécies vegetais (Rogge et al. 1998; Andrade et al. 1999; Mielke et al. 2003; Povh et al., 2005; Costa et al., 2006; Medri et al. 2007), o que está associado à redução no consumo de oxigênio (Kolb et al. 1998).

No Brasil, a maioria dos estudos que averiguou as respostas de plantas nativas tropicais ao alagamento do solo, foi centralizada em espécies de planícies inundáveis da Amazônia Central e de matas de galeria no sudeste (Rogge et al. 1998; Parolin 2000, 2001, 2003, 2009; Parolin et al. 2004; Costa et al. 2006; Medri et al. 2007; Batista et al. 2008; Ferreira et al. 2009; Fonseca Júnior et al. 2009). Poucos estudos foram feitos com espécies da floresta Atlântica Costeira (Scarano et al. 1997, Scarano 2002, 2006, Medina et al. 2009; Kolb & Joly 2009; Oliveira & Joly 2010).

Em relação à salinidade, a existência de sais solúveis no solo pode prejudicar expressivamente a produtividade das espécies vegetais (Chinnusamy et al. 2005; Ribeiro et al. 2007; Munns & Tester 2008). A salinidade do solo é resultante de processos naturais ligados às suas características físico-químicas ocorrendo em aproximadamente 10% da superfície terrestre (Larcher 2000; Holanda et al. 2007). O excesso de sais de sódio compromete as propriedades físicas e químicas do solo, modificando sua estrutura (Santos 1995; Meurer 2006; Martins 2007; Qadir et al. 2007; Gheyi et al. 2010). A tolerância à salinidade é um fenômeno complexo que envolve alterações morfológicas e de desenvolvimento, em estreita relação com principais processos fisiológicos e bioquímicos das plantas (Gonzalez 2000). Os diversos processos variam com a espécie, com o tempo de exposição à salinidade, a concentração do sal e as demais condições ambientais locais (Munns & Tester, 2008).

Estudos mostram que a maior concentração de sais no protoplasma ajudaria a reter água na célula, além de auxiliar na absorção de água do solo, visto que o acúmulo de sais aumentaria o potencial hídrico, facilitando o processo de difusão da água (Mauseth 1988). A interferência dos sais e a toxicidade de íons específicos ( $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$ ) nos processos fisiológicos reduzem o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Zhu, 2003, 2007; Munns & Tester 2008; Mendes 2009). Como resultado, ocorrem menor desenvolvimento de vacúolos, modificações no retículo endoplasmático, diminuição das cristas mitocondriais, fragmentação do tonoplasto e degradação do citoplasma (Mitsuya et al. 2000).

A salinidade pode ocasionar a redução do crescimento, inibição da divisão e expansão celular, desorganização celular, acúmulo de metabólitos tóxicos, inibição da fotossíntese e diminuição na aquisição de nutrientes (Flowers et al. 1985; Hasegawa & Bressan 2000). Estudos realizados por Freire et al. (2009) com *Leucena* (*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.) em solos salino e não salino, mostraram que o efeito da salinidade do solo foi mais pronunciado na parte aérea das plantas, havendo redução de 60 % de massa seca da parte aérea em comparação com as mantidas em solos não salinos.

Em plantas submetidas a condições de excesso de salinidade, é comum a ocorrência de caracteres xeromórficos como células epidérmicas espessadas, folhas anfiestomáticas, presença de parênquima aquífero desenvolvido, abundância de tecidos mecânicos e ocorrência de estruturas secretoras eliminadoras do excesso de sal (Fahn & Cuttler 1992; Naidoo et al. 1992; Boeger & Gluzezak 2006; Arruda et al. 2009; Kuster 2010). Ainda, é comum a ocorrência de maior compactação do parênquima paliçádico levando a maior espessura de lâminas foliares (Syvertsen et al. 1995; Lambers et al. 1998).

### **Ordem Sapindales**

A ordem Sapindales representa um grupo diverso e economicamente importante de eudicotiledôneas com muitas famílias de importância na alimentação, indústria farmacêutica, madeireira, moveleira e naval (Pirani 2009). O sistema APG IV (2016) reconhece nove famílias na ordem: Anacardiaceae, Burseraceae, Biebersteiniaceae, Kirkiaceae, Meliaceae, Nitrariaceae, Rutaceae, Sapindaceae e Simaroubaceae. Vários estudos contribuíram para aumentar nosso conhecimento a respeito da evolução e diversificação dentro das famílias da ordem mostrando ser monofilética (Muellner et al. 2007).

#### **A família Burseraceae Kunth.**

Estudos com materiais fósseis, recursos filogenéticos e moleculares indicam a monofilia da família Burseraceae e sua relação como grupo irmão de Anacardiaceae (Gadek et al. 1996; Savolainen et al. 2000b; Pell 2004). Anacardiaceae divergiu originando Burseraceae, porém o tempo de diversificação das famílias é diferente, enquanto as Anacardiaceae divergiu a partir do Cretáceo-Paleoceno tardio, a maior parte da diversificação de Burseraceae ocorreu no Mioceno que migrou para as regiões tropicais e subtropicais do globo terrestre em todos os continentes, exceto na Antártida (Weeks et al. 2005; Pennington et al. 2010; Becerra et al. 2012). As linhagens



de Anacardiaceae e Burseraceae representam um excelente sistema de estudo para investigar a história biogeográfica da diversificação tropical e a importância relativa de movimento e adaptação climática na evolução das angiospermas (Pennington et al. 2010). A dispersão ocorreu após vários eventos de colonização intercontinental para ambas as famílias ao longo dos últimos 100 milhões de anos (Becerra 1999; Savolainen et al. 2000 a, b; Pell 2004; Weeks 2005; Thulin 2008). As reconstruções da biogeografia usando a filogenia das Burseraceae apontam para uma origem do Hemisfério Norte, com migrações subsequentes para a África, Ásia e Trópicos do Novo Mundo (Weeks et al., 2005).

A família Burseraceae foi descrita pela primeira vez por Carl Sigismund Kunth em 1824, e publicado nos *Annales des Science Naturelles* (Paris) 2: 346. O nome Burseraceae Kunth é baseado no tipo *Bursera* Jacq. ex L., homenagem feita por Linneu ao botânico Joaquim Burser (Paula & Alves 1997). Inicialmente, Burseraceae pertencia à ordem Rutales. Entretanto, foi incluída na ordem Sapindales por Cronquist (1981) juntamente com as famílias Anacardiaceae e Julianiaceae, permanecendo até hoje na mesma ordem mesmo após estudos baseados em sequenciamentos de DNA de acordo com APG IV (2016).

Burseraceae é constituída por cerca de 21 gêneros (Khalid 1983) e aproximadamente 750 espécies (Daly et al. 2011). A família está distribuída em três tribos: Protieae (4 gêneros), Bowellieae (8 gêneros) e Canarieae (9 gêneros). Tem ampla distribuição, nas regiões dos trópicos e subtropicais dos continentes Americano, Africano, Indo-Asiático (Weeks et al. 2005). Espécies pantropicais, distribuídas desde os desertos até florestas úmidas, mas com predominância essencialmente tropical (Daly 2004). No Brasil a família está representada por 8 gêneros e cerca de 146 espécies, cinco delas consideradas raras e 20 endêmicas, vegetando nas esferas fitogeográficas da Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Daly 2012). O centro de diversidade é a Amazônia (Souza & Lorenzi 2008).

A tribo Protieae parece ter se originado na América do Sul (Weeks et al. 2005). Essa tribo tem espécies de difícil identificação levando em conta somente caracteres morfológicos devido à similaridade entre *Protium*, *Crepidospermum* e *Tetragastris* (Daly 1989; Harley & Daly 1996). Segundo Daly et al. (2012), ainda há muitos desafios para a família Burseraceae que não foram completamente esclarecidos pela filogenia molecular até o momento.

A família está representada por membros de porte arbóreo e mais raramente arbustivos, com caules revestidos por cascas lisas, o que representa uma característica sinapomórfica. Seus membros possuem folhas alternas, compostas, geralmente imparipinadas, sem estípulas; as flores são pequenas unissexuadas, agrupadas em inflorescências determinadas e axilares, nectaríferas,

polinizadas por pequenos insetos, especialmente abelhas; seus frutos são dispersos por aves e formigas (Judd et al. 2009; Oliveira 2014).

Espécies de Burseraceae são conhecidas pela produção de resina de grande importância ecológica e econômica (Langenheim 2003). A resina produzida por suas espécies é comercializada principalmente na região do Oriente Médio há milênios (Langenheim 2003; Tolera et al. 2013), tendo seu valor histórico ilustrado pelos presentes (incenso, mirra e ouro) que os reis magos entregaram ao Menino Jesus (Mateus 2:11). Nos dias atuais, a resina e os óleos essenciais produzidos por espécies da família são amplamente utilizados em cerimônias religiosas e na produção de fármacos e cosméticos (Lemenih & Teketay 2003; Souza et al. 2016) e representam a principal fonte de renda para famílias rurais em países como a Etiópia (Lemenih et al. 2007; Dejene et al. 2012).

Uma das adaptações mais distintas é a variedade química da família Burseraceae, produzindo de óleos essenciais e biflavonóides (Judd et al. 2009). Devido à produção de secreção rica em terpenos, espécies de Burseraceae são exploradas para a fabricação de repelentes de insetos, cosméticos, medicamentos, acendedores de fogo, além de seu exsudato ser empregado na calafetagem de embarcações e em cerimônias religiosas. Estudos científicos comprovaram as propriedades analgésica, anti-inflamatória, acaricida, antimalárica, gastroprotetiva, hepatoprotetiva e antitumoral da resina de algumas espécies (Susunaga 1996; Siani et al. 1999; Otuki et al. 2005; Rudiger et al. 2007; Rudiger 2012).

O gênero *Protium* Burm, f. é o principal gênero sul-americano de Burseraceae com aproximadamente 150 espécies (Marques et al. 2010). É o maior representante da família com mais de 80% das espécies (Siqueira 1991). É também o mais heterogêneo da tribo Protieae (Daly 1989; Harley & Daly 1996). No Brasil *Protium* é o gênero mais amplamente distribuído, com cerca de 68 espécies (Daly 2015).

### ***Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand.**

*Protium heptaphyllum* possui grande inconsistência morfológica resultando em muitas subespécies e variedades (Pirani 1987; Daly 2015). A identificação intraespecífica do táxon é bastante difícil (Daly 1987; Pirani 1987). Trata-se de uma espécie arbórea conhecida popularmente por diversos nomes, entre eles amescla, almecega, sendo o nome mais comum breu-branco (Alves 1997). Originária das Antilhas, *P. heptaphyllum* ocorre na América do Sul (Argentina, Venezuela, Suriname, Paraguai, Colômbia, Guiana Francesa) e no Panamá (Ferrão 2001, Vieira-Júnior 2005;

Citó et al. 2006). No Brasil ocorre na região amazônica e nos Estados do Acre, Amazonas, Amapá, Pará, Rondônia, Roraima, Tocantins, Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Pernambuco, Sergipe, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (Matos 1997; Maia et al. 2001; Bandeira et al. 2002; Citó et al. 2006). Ocorre em formações vegetacionais de floresta pluvial e estacional, savanas, restingas, florestas ripárias, matas de terra firme, além de áreas com solos inundáveis, secos ou úmidos, argilosos ou arenosos (Santos et al. 2015), pela sua ocorrência em diferentes ecossistemas a espécie apresenta plasticidade de caracteres morfológicos e/ou fisiológicos. Dessa forma tem potencial ecológico e ornamental, é bastante explorada na arborização urbana e rural e no reflorestamento de áreas degradadas, principalmente ao longo de rios (Lorenzi 1992).

A árvore do breu branco, produz uma resina muito aromática, que é coletada e utilizada como incenso em cerimônias religiosas (Funch et al. 2004). Devido à grande produção de resina, a espécie vem sendo explorada para fins comerciais, industriais e farmacêuticos (Bandeira et al. 2006; Pontes et al. 2007b; Rudiger et al. 2007; Rao et al. 2007; Amaral et al. 2009; Marques et al. 2010; Forte 2012). A resina de *P. heptaphyllum*, apresenta elevado percentual de compostos químicos voláteis e um grande número de terpenóides. Diversos estudos utilizando óleos essenciais da resina produzida em folhas, caules e frutos de *P. heptaphyllum* foram realizados. Os constituintes mais abundantes de sua secreção são fenilpropanóides (Pernet 1972), monoterpênos (Gottlieb et al. 1981; Siani et al. 1999), lignanas (Siqueira et al. 1995; Siani et al. 1998) e triterpênos (Maia et al. 2000; Susunaga et al. 2001). Nas folhas e caule, os principais constituintes voláteis identificados foram  $\beta$ - elemeno (22,09%), terpinoleno (15,45%) e  $\beta$ -cariofileno (11,11%); na fração não volátil da resina foram obtidos terpinoleno (21,8%), e p-cimeno (11,0%) (Zoghbi et al. 1995). Constituintes triterpênicos, dentre os quais 46 maniladiol, breína,  $\alpha$  e  $\beta$  amirinas, foram isolados da resina desta espécie (Maia et al. 2000). Almeida et al. (2002) desenvolveu estudos em caule, casca e folhas e relataram a presença de lupeol, sitosterol, stigmaterol, propacina e cleomiscosina A, uma cumarina isolada pela primeira vez, em espécies da família Burseraceae, fato relevante para o estabelecimento de marcador quimiotaxonômico.

Estudos farmacológicos utilizando a resina produzida por *P. heptaphyllum* vem demonstrando sua ação antitumoral, gastroprotetora, antinociceptiva, anti-inflamatória, hepatoprotetora, analgésica, anti-ulcerogênica, antimicótica, antioxidante, anti-obesidade, fotoquimioprotetora e anti-hiperglicemia (Siani et al. 1999a, 1999b; Bandeira et al. 2002; Oliveira et al. 2005; Araújo et al. 2011; Araújo 2012; Forte 2012; Santos et al. 2012; Carvalho et al. 2015; Mobin et al. 2016). O óleo essencial das folhas e frutos inibe a formação do flagelo (forma

infectante) do parasita de *Schistosoma mansoni* (Susunaga 1996). Pontes et al. (2007b) mostraram sua atividade acaricida contra o ácaro rajado (*Tetranychus urticae*). Rudiger et al. (2007) isolaram vários constituintes químicos da secreção produzida no caule com ação cercaricida. Popularmente, a secreção de *P. heptaphyllum* é empregada para o tratamento de várias enfermidades. Um exemplo é a comum utilização da resina na desobstrução de vias aéreas em situações de resfriados pelos povos Kubeos da Amazônia (Schultes & Raffauf 1990).

Além de servir como fonte de recursos para a indústria farmacêutica, a resina de *P. heptaphyllum* é fonte de matéria-prima utilizada para diversos fins. O exsudato branco-amarelado que sai das incisões feitas na casca endurece em contato com ar endurece (Corrêa 1984; Newall et al. 1996; Soares 2000) e, quando queimado, exala forte odor aromático (Revilla 2001). É comum o uso da resina de *P. heptaphyllum* em substituição ao incenso em atos religiosos da igreja católica (Lorenzi & Matos 2002; Funch et al. 2004). Misturada com a casca e as folhas, a secreção é usada como desinfetante, além de ser bastante utilizada pela população como repelente de insetos (Revilla 2002a; Bandeira et al. 2003). Na região amazônica os índios Tanimuka, costumam queimar a resina de *P. heptaphyllum* num tubo longo confeccionado com a fibra retirada da casca de uma planta chamada arumã (*Ischnosiphon* sp.), onde a fumaça aromática é soprada na coca em pó para deixá-la com aroma do breu (Shultes 1981; Nakazono 2000). Os índios xamãs misturam resina de *P. heptaphyllum* ao tabaco, não só para dar sabor ao fumo, mas também para desenvolver uma voz diferente, com tom baixo, rouca, gutural, cobrindo as cordas vocais e tornando “a voz mais apropriada para lidar com o sobrenatural” (Wilberg 1991; Toller & Dodd 1993).

Ainda, a resina de *P. heptaphyllum* é usada para defumação e iluminação de casas e também em malocas dos índios Waiwai. Para os indígenas, a resina apresenta propriedades místicas. Quando está trovejando, é usada para defumar o ambiente como proteção contra os temporais (Amorozo & Gély 1988; Ribeiro 1988; Susunaga 1996).

O papel ecológico da secreção produzida por *P. heptaphyllum*, devido sua composição rica em terpenos, é bastante importante. A função do sistema secretor dessa espécie na defesa das plantas contra herbivoria é bem conhecido (Bowers et al. 2001; Langenheim 2003). Estudos sugerem uma relação entre a produção da secreção e a presença da larva de um besouro da família Curculionidae que permanece na árvore de *Protium* até a fase adulta e estimula a produção da resina (Langenheim 1969; Susunaga 1996; Plowden 2001).

### **Espaços secretores de resina**

Segundo o conceito atual de secreção em plantas, esse é um processo que envolve a síntese, o acúmulo e/ou a liberação de substâncias específicas para fora da célula secretora ou para a superfície do corpo vegetal (Castro & Machado 2006). As células especializadas no processo de secreção podem ocorrer isoladas ou formando estruturas secretoras multicelulares, com ocorrência interna ou na superfície do corpo vegetal (Evert 2006).

Cavidades e canais, genericamente denominados espaços secretores, são estruturas secretoras internas constituídas por um epitélio de células secretoras e um lume onde a secreção liberada se acumula (Fahn 1979). Cavidades secretoras possuem como característica o lume esférico ou ovoide em corte longitudinal, enquanto os canais mostram-se alongados e com lume estreito quando vistos em secções longitudinais (Fahn 1979; Evert 2006). Podem ocorrer em órgãos vegetativos e reprodutivos e são responsáveis pela síntese de substâncias com composição química diversa (Fahn 1979).

Espaços secretores de resina têm sido descritos em espécies de diversas famílias de gimnospermas e angiospermas, tais como Pinnaceae, Anacardiaceae, Leguminosae, Dipterocarpaceae, dentre outras (Fahn 1979; Evert 2006). Em Burseraceae, a presença de espaços secretores é conhecida devido à produção de resinas amplamente utilizada pela indústria de fármacos, cosméticos, repelentes, incensos, dentre outros (Langenheim 2003). Em *Commiphora mukul*, Setia et al. (1977) mostraram a presença de canais de resina associados ao floema caulinar, os quais se desenvolvem de modo esquizógeno. A presença de canais de resina também foi descrita na casca e no lenho caulinar de *Boswellia papyrifera*, onde canais secretores adjacentes são conectados por um processo de anastomose (Tolera et al. 2012). Estudos referem-se à ocorrência de canais secretores de resina no floema de espécies de *Protium* (Metcalf & Chalk 1950; Silva 2012). Referente à *P. heptaphyllum*, Bieras & Sajo (2009) relatam a ocorrência de cavidades secretoras nas folhas. Entretanto, apesar da importância da espécie na produção de resina com grande importância comercial, medicinal e ecológica, estudos detalhados sobre a distribuição e morfologia das estruturas secretoras em *P. heptaphyllum* estão faltando.

Apesar da existência de uma predisposição genética para o desenvolvimento dos espaços secretores em espécies vegetais, fatores ambientais podem influenciar na formação, distribuição e nos aspectos morfológicos dessas glândulas, além da quantidade e da composição química da secreção produzida por elas (Langenheim 2003; Rosner & Hanrup 2004; Moreira et al. 2008; Rodrigues et al. 2014). Tem sido observado que diversos fatores como intensidade luminosa, temperatura, ataque de herbívoros e patógenos, altitude, ferimentos artificiais, disponibilidade

hídrica e de nutrientes, dentre outros, podem afetar número de espaços secretores e o tamanho do lume em espécies de diversas famílias (Sheue et al. 2003; Eyles et al. 2004; Rosner & Hanrup 2004; Dünisch & Bass 2006; Medri et al. 2007; Moreira et al. 2008; Rodrigues et al. 2014). Nesse contexto, Medri et al. (2007) observaram menor número e diâmetro de canais resiníferos no eixo vegetativo de indivíduos de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) submetidas ao alagamento. Contrariamente, Yamamoto et al. (1987) demonstraram a formação de maior número de canais de resina no xilema secundário em plântulas de *Pinus halepensis* Mill, mantidas sob alagamento, o que foi atribuído ao estímulo cambial provocado pelo aumento nas concentrações de etileno. Ainda, em *Pinus densiflora* Siebold & Zucc, Yamamoto & Kozlowski (1987) não observaram influência significativa do alagamento na formação de canais de resina no xilema. Para espécies de Burseraceae, não foram encontrados estudos sobre a influência de fatores exógenos no desenvolvimento do sistema secretor.

### **Relação entre aspectos estruturais das plantas e herbivoria**

O papel do sistema secretor na defesa das plantas contra herbivoria é bem conhecido (Harbone 1993; Langenheim 2003). A secreção produzida por estruturas secretoras externas, como tricomas glandulares, ou internas, como idioblastos, canais e cavidades secretores, pode apresentar função deterrente contra herbívoros garantindo a proteção de órgãos vegetativos e reprodutivos contra predadores (Langenheim 2003). Dentre as diversas categorias de substâncias produzidas pelas estruturas secretoras, os fenólicos e os terpenos, como os óleos essenciais e as resinas, estão entre os principais exsudatos responsáveis pela proteção da planta contra a herbivoria (Harbone 1993; Langenheim 2003).

Além dos aspectos morfológicos e funcionais do sistema secretor, outras características estruturais dos órgãos vegetais podem influenciar fortemente a distribuição dos herbívoros (Peeters 2002). Características como a espessura da epiderme, número de camadas celulares no mesófilo foliar, desenvolvimento de tecidos esclerenquimáticos, presença de hipoderme, ocorrência de cristais de cálcio, dentre outros, podem constituir um obstáculo para o ataque de herbívoros (Edwards & Wratten 1981; Wei et al. 2000; Peeters 2002). Uma vez que tais traços morfológicos podem variar de acordo com as condições ambientais às quais as plantas estão expostas, a susceptibilidade ao ataque de herbívoros também pode ser alterada. Assim, é evidente que uma ampla gama de aspectos morfológicos, fisiológicos e químicos que estão presentes nos vegetais podem representar adaptações que limitam a herbivoria (Whitfeld et al. 2012).

## ***CAPÍTULOS***

Conforme estabelecido pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do IBB, UNESP, os resultados obtidos durante a execução do Projeto de Doutorado foram reunidos em dois artigos científicos para publicação, os quais são apresentados abaixo.

**Artigo I:** Anatomia do eixo vegetativo aéreo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae) e relações ecológicas em ambientes alagáveis e não alagáveis da restinga pré-amazônica

**Artigo II:** Ontogênese, morfologia e histoquímica do sistema secretor interno no eixo vegetativo aéreo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae)



# ***CAPÍTULO I***

**Anatomia do eixo vegetativo aéreo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand  
(Burseraceae) e relações ecológicas em ambientes alagáveis e não alagáveis da restinga  
pré-amazônica**

**Resumo** – *Protium heptaphyllum* é uma espécie arbórea de Burseraceae conhecida pela produção de resina. Na restinga maranhense, populações de *P. heptaphyllum* ocorrem em regiões sujeitas ao alagamento provocado pelo ciclo das marés e em áreas não alagáveis. Nosso objetivo foi investigar se a tolerância ao alagamento em *P. heptaphyllum* está associada com diferenças anatômicas no eixo vegetativo aéreo e se tais variações estruturais podem influenciar na herbivoria foliar. Amostras de folhas e caules foram processadas segundo técnicas usuais em anatomia vegetal. Análises anatômicas quantitativas foram realizadas ao microscópio de luz e os resultados foram submetidos ao teste T-student. As porcentagens das áreas foliares consumidas foram estimadas com auxílio de programa de edição de imagens e comparadas utilizando ANOVA. As folhas de *P. heptaphyllum* são hipostomáticas, heterobáricas, mesófilo dorsiventral; o sistema vascular na nervura principal é envolto por uma calota de fibras lignificadas. No caule em estrutura primária, cristais de oxalato de cálcio e esclereídes são abundantes no córtex externo; uma bainha de fibras gelatinosas delimita externamente o cilindro vascular. No caule em estrutura secundária, a periderme apresenta lenticelas de tamanhos variados; o floema é desenvolvido e apresenta abundância de esclereídes em sua porção mais externa; o xilema secundário apresenta elementos de vasos com tilos e é rico em fibras gelatinosas. Indivíduos do ambiente alagável apresentaram maior área ocupada pelos espaços intercelulares no parênquima lacunoso foliar, maior porcentagem de vasos agrupados no xilema secundário caulinar e sistema secretor mais desenvolvido em folhas e caule em estrutura primária e secundária. O grau de herbivoria das plantas foi similar ao ambiente não-alagável. Nossos dados mostram que a tolerância ao alagamento em *P. heptaphyllum* está associada com diferenças em poucos caracteres anatômicos que já parecem ser suficientes para permitir sua permanência em ambientes com solo alagado.

**Palavras-chave:** alagamento; amescla; anatomia; caule; folha; herbivoria; restinga.

## Introdução

A restinga compreende um conjunto de fisionomias vegetacionais encontradas sobre solos arenosos nas planícies costeiras genericamente denominadas planícies litorâneas (Suguió 2003). A vegetação reflete a influência das características do ambiente como solos instáveis, alta salinidade, temperaturas extremas, ventos fortes e intensa luminosidade (Waechter 1985; Souza 2004; Rocha et al. 2004). Nesse tipo de ambiente, as espécies vegetais que ficam próximas às bordas da ilha estão sujeitas ao ciclo das marés, mantendo porções de seus corpos submersos em situações de cheia pelas marés; por outro lado, espécies localizadas em regiões mais altas da ilha, não recebem diretamente a influência do alagamento provocado pela maré, mas estão sujeitas a condições ambientais severas, como alta intensidade luminosa e o estresse provocado pelos aerossóis salinos (Scarano 2002, 2009).

A alta salinidade no ambiente costeiro pode induzir alterações morfológicas e fisiológicas nas espécies vegetais, tais como redução do crescimento, inibição da divisão e expansão celular, espessamento de paredes celulares e desenvolvimento de parênquima aquífero (Flowers et al. 1985; Hasegawa & Bressan 2000; Martins et al. 2008). Da mesma forma, o alagamento do solo, mesmo que transitório, pode desencadear uma série de respostas morfoanatômicas em espécies vegetais. Estudos têm demonstrado que plantas em situação de alagamento apresentam maior desenvolvimento de aerênquima (Pimenta et al. 1996), formação de raízes adventícias e lenticelas hipertrofiadas (Sena-Gomes & Kozłowski 1988; Armstrong et al. 1994; Medri et al. 2002), além da formação de folhas mais espessas com mesófilo mais desenvolvido (Batista et al. 2008) e do menor diâmetro dos elementos de vaso no caule (Kolb et al. 1998).

Os efeitos do alagamento sobre a composição de espécies de artrópodes na comunidade têm sido claramente evidenciados quando ambientes alagáveis e não alagáveis são comparados (Elder 2006). Estes artrópodes são comumente predadores de insetos herbívoros em florestas ripárias inundáveis e, portanto, o alagamento pode ter impactos indiretos, em densidades variáveis, sobre a herbivoria das plantas da comunidade (Rand 2002, Lenssen & de Kroon 2005, Elder 2006). Espera-se que a herbivoria tenha um impacto mais negativo sobre o desempenho das plantas quando fatores abióticos limitam a capacidade da planta de compensar as perdas causadas pelos herbívoros (Crawley 1997). Este efeito poderia ser intensificado no caso de plantas em solos alagados apresentarem menor investimento no acúmulo de substâncias ergásticas e na formação de estruturas secretoras (Medri et al. 2007), o que poderia estar diretamente relacionado ao desempenho das plantas na proteção contra herbívoros.

Espécies de Burseraceae representam uma parte importante da estrutura e diversidade de florestas dos trópicos, constituindo de 10 a 14% das árvores em florestas tropicais de planície (Lee et al. 2002; Daly et al. 2012). A família caracteriza-se por apresentar um grande número de espécies congêneres em áreas delimitadas (Fine et al. 2005; Daly et al. 2012), como por exemplo, em áreas da restinga no norte e nordeste do Brasil.

Dentre os membros de Burseraceae, o gênero *Protium* é o de maior representatividade com 150 espécies tropicais (Marques et al. 2010) e 9 neotropicais (Daly 1991; Rankin-de-Mérona et al 1992; Daly 2011). *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand, espécie arbórea popularmente conhecida como amescla, almecega ou breu-branco (Corrêa 1984), é importante produtora de resina utilizada na fabricação de vernizes, cosméticos e medicamentos com função analgésica, cicatrizante e expectorante (Maia et al. 2001). Apresenta ampla distribuição no Brasil, ocorrendo em ambientes de floresta semidecídua, cerrado, restingas e matas ciliares; em áreas com solos inundáveis, argilosos ou arenosos, secos ou úmidos (Maia et al. 2001; Ferrão 2001; Bandeira et al. 2002; Citó et al. 2006; Souza & Lorenzi 2008). No Estado do Maranhão, populações de *P. heptaphyllum* ocorrem em áreas da restinga, em porções mais altas não-alagáveis e em ambiente naturalmente alagável pelo pulso das marés na transição com mangue (observações pessoais). Nosso objetivo foi investigar se a tolerância ao alagamento em *P. heptaphyllum* está associada com diferenças anatômicas no eixo vegetativo aéreo e se tais variações estruturais podem influenciar na herbivoria foliar.

## Material e métodos

### *Área de estudo*

As populações de *P. heptaphyllum* estudadas estão localizadas na Ilha de Itaputiua, município da Raposa, região metropolitana de São Luís, mesorregião do norte do Estado do Maranhão, Brasil. A ilha ocupa uma área de 80 ha e situa-se entre as coordenadas 2°25'56"S e 44°3'30"O, sendo o clima caracterizado como Aw - clima tropical com estação seca (situando-se entre os padrões equatoriais e tropicais) segundo Köppen (1948). Apresenta temperaturas elevadas o ano todo (18°C a 28°C), com dois períodos estacionais definidos: um chuvoso (janeiro a junho) e o outro de estiagem (julho a dezembro), sendo a precipitação anual média de cerca de 2.100 mm (INMET 2007).

O Maranhão possui o segundo maior litoral do Brasil, com 640 km de costa (Almeida et al. 2006). As áreas de coleta fazem parte de uma mata de restinga que se encontra entre o

mangue e a terra firme. As áreas de coletas foram caracterizadas em duas unidades de paisagens com área de aproximadamente 4.000 m<sup>2</sup> cada, conforme descrição a seguir:

**a) Ambiente alagável** (Fig. 1A-B): ambiente transicional situado em topografia mais baixa (10m acima do nível do mar) margeada por vegetação de mangue, com predominância aparente de espécies como *Conocarpus erectus* L. e *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechman. Nos horários que a maré atinge a preamar, o nível da água chega até a porção basal do caule dos indivíduos de *P. heptaphyllum*, pelo menos, duas vezes ao dia, por cerca de 4 horas. Durante as grandes marés de sizígia, que podem chegar a pouco mais de sete metros de variação, na preamar o nível da água chega a atingir 15-20 cm à altura dos troncos dos indivíduos de *P. heptaphyllum* situados na linha de bordadura.

**b) Ambiente não alagável** (Fig. 1C-D): ambiente situado na parte mais alta da ilha (17m acima do nível do mar), distante aproximadamente 60 metros do ambiente alagável. O solo é arenoso com maior quantidade aparente de serapilheira em relação ao ambiente alagável. Nessa condição, os indivíduos de *P. heptaphyllum* ocupam o estrato dominante juntamente com outras espécies arbóreas. Embora nesse ambiente as plantas não estejam sujeitas ao alagamento, sofrem o efeito dos aerossóis marinhos (vento vindo do mar para o continente trazendo sal).

### **Registro das variáveis ambientais**

**a) Salinidade da água intersticial** - a coleta de água foi realizada em dois pontos, apenas na área alagável, para verificação da salinidade da água intersticial: ponto 1, na baixa-mar (nível mais baixo da maré) (44° 05' 23,1" O e 02° 26' 50,1" S), ponto 2, na preamar (nível mais alto da maré) (44° 05' 22,6" O e 02° 26' 51,3" S) e próximos ao ambiente de coleta do material botânico, onde ocorre o alagamento, e onde domina a vegetação de mangue vermelho (*Rizophora mangle* L.), espécie característica das áreas sob influência direta das marés. As amostras foram acondicionadas em frascos plásticos e conduzidas ao Laboratório do Departamento de Oceanografia e Limnologia da Universidade Federal do Maranhão, para determinação da concentração de salinidade com auxílio de refratômetro (marca Edutec, modelo. EEQ-9001).

**b) Umidade e temperatura do ar:** com auxílio de um Termo-Higrômetro (marca Minipa, modelo MT – 240), foram mensuradas as variáveis de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) nos dois ambientes estudados. As medições foram realizadas em dez pontos (n=10) em cada ambiente, às 13 horas, em dois dias consecutivos.

c) **Luminosidade:** medições da intensidade luminosa nos dois ambientes foram realizadas com auxílio de um luxímetro digital (marca ICEL, modelo LD-511). As medições foram realizadas em dez pontos (n=10) em cada ambiente, às 13 horas, em dois dias consecutivos. O equipamento para medição foi posicionado nas proximidades dos ramos foliares coletados para estudos anatômicos e herbivoria.

d) **Análise de solo:** Amostras de solo foram coletadas nas proximidades de cada um dos indivíduos estudados (n=20 amostras), nos dois ambientes, distante aproximadamente 1m de seu tronco e a 20 cm de profundidade do solo, utilizando um trado. As análises física e química do solo foram realizadas no Laboratório de Física de Solos da Universidade Estadual do Maranhão, seguindo a metodologia do Manual de Métodos de Análise de Solo da Embrapa (2011).

### ***Material vegetal***

Em cada ambiente estudado, foram marcados dez indivíduos adultos (n= 10) de *P. heptaphyllum* para estudos morfológicos e anatômicos.

Para estudos anatômicos, foram coletadas 10 folhas completamente expandidas e não senescentes localizadas no quarto nó caulinar de ramos localizados na porção basal e periférica da copa de cada indivíduo. Amostras de caule com cerca de 4 cm de diâmetro e amostras de caule em estrutura primária situadas a 0,5 cm abaixo do ápice foram coletadas de ramos situados na porção basal e periférica da copa.

Para quantificação do grau de herbivoria foliar, de cada indivíduo foram coletados ramos caulinares localizados na porção basal e periférica da copa, em quatro direções correspondentes aos pontos cardeais Norte, Sul, Leste e Oeste. Foram amostrados 10 folíolos em cada direção, sendo 40 folíolos por indivíduo.

Vouchers foram depositados no Herbário Irina Delanova Gemtchújnicov (BOTU) sob os números 30230; 30231 e 30232 (indivíduos que estavam reprodutivos). A identificação foi confirmada pelo Dr. Douglas Daly (New York Botanical Garden, USA), especialista na família.

### ***Análises morfométricas***

A altura das árvores nos dois ambientes foi calculada por estimativa visual. A circunferência do caule à altura do peito (CAP  $\geq$  10 cm) foi medida com auxílio de fita métrica.

Ramos caulinares situados na porção mais basal da copa foram coletados e seu diâmetro mensurado com auxílio de paquímetro.

De cada indivíduo, foram coletadas 30 folhas localizadas em ramos situados na porção basal externa da copa. O comprimento e a largura das folhas foram mensurados com auxílio de régua.

### *Estudos microscópicos*

Para estudos anatômicos foram coletadas 10 folhas completamente expandidas e não senescentes localizadas no quarto nó caulinar de ramos localizados na porção basal e periférica da copa de cada indivíduo. Amostras de caule com cerca de 4 cm de diâmetro e amostras de caule em estrutura primária situadas a 0,5 cm abaixo do ápice foram coletadas de ramos situados na porção basal e periférica da copa.

No Laboratório de Pesquisa de Anatomia Vegetal (LPAV) do Departamento de Botânica da Unesp-Botucatu as amostras foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940). Parte das amostras de folha e caule em estrutura primária foi seccionada à mão com auxílio de lâminas de barbear; os cortes obtidos foram corados com Safrablau (Bukatsch 1972) e montados em gelatina glicerinada. Para a confecção de lâminas permanentes, o material foi desidratado em série etílica e incluído em resina metacrilato (Gerrits 1991); a seguir, foi seccionado nos planos transversal e longitudinal em micrótomo rotativo. Os cortes (5 µm de espessura) foram corados com azul de toluidina 0,05% pH 4,7 (O'Brien et al. 1964) e montados em resina sintética (Gerlach 1969).

Parte das amostras de caule em estrutura secundária foi seccionada em micrótomo de deslize. As seções transversais e longitudinais radiais e tangenciais (12 µm de espessura) obtidas foram coradas com Safrablau (Bukatsch 1972) e montadas em resina sintética. Outra parte dessas amostras foi desidratada em série etílica e incluída em polietileno glicol (PEG) (Barbosa et al. 2010, adaptado), seccionada em micrótomo de deslize e corada com Safrablau (Bukatsch 1972). Lâminas semipermanentes foram montadas com gelatina-glicerinada.

Fragments do caule em estrutura secundária foram submetidos ao processo de maceração. Amostras de lenho foram imersas em mistura água oxigenada (30 vol.) e ácido acético glacial (1:1) e mantidas em estufa a 60°C por 24 horas. A seguir, o material foi lavado em água corrente e corado com solução aquosa de Safranina 1%. Lâminas temporárias foram montadas com glicerina (Franklin 1945, adaptado).

O laminário foi analisado ao microscópio de luz Olympus BX 41 e os resultados relevantes foram documentados com auxílio de câmera digital acoplada ao fotomicroscópio.

### *Análises anatômicas quantitativas*

Em secções transversais da região mediana do limbo foliar foram mensurados: espessura foliar, espessura da epiderme (nas faces abaxial e adaxial), espessura do mesofilo, espessura do parênquima paliçádico e lacunoso, área ocupada pelos espaços intercelulares no mesofilo (em área de 2 mm<sup>2</sup>), espessura da calota de fibras perivasculares, espessura das paredes das fibras perivasculares, número dos espaços secretores na nervura principal e área do lume dos espaços secretores na nervura principal. O cálculo da densidade estomática foi realizado em impressões paradérmicas (em área de 3 mm<sup>2</sup>).

Em secções transversais do caule em estrutura primária foram mensurados: diâmetro do órgão, espessura do córtex, (em área de 2 mm<sup>2</sup>), área da medula, área do caule, área do córtex, razão cilindro vascular/córtex, e número e área do lume dos espaços secretores.

Para porções caulinares em crescimento secundário, foram mensurados nas secções transversais: proporção casca/lenho, diâmetro dos elementos de vaso, diâmetro do lume das fibras, espessura das paredes das fibras, número de raios, número de vasos solitários e agrupados, largura das esclereides, densidade dos espaços secretores, área do lume dos espaços secretores e densidade de idioblastos (em área de 2 mm<sup>2</sup>). Em material obtido a partir da dissociação de tecidos, foram mensurados o comprimento das fibras e o comprimento dos elementos de vasos.

As análises anatômicas quantitativas foram realizadas ao microscópio de luz Olympus BX 41 com auxílio do Cell B -Imaging Software for Life Science Microscopy.

A densidade de lenticelas foi analisada em área de 1 cm<sup>2</sup> dos ramos caulinares sob estereomicroscópio Leica® M205C com auxílio do software LAS.

Os dados quantitativos com distribuição normal foram submetidos ao teste T-Student ( $p < 0,05$ ). A normalidade foi testada utilizando o Teste Shapiro-Wilk. Os dados de solos foram submetidos a transformação logarítmica (para torna-los paramétricos) e submetidos ao teste T-Student,  $p < 0,05$ .



### ***Porcentagem de herbivoria***

Os folíolos coletados foram dispostos sobre papel milimetrado e fotografados com câmera digital. As porcentagens das áreas foliares consumidas foram estimadas com auxílio de programa de edição de imagem (Photoshop 10.0). Para investigar se a posição na copa (pontos cardeais) e o tipo de ambiente (alagável e não alagável) influenciam o grau de herbivoria, fizemos comparação entre os dois ambientes utilizando ANOVA de dois fatores, em que os efeitos da posição na copa e do ambiente foram testados como variáveis explanatórias e a porcentagem de área foliar consumida, como variável resposta.

## **Resultados**

### ***Características da área de estudo***

#### ***a) Salinidade da água intersticial***

O resultado das análises de água da maré no ambiente alagável mostrou variação de salinidade da água intersticial de 34-37 g/l na baixa-mar (nível mais baixo da maré) e de 29-34 g/l na preamar (nível mais alto da maré) para o ambiente alagável.

#### ***b) Características microclimáticas***

No que se refere às características microclimáticas, as condições de luminosidade, temperatura e umidade às quais os indivíduos estão expostos são bastante semelhantes nos dois ambientes, não havendo diferenças significativas (Tab. 1).

#### ***c) Análises de solo***

O solo nos dois ambientes caracteriza-se como de textura arenosa com maior proporção de areia fina. A acidez dos solos é elevada, longe do pH ótimo para disponibilização da maior parte dos nutrientes existentes. A saturação das bases revelou um solo distrófico, ou seja, pobre em nutrientes, em ambos os ambientes. Embora, de forma geral, os solos nos dois ambientes sejam pobres em termos nutricionais, observa-se fertilidade discretamente maior no solo do ambiente alagável. Maior concentração de sódio foi registrada no solo do ambiente não-alagável (Anexos).

### ***Morfometria do eixo vegetativo dos indivíduos***

A altura média dos indivíduos e a circunferência caulinar à altura do peito foram semelhantes entre indivíduos do ambiente alagável e do ambiente não-alagável. No que se refere às folhas, indivíduos do ambiente alagável mostraram folhas e folíolos com maior comprimento com relação às folhas de indivíduos do ambiente não-alagável; entretanto, a largura dos folíolos foi semelhante nos dois ambientes (Tab. 3).

### ***Caracterização anatômica do limbo foliar***

Em vista frontal, a epiderme dos folíolos de indivíduos dos dois ambientes exibe células ordinárias com paredes anticlinais sinuosas, principalmente na face adaxial (Fig. 2A). As folhas são hipoestomáticas (Fig. 2B-C) e os estômatos estão localizados no mesmo nível das células epidérmicas comuns, tanto em ambiente alagável como no ambiente não-alagável. Em ambas as faces do limbo foliar, a epiderme é constituída por uma única camada de células com paredes moderadamente espessas em indivíduos dos dois ambientes (Fig. 2C, D); na face adaxial do limbo, as células epidérmicas apresentaram-se mais volumosas e com formato variando entre quadradas e retangulares, enquanto que na face abaxial do limbo as células epidérmicas apresentam menor volume e formato mais retangular (Fig. 2C, D).

O mesofilo é dorsiventral e constituído por uma camada de células de parênquima paliçádico com arranjo compacto e 3 a 5 camadas de parênquima lacunoso (Fig. 2C, D). Feixes vasculares colaterais estão imersos no mesofilo (Fig. 2D). Uma bainha de células lignificadas envolve os feixes vasculares e se estende até a epiderme em ambas as faces do limbo foliar (Fig. 2D).

Na região da nervura principal das folhas de indivíduos dos dois ambientes, as células epidérmicas da face adaxial apresentam formato variando de colunar à retangular (Fig. 2E, G) enquanto que na face abaxial as células apresentam formato papiliforme (Fig. 2F). Logo abaixo da epiderme, observam-se duas a três camadas de células com paredes lignificadas e, a seguir, três a quatro camadas de células parenquimáticas (Fig. 2F, G). O sistema vascular é constituído por cinco a seis feixes vasculares colaterais separados por parênquima e organizados em formato elipsóide (Fig. 2E). Uma calota contínua formada por cinco a seis camadas de fibras com paredes lignificadas envolve externamente os feixes vasculares (Fig. 2E-G). Compostos fenólicos se acumulam nas células epidérmicas e nas células parenquimáticas localizadas no córtex, nas proximidades dos feixes vasculares e imersas no floema e xilema (Fig. 2F-H).

Células parenquimáticas contendo cristais prismáticos de oxalato de cálcio foram observadas no córtex e no parênquima próximo aos feixes vasculares (2H).

Espaços secretores de resina constituídos por epitélio secretor unisseriado e lume amplo foram observados no floema dos feixes vasculares imersos no mesofilo (Fig. 2D, detalhe) e da nervura principal (Fig. 2E-H). Na nervura principal, os espaços secretores são bastante volumosos (Fig. 2H).

Das diversas características anatômicas avaliadas em folhas de indivíduos provenientes do ambiente alagável e não alagável, diferenças significativas foram observadas com relação ao desenvolvimento do sistema secretor e dos espaços intercelulares no mesofilo. Indivíduos provenientes do ambiente alagável mostraram maior área ocupada por espaços intercelulares no mesofilo, além de espaços secretores mais numerosos e com lume mais amplo (Tab. 4) em comparação com indivíduos de área não-alagável (Tab. 4).

#### ***Caracterização anatômica do caule em crescimento primário***

As características anatômicas do caule em crescimento primário foram semelhantes entre indivíduos de ambiente alagável e não-alagável. Em secção transversal, o caule proveniente de indivíduos dos dois ambientes apresenta contorno irregular (Fig. 3A), sendo constituído por epiderme unisseriada, córtex reduzido, sistema vascular periférico e medula parenquimática ampla (Fig. 3A-B).

A epiderme é constituída por células com formato papiliforme a ovalado recobertas por cutícula moderadamente espessa (Fig. 3C). Tricomas tectores alongados e unicelulares ocorrem de maneira esparsa por toda circunferência do caule (Fig. 3B).

O córtex é constituído por duas a três camadas de colênquima e três a seis camadas de células parenquimáticas (Fig. 3B, C). Cristais prismáticos de oxalato de cálcio ocorrem nas células do córtex externo (Fig. 3C). Uma faixa descontínua de esclereídes com paredes espessas contendo pontoações desenvolvidas e lume reduzido foi observada na região de transição entre colênquima e parênquima (Fig. 3C).

O sistema vascular é constituído por feixes vasculares colaterais que se organizam em um anel com contorno irregular que acompanha o formato irregular do órgão (Fig. 3A-C). Uma bainha contínua formada por duas a três camadas de fibras gelatinosas delimita externamente o

sistema vascular (Fig. 3A-C). No material analisado, observa-se a instalação de uma faixa cambial (Fig. 3C).

Espaços secretores constituídos por epitélio secretor unisseriado e lume amplo foram observados no floema (Fig. 3A-D). Células parenquimáticas contendo compostos fenólicos foram observadas no córtex, imersas nos tecidos vasculares e na medula (Fig. 3A-D); além disso, compostos fenólicos ocorrem na epiderme (Fig. 3C).

De forma geral, as análises quantitativas das características anatômicas caulinares nos indivíduos dos dois ambientes, mostraram semelhanças (Tab. 5). Entretanto, o número de espaços secretores e a área do lume dessas glândulas apresentaram diferenças significativas, sendo maiores em indivíduos vegetando em ambiente alagável (Tab. 5).

#### ***Caracterização anatômica do caule em crescimento secundário***

A secção transversal do caule em crescimento secundário de indivíduos dos dois ambientes mostrou casca desenvolvida, zona cambial e xilema secundário (Fig. 4A). Periderme constituída por 6 a 10 camadas de súber, felogênio e 3 a 4 camadas de feloderme reveste o órgão (Fig. 4A); lenticelas (Fig. 4B) de tamanhos variados foram observadas na periderme.

O floema secundário apresenta-se constituído por floema colapsado (porção mais externa) e floema não-colapsado (porção mais interna) (Fig. 4C). Elementos de tubo crivado, células companheiras, células parenquimáticas comuns e células esclerenquimáticas compõem o floema (Fig. 4C, D); esclereides são abundantes na porção mais periférica do floema (Fig. 4D). Raios parenquimáticos atravessam o floema e se dilatam na porção mais periférica do tecido vascular (Fig. 4C).

O floema secundário apresenta-se constituído por floema colapsado (porção mais externa) e floema não colapsado (porção mais interna) (Fig. 4C). Elementos de tubo crivado, células companheiras, células parenquimáticas comuns e células esclerenquimáticas compõem o floema (Fig. 4C, D); esclereides são abundantes na porção mais periférica do floema (Fig. 4D). Raios parenquimáticos atravessam o floema e se dilatam na porção mais periférica do tecido vascular (Fig. 4C). Idioblastos com diferentes tamanhos e espaços secretores formados por epitélio unisseriado e lume amplo foram observados no floema secundário (Fig. 4D). A zona cambial é formada por 4 a 6 camadas de células meristemáticas (Fig. 4A, B) que produzem floema secundário para o lado externo e xilema secundário para o lado interno. O xilema secundário é formado por elementos de vaso com disposição solitária ou agrupada (Fig. 4F),

células parenquimáticas e fibras gelatinosas abundantes (Fig. 4F). Tilos foram comumente observados nos elementos de vaso (Fig. 4H). Elementos de vasos dissociados com diferentes calibres e contendo apêndices de diferentes tamanhos foram observados (Fig. 4I, J).

No que se refere aos aspectos quantitativos analisados no caule em estrutura secundária de indivíduos dos dois ambientes, diferenças significativas foram observadas quanto à abundância de vasos agrupados e à área do lume das estruturas secretoras (Tab. 6). Nesse sentido, indivíduos provenientes de área alagável apresentaram maior porcentagem de vasos agrupados e espaços secretores com lume duas vezes maior que indivíduos de ambiente não-alagável (Tab. 6).

### ***Herbivoria foliar***

As porcentagens de áreas foliares consumidas por herbívoros não variaram significativamente entre os pontos cardeais ( $F_{3,72}=0,6536$ ;  $p=0,5869$ ,  $n=40$  folhas, 10 indivíduos) e entre os indivíduos dos ambientes alagável ( $11,27 \pm 4,39$ ) e não-alagável ( $11,97 \pm 1,93$ ) ( $F_{1,72}=1,2182$ ;  $p=0,2728$ ,  $n=10$  plantas).

### **Discussão**

Nossas observações sobre a morfologia externa de indivíduos de *P. heptaphyllum* em ambiente alagável e não-alagável da restinga mostraram que indivíduos que vivem no ambiente alagável apresentam folhas maiores que indivíduos do ambiente não-alagável. Uma vez que as características ambientais (luz, temperatura e umidade relativa do ar) das duas áreas de estudo são bastante semelhantes entre si e houve uma preocupação em padronizar as condições de luz em que as folhas foram coletadas, podemos sugerir que diferenças no tamanho das folhas estejam relacionadas às características do solo, tais como ocorrência de alagamento e disponibilidade de nutrientes. Considerando que a deficiência de nutrientes, em especial potássio, e o excesso de salinidade podem causar redução na massa seca e na área foliar (Cruz et al. 2006), o menor tamanho das folhas no ambiente não-alagável pode estar relacionado à constituição química do solo dessa área que apresenta elevados níveis de sódio e baixa concentração de potássio.

De forma geral, as características anatômicas observadas para os indivíduos de *P. heptaphyllum* nos ambientes alagável e não-alagável, tais como folhas hipostomáticas com

mesofilo dorsiventral, epiderme unisseriada e estômatos dispostos no mesmo nível das demais células epidérmicas, são características de espécies mesófitas (Apezato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2003). Entretanto, a compactação do parênquima lacunoso, presença de extensões de bainha dos feixes vasculares constituídas por células lignificadas nas folhas, presença de uma espessa calota de fibras ao redor do sistema vascular de folhas e caule, presença de tilos no xilema e a abundância de elementos de esclerênquima no floema secundário do caule de *P. heptaphyllum* são características importantes na resistência a condições xéricas (Esau 1970; Fahn 1979; Fahn & Cutler 1992; Dickson 2000). Assim, mesmo no ambiente onde os indivíduos de *P. heptaphyllum* estão expostos ao alagamento diário, o conjunto das condições ambientais pode levar ao desenvolvimento de características xeromórficas (Kuster 2010). Em ambos os ambientes estudados, as folhas de *P. heptaphyllum* apresentam parênquima paliçádico bastante compacto. A compactação das células do parênquima paliçádico parece ser um aspecto comum em plantas de ambientes de restinga (Waldhoff 2003) e favorece a absorção de luz, facilitando sua penetração no parênquima lacunoso (Terashima & Hikosaka 1995; Vogelmann et al. 1993). A abundância de lignificação, representada pela presença de calotas de fibras que envolvem os tecidos vasculares em folhas e caule de *P. heptaphyllum*, pode representar um caráter xeromórfico típico de plantas que vivem em condições de déficit hídrico, alta radiação solar e solos pobres em nutrientes (Rossato et al. 2015).

A presença de extensões de bainha dos feixes vasculares constituídas por células com paredes lignificadas em *P. heptaphyllum* caracteriza folhas heterobáricas (Wylie 1943) e também pode representar um caráter xeromórfico (Terashima 1992). Estudos indicam que a presença dessas extensões para ambas as faces do limbo foliar, como é o caso de *P. heptaphyllum*, afeta as propriedades mecânicas e fisiológicas das folhas (Kenzo et al. 2007; Liakoura et al. 2009; Inoue et al. 2015). Extensões da bainha dos feixes podem agir como condutores de água (Wylie 1943) e luz (Karabourniotis et al. 2000) para as porções mais internas do mesofilo, além de fornecer suporte adicional ao limbo foliar (Esau 1960). Assim, a presença das extensões de bainha dos feixes vasculares pode ser uma adaptação importante ao ambiente (Kenzo et al. 2007; Rossato et al. 2015). A presença das extensões de bainha dos feixes constituídas por células esclerenquimáticas, como em *P. heptaphyllum*, representa um caráter xeromórfico no ambiente (Sobrado & Medina 1980; Fahn, 1990; Medina et al. 1990, Turner et al. 1995). Segundo Terashima (1992), espécies com folhas heterobáricas são mais comuns em ambientes secos. De acordo com Rossato et al. (2015), estruturas foliares escleremórficas estão associadas às plantas que vivem em condições propensas à seca, alta

radiação solar e solos pobres em nutrientes. Nesse contexto, células das extensões das bainhas dos feixes vasculares com paredes espessas e lignificadas podem colaborar no suporte e proteção das folhas contra o colapso após eventos de estresse hídrico (Wylie 1943; Terashima 1992; Kenzo et al. 2007).

Outro aspecto importante e comum em plantas que passam por condições de déficit hídrico é a formação de tilos nos elementos de vaso do xilema, como observado em indivíduos de *P. heptaphyllum* dos dois ambientes. Tilos ocorrem quando células do parênquima penetram no lume dos elementos de vaso através das pontoações, quando esses perdem sua pressão interna (Evert 2006). A formação de tilos é considerada importante na prevenção do embolismo em plantas sujeitas ao déficit hídrico (Zimmermann 1983; Dettmann et al. 2013).

A abundância de fibras gelatinosas no caule jovem e no lenho de indivíduos de *P. heptaphyllum* dos ambientes alagável e não-alagável também é um importante caráter xeromórfico (Luchi 2004). Devido à presença de uma camada rica em substâncias pécticas na porção interna de suas paredes, as fibras gelatinosas têm característica hidrófila, por isso, são funcionais na reserva de água (Paviani 1978). Nesse contexto, estudos comparando indivíduos de mesma espécie em diferentes ambientes mostram que o número de fibras gelatinosas é consideravelmente maior no lenho de plantas que vivem em condições com menor disponibilidade hídrica (Marcati et al. 2001).

Diferenças significativas nos parâmetros analisados entre os indivíduos de ambiente alagável e não-alagável foram observadas quanto a abundância de vasos agrupados no xilema secundário do caule, ao desenvolvimento dos espaços intercelulares no parênquima lacunoso do mesófilo foliar e ao desenvolvimento do sistema secretor em folhas e caule. A maior abundância de vasos agrupados em indivíduos do ambiente alagável era esperada, uma vez que estudos demonstram que a segurança para a condução hídrica é mais efetiva em espécies que apresentam maior ocorrência de vasos agrupados (Alves & Angyalossy-Alfonso 2000). Nas folhas de indivíduos de *P. heptaphyllum* vegetando em ambiente alagável, a área ocupada pelos espaços intercelulares foi maior em comparação com indivíduos da área não-alagável. O aumento de espaços intercelulares é comum em plantas sob condições de alagamento (Pimenta et al. 1996; Kolb et al. 1998; Davanso-Fabro et al. 1998; Armstrong et al. 1994; Medri et al. 2007; Somavilla & Graciano-Ribeiro 2012; Oliveira et al. 2015). Essa alteração pode incrementar a difusão e o transporte de gases entre o ambiente externo e a planta de forma essencial para manutenção do metabolismo aeróbico (Armstrong et al. 1994). O fato de somente as folhas terem apresentado maior desenvolvimento dos espaços intercelulares no ambiente

alagável pode ser justificado por ser este o órgão com maior plasticidade no corpo vegetal (Dickson 2000), sendo, provavelmente, o estímulo do alagamento em curtos períodos do dia insuficiente para causar outras alterações morfoanatômicas em órgão menos plásticos.

Embora a presença de espaços secretores no floema de folhas e caule em estrutura primária e secundária de *P. heptaphyllum* seja um caráter constitutivo, o sistema secretor dessa espécie se mostrou sensível às diferenças nas condições dos ambientes em todos os órgãos estudados. De forma geral, indivíduos vegetando em ambiente alagável apresentaram sistema secretor mais desenvolvido em comparação com indivíduos do ambiente não-alagável. Assim, parece que o sistema secretor de *P. heptaphyllum* apresenta maior sensibilidade às variações ambientais que outros caracteres analisados no presente trabalho. Sabe-se que fatores abióticos podem influenciar a formação de estruturas secretoras em diferentes espécies (Langenheim et al. 1978; Russin et al. 1988; Langenheim 2003; Eyles et al. 2004; Rosner & Hannrup 2004; Medri et al. 2007; Moreira et al. 2008; Rodrigues et al. 2014). No que se refere ao alagamento, de forma semelhante aos nossos resultados, Yamamoto et al. (1987) encontraram maior números de canais secretores de resina em indivíduos jovens de *Pinus halepensis* mantidos sob condições de alagamento. Em indivíduos de *P. heptaphyllum* que habitam áreas alagáveis o estresse provocado pela diminuição temporária da oxigenação no solo pode representar estímulos suficientes para desencadear aumento nos índices de produção de etileno (hormônio produzido em condições de estresse) no corpo vegetal, o que leva ao maior desenvolvimento do sistema secretor em plantas (Fahn 1988).

As defesas químicas, por outro lado, exercem importante papel na defesa contra herbivoria. A presença de compostos secundários como taninos, terpenos e alcalóides tornam as folhas impalatáveis (Barone & Coley 2002; Grime 1979), podendo reduzir ou mesmo evitar seu consumo. Contudo, a planta não pode manter sua defesa sempre nos níveis máximos, pois existem custos associados que podem, por exemplo, diminuir as taxas de crescimento quando há um aumento na resistência contra insetos e patógenos (Walters & Heil, 2007). Sabe-se que as substâncias produzidas pelas estruturas secretoras no corpo vegetal apresentam importantes funções na interação das plantas com o meio, principalmente no que diz respeito ao papel das resinas na proteção das plantas contra herbívoros (Langenheim 2003). Apesar do sistema secretor de resina de *P. heptaphyllum* se mostrar mais desenvolvido em termos de densidade e tamanho das estruturas secretoras em indivíduos do ambiente alagável, nossos resultados mostraram ainda que a herbivoria foliar é muito semelhante nos dois ambientes estudados, semelhantes ao observado por Pacheco (2001) para palmeiras. Esse aspecto pode estar



associado ao fato de que as folhas de *P. heptaphyllum* nos dois ambientes, além de espaços secretores, são providas de numerosas células esclerenquimáticas e de cristais de cálcio que podem colaborar de forma bastante efetiva na defesa das plantas contra herbivoria.

A abundância de elementos com paredes espessas e lignificadas interfere na dureza e, conseqüentemente, na palatabilidade dos tecidos vegetais, podendo constituir um obstáculo à alimentação dos herbívoros (Edwards & Wratten 1981). Além disso, em ambos os ambientes, os indivíduos apresentaram numerosos idioblastos com compostos fenólicos que podem complementar o papel dos espaços secretores nas interações planta-ambiente. Adicionalmente, seriam esperadas diferenças na herbivoria entre estes dois ambientes caso houvesse variações na disponibilidade de luz, umidade do solo e nutrientes, já que as mesmas poderiam afetar a produção de compostos secundários nos tecidos da planta (Coley et al. 1985) e herbívoros tendem a se alimentar de plantas com maiores concentrações de nutrientes e menores níveis de defesa (Hartley & Jones 1997).

Ainda que a variação morfoanatômica de *P. heptaphyllum* tenha sido restrita a poucos caracteres como desenvolvimento do sistema secretor e de espaços intercelulares no limbo foliar, esses aspectos podem contribuir com sua adaptação a um ambiente com menor disponibilidade temporária de oxigênio, o que também deve ter relação com variáveis de natureza fisiológica, bioquímica e genética. Nesse sentido, Santos et al. (2012) mostraram que plantas jovens de *P. heptaphyllum* apresentam índices fisiológicos que indicam tolerância ao alagamento temporário; embora tenham apresentado diminuição da fotossíntese líquida e da condutância estomática, as plantas mostraram aumento de massa foliar e caulinar e diminuição da massa radicular em condições de alagamento.

Em síntese, nossos dados mostram que os órgãos vegetativos aéreos de *P. heptaphyllum* apresentam, de forma geral, um misto de caracteres mesomórficos e xeromórficos, sendo que o alagamento parece induzir a maior abundância de vasos agrupados no xilema secundário, formação de espaços intercelulares mais amplos no mesofilo foliar e um sistema secretor mais desenvolvido em folhas e caules.

Assim, com base no número reduzido de caracteres morfoanatômicos que apresentaram variações entre indivíduos de *P. heptaphyllum* nos dois ambientes, mostra que a espécie é tolerante ao alagamento, e que embora o sistema secretor seja mais desenvolvido em folhas e caule de *P. heptaphyllum* no ambiente alagável, o grau de herbivoria das plantas foi similar ao ambiente não-alagável. Sua sobrevivência a vários ambientes pode ser resultado das

características anatômicas, que mesmo respondendo aos poucos caracteres parece ser suficiente para vegetar em ambientes inundáveis.

### Agradecimentos

Os autores agradecem ao CNPq pela bolsa concedida ao aluno Juan Nicolai (PIBIC), ao Departamento de Química e Biologia da Universidade Estadual do Maranhão pela ajuda financeira e ao laboratório de análise de solo da UEMA pelas análises realizadas, ao LAPAV (Laboratório de Pesquisa em Anatomia Vegetal - Unesp de Botucatu) pelas análises anatômicas realizadas, ao Laboratório de Anatomia da Madeira (FCA, UNESP) pelo auxílio no preparo das amostras de caule em estrutura secundária.

### Referências Bibliográficas

- Almeida, Z.S.; Castro, A.C.L; Paz, A.C; Ribeiro, D; Barbosa, N.; Ramos, T.D. (2006). Diagnóstico da pesca no litoral do estado do Maranhão. In: Isaac, V. J; Martins, A. S; Haimovici, M.; Andrigueto-Filho, J.M.(Eds). A pesca marinha e estuarina do Brasil no início do século XXI: recursos, tecnologias, aspectos socioeconômicos e institucionais. Brasília: Editora Universitária. p. 41-65.
- Alves, E.S.; Angyalossy-Alfonso, V. (2000). Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. I: Growth rings and vessels. **IAWA Journal** **21**: 3-30.
- Apezato-da-Glória, B.; Carmello-Guerreiro, S. (2003). Anatomia vegetal. 2 a ed. UFV, Minas Gerais.
- Armstrong, W.; Braendle, R.; Jackson, M.B. (1994). Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica** **43**: 307-358.
- Bandeira, P.N.; Pessoa, O.D.L.; Trevisan, M.T.S.; Lemos, T.L.G. (2002). Metabólitos secundários de *Protium heptaphyllum* March. **Química Nova** **25**: 1078-1080.
- Barbosa, K.B.F.; Costa, N.M.B.; Alfenas, R.C.G.; Paula, S.O.; Minim, V.P.R.; Bressan, J. (2010). Estresse oxidativo: conceito, implicações e fatores modulatórios. **Revista de Nutrição** **23**: 629-643.

- Barone, J.A.; Coley, P.D. (2002). Herbivorismo y las defensas de las plantas. In Guariguata, M.R. & Kattan, G.H. (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, Costa Rica, LUR, p. 465-492.
- Batista, C.U.N.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Medri, C.; Pimenta, J.A. (2008). Tolerância à inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): aspectos ecofisiológicos e morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica** **22**: 91-98.
- Bukatsch, F. (1972). Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos** **61**: 255.
- Citó, A.M.G.L.; Costa, F.B.; Lopes, J.A.D.; Oliveira, V.M.M.; Chaves, M.H. (2006). Identificação de conteúdo voláteis de frutos e folhas de *Protium heptaphyllum* Aubl. (March.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais** **8**:4-7.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P.; Stuart Chapin, I. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science** **230**: 895–899.
- Corrêa, M.P (1984). *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas*. Imprensa Nacional. Rio de Janeiro.
- Crawley, M.J. (1997). *Plant Ecology*. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, Londres. P. 401-474.
- Cruz, C.A.F.; Pelacani, C.R.; Coelho, E.F.; Caldas, R.C; Almeida, A.Q.; Queiroz, J.R. (2006). Influência da salinidade sobre o crescimento, absorção e distribuição de sódio, cloro e macronutrientes em plântulas de maracajuzeiro amarelo. Campinas. **Bragantia** **65 (2)**: 275-284.
- Daly, D.C. (1991). Studies in Neotropical Burseraceae IV. The unifoliolate species of *Protium* (Burseraceae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ser. Botânica** **2**: 249-262.
- Daly, D.C.; Fine, P.V.A. (2011). A new Amazonian section of *Protium* (Burseraceae) including both edaphic specialist and generalist taxa. Studies in Neotropical Burseraceae XVI. **Systematic Botany** **36**: 939-949.
- Daly, D.C.; Fine, P.V.A.; Martínez-Habibe, M.C. (2012). Burseraceae: A model for studying the Amazon flora. **Rodriguesia**. **63**: 21-30.
- Davanso-Fabro, V.M.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A. (1998). Tolerância à inundação: Aspectos da anatomia ecológica e do desenvolvimento da *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (Fabaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **41**: 475-482.

- Dettmann, S.; Perez, C.A.; Thomas, F.M. (2013.). Xylem anatomy and calculated hydraulic conductance of four *Nothofagus* species with contrasting distribution in South-Central Chile. **Trees** **27**: 685-696.
- Dickson, W.C. (2000). Integrative Plant Anatomy. 1 ed., San Diego: Harcourt Academic Press. 533p.
- Edwards, P.J.; Wratten, S.D. (1981). Ecologia das interações entre insetos e plantas. Fonseca V.L.I (Trad.) EPU, São Paulo. 71 pp.
- Elder, B.D. (2006). Disturbance-mediated trophic interactions and plant performance. **Oecologia** **147**: 261-271.
- Embrapa - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. (2011). Manual de Métodos de Análise de Solo. 2.ed. revista. Rio de Janeiro: Embrapa-CNPq, 212p.
- Esau, K. (1960). Anatomia das plantas com sementes. São Paulo: Edgard Blücher.
- Esau, K. (1970). On the phloem of *Mimosa pudica* L. **Annals of Botany** **34**: 505-515.
- Evert, R.F. (2006). Esau's Plant Anatomy, Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function and Development. John Wiley & Sons, New Jersey.
- Eyles, A.; Davies, N.W.; Mohammed, C.M. (2004). Traumatic oil glands induced by pruning in the wound-associated phloem of *Eucalyptus globules*: chemistry and histology. **Trees** **18**: 204-210.
- Fahn, A. (1979). Secretory tissues in plants. London: Academic Press. 302p.
- Fahn, A. (1988). Secretory tissues and factors influencing their development. **Phyton (Austria)** **28**: 13-26.
- Fahn, A. (1990). Plant anatomy. 4 ed. Pergamon Press, Oxford.
- Fahn, A.; Cutler, D. (1992). Xerophytes. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Ferrão, J.E.M. (2001). Fruticultura tropical: espécies com frutos comestíveis. Lisboa: Instituto de Investigação Científica Tropical. 652p.
- Fine, P.V.A.; Daly, D.C.; Villa, F.G. Mesones, M.I. and Cameron, K.M. (2005). The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the Western Amazon. **Evolution** **29**: 1464 – 1478.

- Flowers, T.J.; Lachno, D.R.; Flowers, S.A.; Yeo, A.R. (1985). Some effects of sodium chloride on cell of rice cultured in vitro. **Plant Science** **39**: 205-211.
- Franklin, G.L. (1945). Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature** **155**: 51.
- Gerlach, G. (1969). Botanische Mikrotechnik. Stuttgart: Georg Thieme Verlag: 344 p
- Gerrits, P.O. (1991). The application of glycol methacrylate in histotechnology: some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology State University of Gröningen, Gröningen.
- Grime, J.P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Hartley, S.E. & Jones, C.G. (1997) Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. *Plant Ecology* (ed. M.J. Crawley), pp. 284–324. Blackwell Science, Oxford.
- Hasegawa, P.M.; Bressan, R.A.; Zhu, J.K.; Bonner H.J. (2000). Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** **51**: 463-99.
- INMET (2007). Instituto Nacional de Meteorologia; acessado em 30 de dezembro 2016 em: <http://www.inmet.gov.br/>.
- Inoue, Y; Kenzo, T.A; Tanaka-Oda, A.; Yoneyama, A; Ichie, T. (2015). Leaf water use in heterobaric and homobaric leafed canopy tree species in a Malaysian tropical rain forest. **Photosynthetica** **53**: 177-186.
- Johansen, D.A. (1940). Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill.
- Karabourniotis, G.; Bornman, J. F.; Nikolopoulos, D. (2000). A possible optical role of the bundle sheath extensions of some heterobaric leaves. **Plant, Cell and Environment**, **23**: 423-430.
- Kenzo, T.; Ichie, T; Watanabe, Y; Hiromi, T. (2007). Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. **American Journal of Botany** **94**: 764–775.
- Kolb, R.M.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Giloni, P.C.; Correa, G.T. (1998). Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica** **21**: 305-312.

- Köppen, W. (1948). *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. México: Fondo de Cultura Económica. 479 p.
- Kuster, M.; Díaz-Cruz, S.; Rossel, M.; Alda, M.L.; Barceló, B. (2010). Fate of selected pesticides, estrogens, progestogens and volatile organic compounds during artificial aquifer recharge using surface waters. **Chemosphere** **79**: 880-886.
- Langenheim, J.H. (2003). *Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany*. Portland, Cambridge: Timber Press.
- Langenheim, J.H., Stubblebine, W.H., Lincoln, D.E., Foster, C.E., (1978). Implications of variation in resin composition among organs, tissues and populations in the tropical legume *Hymenaea*. **Biochemical Systematics and Ecology** **6**: 299-313.
- Lee, H.S.; Davies, S.J.; Lafrankie, J.V.; Tan, S.; Yamakura, T.; Itoh, A.; Ohkubo, T.; Ashton, P.S. (2002). Floristic and structural diversity of mixed dipterocarp forest in Lambir Hills National Park, Sarawak, Malaysia. **Journal of Tropical Forest Science** **14**: 379-400.
- Lenssen, J.P.M.; de Kroon, H. (2005). Abiotic constraints at the upper boundaries of two *Rumex* species on a freshwater flooding gradient. **Journal Ecology** **93**: 138-147.
- Liakoura, V; Foteli, M.N; Rennenberg, H; Karabourniotis, G. (2009). Should structure function relations be considered separately for homobaric vs. heterobaric leaves? **American Journal of Botany** **96**: 612–619.
- Luchi, A.E. (2004). Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. **Revista Brasileira de Botânica** **27**: 271-280.
- Maia, J.G.S.; Zoghbi, M.G.B.; Andrade, E.H.A. (2001). Plantas aromáticas na Amazônia e seus óleos essenciais. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. 173p.
- Marcati, C.R.; Angyalossy-Alfonso, V.; Benetati, L. (2001). Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinioideae) de floresta e cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** **24**: 311-320.
- Martins, J.R.; Alvarenga, A.A.; Castro, E.M.; Pinto, J.E.B. P.; Silva, A.P.O. (2008). Avaliação do crescimento e do teor de óleo essencial em plantas de *Ocimum gratissimum* L. cultivadas sob malhas coloridas. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais** **10**: 102-107.
- Medina, L.A.; Trejo-Gonzalez, A. (1990). Detoxified and debittered jojoba meal: biological evaluation and physical-chemical characterization. **Cereal Chemistry** **67** (5): 476-479.

- Medri, M.E.; (2002). Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Colli, S.; Muller, C. Estudos sobre a tolerância ao alagamento em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi. In: Medri, M.E.; Bianchini, E.; Shibatta, O.A.; Pimenta, J.A. (Ed.). A bacia do Rio Tibagi. Londrina: Edição dos editores. p. 133-172.
- Medri, M.E.; Ferreira, A.C.; Kolb, R.M.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Davanso-Fabro, V.M.; Medri, C. (2007). Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl, submetidas ao alagamento. **Acta Scientiarum Biological Sciences 29**: 15-22.
- Moreira, C.G.A. Schwan-Estrada, K.R.F.; Bonaldo, S.M.; Stangarlin, J.R.; Cruz, M.E.S. (2008). Caracterização parcial de frações obtidas de extratos de *Cymbopogon nardus* com atividade elicitora de fitoalexinas em sorgo e soja e efeito sobre *Colletotrichum lagenarium*. **Summa Phytopathologica 34**: 332-337.
- O'Brien, T.P.; Feder, N.; McCully, M. E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma 59**: 368-373.
- Oliveira, F.A.; Sá, F.V.S.; Paiva, E.P.; Araújo, E.B.G.; Souto, L.S.; Andrade, R.A.; Silva, M.K.N. (2015). Emergência e crescimento inicial de plântulas de beterraba cv. Chata do Egito sob estresse salino. **Agropecuária Científica no Semiárido 11**: 1-6.
- Pacheco, M.A.W. (2001). Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. **Journal of Ecology 89**: 358–366.
- Paviani, T.I. (1978). Anatomia vegetal e cerrado. **Ciência e Cultura 30**:1076-1086.
- Pimenta, J.A.; Bianchini, E.; Medri, M.E. (1996). Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Revista Brasileira de Botânica 19**: 215-220.
- Rand, T.A. (2002). Variation in insect herbivory across a salt marsh tidal gradient influences plant survival and distribution. **Oecologia 132**: 549-558.
- Rankin-de-Merona, J.M.; Prance, G.T; Hutching, R.W.; Silva, M.F.; Rodrigues, W.A.; Uehling, M.E. (1992). Preliminary results of a large-scale tree inventory of upland rain forest in the Central Amazon. **Acta Amazônica 22**: 493-534.
- Rocha, C.F.; Esteves, F.A.; Scarano, F.R. (eds.). (2004). Pesquisas de longa duração na Restinga de Jurubatiba. Ecologia, História Natural e Conservação. São Carlos, RiMa Editora, 374 p.

- Rodrigues, T.M.; Buarqu, P.F.S.M.; Coneglian, A.G.; Reis, D.C. (2014). Light and temperature induce variations in the density and ultrastructure of the secretory spaces in the diesel-tree (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Leguminosae). **Trees** **28**: 613-623.
- Rosner, S.; Hannrup, B. (2004). Resin canal traits relevant for constitutive resistance of Norway spruce against bark beetles: environmental and genetic variability. **Forest Ecology and Management** **200**: 77-87.
- Rossatto, D.R.; Kolb, R.M.; Franco, A.C. (2015). Leaf anatomy is associated with the type of growth form in Neotropical savanna plants. **Botany** **93**: 507-518.
- Russin, W.A.; Ucopytil, T.F.; Feistner, G.; Durbin, R.D. (1988). Developmental changes in content of foliar secretory cavities of *Tagetes erecta* (Asteraceae). **American Journal of Botany** **75**: 1787-1793.
- Santos, F.A.; Frota, J.T.; Arruda, B.R.; Melo, T.S.; Silva, A.A.C.A; Brito, G.A.C.; Chaves, M.H.; Rao, V.S. (2012). Antihyperglycemic and hypolipidemic effects of  $\alpha$ ,  $\beta$ -amyrin, a triterpenoid mixture from *Protium heptaphyllum* in mice. **Lipids in Health and Disease** **11**: 98-105.
- Scarano, F.R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany** **90**: 517-524.
- Scarano, F.R. (2009). Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. **Biological Conservation** **142**: 1201-1208.
- Sena-Gomes, A.R. and Kozlowski, T.T. (1988). The effects of flooding on water relations and growth of *Theobroma cacao* var. *catonga* seedlings. **Journal of Horticultural Science** **61**: 267-271.
- Sobrado, M.A.; Medina, E. (1980). General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "bana" vegetation of Amazonas. **Oecologia** **45**:341-345.
- Somavilla, N.S.; Graciano-Ribeiro, D. (2012). Ontogeny and characterization of aerenchymatous tissues of Melastomataceae in the flooded and well-drained soils of a Neotropical savanna. **Flora** **207**: 212-222.



- Souza, A.F. (2004). Aspectos da dinâmica populacional de uma palmeira clonal na floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP.
- Souza, V.C.; Lorenzi, H. (2008). Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II. 2. ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 704p.
- Suguio, K. (2003). Geologia sedimentar. São Paulo: Edgard Blücher.
- Terashima I.; Hirotsuka K. (1995). Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. **Plant, Cell and Environment** **18**: 1111-1128.
- Terashima, I. (1992). Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. **Photosynthesis Research** **31**: 195-212.
- Turner, I.M., Ong, B.L.; Tan, H.Y.W. (1995). Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. **Biotropica** **27**: 2-12.
- Vogelmann, T.C.; Martin, G. (1993). The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. **Plant Cell and Environment** **16**: 65- 72.
- Waechter, J.L. (1985). Aspectos ecológicos da vegetação de Restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS Série Botânica** **33**: 49-68.
- Waldhoff, D. (2003). Leaf structure in trees of Central Amazonian floodplain Forest (Brazil). **Amazoniana** **17**: 451-469.
- Walters, D.; Heil, M. (2007). Costs and trade-offs associated with induced resistance. **Physiological and Molecular Plant Pathology** **71**: 3-17.
- Wylie, R.B. (1943). The role of the epidermis in foliar organization and its relations to the minor venation. **American Journal of Botany** **30**: 272-280.
- Yamamoto, F.; Kozłowski T.T.; Wolter, K.E. (1987). Effect of flooding on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Pinus halepensis* seedlings. **Canadian Journal of Forestry Research** **17**: 69–79.
- Zimmermann, M.H. (1983). Xylem structure and the ascent of sap. Berlin: Springer-Verl, p.146.

## ***TABELAS***

**Tabela 1.** Valores médios  $\pm$  desvio-padrão das variáveis microclimáticas (T-student  $p < 0,05$ ). (n=10).

Variáveis microclimáticas	Ambiente alagável	Ambiente não-alagável	p	t
Temperatura (°C)	31,50 $\pm$ 1,51	32,10 $\pm$ 1,45	0,38	0,91
Umidade (%)	73,00 $\pm$ 3,40	73,80 $\pm$ 3,68	0,62	0,51
Luminosidade (x10 lux)	302,70 $\pm$ 73,79	308,20 $\pm$ 78,03	0,87	0,16

**Tabela 2:** Caracterização química do solo de *Protium heptaphyllum* em ambiente alagável e não alagável de restinga (valores médios  $\pm$  desvio-padrão, n = 10 plantas por ambiente). T-student,  $p < 0,05$ .

Variáveis	Ambiente não - alagável	Ambiente alagável	p	t
MO (g/ dm <sup>3</sup> )	21,5 $\pm$ 12,38	22,2 $\pm$ 15,2	0,93	0,08
pH (CaCl <sub>2</sub> )	3,58 $\pm$ 0,35	3,48 $\pm$ 0,42	0,55	0,59
P (mg/ dm <sup>3</sup> )	2,0 $\pm$ 0,94	1,7 $\pm$ 0,67	0,47	0,72
K <sup>+</sup> (mmol <sub>0</sub> /dm <sup>3</sup> )	1,78 $\pm$ 3,66	0,68 $\pm$ 0,21	0,48	0,73
Ca <sup>++</sup> (mmol <sub>0</sub> /dm <sup>3</sup> )	5,1 $\pm$ 3,34	4,3 $\pm$ 2,79	0,88	0,15
Mg <sup>++</sup> (mmol <sub>0</sub> /dm <sup>3</sup> )	4,8 $\pm$ 4,66	3,1 $\pm$ 1,28	0,98	0,01
Na <sup>++</sup> (mmol <sub>0</sub> /dm <sup>3</sup> )	3,18 $\pm$ 6,96	0,99 $\pm$ 0,22	0,37	0,93
SB (mmol <sub>0</sub> /dm <sup>3</sup> )	14,85 $\pm$ 11,88	9,08 $\pm$ 2,82	0,52	0,65
V% (mmol <sub>0</sub> /dm <sup>3</sup> )	19,92 $\pm$ 15,44	15,38 $\pm$ 7,18	0,85	0,19

**Legendas:** MO = Matéria orgânica; SB = soma das bases (Ca<sup>++</sup> + Mg<sup>++</sup> + K<sup>+</sup> + Na<sup>++</sup>); V% = saturação por bases.

**Tabela 3.** Variáveis morfológicas dos indivíduos de *Protium heptaphyllum* nos dois ambientes (Valores médios  $\pm$  desvio-padrão. (n=10 T-student,  $p < 0,05$ ).

<b>Variáveis morfológicas (cm)</b>	<b>Ambiente alagável</b>	<b>Ambiente não alagável</b>	<b>p</b>	<b>t</b>
Altura dos indivíduos	6,3 $\pm$ 0,95	7,1 $\pm$ 1,73	0,26	-1,15
CAP	50,3 $\pm$ 21,45	48,3 $\pm$ 12,9	0,72	-0,36
Comprimento das folhas	15,12 $\pm$ 2,68	12,31 $\pm$ 1,91	<b>0,01</b>	2,70
Comprimento dos folíolos	7,86 $\pm$ 1,47	6,32 $\pm$ 0,81	<b>0,001</b>	3,395
Largura dos folíolos	3,17 $\pm$ 0,87	2,90 $\pm$ 0,94	0,252	1,156

Altura dos indivíduos e CAP (n=10); CAP (circunferência caulinar à altura do peito). Comprimento das folhas (n=30); Comprimento e largura dos folíolos (n=120).

**Tabela 4.** Variáveis anatômicas em folha de indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. (Valores médios  $\pm$  desvio-padrão. (n=10) (T-student,  $p < 0,05$ ).

Variáveis anatômicas	Ambiente alagável	Ambiente não-alagável	p	t
Espessura da folha ( $\mu\text{m}$ )	169,63 $\pm$ 26,60	163,10 $\pm$ 18,51	0,53	0,64
Espessura da epiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	14,01 $\pm$ 2,81	12,65 $\pm$ 2,17	0,24	1,21
Espessura da epiderme abaxial ( $\mu\text{m}$ )	7,90 $\pm$ 1,31	8,69 $\pm$ 0,92	0,13	-1,57
Espessura do mesofilo ( $\mu\text{m}$ )	148,30 $\pm$ 24,43	142,42 $\pm$ 17,57	0,54	0,62
Espessura do Parênquima paliçádico ( $\mu\text{m}$ )	83,21 $\pm$ 16,15	75,61 $\pm$ 11,20	0,24	1,22
Espessura do Parênquima lacunoso ( $\mu\text{m}$ )	66,49 $\pm$ 10,07	67,71 $\pm$ 11,63	0,81	-0,25
Espessura da parede das fibras perivasculares ( $\mu\text{m}$ )	2,53 $\pm$ 0,45	2,66 $\pm$ 0,94	0,39	0,70
Espessura da calota de fibras perivasculares ( $\mu\text{m}$ )	25,03 $\pm$ 5,66	28,73 $\pm$ 12,73	0,41	-0,84
Área dos espaços intercelulares no mesofilo ( $\mu\text{m}^2$ )	175,11 $\pm$ 107,90	95,78 $\pm$ 45,52	<b>0,05</b>	2,14
Área do lume das cavidades secretoras ( $\mu\text{m}^2$ )	1,257,04 $\pm$ 472,60	883,43 $\pm$ 196,36	<b>0,03</b>	2,31
Número de espaços secretores (NP)	8,00 $\pm$ 1,41	6,70 $\pm$ 1,16	<b>0,04</b>	2,25
Densidade estomática ( $\text{mm}^2$ )	262,80 $\pm$ 51,84	215,00 $\pm$ 23,20	0,15	2,49

**NP** (nervura principal).

**Tabela 5.** Variáveis anatômicas em caules jovens de indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. (Valores médios  $\pm$  desvio-padrão). (n=10. (T-student,  $p < 0,05$ ).

<b>Variáveis</b>	<b>Alagável</b>	<b>Não-alagável</b>	<b>p</b>	<b>t</b>
Diâmetro do caule (mm)	1,67 $\pm$ 0,35	1,63 $\pm$ 0,27	0,79	0,27
Área do Caule (mm <sup>2</sup> )	2,52 $\pm$ 1,02	1,95 $\pm$ 0,93	0,21	1,30
Área do Córtex (mm <sup>2</sup> )	1,13 $\pm$ 1,55	0,56 $\pm$ 0,19	0,26	1,16
Área da medula (mm <sup>2</sup> )	0,86 $\pm$ 0,49	0,66 $\pm$ 0,29	0,28	1,11
Área do cilindro vascular (mm <sup>2</sup> )	1,88 $\pm$ 0,87	1,63 $\pm$ 0,55	0,44	0,79
Espessura do Córtex (mm)	0,09 $\pm$ 0,02	0,08 $\pm$ 0,03	0,71	0,38
Razão cilindro vascular/Córtex	2,59 $\pm$ 1,06	2,92 $\pm$ 0,45	0,38	0,91
Número de espaços secretores por corte transversal	36,60 $\pm$ 4,86	30,20 $\pm$ 5,05	<b>0,010</b>	2,89
Área do lume dos espaços secretores (mm <sup>2</sup> )	64,82 $\pm$ 15,56	54,56 $\pm$ 13,84	<b>0,007</b>	1,56

**Tabela 6.** Variáveis anatômicas em caules em estrutura secundária de indivíduos de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. (Valores médios  $\pm$  desvio-padrão). n=10. (T-student,  $p < 0,05$ ).

Variáveis	Não Alagável	Alagável	p	t
Proporção casca/lenho	0,23 $\pm$ 0,03	0,25 $\pm$ 0,06	0,336	-0,991
<b>Lenho</b>				
Área dos elementos de vaso ( $\mu\text{m}^2$ )	2232,73 $\pm$ 443,84	2174,72 $\pm$ 733,71	0,842	0,203
Diâmetro do lume das fibras ( $\mu\text{m}$ )	8,74 $\pm$ 4,18	7,48 $\pm$ 3,15	0,478	0,726
Espessura da parede das fibras ( $\mu\text{m}$ )	8,6278 $\pm$ 0,69	9,24 $\pm$ 2,16	0,437	-0,812
Número de vasos por $\mu\text{m}^2$	82,22 $\pm$ 31,32	101,44 $\pm$ 38,21	0,260	-1,167
Vasos solitários (%)	68,44 $\pm$ 29,15	81,33 $\pm$ 33,93	0,400	0,864
Vasos agrupados (%)	13,78 $\pm$ 3,49	20,11 $\pm$ 6,88	<b>0,026</b>	-2,426
Comprimento das fibras ( $\mu\text{m}$ )	564,66 $\pm$ 132,58	563,73 $\pm$ 127,95	0,988	0,015
Diâmetro dos elementos de vaso ( $\mu\text{m}$ )	68,93 $\pm$ 14,97	62,04 $\pm$ 14,99	0,343	0,976
Comprimento dos elementos de vasos ( $\mu\text{m}$ )	391,91 $\pm$ 117,07	412,42 $\pm$ 71,61	0,660	-0,448
<b>Casca</b>				
Número dos espaços secretores	11,67 $\pm$ 3,08	10,22 $\pm$ 2,95	0,325	1,016
Área do lume dos espaços secretores ( $\mu\text{m}^2$ )	987,12 $\pm$ 564,70	1920,03 $\pm$ 908,99	<b>0,019</b>	-2,615
Espessura da parede das esclereídes ( $\mu\text{m}$ )	6,20 $\pm$ 1,12	5,87 $\pm$ 0,79	0,481	0,722
Densidade de idioblastos	46,78 $\pm$ 22,20	47,89 $\pm$ 25,78	0,923	-0,098
Densidade de lenticelas	68,11 $\pm$ 35,61	55,89 $\pm$ 19,92	0,382	0,899

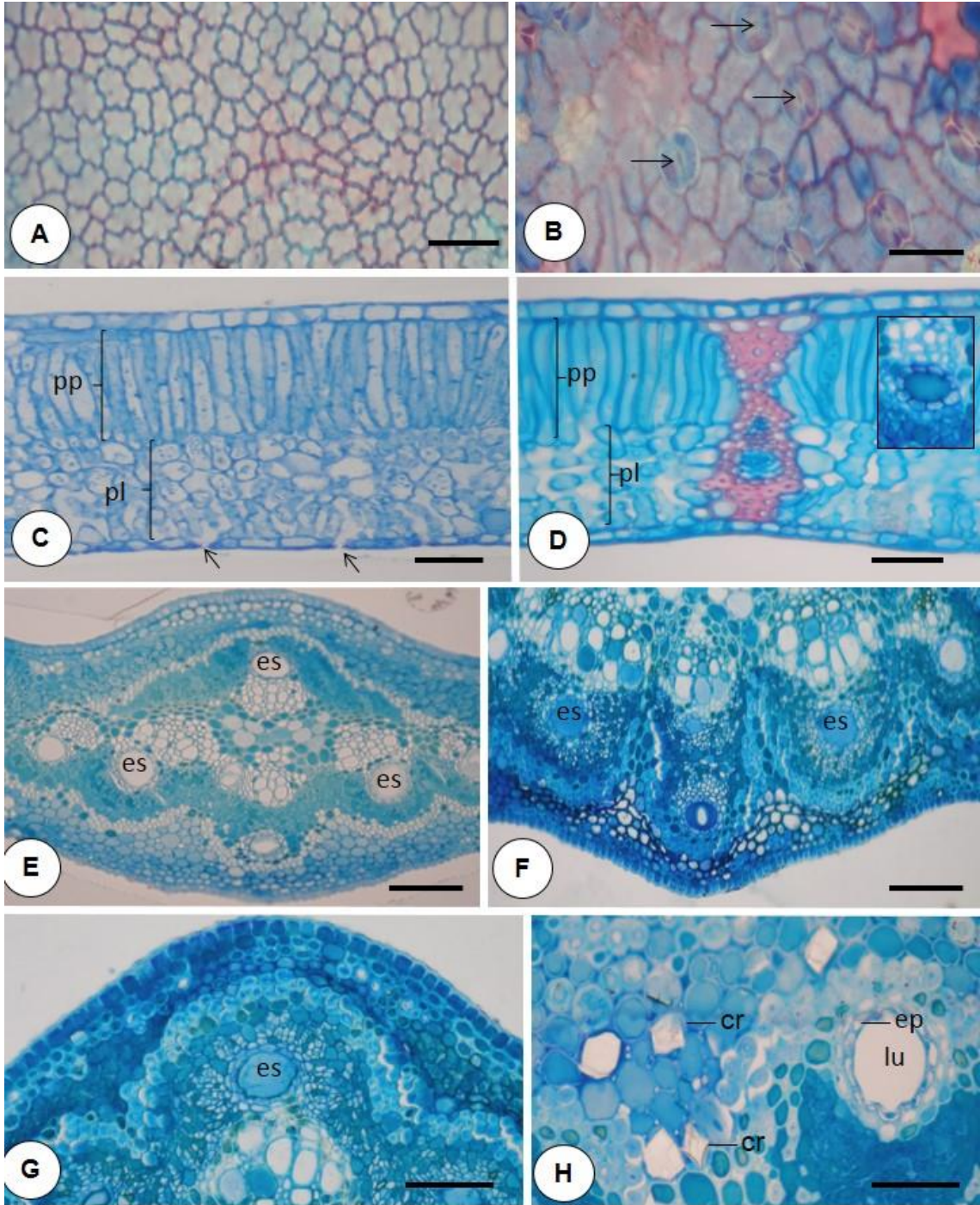
## ***FIGURAS E LEGENDAS***

---



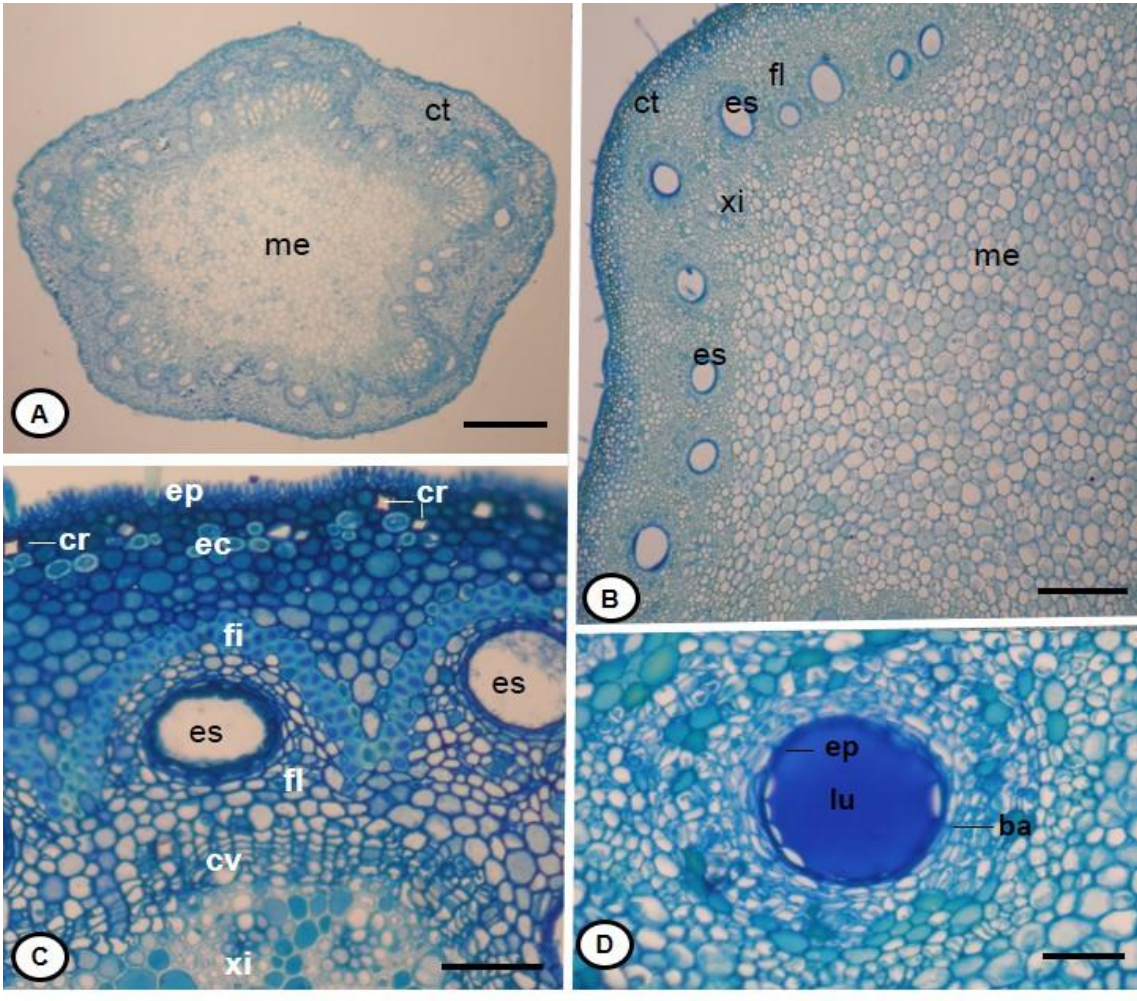


**Figura 1. A-D.** Aspectos da vegetação na restinga na ilha de Itaputiua, Maranhão, Brasil, onde estão localizadas populações de *Protium heptaphyllum*. **A.** Ambiente alagável mostrando maré enchente. **B.** Ambiente alagável mostrando maré vazante. **C.** Ambiente não alagável. **D.** Detalhe de porção aérea de indivíduo de *P. heptaphyllum* no ambiente não-alagável.



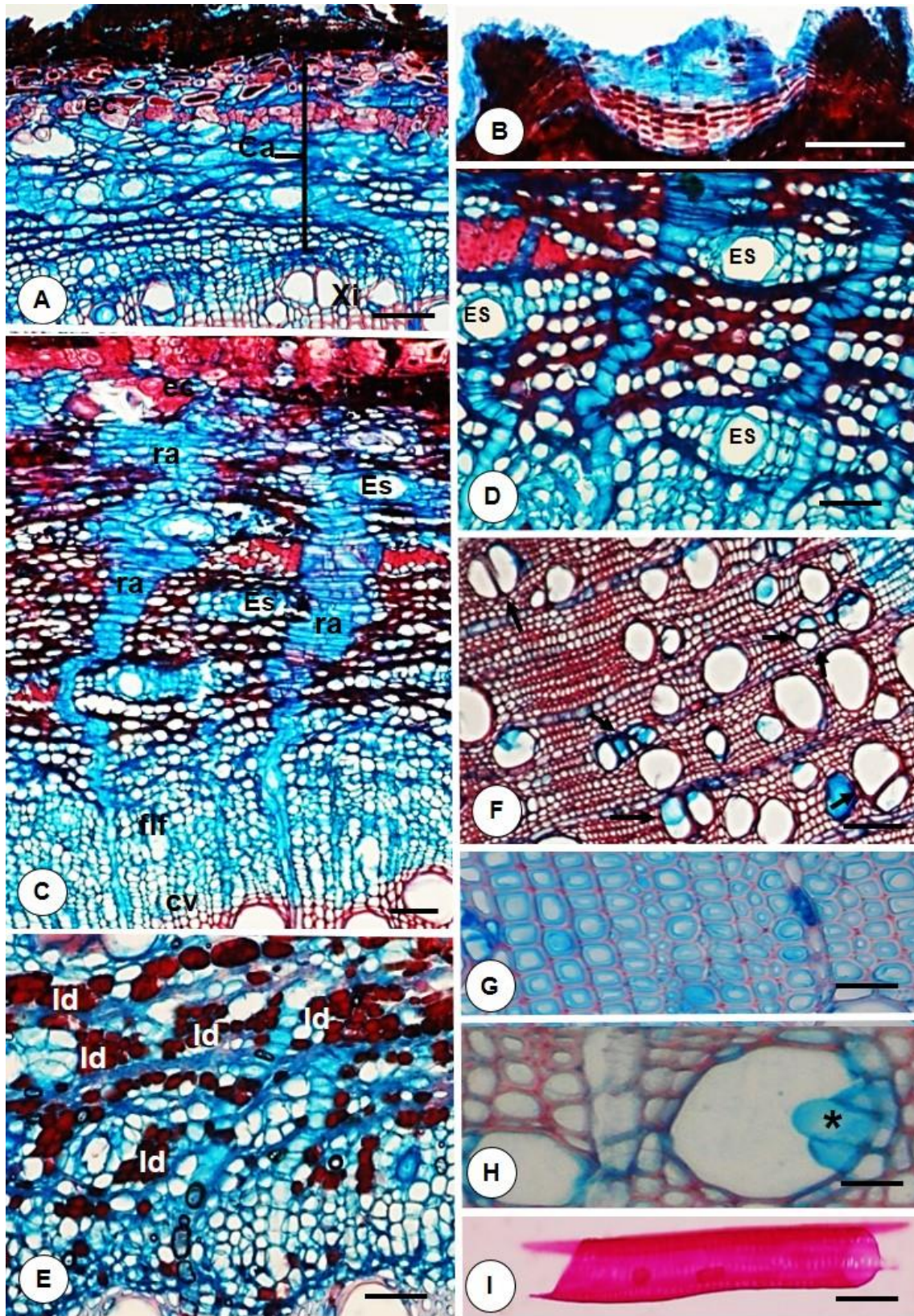


**Figura 2. A-H.** Fotomicrografias do limbo foliar de *Protium heptaphyllum*. A, B. Secções paradérmicas. C-H. Secções transversais. A, B, D. Safrablau. C, E-H. Azul de toluidina. **A.** Epiderme na face adaxial mostrando células comuns com paredes sinuosas. **B.** Epiderme na face abaxial mostrando estômatos (setas) no mesmo nível das células epidérmicas. **C.** Secção mostrando epiderme unisseriada com estômatos (setas) na face abaxial, e mesofilo dorsiventral. **D.** Secção mostrando feixe vascular colateral com extensão da bainha do feixe formada por células lignificadas. O detalhe mostra cavidade secretora no floema. **E-G.** Nervura principal mostrando epiderme unisseriada, córtex com células parenquimáticas e lignificadas e sistema vascular delimitado por calota de fibras com paredes lignificadas. Observar espaços secretores (es) no floema. **H.** Detalhe de nervura principal mostrando células parenquimáticas contendo cristais prismáticos de oxalato de cálcio e espaço secretor no floema constituído por epitélio unisseriado e lume. cr: cristal; ep: epitélio; es: espaço secretor; lu: lume; pl: parênquima lacunoso; pp: parênquima paliçádico. Barras: **A, B, D, H** = 50µm; **C, E-G** = 100µm.



**Figura 3. A-D.** Secções transversais do caule jovem de *P. heptaphyllum* corados com azul de toluidina. **A.** Aspecto geral mostrando contorno irregular, córtex reduzido, sistema vascular periférico e medula ampla. **B.** Porção caulinar mostrando tricomas tectores na epiderme, córtex reduzido, espaços secretores no floema e medula parenquimática ampla. **C.** Epiderme constituída por células com formato papiliforme, córtex constituído por duas a três camadas de colênquima e três a seis camadas de células parenquimáticas, além de esclereídes. Observar calota de fibras envolvendo o sistema vascular e espaços secretores no floema. No material analisado, observa-se a instalação de uma faixa cambial. **D.** Detalhe mostrando espaço secretor constituído por epitélio secretor unisseriado e lume amplo preenchido por secreção. Observar bainha parenquimática circundando o espaço secretor. ba: bainha; cr: cristais; ct: córtex; cv: cambio vascular; ec: esclereídes; ep: epiderme; ep: epitélio; es: espaço secretor; secretor; fi: fibras; fl: floema; lu: lume; me: medula; xi: xilema. Barras: **A** = 500 $\mu$ m; **B** = 150  $\mu$ m; **C, D** = 50 $\mu$ m.





**Figura 4. A-I.** Aspectos do caule em estrutura secundária de *Protium heptaphyllum* corados com safrablau. **A.** Aspecto geral mostrando casca desenvolvida, zona cambial e xilema secundário. **B.** Detalhe mostrando periderme mostrando lenticela. **C.** Floema secundário constituído por uma porção mais externa (colapsado) e uma porção mais interna (não colapsado). Observar raios parenquimáticos que se dilatam na porção externa do floema e espaços secretores. **D.** Espaços secretores associados ao floema. **E.** Observar idioblastos com diferentes tamanhos e espaços secretores no floema. **F.** Xilema secundário mostrando elementos de vaso com disposição solitária ou agrupada. **G.** Fibras gelatinosas no xilema. **H.** Observar tilos (\*) em elemento de vaso. **I.** Elemento de vaso dissociado e contendo apêndices de diferentes tamanhos. ca: casca; cv: cambio vascular; es: espaço secretor; flf: floema colapsado; id: idioblastos; ra: raio; xi: xilema. Barras: **A** = 500µm; **C** = 150µm; **G** = 50µm; **B, D- F, H-I** = 100µm.



## ***CAPÍTULO II***

**Ontogênese, morfologia e histoquímica do sistema secretor interno no eixo vegetativo aéreo de *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae)**

**Resumo** - Espécies de Burseraceae são conhecidas pela produção de resinas com potencial econômico e importância ecológica. Embora a composição química da secreção e sua aplicação biológica e farmacêutica venham sendo estudadas em espécies de *Protium*, informações sobre os sítios de síntese dessas substâncias são raros. Assim, nosso objetivo foi investigar a ontogênese e os tipos dos espaços secretores foliares e caulinares, analisar sua estrutura, distribuição e histoquímica no eixo vegetativo aéreo de *P. heptaphyllum*. Amostras de porções de ápices de parte aérea, amostras de limbo foliar e caule em estrutura primária e secundária foram coletadas de indivíduos adultos vegetando na restinga no Estado do Maranhão nos dois ambientes e processadas segundo técnicas usuais em anatomia vegetal. Espaços secretores (i.e., canais e cavidades) e idioblastos foram encontrados nos dois órgãos estudados, independente do estágio de desenvolvimento. Cavidades e canais secretores foram observados associados ao floema do caule e da nervura principal de folhas; nas nervuras foliares imersas no mesófilo foram encontradas cavidades secretoras. Os espaços secretores pareceram se originar por processo esquizógeno e se expandir por processo esquizolisígeno. Espaços secretores podem se ramificar entre células diferenciadas e se unir a espaços secretores vizinhos formando uma rede secretora anastomosada. Ao redor dos espaços secretores foi observada uma bainha de células parenquimáticas com potencial meristemático, importante na renovação do epitélio secretor e manutenção da atividade secretora. No caule em estrutura primária e secundária e na nervura principal das folhas, as células epiteliais e da bainha podem sofrer lignificação. Idioblastos volumosos foram observados no floema de folhas e caules, sendo bastante numerosos na porção mais externa do floema secundário caulinar. Lipídios, compostos fenólicos, terpenos e polissacarídeos foram detectados através de análises histoquímicas em canais e cavidades secretoras e idioblastos. A produção dessas substâncias pode ser importante na defesa da planta contra herbívoros e patógenos e na proteção contra fatores abióticos como alta intensidade luminosa e dessecação, características comuns no ambiente de ocorrência de *P. heptaphyllum*.

**Palavras-chave:** amescla, anatomia, canal secretor, cavidade secretora, idioblasto, restinga.

## Introdução

Espécies de Burseraceae são conhecidas pela produção de terpenos de grande importância ecológica e econômica (Langenheim 2003). A resina produzida por espécies de Burseraceae é comercializada principalmente na região do Oriente Médio há milênios (Langenheim 2003; Tolera et al. 2013). Nos dias atuais, a resina e os óleos essenciais produzidos por espécies da família são amplamente utilizados em cerimônias religiosas e na produção de fármacos e cosméticos (Lemenih & Teketay 2003; Souza et al. 2016) e representam a principal fonte de renda para famílias rurais em países como a Etiópia (Lemenih et al. 2007; Dejene et al. 2013). Comercialmente, a resina é utilizada na fabricação de cosméticos, medicamentos, vernizes, repelentes e sachês aromáticos, além de ser amplamente empregada na calafetagem de embarcações (Revilla 2001; Simões et al. 2006). Quando queimada, exala odor ainda mais intenso sendo bastante utilizada como incenso (Maia et al. 2000; Lorenzi & Matos 2002). Na medicina popular, é utilizada como anti-inflamatório (Oliveira 2004), analgésico, cicatrizante e expectorante (Maia et al. 2001), antineoplásico, anticoncepcional (Oliveira et al. 2005; Rüdger et al. 2007) e como antifúngico no tratamento de onicomicoses (Mobin et al. 2016).

Dentre os aproximadamente 21 gêneros de Burseraceae, *Protium* (tribo Protieae) se destaca por ser o maior gênero, contando com 150 espécies (Marques et al. 2010). Estudos têm investigado as principais classes de compostos químicos presentes nos óleos essenciais produzidos por espécies de *Protium* e têm demonstrado a importância farmacêutica e biológica desses produtos (Souza et al. 2016). Entretanto, estudos estruturais sobre os locais de síntese dessas substâncias são raros, tendo sido relatada a ocorrência de canais secretores no floema de espécies do gênero por Metcalfe & Chalk (1950).

*Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand é uma planta arbórea, popularmente conhecida como amescla, almecega e breu-branco. Ocorre naturalmente em vários países da América do Sul (Argentina, Venezuela, Paraguai, Colômbia, Suriname, Guiana Francesa, Brasil), América Central (Panamá) e Caribe. No Brasil, a espécie é comum nos Estados Acre, Amazonas, Amapá, Pará, Rondônia, Roraima, Tocantins Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Pernambuco, Sergipe Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo) (Lorenzi 1992; Maia et al. 2001; Bandeira et al. 2002; Citó et al. 2006; Flora do Brasil 2012). É uma espécie de grande plasticidade no que se refere aos ambientes de ocorrência, uma vez que populações podem ser encontradas em matas de terra

firme drenada, solos inundáveis, argilosos, arenosos, secos ou úmidos (Bandeira et al. 2002; Vieira-Junior 2005; Citó et al. 2006).

A resina que exsuda de seu tronco é fortemente aromática e endurece em contato com o ar, sendo conhecido seu papel na proteção da planta contra ataques de herbívoros e patógenos (Susunaga 1996). A composição química, atividade biológica e potencial econômico da secreção *P. heptaphyllum* tem sido muito estudados (ver Souza et al. 2016 e bibliografia citada). Sua importância para a indústria farmacêutica é inegável, sendo confirmada a ação de seu exsudato no tratamento contra úlceras, diabetes, obesidade, micoses, dentre outros (Araújo et al. 2011; Araújo 2012; Santos et al. 2012; Carvalho et al. 2015; Mobin et al. 2016).

Estudos apenas fazem menção as cavidades secretoras no gênero e na espécie como Bieras & Sajo (2009), que citam cavidades secretoras de resina nas folhas de *P. heptaphyllum*, e Souza et al. (2016) que fazem referência a ocorrência de canais secretores associados ao floema em espécies de *Protium*. Entretanto, não foram encontrados estudos sobre as estruturas secretoras e os sítios de síntese dos compostos químicos, nem como se originam e se desenvolvem em órgãos vegetativos dessa espécie. Assim, nosso objetivo foi investigar a ontogênese e os tipos dos espaços secretores foliares e caulinares, analisar sua estrutura, distribuição e histoquímica no eixo vegetativo aéreo de *P. heptaphyllum*.

## Material e métodos

O estudo foi desenvolvido no Laboratório de Pesquisa em Anatomia Vegetal do Departamento de Botânica, Unesp-Botucatu. Amostras de porções de ápices da parte aérea, amostras de limbo foliar e caule em estrutura primária e secundária na porção basal e periférica da copa foram coletados de dez indivíduos adultos em uma área de (4.000 m<sup>2</sup> por ambiente), na restinga na Ilha de Itaputua (80 ha), situada a Leste do município de Raposa, Estado do Maranhão, entre as coordenadas 2°25'56"S e 44°3'30"O, nos meses de julho e agosto 2013.

Vouchers foram depositados no Herbário Irina Delanova Gemtchújnicov (BOTU) sob os números 30230; 30231 e 30232 (apenas os ramos reprodutivos). A identificação da espécie foi confirmada pelo Dr. Douglas Daly (New York Botanical Garden, USA).

## **Estudo anatômico**

Foram obtidas amostras do ápice caulinar, da porção caulinar jovem situada a 0,5 cm abaixo do ápice e folhas jovens não-expandidas com comprimento  $\leq 2$  cm e folhas completamente expandidas não senescentes, foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940), desidratadas em série etílica e embebidas em resina metacrilato (Gerrits 1991). Secções transversais e longitudinais (5 $\mu$ m) foram obtidas em micrótomo rotativo semiautomático e coradas com Azul de Toluidina 0,05% pH 4,7 (O'Brien et al. 1964). Lâminas permanentes foram montadas com resina sintética (Entelan).

As porções caulinares em crescimento secundário com cerca de 4 cm de diâmetro, foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e seccionadas nos planos transversal e longitudinal radial e tangencial em micrótomo de deslize. As secções obtidas (12-15 $\mu$ m de espessura) foram coradas com Safrablau (Bukatsch 1972). Lâminas permanentes foram montadas com Entelan.

As lâminas foram analisadas ao fotomicroscópio Olympus BX 41 e os resultados mais relevantes documentados com auxílio de câmera digital acoplada.

## **Testes histoquímicos**

Para detectar as principais classes de compostos químicos presentes nas estruturas secretoras, secções transversais de folhas e caules jovens foram obtidas com auxílio de micrótomo de Ranvier, enquanto que secções transversais de caule em estrutura secundária foram obtidas ao micrótomo de deslize. As secções foram tratadas com Sudan IV (Johansen 1940) e Sudan Black (Pearse 1980) para identificação de lipídios totais (Johansen 1940); Reagente de Nadi para óleos essenciais e ácidos resínicos (David & Carde 1964); solução de cloreto férrico 10% para compostos fenólicos (Johansen 1940); solução de vermelho de Rutênio 0,02% para substâncias pécnicas (Jensen, 1962); regente de Wagner para alcalóides (Furr & Mahlberg 1981); solução de acetato cúprico 10% para resina (Johansen 1940), e reagente de lugol para amido e alcalóides (Johansen 1940).

## **Resultados**

### **Morfologia e distribuição dos espaços secretores**

Espaços secretores em diferentes estágios de desenvolvimento foram observados desde o ápice caulinar (Fig. 1A); espaços secretores em processo de formação foram observados

ao lado de espaços secretores diferenciados em porções caulinares (Fig. 1A) e de primórdios foliares (Fig. 1B) constituídas por células ainda não diferenciadas. Cavidades e canais secretores, caracterizados pelo aspecto arredondado ou alongado do lume em corte longitudinal (Fig. 1C), respectivamente, ocorreram associados ao floema no caule em estrutura primária (Fig. 1D) e secundária (Fig. 1E) e na nervura principal das folhas (Fig. 1F); nas nervuras foliares imersas no mesofilo foram encontradas cavidades secretoras (Fig. 1G) (Tabela 1).

Na região apical do caule, numerosos tricomas glandulares e coléteres recobrem o ápice caulinar e os primórdios foliares em processo de expansão (Fig. 1A). Na região caulinar imediatamente abaixo do ápice, onde o caule já apresenta estrutura primária diferenciada, estruturas secretoras externas estão ausentes.

### **Desenvolvimento dos espaços secretores**

Os espaços secretores se formam no ápice caulinar e nos primórdios foliares a partir de células do procâmbio que se dividem em vários planos formando agrupamentos constituídos por 4 a 6 células caracterizadas por seu tamanho pequeno, paredes delgadas, citoplasma denso, núcleo grande e vacúolos pequenos (Fig. 2A). A lamela média nas células situadas na região central desse aglomerado se torna intumescida (Fig. 2B). Em um estágio posterior do desenvolvimento, surge um pequeno espaço intercelular localizado na região central do aglomerado de células (Fig. 2C, D), que parece se expandir pela dissolução da lamela média entre as células circundantes. As células que circundam o espaço em formação são volumosas e apresentam formato piramidal, citoplasma denso, núcleo volumoso com nucléolo evidente e numerosos vacúolos; a parede periclinal externa sofre protrusão em direção ao espaço intercelular central (Fig. 2D, E). Espaços secretores diferenciados são constituídos por um epitélio secretor unisseriado e lume onde a secreção se acumula (Fig. 2F).

Na região subapical do caule, espaços secretores diferenciados parecem se expandir pela dissolução da lamela média (Fig. 3A) e se ramificar entre as células vizinhas (Fig. 3B), diferenciadas ou não. Durante esse processo, as células epiteliais se tornam mais volumosas e intensamente vacuolizadas (Fig. 3C). As paredes dessas células são delgadas e parece haver ruptura de parede e lise celular (Fig. 3C). Algumas células parecem se soltar do epitélio, uma vez que restos celulares foram observados no interior do lume de espaços secretores em expansão (Fig. 3C).

Nas adjacências dos espaços secretores em expansão, em contato com as células epiteliais, são observados agrupamentos formados por células pequenas com núcleo volumoso e citoplasma denso (Fig. 3D, E). Tais células parecem se integrar ao epitélio por processo esquizolisógeno, formando ramificações de canais secretores (Fig. 3F). Espaços secretores adjacentes podem se unir pela dissolução da lamela média e lise das células que os separam (Fig. 3G), apresentando um aspecto anastomosado (Fig. 3H). Canais secretores podem se ramificar acompanhando os traços foliares e traços dos ramos (Fig. 3I).

### **Espaços secretores maduros**

Em cavidades e canais secretores maduros, o epitélio secretor unisseriado é constituído por células com formato variando de ovalado a piramidal (Fig. 4A, B). Algumas células epiteliais são digitiformes e se projetam em direção ao lume, caracterizando trabéculas (Fig. 4B). De forma geral, as células epiteliais apresentam paredes pecto-celulósicas delgadas e citoplasma denso (Fig. 4A, B); as paredes anticlinais das células epiteliais podem apresentar espessamentos pecto-celulósicos (Fig. 4A, insert). Secreção pode ser visualizada preenchendo o lume dos espaços secretores (Fig. 4A).

No caule em estrutura secundária, os espaços secretores localizados na porção mais externa do floema (zona de dilatação do floema) apresentam células epiteliais com paredes lignificadas (Fig. 4C-E). Essa lignificação pode ocorrer somente em algumas células (Fig. 4C) ou ser um processo generalizado no epitélio (Fig. 4D, E).

Em todos os órgãos analisados, uma bainha constituída por 3 a 4 camadas de células parenquimáticas alongadas tangencialmente envolve externamente o epitélio secretor de canais e cavidades (Fig. 4A, B). Essas células apresentam potencial meristemático, tendo sido observadas células em divisão periclinal (Fig. 4A, insert). Na nervura principal das folhas expandidas e na porção mais periférica do caule em estrutura secundária, a bainha que circunda os espaços secretores pode se apresentar constituída por células lignificadas (Fig. 4F).

### **Idioblastos**

Idioblastos de diferentes tamanhos que se coram de verde com o azul de toluidina (Fig. 1A, D, F, 3A, B) e em vermelho com Safrablau (Fig. 1E) foram observados nas adjacências dos

espaços secretores, e ainda podem ocorrer isolados ou em agrupamentos, na porção mais externa do floema secundário (Fig. 2E, F).

### **Testes histoquímicos**

Diferentes categorias de substâncias com natureza lipofílica e hidrofílica foram detectadas através de análises histoquímicas nos espaços secretores e idioblastos nas folhas e caules de *P. heptaphyllum* (Fig. 5A-F). As substâncias detectadas na secreção armazenada no lume de canais e cavidades e nos idioblastos foram semelhantes em todo eixo vegetativo aéreo, com exceção do caule secundário onde foi detectado também, amido e alcalóides conforme apresentado na tabela 2.

### **Discussão**

A ocorrência de canais secretores associados ao floema é um aspecto característico de espécies de *Protium* (Souza et al. 2016); entretanto, a presença de cavidades secretoras é uma característica menos conhecida havendo apenas relatos para folhas de *P. heptaphyllum* (Biera & Sajo 2009). As diferenças morfológicas entre canais e cavidades secretores foram postuladas por Col. (1903) que descreveu cavidades como sendo mais curtas e com lume mais largo e canais secretores como estruturas mais alongadas e mais estreitas. Nossos resultados mostraram que canais e cavidades ocorrem nas folhas e caule de *P. heptaphyllum*, independentemente de seu estágio de desenvolvimento.

Nossos resultados mostram que o processo de formação dos espaços secretores em *P. heptaphyllum* ocorre desde as fases iniciais do desenvolvimento caulinar, uma vez que espaços secretores diferenciados foram observados no ápice caulinar e em primórdios foliares, imersos numa região formada por células não-diferenciadas. A maturação dos espaços secretores antes da diferenciação dos tecidos vizinhos tem sido relatada em outros grupos vegetais (Curtis & Lersten 1986; Fueyo 1986; Joel & Fahn 1980; Monteiro et al. 1995; Rodrigues et al. 2011) e vem sendo associada à maior necessidade de proteção dessas regiões (Rodrigues et al. 2011a). Nesse sentido, é interessante notar que, além da presença de espaços secretores diferenciados e idioblastos, numerosos tricomas secretores recobrem o ápice caulinar e os primórdios foliares em processo de expansão em *P. heptaphyllum*. Por ser uma região de extrema importância no desenvolvimento das plantas, a presença de tricomas glandulares no ápice caulinar e primórdios



foliares pode complementar a ação do sistema secretor interno na proteção das plantas contra fatores bióticos e abióticos que poderiam causar prejuízos ao desenvolvimento vegetal (Machado et al. 2012). Na região caulinar imediatamente abaixo do ápice, onde o caule apresenta estrutura primária diferenciada, e em primórdios foliares em expansão, tricomas secretores estão ausentes, o que pode ser justificado pela maior maturidade do sistema secretor interno nessas regiões.

No ápice caulinar de *P. heptaphyllum*, os espaços secretores se originam de agrupamentos de células originadas a partir do procâmbio. O processo de formação do lume parece ocorrer pelo afastamento das células centrais que forma tais agrupamentos causado pela dissolução da lamela média, o que caracteriza processo de esquizogenia (Fahn 1979; Evert 2006). Entretanto, o processo de expansão dos espaços secretores parece envolver a ruptura de células e a liberação de seu conteúdo para o lume. Assim, embora a origem do lume em *P. heptaphyllum* seja esquizógena, o processo de ampliação do lume se dá por uma combinação entre dissolução da lamela média e ruptura de células, caracterizando esquizo-lisigenia (Rodrigues et al. 2011b).

Nesse trabalho merece atenção a ocorrência de canais secretores interconectados no floema primário. A junção entre espaços secretores adjacentes em *P. heptaphyllum* parece ocorrer por esquizo-lisigenia e garante a formação de uma rede secretora anastomosada. Estudos têm demonstrado anastomoses entre canais secretores de resina no floema secundário de diferentes espécies de Burseraceae (Mc Nair 1918; Tolera et al. 2013), mas não no corpo primário das plantas. A anastomose implica em uma comunicação direta entre dois canais adjacentes (Bosshard & Hug 1980) e facilita o transporte de resina a longas distâncias garantindo maior eficiência na proteção contra herbívoros (Tolera et al. 2013). Uma vez que observamos a ocorrência de agrupamentos de células com características indiferenciadas em associação com espaços secretores em expansão, podemos sugerir que o contato dessas glândulas com as células vizinhas possa induzir modificações estruturais e funcionais que as levem a se tornar parte do epitélio secretor. Se anastomoses ocorrem também no floema secundário de *P. heptaphyllum* não podemos afirmar.

Células epiteliais com diferentes formatos foram observadas em canais e cavidades maduros presentes nas folhas e caules de *P. heptaphyllum*. O formato piramidal e o citoplasma denso observados nas células epiteliais da maioria dos espaços secretores são características típicas de células em intensa atividade secretora (Fahn 1979, 2000; Machado 2005; Castro & Machado 2006; Evert, 2006). Por outro lado, células menos volumosas com formato achatado

podem representar um estágio de desenvolvido mais avançado e a diminuição da atividade secretora (Sant'anna-Santos et al. 2006). A presença de células epiteliais digitiformes alongadas que cruzam o lume dos espaços secretores constituem trabéculas e foram observadas em espaços secretores de espécies de leguminosas pertencentes à subfamília Papilionoideae (Turner 1986; Teixeira & Rocha 2009; Rodrigues & Machado 2012). Em Leguminosae, a presença de cavidades trabeculares é um aspecto com importância taxonômica (Turner 1986; Palermo et al. 2016) e funcional podendo agir na sustentação da secreção no interior do lume dos espaços secretores (Palermo et al. 2016). Para membros de Burseraceae, não foram encontrados registros referentes à ocorrência de espaços secretores com trabéculas.

A presença de espessamentos pecto-celulósicos nas paredes anticlinais das células epiteliais de canais e cavidades de *P. heptaphyllum* é um aspecto que merece atenção. A deposição de materiais adicionais nas paredes anticlinais dessas células poderia estar relacionada à proteção contra o refluxo de substâncias presentes nas células epiteliais ou secretadas para o lume de volta para os tecidos ao redor dos espaços secretores via apoplasto. Em muitas plantas esse refluxo de substâncias secretadas é impedido pela deposição de material adicional às paredes celulares, de forma semelhante à endoderme (Evert 2006), protegendo os tecidos vizinhos da toxicidade dos metabólitos dos secretados (Ascensão & Paes 1987, 1988; Ascensão et al. 1995, 1997, 1999).

A presença de uma bainha de células parenquimáticas com potencial meristemático ao redor dos espaços secretores como observado no presente trabalho já foi descrita para espécies de outras famílias (Bosabilidis & Tsekos 1982; Monteiro et al. 1999; Sant'anna\_Santos et al. 2006; Rodrigues et al. 2011; Rodrigues & Machado 2012; Luna et al 2013; Reis et al. 2014). Da mesma forma que descrito para outros grupos de plantas, em *P. heptaphyllum* essa bainha de células meristemáticas pode formar novas células que adquirem potencial secretor e substituem as células epiteliais que já finalizaram seu ciclo secretor (Rodrigues & Machado 2012). Entretanto, em *P. heptaphyllum* esse modelo de desenvolvimento aberto não parece ser contínuo, uma vez que espaços secretores em estágios mais avançados do desenvolvimento parecem perder sua capacidade secretora e apresentam-se constituídos por células epiteliais com paredes lignificadas. A lignificação das células epiteliais pode ser uma consequência do processo de dilatação das porções mais externas do floema secundário (Bannan 1936) e tem sido observada em outras espécies de Burseraceae (Tolera et al. 2013). Da mesma forma, as células da própria bainha podem se tornar lignificadas e perder seu potencial meristemático nas porções mais externas do floema secundário e na nervura principal de folhas completamente

expandidas. Assim, consideramos que embora a lignificação das paredes das células da bainha represente a interrupção do modelo de desenvolvimento aberto do sistema secretor de *P. heptaphyllum*, a presença de uma bainha com células lignificadas pode colaborar na manutenção estrutural dos espaços secretores e no impedimento do refluxo da secreção para as células vizinhas. Entretanto, deve-se ressaltar que novos espaços secretores são constantemente produzidos no ápice caulinar e no câmbio vascular do caule em estrutura secundária.

A manutenção do potencial secretor de canais e cavidades em caules em estrutura primária e folhas jovens pode estar associada a sua maior necessidade de proteção contra herbivoria. Uma vez que órgãos mais jovens são mais palatáveis por serem mais tenros e apresentam maior quantidade de nitrogênio e água, são preferencialmente atacados por insetos herbívoros (Coley & Barone 1996).

Embora *P. heptaphyllum* seja conhecida pela produção de resina (Siani et al. 1999; Maia et al. 2000; Bandeira et al. 2002), nossos resultados mostraram que a secreção produzida por canais e cavidades secretoras apresenta natureza mista. Foram histoquimicamente identificados lipídios totais, terpenos, compostos fenólicos e polissacarídeos, além de resina, no sistema secretor interno de caules e folhas de *P. heptaphyllum*. Vale ressaltar que a coloração violeta observada nas células epiteliais e no lume dos espaços secretores e no interior dos idioblastos tratados com reagente de Nadi indica a presença de óleos essenciais, além de ácidos resínicos na secreção (Ascensão et al. 2001). De forma geral, as substâncias detectadas no sistema secretor de *P. heptaphyllum*, principalmente terpenos e compostos fenólicos, podem estar associadas à defesa da planta contra ataques de herbívoros e patógenos (Harbone 1993; Langenheim 2003). Além disso, a produção de compostos fenólicos pode ser importante na proteção das plantas contra o excesso de radiação solar (Liakoura et al. 1997; Silva et al. 2016), o que se faz especialmente importante no ambiente onde os indivíduos de *P. heptaphyllum* foram coletados. A presença de substâncias hidrofílicas, como os polissacarídeos, pode atuar na retenção de água no interior das células colaborando na proteção da planta contra dessecação (Sawidis 1998; Silva et al. 2016), aspectos de grande importância ecológica para plantas que vivem em ambientes com forte intensidade luminosa e temperatura como na restinga.

A ocorrência de idioblastos secretores em espécies de Burseraceae tem sido um aspecto negligenciado na literatura. Em *P. heptaphyllum*, idioblastos produtores de secreção de natureza mista são abundantes e amplamente espalhados pelo eixo vegetativo aéreo. Idioblastos, assim como as cavidades e os canais secretores, podem ser importantes como caracteres diagnósticos em estudos taxonômicos (Metcalfe e Chalk, 1950, 1979) e as substâncias produzidas por eles

podem apresentar importantes papéis ecológicos e complementar a ação dos espaços secretores na interação das plantas com o meio externo.

Nossos resultados mostram, pela primeira vez, a distribuição, origem, morfologia e histoquímica do sistema secretor interno no eixo vegetativo aéreo de *P. heptaphyllum*, podendo contribuir para o conhecimento do sistema secretor dessa espécie. Estudos adicionais ao nível ultraestrutural se fazem necessários para o entendimento dos mecanismos celulares envolvidos no processo de secreção e de anastomose de canais vizinhos.

### **Agradecimentos**

Os autores agradecem ao CNPq pela bolsa (PIBIC) concedida ao aluno Juan de Nicolai, ao Departamento de Química e Biologia da Universidade Estadual do Maranhão pela ajuda financeira; Ao Laboratório de Pesquisa em Anatomia Vegetal (LAPAV), Departamento de Boânica-UNESP, Botucatu) pelo auxílio no preparo das amostras de folhas e caule em estrutura primária. Ao Laboratório de Anatomia da Madeira (FCA, UNESP) pelo auxílio no preparo das amostras de caule em estrutura secundária. Ao Prof. Dr. Douglas Daly (New York Botanical Garden, USA) pela identificação da espécie.

### **Referências bibliográficas**

- Araujo, D.A.O.V.; Takayama, C.; Faria, F.M. de; Socca, E.A.R.; Dunder, R.J.; Manzo, L.P.; Ferreira, A.L.; Souza-Brito, A.R.M. (2011). Gastroprotective effects of essential oil from *Protium heptaphyllum* on experimental gastric ulcer models in rats. **Brazilian Journal of Pharmacognosy** **21**(4): 721-729.
- Araujo D.A.O.V. (2012). Avaliação da gastroproteção do óleo essencial do *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March (Burseraceae) bem como os possíveis mecanismos de ação envolvidos em modelos de úlcera gástrica em ratos. Dissertação (Mestrado em Farmacologia), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 127p.
- Ascensão, L.; Marques, N.; Pais, M.S. (1995). Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus* (Lamiaceae). **Annals of Botany** **75**: 619- 626.
- Ascensão, L.; Marques, N.; Pais, M.S. (1997). Peltate glandular trichomes of *Leonotis leonurus* leaves: ultrastructure and histochemical characterization of secretions. **International Journal of Plant Sciences** **158**: 249- 258.

- Ascensão, L.; Mota, L.; Castro, M.M. (1999). Glandular trichomes on the leaves and flowers of *Plectranthus ornatus*: morphology, distribution and histochemistry. **Annals of Botany** **84**: 437-447.
- Ascensão, L.; Pais, M.S. (1987). Glandular trichomes of *Artemisia campestris* (ssp. *maritima*): ontogeny and histochemistry of the secretory product. **Botany Gazeta** **148**: 221-227.
- Ascensão, L.; Silva, J.A.T.; Barroso, J.G.; Figueiredo, A.C.; Pedro, L. (2001). Glandular trichome and essential oils of *Helichrysum stoechas*. **Israel Journal of Plant Sciences** **49**: 115- 122.
- Bandeira, P.N.; Pessoa, O.D.L.; Trevisan, M.T.S.; Lemos, T.L.G. (2002). Metabólitos secundários de *Protium heptaphyllum* March. **Quimica Nova** **25**: 1078–1080.
- Bannan, N.W. (1936). Vertical resin ducts in the secondary woods of the Abietineae. **New Phytologist** **35**: 11-46.
- Bieras, A.C.; Sajo, M.G. (2009). Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees** **23**: 451-471.
- Bosabalidis, A.; Tsekos, I., (1982). Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten., 1. Early stages of the gland cell differentiation. **Protoplasma** **112(1-2)**: 55–62.
- Bosshard, H.H.; Hug, U.E. (1980). The anastomoses of the resin canal system in *Picea abies* (L.) Karst. *Larix decidua* Mill, and *Pinus sylvestris* L. **Holz als Roh-und Werkstoff** **38(9)**: 325-328.
- Bukatsch, F. (1972). Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos** **61**: 255.
- Carvalho, K.M.M.B.; Marinho-Filho, D.B.; Melo, T.S. de; Araújo, A.J.; Quetz, J. da S.; Cunha, M. do P.S.S. da; Melo, K.M. de; Silva, A.A. de C.A da; Tomé, A.R.; Havt, A.; Fonseca, S.G. da C.; Brito, G.A. de C.; Chaves, M.H.; Rao, V.S.; Santos, F.A. (2015). The Resin from *Protium heptaphyllum* Prevents High-Fat Diet-Induced Obesity in Mice: Scientific Evidence and Potential Mechanisms. **Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine**: **2015**: 1-13.
- Castro, M. M.; Machado, S.R. (2006) Células e tecidos secretores. In: Appezzato-da-Glória, B.; Carmello-Guereiro, S.M. (Eds). Anatomia Vegetal. Viçosa: UFV. **Revista Brasileira de Botanica** **18**: 95–103.

- Citó, A.M.G.L.; Costa, F.B.; Lopes, J.A.D.; Oliveira, V.M.M.; Chaves, M.H. (2006). Identificação dos conteúdos voláteis de frutos e folhas de *Protium heptaphyllum* Aubl. (March.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais 8**: 4-7.
- Col, M. (1903). Recherches sur l'appareil sécréteur interne des Composées. **Le Journal Botany 17**: 288–318.
- Coley, P.D.; Barone, J.A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics 27**: 305-335.
- Curtis, J.D.; Lersten, N.R., (1986). Development of bicellular foliar secretory cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). **American Journal Botany 73**: 79–86.
- David, R.; Carde, J.P. (1964). Coloration différentielle des inclusions lipidique et ter- peniques des pseudophylles du pine maritime au moyen du reactif Nadi. Paris. **Comptes Rendus Académie des Sciences 257**: 1338–1340.
- Dejene T; Lemenih M.; Bongers, F. (2013). Manage or convert *Boswellia* woodlands? Can frankincense production payoff ? **Journal of Arid Environments 89**: 77-83.
- Evert, R.F. (2006). **Esau's Plant Anatomy. Meristems, Cells and Tissues of the Plant Body.** Their structure, function and development. 3ed. John Wiley and Sons: New Jersey.
- Fahn, A. (1979). **Secretory tissues in plants.** Academic Press: London.
- Fahn, A. (2000). Structure and function of secretory cells. **Advances in Botanical Research 31**: 37–75.
- Fueyo, G.M. (1986). Ontogenia de las glandulas foliares e involucrales de *Tahetes minuta* (Compositae). **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 24**: 403–410.
- Furr, M.; Mahlberg, P. G. (1981). Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. **Journal of Natural Products 44**: 153-159.
- Harbone, J.B. (1993). **Ecological biochemistry**, 4 ed., London Academic: London.
- Jensen, W.A. (1962). Botanical histochemistry: principles and practice. San Francisco: W.H. Freeman & Co., 408 p.
- Joel, D.M.; Fahn, A. (1980). Ultrastructure of the resin ducts of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). Differentiation and senescence of the shoot ducts. **Annals Botany 46**: 225–233.
- Johansen, D.A. (1940). Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill.

- Langenheim, J.H. (2003). *Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany*. Timber Press, Portland, Cambridge.
- Lemenih M.; Feleke, S.; Tadesse, W. (2007). Constraints to smallholders production of frankincense in Metema district, northwestern Ethiopia. **Journal of Arid Environments** **71**: 393–403.
- Lemenih, M.; Teketay, D. (2003). Frankincense and myrrh resources of Ethiopia. II. Medical and industrial uses. **Ethiopian Journal of Science** **26**:161–172.
- Lersten, N.R.; Curtis, J.D. (1986). Tubular cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). **American Journal of Botany** **73**:1016-1021.
- Liakoura, V.; Stefanou, M.; Manetas, Y.; Cholevas, C.; Karabourniotis, G. (1997). Trichome density and its UV-B protective potential are affected by shading and leaf position on the canopy. **Journal Environmental and Experimental Botany** **38**: 223–229.
- Lorenzi, H. (1992). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Instituto Plantarum, v.1. 373p.
- Lorenzi, H. Matos, F.J.A. (2002). *Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas*. Plantarum, Ed: Nova Odessa. São Paulo. Instituto Plantarum, 512p.
- Luna, B.N. (2013). Anatomia foliar, ontogenia das estruturas secretoras foliares e composição do óleo essencial de *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. & Shult, e *Myrsine venosa* A.D.C. (Myrsinoideae – Primulaceae). (2013). 65f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Escola Nacional de Botânica Tropical do Rio de Janeiro. 2013.
- Machado, S.R. (2005). Glandular structures in plants: cell changes during the secretory cycle. **Brazilian Journal of Morphological Sciences** **12**: 1-9.
- Machado, S.R.; Barreiro, D.P.; Rocha, J.F.; Rodrigues, T.M. (2012). Dendroid colleter on vegetative and reproductive apices in *Alibertia sessilis* (Rubiaceae) differ in ultrastructure and secretion. **Flora** **207**: 868-877.
- Maia, J.G.S.; Zoghbi, M.G.B.; Andrade, E.H.A. (2001). *Plantas aromáticas na Amazônia e seus óleos essenciais*. Belém: MPEG. 173p.

- Maia, R.M.; Barbosa, P.R.; Cruz, F.G.; Roque, N.F.; Fascio, M. (2000.). Triterpenos da resina de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae): caracterização em misturas binárias. **Química Nova** **23**: 623-626, p.
- Marques, D.D.; Sartori, R.A.; Lemos, T.L.A.; Machado, L. L.; Souza, J.S.N.; Monte, F.J.Q. (2010). Chemical composition of the essential oils from two subspecies of *Protium heptaphyllum*. **Acta Amazônica** **40**: 227-230.
- Mc Nair, J.B. (1918). Secretory canals of *Rhus diversiloba*. **Botanical Gazette** **65**: 268-273.
- Metcalf, C.R.; Chalk, L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, Clarendon Press. v.2. 1500p.
- Metcalf, C.R.; Chalk, L. 1979. Anatomy of the Dicotyledons. 2ed. Oxford, Clarendon Press. v.1. 276p.
- Mobin, M.; de Lima, S.G.; Almeida, L.T.G.; Takahashi, J.P.; Teles, J.B.; Szeszs, M.W.; Martins, M.A.; Carvalho, A.A.; Melhem, M.S.C. (2016). MDGC-MS analysis of essential oils from *Protium heptaphyllum* (Aubl.) and their antifungal activity against *Candida* specie. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais** **18**: 531-538.
- Monteiro, W.R.; Castro, M.M.; Fahn, A.; Caldeira, W. (1995). Observations on the development of the foliar secretory cavities of *Porophyllum lanceolatum* (Asteraceae). **Nordic Journal of Botany** **15**: 69-69-76.
- Monteiro, W.R.; Castro, M.M.; Fahn, A.; Caldeira, W.; Castro, M.M. (1999). Ultrastructure observation on the foliar secretory cavities of *Porophyllum lanceolatum* DC. (Asteraceae). **Flora** **194**: 113-126.
- O'Brien, T.P.; Feder, N.; McCully, M.E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma** **59**: 368-373.
- Oliveira, F.A.; Chaves, M.H.; Almeida, F.R.C.; Lima-Júnior, R.C.P.; Silva, R.M.; Maia, J.L.; Brito, G.A.A.C.; Santos, F.A.; Rao, V.S. (2005). Protective effect of  $\alpha$ - and  $\beta$ -amyryn, a triterpene mixture from *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. trunk wood resin, against acetaminophen-induced liver injury in mice. **Journal of Ethnopharmacology** **98**: 10-18.
- Oliveira, F.A.; Viera-Júnior, G.M.; Chaves, M.H.; Almeida, F.R.C.; Florencio, M.G.; Lima, R.C.P.; Silva, R.M.; Santos, F.A.; Rao, V.S.N (2004). Gastroprotective and anti-inflammatory effects of resin from *Protium heptaphyllum* in mice and rats. **Pharmacological Research** **49**: 105-111.



- Palermo, F.H.; Teixeira, S.P.; Mansano, V.F.; Leite, V.G.; Rodrigues, T.M. (2016). Secretory spaces in species of the clade Dipterygeae (Leguminosae, Papilionoideae). **Acta Botanica Brasílica**. p. 1-8. Doi: 10.1590/0102-33062016abb0251.
- Pearse, A.G.E. (1980). Histochemistry theoretical and applied. Vol. II, 4th edition. Longman Group Limited.
- Reis, A.L.L.E.; Silva, D.S. da; Silva, K.L.F.; Chagas, D.B. (2014). Caracterização anatômica e histoquímica de raízes e folhas de plântulas de *Anacardium occidentale* L. (Anacardiaceae) Viçosa-MG. **Revista Árvore** **38**: 209-219.
- Revilla, J. (2001). Plantas da Amazônia: oportunidades econômicas e sustentáveis. SEBRAE-AM/INPA, Manaus.
- Reynolds, E. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. **Journal of Cell Biology** **17**: 208-212.
- Rodrigues, T.M.; Machado, S.R. (2012). Oil glands in *Pterodon pubescens* (Leguminosae-Papilionoideae): distribution, structure and secretion mechanisms. **International Journal of Plant Sciences** **173**: 984-992.
- Rodrigues, T.M.; Santos, D.C.; Machado, S.R. (2011a). The role of the parenchyma sheath and PCD during the development of oil cavities in *Pterodon pubescens* (Leguminosae-Papilionoideae). **Comptes Rendus Biologies** **334(7)**: 535-543.
- Rodrigues, T.M.; Teixeira, S.P.; Machado, S.R. (2011b). The oleoresin secretory system in seedlings and adult plants of copaiba (*Copaifera langsdorffii* Desf. Leguminosae-Caesalpinioideae). **Flora** **206**: 585-594.
- Rüdger, A.L.; Siani, A.C.; Veiga-Junior, V.F. (2007). The chemistry and pharmacology of the South America genus *Protium* Burm, f. (Burseraceae). **Pharmacognosy Reviews** **1**: 93-104.
- Sant'anna-Santos, B.F.; Thadeo, M.; Meira, R.M.S.A.; Ascensão, L. (2006). Anatomia e histoquímica das estruturas secretoras do caule de *Spondias dulcis* Forst. F. (Anacardiaceae). **Revista Árvore** **30**: 481-489.
- Santos, F.A.; Frota, J.T.; Arruda, B.R.; Melo, T.S.; Silva, A.A. C.A; Brito, G.A.C.; Chaves, M.H.; Rao, V.S. (2012). Antihyperglycemic and hypolipidemic effects of  $\alpha$ ,  $\beta$ -amyrin, a triterpenoid mixture from *Protium heptaphyllum* in mice. **Lipids in Health and Disease** **11**: 98-105.

- Sawidis, T.H. (1998). The subglandular tissue of *Hibiscus rosa-sinensis* nectaries. **Flora** **193**: 327–335.
- Siani, A.C.; Ramos, M.F.S.; Guimarães, A.C.; Susunaga, G.S.; Zoghbi, M.G.B. (1999). Volatile constituents from oleoresin of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand **Journal. Essential Oil Research** **11**: 72-74.
- Silva, S.C.M.S; Tozin, L.R.S; Rodrigues, M.T. Rodrigues. (2016). Morphological and histochemical characterization of secretory sites of bioactive compounds in *Lantana camara* L. (Verbenaceae). **Botany** **94**: 321-336.
- Simões, C.M.O.; Schenkel, E.P.; Gosmann, G.; Mello, J.C.; Mentz, L.A.; Petrorick, P.R. (2004). Farmacognosia: da planta ao medicamento. 5<sup>a</sup> ed. Florianópolis: Editora da UFRGS. Editora da UFSC, 833p.
- Souza, L.R.; Trindade, F.G.; Oliveira, R.A. de; Costa, L.C.B.; Gomes, V.M.; Cunha, M. (2016). Histochemical characterization of secretory ducts and essential oil analysis of *Protium* species (Burseraceae). **Journal of Essential Research** **28**: 166–171.
- Susunaga, G.S. (1996). Estudo químico e biológico da resina produzida pela espécie *Protium heptaphyllum* March. (Burseraceae). 1996. 163f. Dissertação (Mestrado em Química) – Universidade do Amazonas – Química de produtos naturais, Manaus, AM.
- Teixeira, S.P.; Rocha, J.F. (2009). Oil glands in the Neotropical genus *Dahlstedtia* Malme (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae). **Revista Brasileira de Botânica** **32**: 33-40.
- Tolera, M.; Menger, D.; Klaassen, U.S.; Sterck, F.J.; Copini, P.; Bongers, F. (2013). Resin secretory structures of *Boswellia papyrifera* and implications for frankincense yield. **Annals Botany** **111**: 61-68.
- Turner, G. (1986) Comparative development of secretory cavities in the tribes Amorphaeae and Psoraleae (Leguminosae: Papilionoideae). **American Journal of Botany** **73**: 1178-1192.
- Vieira-Júnior, G.M.; Souza, C.M.L; Chaves, M.H. (2005). Resina de *Protium heptaphyllum*: Isolamento, caracterização estrutural e avaliação das propriedades térmicas. **Química Nova** **28**: 183-187.

## ***TABELAS***

---

**Tabela 1.** Distribuição dos diferentes tipos de estruturas secretoras em folhas e caules de *Protium heptaphyllum*.

<b>Órgão</b>	<b>Estrutura secretora</b>	<b>Localização</b>
Folha	CV	Floema dos feixes vasculares imersos no mesofilo
	CV; CN; ID	Floema da nervura principal
Caule - estrutura primária	CV; CN; ID	Floema dos feixes vasculares
	ID	Córtex e medula
Caule – estrutura secundária	CV; CN; ID	Floema secundário

**ID:** idioblastos; **CV:** cavidades secretoras; **CN:** canais secretores.

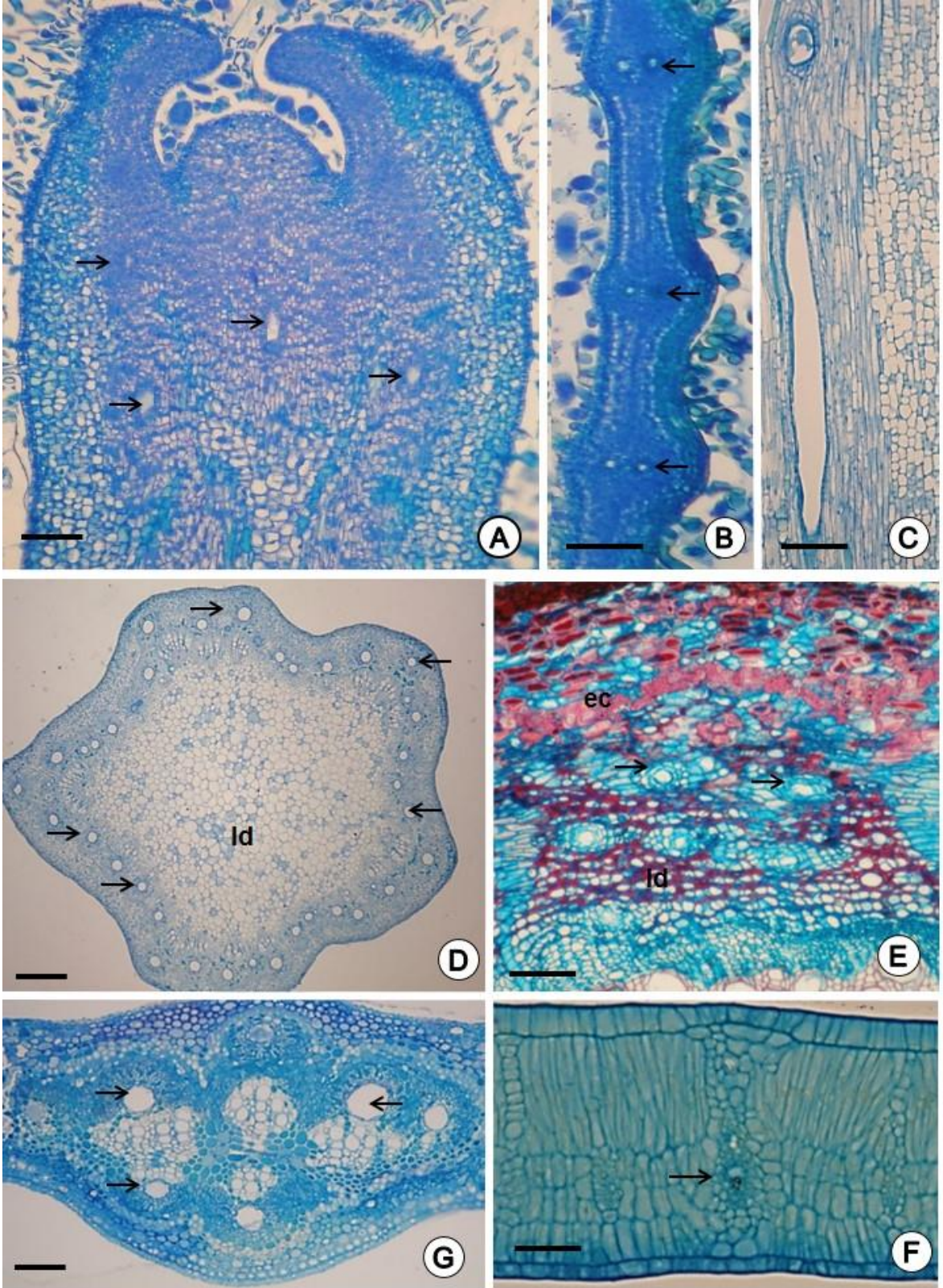
**Tabela 2.** Testes histoquímicos em cavidades e canais secretores e idioblastos em folhas e caules de *P. heptaphyllum*.

Reagentes	Substâncias detectadas	Idioblastos			Cavidades secretoras				Canais secretores			
		CP	CS	NP	CP	CS	MS	NP	CP	CS	MS	NP
Sudan IV	Lipídios Totais	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sudan Black B	Lipídios Totais	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Reagente de Nadi	Resina e óleos essenciais	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Acetato de cobre	Resina	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Reagente de Wagner	Alcalóides	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-
Vermelho de Rutênio	Polissacarídeos	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cloreto Férrico III	Compostos fenólicos	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Reagente de Lugol	Amido	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-

CP: caule em estrutura primária; CS: caule em estrutura secundária; MS: mesofilo foliar; NP: nervura principal da folha; +: positivo; -: negativo.

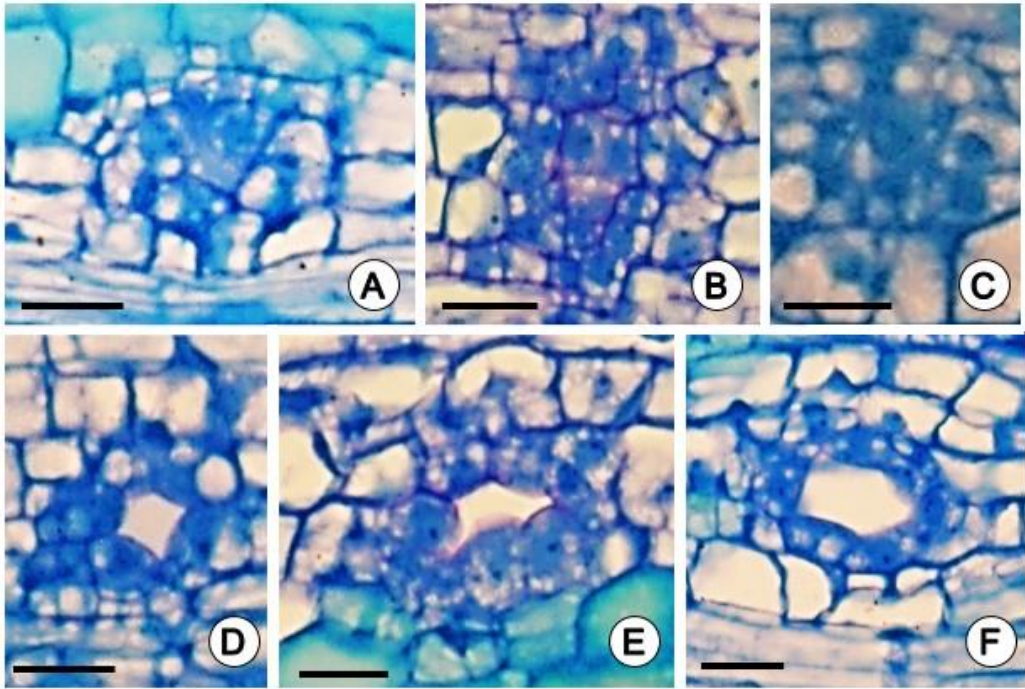
## ***FIGURAS E LEGENDAS***

---

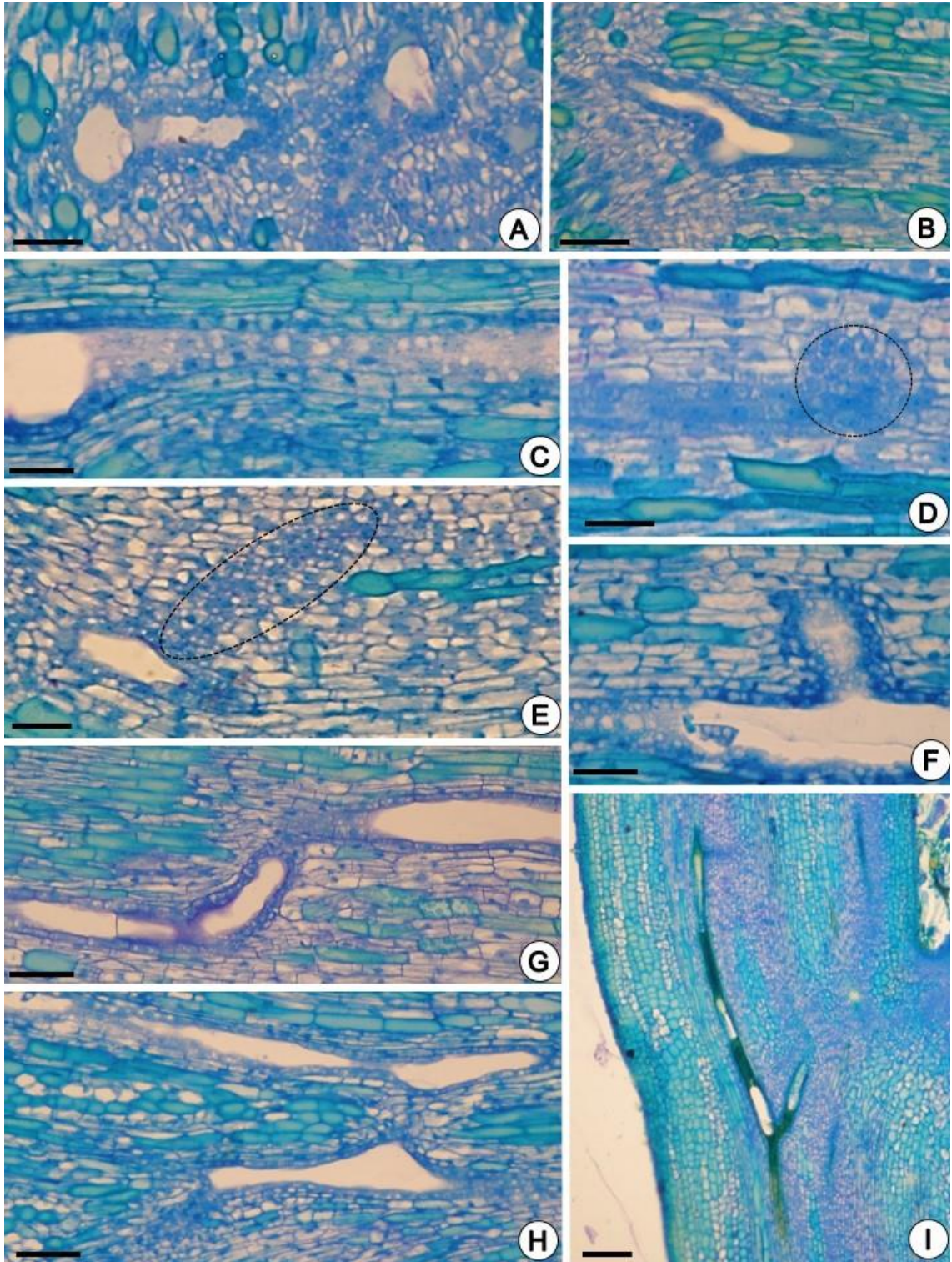


**Figura 1. A-G** Secções longitudinais (A-C) e transversais (D-G) de caule e folhas de *Protium heptaphyllum* coradas com Azul de toluidina (A-D, F-G) e safrablau (E). **A.** Ápice caulinar mostrando espaços secretores (setas) em diferentes estágios de desenvolvimento. **B.** Primórdios foliar mostrando espaços secretores (setas) associados ao floema em feixes vasculares em diferenciação. **C.** Caule em estrutura primária mostrando cavidade (CV) e canal (CN) secretores. **D.** Caule em estrutura primária mostrando espaços secretores (setas) associados ao floema e observar idioblastos. **E.** Caule em estrutura secundária mostrando espaços secretores (setas) associados ao floema, idioblastos de diferentes tamanhos corados em vermelho e esclereídes. **F.** Nervura principal de folha expandida mostrando espaços secretores (setas) associados ao floema. Observar idioblastos corados em verde. **G.** Folha expandida mostrando espaço secretor (seta) associado ao floema de nervura imersa no mesofilo. Barras: **A, E-G** = 100µm; **B-C** = 150µm; **D** = 500µm.



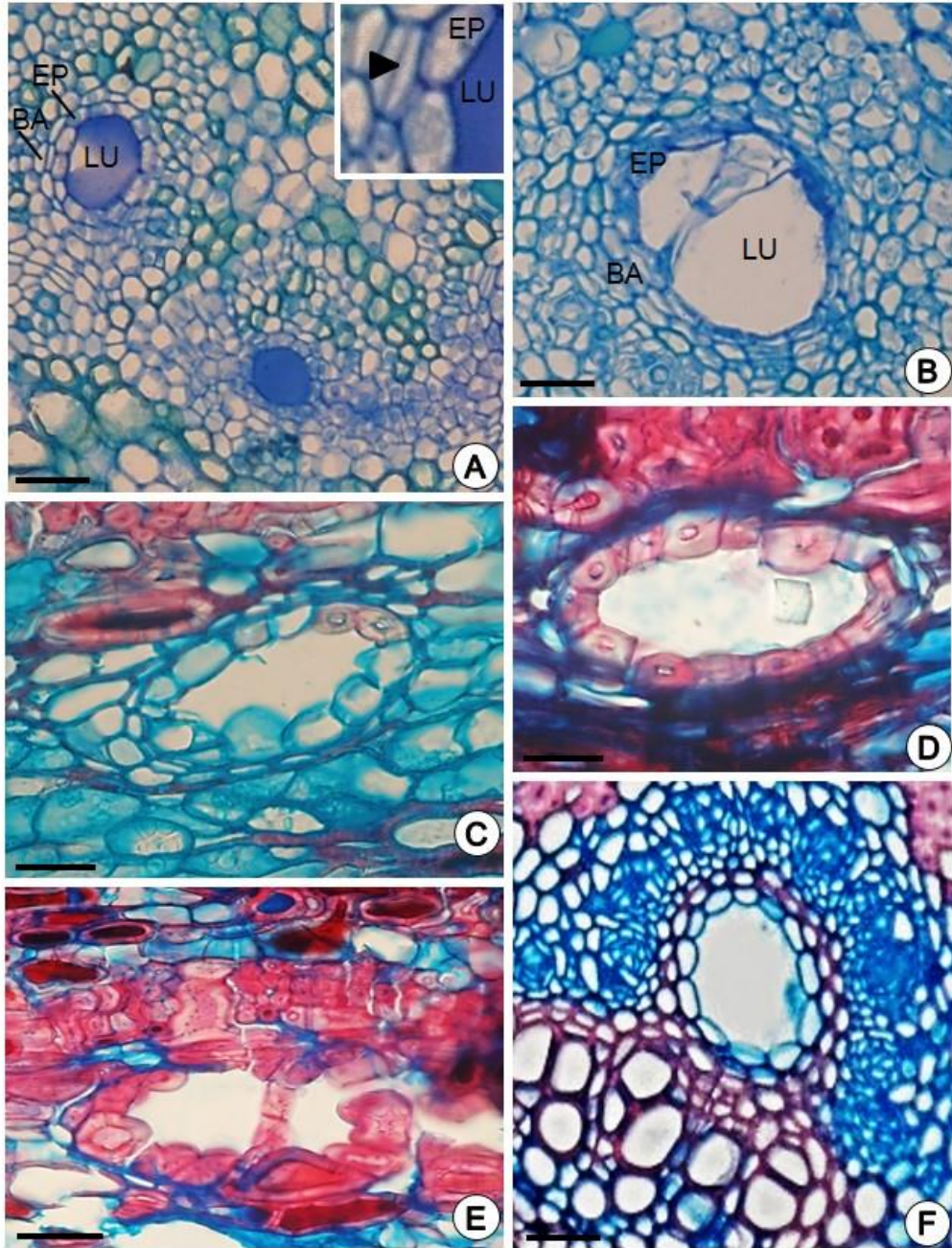


**Figura 2. A-F.** Secções longitudinais do ápice caulinar de *Protium heptaphyllum* coradas com azul de toluidina mostrando ontogenia dos espaços secretores. **A, B.** Agrupamento de células precursoras do espaço secretor caracterizadas por paredes delgadas, paredes delgadas, citoplasma denso, núcleo grande e pequenos vacúolos. Em B notar intumescimento da lamela média na região central do aglomerado de células. **C.** Formação de espaço intercelular na região central do aglomerado de células precursor de espaço secretor. **D, E.** Espaço intercelular central em expansão. Em E, as células que circundam o espaço intercelular central são volumosas, com formato piramidal, citoplasma denso, núcleo volumoso e vacúolos numerosos. Observar protrusão da parede periclinal externa sofre protrusão em direção ao espaço intercelular central. **F.** Espaço secretor diferenciado formado por epitélio secretor unisseriado e lume amplo. Barras: **A-F** = 50µm.

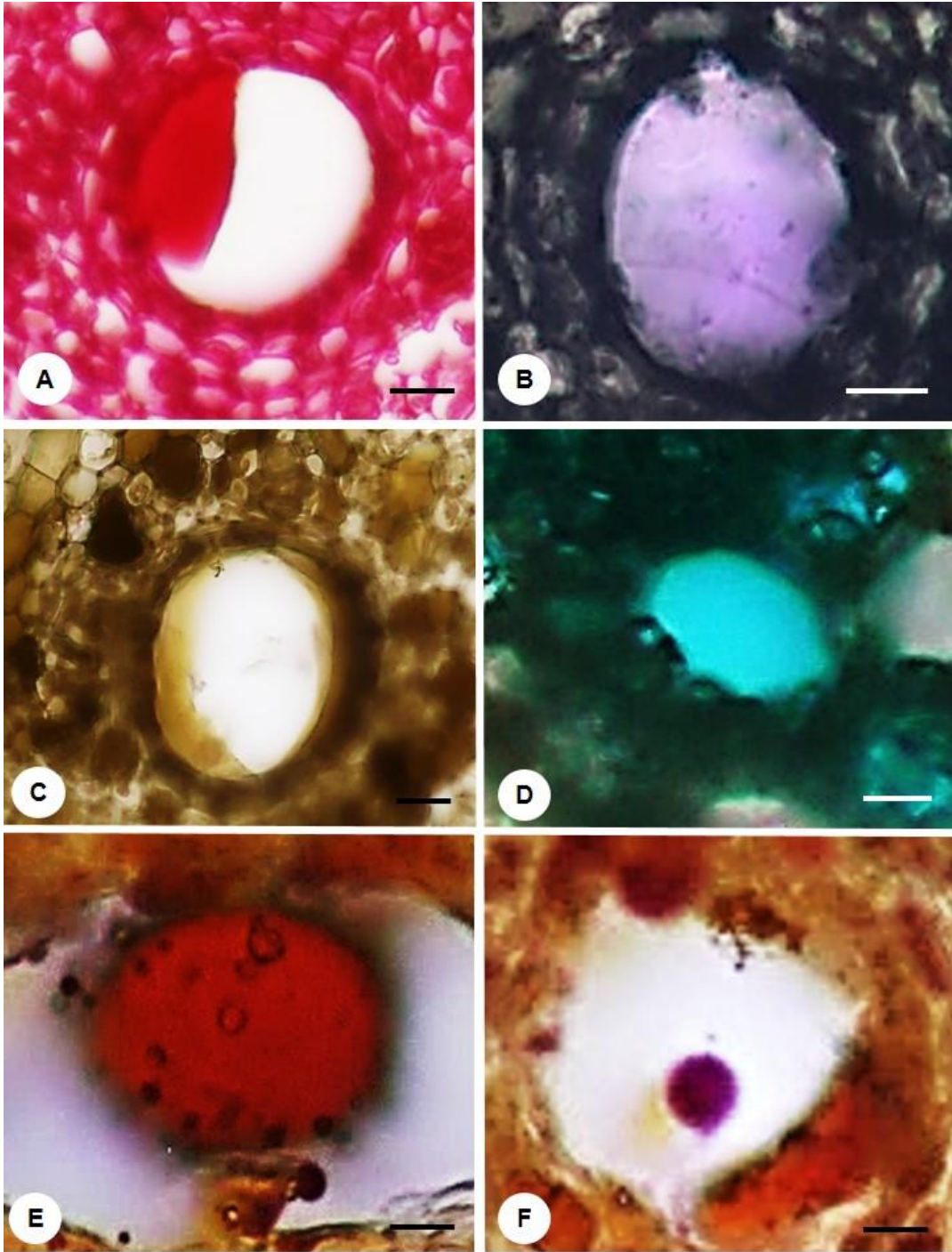


**Figura 3. A-I.** Secções longitudinais do da região subapical caulinar de *Protium heptaphyllum* coradas com azul de toluidina. **A.** Espaços secretores em expansão causada pela dissolução da lamela média. **B.** Ramificação de espaço secretor entre células vizinhas diferenciadas. **C.** Espaço secretor em expansão. Observar restos celulares em meio à secreção no lume do espaço secretor. **D, E.** Aglomerado de células indiferenciadas (delimitados por pontilhados) que irão integrar o epitélio secretor de espaços secretores em expansão. **F.** Canal secretor com início de ramificação. **G.** Espaços secretores adjacentes em processo de fusão. **H.** Canais secretores adjacentes em processo de fusão e ramificação formando rede anastomosada. **I.** Canais secretores ramificado acompanhando traço de ramo. Barras: **A-F e H** = 50 $\mu$ m; **C** = 150 $\mu$ m; **G** = 100 $\mu$ m; **I** = 150 $\mu$ m.





**Figura 4. A-F.** Secções transversais de folhas expandidas e caule de *Protium heptaphyllum* coradas com azul de toluidina (A, B) e safrablau (C-F). **A.** Espaços secretores maduros constituídos por epitélio (EP) unisseriado e lume (LU) amplo repleto de secreção no floema de caule em estrutura primária. Observar bainha (BA) parenquimática ao redor dos espaços secretores. O insert mostra célula da bainha em divisão periclinal (ponta de seta). **B.** Espaço secretor maduro mostrando célula epitelial digitiforme que se projetam em direção ao lume (LU). EP: epitélio; BA: bainha. **C.** Espaço secretor no floema de caule em estrutura secundária. Observar células com paredes pecto-celulósicas e células com paredes lignificadas no epitélio de espaço secretor. **D, E.** Espaço secretor mostrando epitélio constituído exclusivamente por células com paredes lignificadas. Em **E**, observar célula trabecular também lignificada. **F.** Espaço secretor em nervura principal de folha circundado por bainha constituída por células lignificadas. Barras: **A-F** = 50µm.



**Figura 5. A-F.** Testes histoquímicos em secções transversais de caule primário (A, B), caule secundário (D, E) e folhas (C, F) de *Protium heptaphyllum* mostrando reações positivas nos espaços secretores. **A.** Vermelho de Rutênio. **B.** Reagente de Nadi. **C.** Cloreto férrico. **D.** Acetato cúprico. **E, F.** Sudan IV. Barras: **A, D** = 100 $\mu$ m; **B, C, E, F** = 50 $\mu$ m.



## **Considerações Finais**

## Considerações Finais

Esse trabalho foi dedicado ao estudo dos aspectos anatômicos de folhas e caule de *P. heptaphyllum* visando compreender possíveis ajustes às condições ambientais às quais as plantas estão sujeitas na restinga, principalmente o alagamento, além de caracterizar os sítios de secreção das substâncias bioativas que tornam essa espécie tão importante economicamente.

Nossos dados mostraram que os órgãos vegetativos aéreos de *P. heptaphyllum* da restinga apresentam, de forma geral, um misto de caracteres mesomórficos e xeromórficos e que a maioria dos caracteres analisados se mostrou conservativa entre indivíduos do ambiente alagável e não-alagável. Entretanto, além da variação da área ocupada pelos espaços intercelulares no parênquima lacunoso foliar e da maior porcentagem de vasos agrupados no xilema secundário do caule, merece atenção o fato de que o sistema secretor se mostrou mais desenvolvido em todos os órgãos analisados em indivíduos do ambiente alagado, indicando a plasticidade dos sistemas secretores.

O grau de herbivoria das plantas foi similar ao ambiente não-alagável o que pode ter relação com a proximidade física entre as áreas. Essa mesma proximidade foi importante no que se refere à preservação das características ambientais, uma vez que, exceto para o fator alagamento, garantimos que todas as plantas estivessem sob condições ambientais muito semelhantes. Esse aspecto foi importante no entendimento da influência do alagamento na anatomia de folhas e caule de *P. heptaphyllum*.

O sistema secretor em *P. heptaphyllum* se mostrou constituído por cavidades e canais secretores, além de idioblastos, com distribuição diferencial entre os órgãos estudados. Foram detectados, além de resina, diferentes categorias químicas de substâncias, importantes na interação das plantas com fatores bióticos e abióticos.

A origem e desenvolvimento dos espaços secretores mostraram aspectos compatíveis com esquizogenia e esquizo-lisigenia, respectivamente. Merece destaque a ocorrência de ramificações e fusões entre canais secretores adjacentes formando uma rede secretora anastomosada. Estudos ultraestruturais e citoquímicos futuros poderão colaborar para o entendimento dos processos de formação, fusão e ramificação das estruturas secretoras em *P. heptaphyllum*.

Nossos resultados mostram particularidades que são apontados pela primeira vez na família e na espécie, como: anastomoses entre canais secretores de resina em floema primário; canais e cavidades secretoras com trabéculas em caule em estrutura primária e secundária; presença de espessamento pecto-celulósico nas paredes anticlinais do epitélio secretor; bainha

ao redor dos espaços secretores com células lignificadas e epitélio secretor com células lignificadas parcial ou total em caules em estrutura secundária.

Os dados mostram ainda que a tolerância ao alagamento da espécie *P. heptaphyllum* está associada com diferenças em poucos caracteres anatômicos que já parecem ser suficientes para permitir sua permanência em ambientes com solo alagado. Recomendamos esta espécie para ser usada na recomposição de áreas naturais sujeitas à inundações, como matas ripárias.

### Referências Bibliográficas

- Alves, M.; Alves-Araújo, A.; Amorim, B.; Araújo, A.; Araújo, D.; Araújo, M. F.; Buriel, M.T.; Costa-Lima, J.; Garcia-Gonzalez, J.; Gomes-Costa, G.; Melo, A.; Novaes, J.; Oliveira, S.; Pessoa, E.; Pontes, T.; Rodrigues, J. (2013). Inventário de Angiospermas dos fragmentos de Mata Atlântica da Usina São José, Igarassu, Pernambuco. In: Buriel, M.T.; Melo, A.; Alves-Araújo, A. & Alves, M. (eds.). Plantas da Mata Atlântica, Guia de árvores e arbustos da usina São José (Pernambuco). Ed. Livro Rápido, Recife. Pp. 133-158.
- Amaral, D.D., Prost, M.T., Bastos, M.N.C., Costa-Neto, S.V. & Santos, J.U.M. (2008). Restingas do litoral amazônico, estados do Pará e Amapá, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi série Ciências Naturais 3**: 35-67.
- Amorozo, M.C.M.; Gély, A. (1988). Uso de plantas medicinais por caboclos do baixo Amazonas, Barcarena, PA, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica 4(1)**: 47-131.
- Andrade, A.C.; Ramos, F. N.; Souza, A.F.; Loureiro, M.B.; Bastos, R. (1999). Flooding effects of *Cytherexylum myrianthum* Cham, and *Genipa americana* L: responses of two neotropical lowland species. São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica 22(2)**: 281-285.
- APG IV (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society 181**: 1–20.
- Araújo D.A.O.V. (2012). Avaliação da gastroproteção do óleo essencial do *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March (Burseraceae) bem como os possíveis mecanismos de ação envolvidos em modelos de úlcera gástrica em ratos. Dissertação (Mestrado em Farmacologia), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 127p.

- Araujo, D.A.O.V.; Takayama, C.; Faria, F.M. de; Socca, E.A.R.; Dunder, R.J.; Manzo, L.P.; Ferreira, A.L.; Souza-Brito, A.R.M. (2011). Gastroprotective effects of essential oil from *Protium heptaphyllum* on experimental gastric ulcer models in rats. **Revista Brasileira de Farmacognosia** **21(4)**: 721-729.
- Arruda, R.C.O; Viglio, N.S.F. & Barros A.A.M. (2009). Anatomia foliar de halófitas e psamófilas reptantes ocorrentes na restinga de Ipitangas. Saquarema, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia** **60**: 333-352.
- Bandeira, P.N. (2003). Contribuição ao estudo químico de plantas *Protium heptaphyllum* March. (Tese de doutorado). Universidade Federal do Ceará. Departamento de Química Orgânica e Inorgânica, Fortaleza.
- Bandeira, P.N.; Lemos, T.L.G.; Santos, H.S. (2006). Atividade antimicrobiana e antioxidante do óleo essencial de *Protium heptaphyllum*. In: 46º Congresso Brasileiro de Química, Resumos, Salvador-BA: ABQ.
- Bandeira, P.N.; Pessoa, O.D.L.; Trevisan, M.T.S.; Lemos, T.L.G. (2002). Metabólitos secundários de *Protium heptaphyllum* March. **Quimica Nova** **25**: 1078–1080.
- Batista, C.U.N.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Medri, C. & Pimenta, J.A. (2008). Tolerância à Inundação de *Cecropia pachystachya* Trec. (Cecropiaceae): Aspectos Ecofisiológicos e Morfoanatômicos. **Acta Botanica Brasilica** **22**: 91-98.
- Becerra, J.X; Venable, D.L. (1999). Macroevolution of insect-plant associations: the relevance of host biogeography to host affiliation. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **96**: 12626-12631.
- Becerra, J.X; Noge, K.; Oliver, S.; Venable, D.L. (2012). The monophyly of *Bursera* and its impact for divergence times of Burseraceae. *Taxon* **61**: 333-343.
- Bieras, A.C.; Sajo, M.G. (2009). Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees** **23**: 451-471.
- Boeger, M.R.T. & Gluzezak, R.M. (2006). Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia, Série Botânica** **61(1-2)**: 73-82.
- Bóttá-Dukát, Z. Rao's. (2005). Quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal of Vegetation Science** **16**: 533-540.

- Bowers, J.H.; Bailey, B.A.; Hebbar, P.K.; Sanogo, S.; Lumsden, R.D. (2001). The impact of plant diseases on world chocolate production. *Plant Health Progress*. 2001.
- Bremer K., Bremer B., Thulin M. (1999). *Introduction to Phylogeny and Systematics of Flowering Plants*, 5th Edn. Uppsala: Uppsala University.
- Bueno, E. (1999). *Capitães do Brasil: a saga dos primeiros colonizadores*. Rio de Janeiro: Objetiva, (Coleção Terra Brasilis; 3).
- Camilleri, L. Ribi, I. (1983). Leaf thickness of mangrove tress. ***Biotropica* 15**: 139- 141.
- Cardoso, E. & Schiavini, I. (2002). Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). ***Revista Brasileira de Botânica* 25(3)**: 277-289.
- Carvalho, K. (2015). A resina de *Protium heptaphyllum* e seu principal constituinte, a mistura de triterpenos alfa e beta-amirina, previnem a obesidade induzida por dieta em camundongos: evidências e potenciais mecanismos. Fortaleza, CE. 2015. 120 f. Tese (Doutorado em Ciências Médicas) – Universidade Federal do Ceará, Faculdade de Medicina, Departamento de Medicina Clínica. Fortaleza, Ceará.
- Castro, M.M., Machado, S.R. (2006). Células e tecidos secretores. In: Appezzato-da-Glória, B.A., Carmello-Guerreiro, S.M. (eds.) *Anatomia vegetal*. UFV, Viçosa, Brazil. p. 179-203.
- Chinnusamy, V.; Jagendorf, A.; Zhu, J-K. (2005). Understanding and improving salt tolerance in plants. ***Crop Science* 45**: 437-448.
- Citó, A.M.G.L; Costa, F.B; Lopes, J.A.D; Oliveira, V.M.M; Chaves, M.H. (2006). Identificação de conteúdo voláteis de frutos e folhas de *Protium heptaphyllum* Aubl. (March.). ***Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 8**:4-7.
- Colin-Belgrand, M.; Dreyer, E.; Biron, P. (1991). Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition. ***Annals of Forest Science* 48**: 193-204.
- Cordeiro, S.Z (2005). Composição e distribuição da vegetação herbácea em três áreas com fisionomias distintas na Praia do Perú. Cabo Frio, RJ, Brasil. ***Acta Botânica* 19(4)**: 679-693.
- Corrêa, M.P (1984). *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas*. Imprensa Nacional, Rio de Janeiro.

- Correia, M.D.; Sovierzoski, H.H. (2005). Ecosistemas marinhos: recifes, praias e manguezais. – Maceió: EDUFAL.
- Costa, A.M.; Gobbi, E.L.; Demuner, V.G.; Hebling, S.A. (2006). O efeito da inundação do solo sobre o crescimento inicial de *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, guapuruvu. Santa Tereza. **Natureza on line 4(1):** 7-13.
- Coutinho, C.L. (2006). O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica 20:** 13-23.
- Cronquist, A. (1981). **An Integrated System of Classification of Flowering Plants**. Columbia University Press. New York.
- Daly D. C., Harley M. M., Martínez-Habibe M.-C., Weeks A. (2011). Burseraceae, in The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 10, ed. Kubitzki K., editor. (New York, NY: Springer-Verlag.), 76–104.
- Daly, D.C. (1987). A Taxonomic Revision of *Protium* (Burseraceae) in Eastern Amazonia and the Guianas. Tese de Doutorado. City University of New York.
- Daly, D.C. (1989). Studies in Neotropical Burseraceae II. Generic limits in Neotropical Protieae and Canarieae. **Brittonia 41:** 17-27.
- Daly, D.C. (2004). Burseraceae. In N. Smith, S.A. Mori, A. Henderson, D.W. Stevenson & S.V. Heald (eds.) Flowering plants of the neotropics. Princeton, Princeton University Press, p.
- Daly, D.C. (2015). Burseraceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Daly, D.C.; Fine, P.V.A. and Martínez-Habibe, M.C. (2012). Burseraceae: A model for studying the Amazon flora. **Rodriguesia 63:** 21-30.
- Daly, D.C.; Raharimampionona, J. and Federman, S. (2015) A revision of *Canarium* L. (Burseraceae) in Madagascar. **Adansonia 37(2):** 277-345.
- Dickison, W.C. (2000). Integrative Plant Anatomy. Academic Press, USA, 533 p.
- Edwards, P.J.; Wratten, S.D. (1981). Ecologia das interações entre insetos e plantas. Fonseca V.L.I (Trad.) EPU, São Paulo. 71 pp.
- Evans, D.E. (2003). Aerenchyma formation. **New Phytologist 161:** 35- 49.
- Evert, R.F. (2006). Esau's Plant Anatomy, Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function and Development. John Wiley & Sons, New Jersey.

- Eyles, A.; Davies, N.W.; Mohammed, C.M. (2004). Traumatic oil glands induced by pruning in the wound-associated phloem of *Eucalyptus globules*: chemistry and histology. **Trees** **18**: 204-210.
- Fahn, A. & Cuttler, D. F. (1992). *Xerophytes*. Ed. Gerbruder Borntraeger, Berlin, 176p.
- Fahn, A. (1978). *Anatomia Vegetal*. H. Blume, Madrid.
- Fahn, A. (1979). *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London, 302p.
- Feitosa, A.C., (1989). *Evolução Morfogenética do Litoral Norte da Ilha do Maranhão*. Rio Claro, UNESP: 210p. Dissertação de Mestrado.
- Feldman, L.P. (1984), Regulation of root development. **Annual Review of Plant Physiology** **35**: 223-242.
- Fernando, E.S., Gadek P.A., Quinn C.J. (1995). *Simaroubaceae*, an artificial construct: evidence from *rbcL* sequence variation. **American Journal Botany** **82**: 92–103
- Ferrão, J. E. M. (2001). *Fruticultura tropical: espécies com frutos comestíveis*. Lisboa: **Instituto de Investigação Científica Tropical** **3**: 652p. il.
- Ferreira, C.F.; Piedade, M.T.F.; Franco, A.C.; Gonçalves, J.F.C. & Junk, W.J. (2009). Adaptative strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain and upland populations of *Himatanthus sucuuba*, a Central Amazon tree. **Aquatic Botany** **90**: 246 - 252.
- Fine P. V. A., Zapata F., Daly D. C. (2014). Investigating processes of neotropical rain forest tree diversification by examining the evolution and historical biogeography of the *Protieae* (*Burseraceae*). **Evolution** **68**: 1988–2004.
- Flora do Brasil. *Burseraceae* in *Flora do Brasil* (2020) em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: Acessado em 26 fevereiro de 2017.
- Flowers, T.J.; Lachno, D.R.; Flowers, S.A.; Yeo, A.R. (1985). Some effects of sodium chloride on cell of rice cultured in vitro. **Plant Science** **39**: 205-211.
- Forte, A.L.S.A. (2012). Avaliação do potencial fotoquimioprotetor de *Protium heptaphyllum* da Amazonia em gel de aplicação tópica. 66f. Dissertação (Mestrado em Ciências Farmacêuticas). Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Funch, L.S.; Hayley, R.; Funch, R.; Giuletti, A.M.; de Melo, E. (2004). *Chapada Diamantina Useful Plants*. São Carlos: RiMa. 206p.

- Gadek, P.A., Fernando E.S., Quinn C.J., Hoot S.B., Terrazas T., Sheahan M.C. (1996). Sapindales: molecular delimitation and infraordinal groups. **American Journal Botany** **83**: 802–811.
- Gheyi, H.R.; Dias, N.S.; Lacerda, C.F. (2010). Manejo da salinidade na agricultura: estudos básicos e aplicados. Fortaleza, INCTsal, 472p.
- Gottlieb, O.R.; Koketzu, M.; Magalhães, M.T.; Maia, J.G.S.; Mendes, P.H.; Rocha, A. I.; Silva, M.L.; Wilberg, V.C. (1981). Amazonian Essential Oils VII. **Acta Amazônica** **11(1)**: 143-148.
- Harbone, J.B. (1993). Ecological biochemistry, 4 ed., London Academic: London.
- Harley, M.M.; D.C. Daly. (1996) . Burseraceae-Protieae. **World Pollen and Spore Flora** **20**: 1-44.
- Hasegawa, P.M.; Bressan, R.A.; Zhu, J.K.; Bonnert H.J. (2000). Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity. **Annual Review of Plan Physiology and Plant Molecular Biology** **51**: 463-99.
- Hutchings, M.J.; John, E. & Stewart, A.J.A. (2000). The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Cambridge University Press, 433 p.
- IBGE. (2012). Manual técnico da vegetação brasileira. 2 ed, IBGE, São Paulo
- Isaac, V.J.; Barthem, R.B. (1995). Os Recursos pesqueiros da Amazônia brasileira. PR-MCT/CNPQ. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi. Série Antropologia** **11(2)**: 295-339.
- Joly, C.A. (1991). Flooding tolerance in tropical trees. In: Davies, M.B. & Lambers, H., (eds). Plant life under oxygen deprivation. The Netherlands, Academic Publishing, p. 23-34.
- Joly, C.A. (1994). Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences** **102**: 343-354.
- Joly, C.A.; Assis, M.A.; Bernacci, I.C.; Tamashiro, J.Y.; Campos, M.C.R. de; Gomes, J.A.M.A; Lacerda, M.S.; Santos, F.A.M. dos; Pedroni, F.; Pereira, L. de S.; Padgurschi, M. de C.G.; Prata, E.M.B.; Ramos, E.; Torres, R.B.; Rochelle, A.; Martins, F.R; Alves, L.F; Vieira, S.A.; Martinelli, L.A.; Camargo, P.B. de; Aidar, M.P.M.; Eisenlohr, P.V.; Simões, E.; Villani, J.P.; Belinello, R. (2012). Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata



- Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica** **12(1)**: 125-145.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. (2009). *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. 3ª ed. Artmed, Porto Alegre. 612p.
- Khalid, S.A. (1983). Chemistry of the Burseraceae. In: Waterman, P.G.; Grondon, M.F. (eds). *Chemistry and chemical taxonomy of the Rutales*. London, Academic Press, 281-297p.
- Kolb, R.M. & Joly, C.A. (2009). Flooding tolerance of *Tabebuia cassinoides*: metabolic, morphological and growth responses. **Flora** **204**: 528-535.
- Kolb, R.M.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Giloni, P.C.; Correa, G.T. (1998). Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica** **21**: 305-312.
- Köppen, W. (1948). *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. México: Fondo de Cultura Económica. 479p.
- Kozlowski, T. T. (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology, Monography 1**: 1-29.
- Kozlowski, T.T. (1984). **Responses of woody plants to flooding**. Pp. 129-163. In: Kozlowski, T.T. (Ed.). *Flooding and plant growth*. New York. Academic Press.
- Kuster, M.; Díaz-Cruz, S.; Rossel, M.; Alda, M.L.; Barceló, B. (2010). Fate of selected pesticides, estrogens, progestogens and volatile organic compounds during artificial aquifer recharge using surface waters. Oxford. **Chemosphere** **79**: 880-886.
- Lacerda, L.D. & Esteves, F.A. (2000). Apresentação - Restingas brasileiras: Quinze anos de estudos. Pp. II-VII. In: F.A. Esteves & L.D. Lacerda (eds.). *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*. Macaé, NUPEM / UFRJ.
- Lambers, H.; Chapin, F.S. & Pons, T.L. (1998). *Berlim. Plant Physiological Ecology* Springer-Verlag.
- Langenheim, J.H. (2003). *Plant resins: chemistry, evolution, ecology and ethnobotany*. Portland, Cambridge: Timber Press.
- Langenheim, J.H. 1969. Amber: a botanical inquiry. **Science** **163**: 1157-1169.

- Langenheim, J.H., Stubblebine, W.H., Lincoln, D.E., Foster, C.E., (1978). Implications of variation in resin composition among organs, tissues and populations in the tropical legume *Hymenaea*. *Biochem. Systematic Ecology* **6**: 299–313.
- Larcher, W. (2000). *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima, 531p.
- Larson, K.D.; Davies, F.S.; Schaffer, B. (1991). Floodwater temperature and stem lenticels hypertrophy in *Mangifera indica*. L. *American Journal of Botany* **78**: 1397-1403.
- Le Cointe, P. (1939). Apontamentos sobre as sementes oleaginosas, bálsamos, resinas, essências, borrachas, gutas e balatas da floresta amazônica. 5ª ed. Belém: Instituto Lauro Sodré. (Exposição Nacional de Pernambuco).
- Lersten, N.R.; Curtis, J.D. (1986). Tubular cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). *American Journal of Botany* **73**:1016-1021.
- Lima, L.R.; Pirani, J.R. (2005). Burseraceae In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Martins, S.E., Kirizawa, M., Giuliatti, A.M. (eds.) Instituto de Botânica, São Paulo, **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo 4**: 163-168.
- Lima, T.A.A.C.; Rocha, K.R.A.; Melo, M.F.F.; Marques, M.O.M.; Facanali, R. and Lima, M.P. (2014). Aspectos morfológicos e químicos de *Protium spruceanum*: uma contribuição ao conhecimento de espécies aromáticas do bosque da ciência do INPA. *Scientia Amazônia* **3(2)**: 6-10.
- Lopez, O.R.; Kursar, T.A. (1999). Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* **19**: 925-932.
- Lorenzi, H. (1992). *Árvores brasileiras*. Nova Odessa: Editora Plantarum.
- Lorenzi, H.; Matos, F.J.A. (2002). *Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas*. Plantarum, Nova Odessa.
- Mabberley, D.J. (1998). *The Plant Book – A portable dictionary of the vascular plants*. 2nd ed. Cambridge University Press, London, 241p.
- Magnago, L.F.S., Martins, S.V., Schaefer, C.E.G.R.; Neri, A.V. (2010). Gradiente fitofisionômico-edáfico em formações florestais de restinga no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **24**: 734-746.
- Maia, J.G.S.; Zoghbi, M.G.B.; Andrade, E.H.A. (2001). *Plantas aromáticas na Amazônia e seus óleos essenciais*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. 173p.

- Maia, R.M.; Barbosa, P.R.; Cruz, F.G.; Roque, N.F.; Fascio, M. (2000.). Triterpenos da resina de *Protium heptaphyllum* March (Burseraceae): caracterização em misturas binárias. **Química Nova** **23**: 623-626.
- Mantuano, D. G.; Barros, C. F.; Scarano, F. R. 2006. Leaf anatomy variation with and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** **29(2)**: 209-215.
- Marques, D.D.; Sartori, R.A.; Lemos, T.L.A.; Machado, L.L.; Souza, J.S.N.; Monte, F.J.Q. (2010). Chemical composition of the essential oils from two subspecies of *Protium heptaphyllum*. **Acta Amazônica** **40**: 227-230.
- Martins, C.P. (2007). Cultivo Hidropônico e bananeira (*Musa* sp.) submetidas ao estresse salino: aspectos fisiológicos e bioquímicos. 2007. 41f. Dissertação (Mestrado)- Escola Superior de Agricultura Queiroz.
- Martius, C.F.P. (1858) Die physiognomie des Pflanzenreichs in Brasilien. Murchen. Rede zur öffentl. Sitz. Akad. Wiss. 36p.
- Matos, A.T (1997). Física do Solo. Centro de Ciências e Tecnologia Agropecuárias. UENF/CCTA
- Mauseth, J.D. (1988). Plant Anatomy. The Benjamin/ Cummings Publishing Company, Menlo Park. 560p.
- Mazzoni-Viveiros, S.C. & Costa, C.G. (2003). Periderme. In Anatomia Vegetal (B. Appezzato-da-Glória & S.M. Carmello-Guerreiro, eds.) UFV, Viçosa, p.237-263.
- Medina, C.L.; Sanches, M.C.; Tucci, M.L.S.; Sousa, C.A.F.; CuzzuoL, G.R.F.; Joly, C.A. (2009). *Erythrina speciosa* (Leguminosae-Papilionoideae) under soil water saturation: morphophysiological and growth responses. Oxford. **Annals of Botany** **104**: 671-680.
- Medri, M. E.; Correa, M. A. (1985). Aspectos histológicos e bioquímicos de *Joannesia principis* e *Spathodea campanulata*, crescendo em solos na capacidade de campo, encharcado e alagado. **Semina** **6 (3)**: 147-154.
- Medri, M.E.; Ferreira, A.C.; Kolb, R.M.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Davanso-Fabro, V.M.; Medri, C. (2007). Alterações morfoanatômicas em plantas de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl., submetidas ao alagamento. **Acta Scientiarum Biological Sciences** **29**: 15-22.

- Metcalf, C.R. & Chalk L. (1950). Anatomy of the dicotyledons leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economy uses. Oxford. Clarendon press.
- Meurer, E. J. (2006). Fundamentos de química do solo. Porto Alegre: Evangraf. 285p.
- Mielke, M.S.; Almeida, A.F.; Gomes, F.P.; Aguilar, M.A.G.; Mangabeira, P.A.O. (2003). Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. **Environmental and Experimental Botany** **50**: 221-231.
- Mitchell, J.D.; Daly, D.C.; Pell, S.K.; Randrianasolo, A. (2006). *Poupartiospis* gen. nov. and its context in Anacardiaceae classification. **Systematic Botany** **31**: 337–348.
- Mitsuya, S.; Takeoka, Y.; Miyake, H. (2000). Effects of sodium chloride on foliar ultrastructure of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) plantlets grown under light and dark conditions in vitro. **Journal Plant Physiology** **157**: 661– 667.
- Mobin, M.; de Lima, S.G.; Almeida, L.T.G.; Takahashi, J.P.; Teles, J.B.; Szeszs, M.W.; Martins, M.A.; Carvalho, A.A.; Melhem, M.S.C. (2016). MDGC-MS analysis of essential oils from *Protium heptaphyllum* (Aubl.) and their antifungal activity against *Candida* specie. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**.**18**: 531-538.
- Mommer, L.; Wolters-Arts, M.; Andersen, C.; Visser, E.J.W.; Pedersen, O. (2007). Submergence-induced leaf acclimation in terrestrial species varying in flooding tolerance. **New Phytologist** **176**: 337–345.
- Moreira, X.; Sampedro, L.; Zas, R.; Solla, A. (2008). Alterations of the resin canal system of *Pinus pinaster* seedlings after fertilization of healthy and of a *Hylobius abietis* attacked stand. **Trees** **22**: 771-777.
- Muellner, A.N.; Vassiliades, D.D.; Renner, S.S. (2007). Placing Biebersteiniaceae, a herbaceous clade of Sapindales, in a temporal and geographic context. **Plant Systematics Evolution** **266**: 233–252.
- Munns, R.; Tester, M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. **Annual Review of Plant Biology** **59**: 651–81. Disponível em: Acesso em: 21/12/2016.
- Naidoo, G.; McKee, K.L.; Mendelssohn, I.A. (1992). Anatomical and metabolic responses to waterlogging and salinity in *Spartina alterniflora* and *Spartina patens* (Poaceae). **American Journal of Botany** **79**: 765-770.

- Nakazono, E.M. (2000). O Impacto da extração da fibra de arumã (*Ischnosiphon polyphyllus*, Marantaceae) sobre a população da planta em Anavilhanas, Rio Negro, Amazônia Central. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- Newall, C.A.; Anderson, L.A.; Phillipson, J.D. (1996). Herbal Medicines: A Guide for Health-Care Professionals. 2nd, Pharmaceutical Press, London. 296p.
- Niebauer, G., Krawczyk, W.S., Kidd, R.L., Wilgran, G.F., (1969). Osmium zinc iodide reactive sites in the epidermal Langerhans cell. **Journal of Cell Biology** **43**: 80–89.
- Oliveira, F.A. Costa, C.L.S.; Mariana H. Chaves, M.H.; Fernanda R.C. Almeida, F.R.C.; Cavalcante, I.J.M.; Lima, A.F.; Lima Jr., R.C.P.; Silva, R.M. Campos, A.R.; Santos, F.A.; Rao, V.S.N. (2005). Attenuation of capsaicin-induced acute and visceral nociceptive pain by a- and h-amyrin, a triterpene mixture isolated from *Protium heptaphyllum* resin in mice. **Life Sciences** **77**: 2942–2952.
- Oliveira, M.A.M. (2014.). Potencial de regeneração de um fragmento de Floresta Baixa de Restinga, em Ilha Comprida, SP, degradado para cultivo agrícola Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente. São Paulo.
- Oliveira, V.C. & Joly, C.A. (2010). Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. Oxford. **Annals of Botany**. **24**: 185-193.
- Orcutt, D.M. & Nilsen, E.T. (2000). Physiology of Plants Under Stress. New York, John Willey & Sons.
- Osmond, C.B.; Austin, M.P.; Berry, J.A.; Billings, W.D.; Boyer, J.S.; Dacey, J.W.H. (1987). Stress physiology and the distribution of plants. **Bioscience** **37**: 38-48.
- Otuki, M.F.F.; Vieira-Lima, A.; Malheiros, R.A.; Yunes, E.; Calixto, J.B. (2005). Topical antiinflammatory effects of the ether extract from *Protium kleinii* and [alpha]-amyrin pentacyclic triterpene. **European Journal of Pharmacology** **507(1-3)**: 253-259.
- Pacievitch, T. (2009). Marés. Infoescola. Disponível em: <http://www.infoescola.com/oceanografia/marés/> Acesso em: 15/12/16.
- Pammenter, N.W. (1984). Ecological and physiological aspects of plant communities of the sand dunes of the east coast of Southern Africa. In: Lacerda, L.D.; Araujo, D.S.D.; Cerqueira, R.; Turq, B. (eds.). Restingas: origem, estrutura e processos. CEUFF. p. 425-440.

- Parolin, P. (2000). Phenology and CO<sub>2</sub>-assimilation of trees in Central Amazonian floodplains. **Journal of Tropical Ecology** **16**: 465-473.
- Parolin, P. (2001). Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. **Oecologia** **128**: 326-335.
- Parolin, P. (2003). Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain pioneers. **Flora** **198**: 436-443.
- Parolin, P.; Simone, O. de; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Kesselmeier, J.; Kleiss, B.; Schmidt, W.; Piedade, M.T.F.; Junk, W.J. (2004). Central Amazonian Floodplain Forest: tree adaptations in a pulsing system. **The Botanical Review** **70**: 357-380.
- Paula, E.P.; Alves, J.L.H. (1997). Madeiras nativas: anatomia, dendrologia, dendrometria, produção e uso. Brasília: Fundação Mokiti Okada. 541p.
- Peeters, P.J (2002). Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect's guilds. **Biological Journal of the Linnean Society** **77**: 43-65.
- Pell S.K.; Mitchell J.D.; Lobova T.; Miller A. J. (2011). Anacardiaceae, in The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 10, ed Kubitzki K., editor. (New York, NY: Springer-Verlag.), 7-50.
- Pell, S.K. (2004). Molecular Systematics of the Cashew Family (Anacardiaceae). Baton Rouge, LA: Doctoral Dissertation, Louisiana State University.
- Pennington, R.T.; Lavin, M.; Särkinen, T.; Lewis, G.P.; Klitgaard, B.B. and Hughes, C. (2010). Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **107**: 13783-13787.
- Pereira, L.C. (2002). Aptidão agrícola das terras e sensibilidade ambiental: proposta metodológica. 135 p. Dissertação (Doutorado em Engenharia Agrícola) – Faculdade de Engenharia Agrícola, Universidade Estadual de Campinas.
- Pereira, M.C.A.; Araújo D.S.D.; Pereira, O.J. (2001). Estrutura de uma comunidade arbustiva da restinga de Barra de Marica-RJ. **Revista Brasileira de Botânica** **24(3)**: 237-281.
- Pernet, R. (1972). Phytochimie des Burceraceae. **Lloydia** **35**: 280-287.
- Petchey, O.L.; Gaston, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letter** **9**: 741-758.

- Pimenta, J.A.; Bianchini, E.; Medri, M.E. (1998). Adaptations to flooding by tropical trees: morphological and anatomical modifications. p. 157-176. In: Scarano, F.R. & Franco, A.C. (Ed.). Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Rio de Janeiro, Oecologia Brasiliensis Vol. IV, PPGE-UFRJ.
- Pimenta, J.A.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Muller, C.; Okamoto, J.M.; Francisconi, L.M. J.; Correa, G.T. (1996). Aspectos da morfoanatomia e fisiologia de *Jacaranda puberula* Cham. (Bignoniaceae) em condições de hipoxia. **Revista Brasileira de Botânica** **19(2)**: 215-220.
- Pimenta, J.A.; Orsi, M.M.; Medri, M.E. (1994). Aspectos morfológicos e fisiológicos de *Coleus blumei* Benth, submetido à inundação e à aplicação de ethrel e cobalto. **Revista Brasileira de Biologia** **53(4)**: 427-433.
- Pinto, G.C.P.; Bautista, H.P. & Pereira, J.D.C. A. (1984). A restinga do litoral nordeste do Estado da Bahia, p. 195-203. In: L.D Lacerda; D.S.D. Araújo; R. Cerqueira & B. Turq (eds.). Restingas: Origem, Estrutura e Processos. Niterói, CEUFF.
- Pirani, J.R. (1987). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Burseraceae. Universidade de São Paulo. **Boletim de Botânica da** **9**: 211-218.
- Pontes, W.J.T.; Oliveira, J.C.G. de; Câmara, C.A.G. da; Lopes, A.C.H.R.; Gondim-Júnior, M.G.C.; Oliveira, J.V. de; Barros, R.; Schwartz, M.O.E. (2007b). Chemical composition and acaricidal activity of the leaf and fruit essential oils of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae). **Acta Amazônica** **37**: 103-110.
- Poot, H., Ens, B.J.; de Vries, H.; Donners, M.A.H.; Wernand, M.R. and Marquenie, J.M. (2008). Green light for nocturnally migrating birds. **Ecology and Society** **13(2)**: 47.
- Porto, B.N.; Alves, J.D.; Magalhães, P.C.; Castro, E.M.; Campos, N.A.; Souza, K.R.D.; Magalhães, M.M.; Andrade, C.A.; Santos, M.O. (2013). Calcium-dependent tolerant response of cell wall in maize mesocotyl under flooding stress. **Journal of Agronomy and Crop Science** **199**: 134-143.
- Povh, J.A.; Rubin Filho, C.J.; Mourão, K.S.M. & Pinto, D.D. (2005). Respostas morfológicas e anatômicas de plantas jovens de *Chorisia speciosa* A. St.-Hil. (Bombacaceae) sob condições de alagamento. **Acta Scientiarum Biological Sciences** **27**: 195-202.
- Qadir, M.; Oster, J.D.; Schubert, S.; Noble, A.D.; Sahrawat, K.L. (2007). Phytoremediation of sodic and saline-sodic soils. **Advance in Agronomy** **96**: 197-247.

- Rao, V.S.; Maia, J.L.; Oliveira, F.A.; Lemos, T.L.G.; Chaves, M.H.; Santos, F.A. (2007). Composition and Antinociceptive Activity of the Essential Oil from *Protium heptaphyllum*. **Resin Nat. Prod. Commun** **2**: 1199-1202.
- Reis, R. C. C. (2006). Palmeiras (Arecaceae) das restingas do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **20(3)**: 501-512.
- Revilla, J. (2001). Plantas da Amazônia: oportunidades econômicas e sustentáveis. Manaus: SEBRAE-AM/INPA. 405p. il.
- Revilla, J. (2002). Apontamentos para a cosmética amazônica. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 532pp
- Ribeiro, J.S.; Lima, A.B.; Cunha, P.C.; Willadino, L.; Câmara, T.R. (2007). O estresse abiótico em regiões semi-áridas: respostas metabólicas das plantas. In: Moura, A. N.; Araújo, E.L.; Albuquerque, U.P. (Orgs.) Biodiversidade, potencial econômico e processos ecofisiológicos em ecossistemas nordestinos. Recife. Comunigraf. 361p.
- Ricklefs, R.E. (1977). Environmental Heterogeneity and Plant Species Diversity: A Hypothesis. Chicago. **American Naturalist** **111(978)**: 376-381.
- Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. **Basic and Applied Ecology** **6**: 479-486.
- Rinne, P. (1990). Effects of various stress treatments on growth and ethylene evolution in seedlings and sprouts of *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. **Scandinavian Journal of Forestry Research** **5**: 155-167.
- Rodrigues, T.M.; Buarque, P.F.S.M.; Coneglian, A.G.; Reis, D.C. (2014). Light and temperature induce variations in the density and ultrastructure of the secretory spaces in the diesel-tree (*Copaifera langsdorffii* Desf. - Leguminosae). **Trees** **28**: 613-623.
- Rooge, G.D.; Pimenta, J.A.; Bianchini, E.; Medri, M.E.; Colli, S.; Alves, L.M.T. (1998). Metabolismo respiratório de raízes de espécies arbóreas tropicais submetidas à inundação. **Revista Brasileira de Botânica** **21**: 153-158.
- Rüdiger, A.L. (2012). Estudo fitoquímico e citotóxico de oleorresinas de Burseraceae. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 216p.
- Rüdiger, A.L.; Siani, A.C.; Veiga-Júnior, V.F. (2007). The chemistry and pharmacology of the South America genus *Protium* Burm. f. (Burseraceae). **Pharmacognosy Reviews** **1**: 93-104.



- Santos, B.N.V.; Larocca, D.G.; Facundes, O.S.; Súniga, L.; Silva, I.V. (2015). Anatomia foliar de *Protium pilosum* (Cuatrec.) Daly coletada em área de transição Amazônia-cerrado. **Cáceres 2**: 232-237.
- Santos, J. de, Pagani, F.L.; E.; Ramos, E.; J. :Rodrigues, E. (2012). Observations on the therapeutic practices of riverine communities of the Unini River, AM, Brazil. **Journal of Ethnopharmacology 142**: 503–515.
- Savolainen, V.; Chase, M.W.; Hoot, S.B.; Morton, C.M.; Soltis, D.E.; Bayer, C. (2000a). Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* sequences. **Systematic Biology 49**: 306–362.
- Savolainen, V.; Fay, M.F.; Albach, D.C.; Backlund, A.; Van der Bank, M.; Cameron, K.M. (2000b). Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. **Kew Bulletin 55**: 257–309.
- Scarano, F.R (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany 90**: 517-524.
- Scarano, F.R. (2009). Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. **Biological Conservation 142**: 1201-1208.
- Scarano, F.R.; Cirne, P.; Nascimento, M.T.; Sampaio, M.C.; Villela, D.; Wendt, T.; Zaluar, H.L.T. (2004). Ecologia vegetal: integrando ecossistema, comunidades, populações e organismos. In Pesquisas de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação (C.F.D. Rocha, F.A. Esteves & F.R. Scarano, eds.). Editora Rima, São Carlos, p.77-97.
- Scarano, F.R.; Ribeiro, K.T.; Moraes, L.F.D.; Lima, H.C. (1997). Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology 14**: 793-803.
- Schultes, R.E.; Raffauf, R.F. The healing forest medical and toxic plants of the northwest amazonia. Portland, OR: Dioscorides Press, 1990.
- Sena-Gomes, A.R.; Kozłowski, T.T. (1980). Growth responses and adaptations of *fraxinus pennsylvanica* Seedlings to flooding. **Plant Physiology 66(2)**: 267-271.

- Siani A.C.; Zoghbi M.G.B.; Wolter E.L.A.; Vencato I. (1998). 5- Methoxyjusticidin A, a New Arylnaphthalene Lignan from *Protium unifoliolatum*. **Journal of Natural Products** **61**: 796-797.
- Siani, A.C.; Ramos, M.F.S.; Guimarães, A.C.; Susunaga, G.S.; Zoghbi, M.G.B.; (1999b). Volatile constituents from oleoresin of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand **Journal. Essential Oil Research** **11**: 72-74.
- Siani, A.C.; Ramos, M.F.S.; Menezes-de-Lima, O.; Soares, R.O.A.; Rosas, E.C.; Susunaga, G.S.; Guimarães, A.C.; Zoghbi, M.G.B.; Henriques, M.G.M.O.; (1999a). Evaluation of anti-inflammatory-related activity of essential oils from the leaves and resin of species of *Protium*. **Journal Ethnopharmacol.** **66**: 57-69.
- Silva, C.H.S.; Silva, Q.D. (2012). Análise de Falésias no Litoral Ocidental da Ilha do Maranhão. **Revista Geonorte, Edição Especial 1(4)**: 388 – 398.
- Silva, J.R.A. (1995). Óleo-resinas de dez espécies do gênero *Protium*. Tese de mestrado, Universidade Federal Rural da Amazônia, Manaus, Brazil, 120 pp,
- Silva, R.M. (2008). Taxonomia e fitossociologia da vegetação arbustivo-arbórea de dunas na restinga da Vila Bonifácio, península de Ajuruteua, Bragança, Pará. Tese de mestrado, Universidade Federal Rural da Amazônia/Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- Silva, S.C.M.S; Tozin, L.R.S; Rodrigues, M.T. Rodrigues. (2016). Morphological and histochemical characterization of secretory sites of bioactive compounds in *Lantana camara* L. (Verbenaceae). **Botany** **94**: 321-336.
- Silva, S.M (1999). Diagnóstico das Restingas no Brasil. Departamento de botânica-setor de ciências biológicas. Universidade Federal do Paraná.
- Siqueira, J.B.G. 1991. Contribuição ao estudo fitoquímico do gênero *Protium*: *P. tenuifolium* (Engl.) Engl.e *P. laxiflorum* Engl. (Burseraceae). Manaus, INPA/ UFAM, 1991. Dissertação (Mestrado em Química de Produtos Naturais).
- Siqueira, J.B.G.; Zoghbi, M.G.B.; Cabral, J.A.; Wolter, F.W.J. (1995). Lignans from *Protium tenuifollum*. **Journal of Natural Products** **58**: 730-732.
- Smith, W.O. Jr. & Demaster, D.J. (1996). Phytoplankton and biomass productivity in the Amazon river plume: correlation with seasonal river discharge. **Continental Shelf Research** **16**: 291-317.

- Souza Filho, P.W.M.; El-Robrini, M. (1996). Morfologia, processos de sedimentação e litofácies dos ambientes morfo-sedimentares da planície costeira bragantina, nordeste do Pará. Brasil. **Geonomos 4(2)**: 1-16.
- Souza, V.C.; Lorenzi, H. (2008). Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Sugiyama, M. (1998). Composição e estrutura de três estratos de trecho de floresta de restinga, Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. In: ACIESP (org.) IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. **Anais. v. 3**. p. 140-146.
- Suguio, K.; Tessler, M.G. (1984). Planície de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: Lacerda, L.D.; Araujo, D.S.D.; Cerqueira, R.; Turq, B. (eds.). Restingas, origem, estrutura, processos. CEUFF. Pp. 15-25.
- Suguio, K. (1992). Dicionário da Geologia marinha. São Paulo: Quieiroz.
- Sunell, L.A.; Healey, P.L. (1979). "Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in corms of taro (*Colocasia esculenta*)". **American Journal of Botany 66**: 1029-1032.
- Súniga, L.; Fagundes, O. de S.; Santos, B.N.V. dos; Ribeiro-Júnior, N.G.; Silva, I.V. (2015). Caracterização Anatômica de *Protium aracouchini* (Aubl.) Marchand. Ocorrente no Parque Urbano do Município de SINOP-MT. **Cáceres 2(1)**: 244-249.
- Sussunaga, G.S.; Siani, A.C.; Pizzolatti, M.G.; Yunes, R.A.; Delle Monache, F. (2001). Triterpenes from the resin *Protium heptaphyllum*. **Fitoterapia 72**: 709-711.
- Susunaga, G.S. (1996). Estudo químico e biológico da resina produzida pela espécie *Protium heptaphyllum* March. (Bursaceae). 1996. 163f. Dissertação (Mestrado em Química) – Universidade do Amazonas – Química de produtos naturais, Manaus, AM.
- Tanaka, K.; Masumori, M.; Yamanoshita, T.; Tange, T. (2011). Morphological and anatomical changes of *Melaleuca cajuputi* under submergence. **Trees 25**: 695-704.
- Thulin, M.; Beier, B.A.; Razafimandimbison, S.G.; Banks, H.I. (2008). *Ambilobeia*, a new genus from Madagascar, the position of *Aucoumea*, and comments on the tribal classification of the frankincense and myrrh family. **Nordic Journal of Botany 26**: 218-229.

- Tolera, M.; Menger, D.; Klaassen, U.S.; Sterck, F.J.; Copini, P.; Bongers, F. (2012). Resin secretory structures of *Boswellia papyrifera* and implications for frankincense yield. **Annals Botany 111**: 61-68.
- Tsukahara, H.; Kozłowski, T.T. (1985). Importance of adventitious roots to growth of flooded *Platanus occidentalis* seedlings. **Plant and Soil 88**: 123-132.
- Vasellati, V.; Oesterhelds, M.; Medan, D.; Loreti, J. (2001). Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. London. **Annals of Botany 88(3)**: 355-360.
- Vieira-Júnior, G.M.; Souza, C.M.L.; Chaves, M.H. (2005). Resina de *Protium heptaphyllum*: Isolamento, caracterização estrutural e avaliação das propriedades térmicas. **Química Nova 28**: 183-187.
- Wareing, P.F.; Phillips, I.D.J. (1981). Growth & differentiation in plants. Pergamon International Library, Oxford.
- Weeks, A.; Daly, D.C.; Simpson, B.B. (2005). The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. **Molecular phylogenetics and evolution 35(1)**: 85-101.
- Wei J, Zou L, Kuang R, H. L. (2000). Influence of leaf tissue structure on host feeding selection by pea leafminer *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). **Zoological Studies 39**: 295-300.
- Wiedenroth, E.M. (1993). Responses of roots to hypoxia: their structural and energy relations with the whole plant. **Environmental and Experimental Botany 33**: 41-51.
- Xiao, X.; Chen, T.; An, Z.; Lei, M.; Huang, Z.; Liao, X.; Liu, Y. (2008). Potential of *Pteris vittata* L. for phytoremediation of sites co-contaminated with cadmium and arsenic: the tolerance and accumulation. **Journal Environmental Sciences 20**: 62-67.
- Yamamoto, F.; Kozłowski, T.T. (1987b). Regulation by auxin and ethylene of responses of *Acer negundo* seedlings to flooding of soil. **Environmental and Experimental Botany 27**: 329-340.
- Yamamoto, F.; Kozłowski, T.T. 1987. Effect of flooding of soil on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Thuja orientalis* seedlings. **IAWA Bulletin 8**: 21-29.

- Yamamoto, F.; Kozłowski, T.T (1987a). Effects of flooding, tilting of stems, and ethrel application on growth, stem anatomy and ethylene production of *Pinus densiflora* seedlings. **Journal of Experimental Botany** **38**: 293-310.
- Yamamoto, F.; Sakata, T.; Terazawa, K. (1995). Growth, morphology, stem anatomy, and ethylene production in flooded *Alnus japonica* seedlings. **IAWA Journal** **16(1)**: 47-59.
- Zhu, J.K. (2007). Plant Salt Stress. John Wiley & Sons, Ltd.
- Zhu, J.K. (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress. **Current Opinion in Plant Biology** **6**: 441-445.
- Zoghbi, M.G.B.; Maia, J.G.S.; Luz, A.I.R. (1995). Volatile constituents from leaves and stems of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. **Journal of Essential Oil Research** **7**: 541-543.
- Zook, D.M.; Erwin, D.C.; Stolzy, L.H. (1986). Anatomical, morphological and physiological responses of alfafa to flooding. **Plant and Soil** **96**: 293-296.

# **ANEXOS**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
NÚCLEO TECNOLÓGICO DE ENGENHARIA RURAL  
LABORATÓRIO DE FÍSICA DE SOLOS  
Cidade Universitária Paulo VI, Cx. Postal 09  
CEP: 650054-970 - São Luís - MA  
Tel.: (98) 3257-1412

Interessado: MARIA IVANEIDE ARAÚJO RODRIGUES  
Procedência: SÃO LUÍS - MA  
RESPOSTAS ANATÔMICAS DO EIXO AÉREO PRIMÁRIO DE PROTIIUM  
HEPTAPHILLUM MARCH. (BURSERACEAL) AO ALAGAMENTO  
PESQUISA CIENTÍFICA

PROGRAMA DE QUALIDADE DE ANÁLISE DE SOLO IAC  
2014  
GRANULOMETRIA

30 anos

IAC

## ANÁLISE FÍSICA DE SOLO

AMOSTRA N°	Horizonte	Profundidade cm	Composição Granulométrica				ARGILA NATURAL	GRAU DE FLOCULAÇÃO	SILTE/ ARGILA	TEXTURA
			AREIA GROSSA (2-0,2mm)	AREIA FINA (0,02-0,05)	SILTE (0,05-0,002)	ARGILA (< 0,002)				
			% %							
IS-1185			27	65	2	6		0,33	AREIA	
IS-1186			27	69	1	3		0,33	AREIA	
IS-1187			28	68	1	3		0,33	AREIA	
IS-1188			23	73	1	3		0,33	AREIA	
IS-1189			19	76	1	4		0,25	AREIA	
IS-1191			21	75	1	3		0,33	AREIA	
IS-1192			20	74	1	5		0,20	AREIA	
IS-1193			28	64	2	6		0,33	AREIA	
IS-1194			37	57	1	5		0,20	AREIA	
IS-1195			18	77	1	3		0,33	AREIA	
			% %							
			Porosidade %			H <sub>2</sub> O %				
			Densidade							
			g.cm <sup>-3</sup>							
Calhaus	Cascalhos	Terra Fina	APARENTE	REAL	1/3 ATM	15 ATM		Condutividade a 25°C mmhos/cm	H <sub>2</sub> O na pasta de saturação %	
								0,05	24,0	
								0,09	24,0	
								0,11	23,6	
								0,04	23,6	
								0,07	23,6	
								0,08	23,6	
								0,09	23,2	
								0,08	23,6	
								0,06	23,2	
								0,07	23,2	
OBSERVAÇÕES										
*AM - 11										
AM - 12										
AM - 13										
AM - 14										
AM - 15										
AM - 16										
AM - 17										
AM - 18										
AM - 19										
AM - 20										
Terra Fina										

Controle: IS-1185; IS-1186; IS-1187; IS-1188; IS-1189; IS-1191; IS-1192; IS-1193; IS-1194 e IS-1195/2014

Data: 05/08/2014 JOSIAEL MONTEIRO DINIZ

Responsável:

CHEFE LABORATÓRIO

Josael Monteiro Diniz  
Chefe do Laboratório de Física de Solos - Mat.: 3281

*(Assinatura)*



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
NÚCLEO TECNOLÓGICO DE ENGENHARIA RURAL  
LABORATÓRIO DE QUÍMICA DE SOLOS  
Cidade Universitária Paulo VI, Cx. Postal 09  
CEP. 650054-970 - São Luís - MA  
Tel.: (98) 3257-1412

Interessado: Profa. Ivanilde

Procedência: UEMA

São Luís - MA

## ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO

RESULTADOS ANALÍTICOS DO SOLO																
Laboratório	Identificação	Profundidade cm	MO g/dm <sup>3</sup>	pH CaCl <sub>2</sub>	P mg/dm <sup>3</sup>	K	Ca	Mg	Na	SB	Al	H	CTC	----- %		
														Na/CTC	Al/Al+SB	V
PG-1775	AM-01		9	3,4	1	0,5	1	3	0,8	5,3	5	22	31,8	2,6	48,6	16,6
PG-1776	AM-02		16	3,8	1	0,5	9	3	0,8	13,3	7	29	48,6	1,6	32,9	27,3
PG-1777	AM-03		46	3,0	2	0,8	2	5	1,1	8,9	27	172	207,5	0,5	75,3	4,3
PG-1778	AM-04		23	3,8	2	0,7	8	3	1,0	12,7	11	46	68,8	1,5	45,2	18,5
PG-1779	AM-05		33	3,1	2	0,8	2	4	1,1	7,9	17	67	91,6	1,2	68,3	8,6
PG-1780	AM-06		12	3,4	2	0,5	5	0	0,8	6,3	9	27	42,7	1,9	58,8	14,8
PG-1781	AM-07		9	4,0	2	0,5	3	3	0,8	7,3	7	22	36,2	2,3	47,1	20,1
PG-1782	AM-08		15	3,3	1	0,5	3	3	0,8	7,3	1	39	46,9	1,7	6,4	15,5
PG-1783	AM-09		10	4,1	1	1,0	3	4	1,3	9,4	8	26	43,2	3,1	44,4	21,7
PG-1784	AM-10		49	2,9	3	1,0	7	3	1,4	12,4	20	161	193,1	0,7	61,8	6,4
PG-1785	AM-11		42	3,1	4	1,0	2	7	1,3	11,3	24	125	160,8	0,8	67,9	7,0
PG-1786	AM-12		12	3,4	1	0,5	0	0	0,8	1,3	10	33	44,4	1,9	88,4	3,0
PG-1787	AM-13		16	3,7	2	0,5	7	5	0,8	13,3	7	34	53,7	1,5	32,9	24,7

Controle:

Perfil:

São Luis, 03 de outubro de 2014.

Responsável:

João Reis Araújo (C.B.A. Sobrinho)

Chefe do Laboratório de Química de Solos  
UEMA - CRQ. 1.107.360 / 1 - MA





UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
NÚCLEO TECNOLÓGICO DE ENGENHARIA RURAL  
LABORATÓRIO DE QUÍMICA DE SOLOS  
Cidade Universitária Paulo VI, Cx. Postal 09  
CEP. 650054-970 - São Luís - MA  
Tel.: (98) 3257-1412

Interessado: Profa. Ivanilde

Procedência: UEMA  
São Luís - MA

## ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO

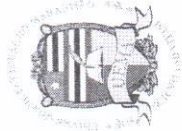
Identificação		Profundidade	MO	pH	P	K	Ca	Mg	Na	SB	Al	H	CTC	Na/CTC	Al/Al+SB	V
Laboratório	Solicitante	cm	g/dm <sup>3</sup>	CaCl <sub>2</sub>	mg/dm <sup>3</sup>											
RESULTADOS ANALÍTICOS DO SOLO																
-----mmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> -----																
----- % -----																
PG-1788	AM-14		7	3,8	1	0,4	2	0	0,8	3,2	6	19	27,4	2,9	63,1	11,8
PG-1789	AM-15		19	4,0	1	0,5	9	8	0,8	18,3	7	45	69,9	1,2	27,6	26,2
PG-1791	AM-16		17	3,5	2	0,5	4	6	0,9	11,4	12	41	64,1	1,4	50,2	17,8
PG-1792	AM-17		24	3,7	2	0,5	6	5	0,8	12,4	16	51	79,5	1,0	56,4	15,6
PG-1793	AM-18		44	2,9	3	1,1	5	1	1,2	8,2	24	175	206,9	0,6	74,1	4,0
PG-1794	AM-19		22	3,9	2	0,6	11	15	1,4	28,0	3	42	73,0	1,9	8,2	38,4
PG-1795	AM-20		12	3,8	2	12,2	5	1	23,0	41,1	8	33	81,2	28,3	15,4	50,7

Controle:  
Perfil:

São Luís, 03 de outubro de 2014.

Responsável:

João Roberto de Sá Sobrinho  
Chefe do Laboratório de Química de Solos  
UEMA - CRQ. 1.010360 / 1 - MA



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
NÚCLEO TECNOLÓGICO DE ENGENHARIA RURAL  
LABORATÓRIO DE QUÍMICA DE SOLOS  
Cidade Universitária Paulo VI, Cx. Postal 09  
CEP. 650054-970 - São Luís - MA  
Tel.: (98) 3257-1412

Interessado: Profa. Ivanilde

Procedência: UEMA  
São Luís - MA

## ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO

RESULTADOS ANALÍTICOS DO SOLO										
Laboratório	Identificação	Zn	Cu	Fe	Mn	Pb	Cd	Ni	Hg	
		-----mmol/dm <sup>3</sup> -----								
PG-1775	AM-01	0,230	0,054	66,3	-0,4	0,338	-0,295	-0,144	0,144	
PG-1776	AM-02	0,491	0,266	84,1	0,6	0,195	-0,277	-0,181	0,159	
PG-1777	AM-03	0,376	0,032	114,2	0,2	0,832	-0,247	-0,051	0,077	
PG-1778	AM-04	0,636	0,201	190,7	1,0	2,890	-0,291	-0,062	0,087	
PG-1779	AM-05	0,401	0,044	108,4	-0,2	0,485	-0,273	-0,101	0,067	
PG-1780	AM-06	0,204	0,001	86,0	-0,3	0,338	-0,261	-0,113	0,081	
PG-1781	AM-07	0,238	0,099	40,8	0,0	-0,038	-0,278	-0,124	0,089	
PG-1782	AM-08	0,240	0,030	59,2	-0,4	0,034	-0,284	-0,010	0,086	
PG-1783	AM-09	0,042	0,022	77,5	-0,3	0,316	-0,272	-0,155	0,078	
PG-1784	AM-10	0,960	0,122	55,7	0,7	0,717	-0,275	-0,082	0,072	
PG-1785	AM-11	0,315	0,040	119,2	-0,1	0,456	-0,262	-0,013	0,063	
PG-1786	AM-12	0,068	-0,003	53,9	-0,2	0,871	-0,284	-0,079	0,058	
PG-1787	AM-13	1,108	0,034	87,3	0,3	0,842	-0,265	-0,173	0,032	

Controle:

Perfil:

São Luis, 03 de outubro de 2014.

Responsável:

João Rêgo Magalhães Costa Sobrinho  
Chefe do Laboratório de Química de Solos  
UEMA - CRO. 1120360 / 1 - MA



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
NÚCLEO TECNOLÓGICO DE ENGENHARIA RURAL  
LABORATÓRIO DE QUÍMICA DE SOLOS  
Cidade Universitária Paulo VI, Cx. Postal 09  
CEP. 650054-970 - São Luis - MA  
Tel.: (98) 3257-1412

Interessado: Profa. Ivanilde

Procedência: UEMA  
São Luis - MA

## ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO

RESULTADOS ANALÍTICOS DO SOLO										
Laboratório	Identificação	Zn	Cu	Fe	Mn	Pb	Cd	Ni	Hg	
		-----mmol/dm <sup>3</sup> -----								
	Solicitante									
PG-1788	AM-14	-0,067	-0,055	40,8	-0,5	0,007	-0,291	-0,265	0,051	
PG-1789	AM-15	0,200	-0,007	102,1	1,9	0,678	-0,251	-0,082	0,044	
PG-1791	AM-16	0,338	0,019	85,3	-0,1	0,597	-0,251	-0,074	0,057	
PG-1792	AM-17	0,484	0,015	127,4	1,3	0,467	-0,277	-0,038	0,034	
PG-1793	AM-18	0,280	0,036	58,5	-0,2	0,325	-0,259	-0,136	0,018	
PG-1794	AM-19	0,030	-0,075	47,5	-0,3	0,662	-0,274	-0,185	0,018	
PG-1795	AM-20	-0,008	-0,075	78,7	-0,5	0,643	-0,284	-0,136	0,029	

São Luis, 03 de outubro de 2014.

Responsável:



João Kepler Magalhães Costa Sobrinho  
Chefe do Laboratório de Química de Solo  
UEMA - CRQ. 112009660 / 1 - M.