



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM *Miconia ligustroides* (DC.)
NAUDIN (MELASTOMATACEAE) EM CERRADO *stricto sensu*
E FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA: DADOS
MORFOANATÔMICOS, HISTOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS

ZORAIDE VALERIO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, *Câmpus* de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). Área de concentração Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU – SP
2020**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Julio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM *Miconia ligustroides* (DC.)
NAUDIN (MELASTOMATACEAE) EM CERRADO *stricto sensu*
E FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA: DADOS
MORFOANATÔMICOS, HISTOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS

ZORAIDE VALERIO

PROF^a DR^a SILVIA RODRIGUES MACHADO

ORIENTADORA

PROF^a DR^a ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS

CO-ORIENTADORA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, *Câmpus* de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica). Área de concentração Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU – SP
2020**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCN. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Valerio, Zoraide.

Plasticidade fenotípica em *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em cerrado *stricto sensu* e floresta estacional semidecídua : dados morfoanatômicos, histoquímicos e fisiológicos / Zoraide Valerio. - Botucatu, 2020

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Silvia Rodrigues Machado
Coorientador: Elza Maria Guimarães Santos
Capes: 20302037

1. Cerrados. 2. Flores. 3. Clorofila. 4. Florestas. 5. Variação anatômica. 6. Análise foliar. 7. Anatomia vegetal.

Palavras-chave: Anatomia foliar; Cerrado; Florescência da clorofila a; Floresta; Variação anatômica.

Sumário

Resumo Geral.....	1
Introdução Geral.....	2
Melastomataceae.....	9
<i>Miconia</i> Ruiz & Pav.....	11
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin.....	12
Objetivo.....	13
Introdução: (Traços funcionais das folhas explicam a distribuição de <i>Miconia ligustroides</i> (Melastomataceae) em ambientes contrastantes)	15
Material e Métodos.....	17
Resultados.....	23
Discussão e Conclusão.....	30
Referências bibliográficas.....	41
Figuras e Tabela.....	65

DEDICATÓRIA

À minha família!

“Cada pessoa que passa em nossa vida, passa sozinha, é porque cada pessoa é única e nenhuma substitui a outra. Cada pessoa que passa em nossa vida passa sozinha, e não nos deixa só, porque deixa um pouco de si e leva um pouquinho de nós. Essa é a mais bela responsabilidade da vida e a prova de que as pessoas não se encontram por acaso.”

Charles Chaplin

À cada uma das pessoas que passaram pela minha vida!

AGRADECIMENTOS

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

“O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001”

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas-Botânica da Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho-UNESP-Botucatu.

À Prof.^a Dra. Silvia Rodrigues Machado, que foi mais do que uma orientadora, por me incentivar e acreditar na minha capacidade, pela atenção ao longo destes dois anos e pelo carinho com que me tratou.

À Prof.^a Dra. Elza Maria Guimarães Santos, por aceitar esse desafio. Agradeço todo o conhecimento compartilhado, correções, conselhos, vivências.... Foram dois anos intensos.

Ao Prof. Dr. Renato Goldenberg pela contribuição na confirmação da identificação da espécie.

Aos professores examinadores, Prof.^a Dra Yve Canaveze, Prof.^a Dra Tatiane Maria Rodrigues Prof.^a Dra Nádia Silvia Somavilla, Prof.^a Dra Carmen Silvia Fernandes Boaro por aceitarem participar da banca de qualificação e defesa e assim colaborar imensamente com este trabalho.

Ao Prof. M.e. Alexander Indriúnas, um grande incentivador e amigo.

A todos dos laboratórios de Anatomia Vegetal, Fisiologia Vegetal, Ecologia Vegetal e Centro de Microscopia Eletrônica que sempre estiveram ao meu lado me ajudando em tudo o que foi possível para a realização deste trabalho. Tenho todos em meu coração.

Ao Instituto Florestal de São Paulo, ao Dr. Edgar Fernando De Luca chefe da sessão de Avaré, aos colaboradores José Carlos e Sergio pelo auxílio com as coletas de campo.

Aos curadores e funcionários do Herbário “Irina Delanova de Gemtchújinicov” (BOTU), do Instituto de Biociências da UNESP, campus de Botucatu, pela gentileza com que me receberam e ajudaram no que foi necessário.

A todos os colaboradores Programa de Pós-graduação, pela recepção calorosa, companheirismo e ajuda.

Aos colegas de turma da Pós-Graduação, pela camaradagem e cumplicidade, pelos momentos felizes e difíceis juntos.

A todos os demais que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

À minha família, que mesmo sem entender sempre acreditou nos meus sonhos e esteve ao meu lado em todos os momentos de minha vida, em especial a minha mãe, Maria Inês Derrâmio Valério que compartilhou comigo minhas alegrias e tristezas, ganhos e perdas, vitórias e fracassos.

Muito obrigada!

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM *Miconia ligustroides* (DC.) NAUDIN
(MELASTOMATACEAE) EM CERRADO *stricto sensu* E FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDECÍDUA: DADOS MORFOANATÔMICOS,
HISTOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS**

RESUMO: A busca pela compreensão dos mecanismos que permitem que espécies vegetais ocupem ambientes distintos tem atraído a atenção de inúmeros pesquisadores, especialmente no contexto de mudanças climáticas. Neste sentido, características morfológicas, anatômicas e fisiológicas têm sido usadas com frequência para investigar respostas das plantas a diferentes condições ambientais. *Miconia ligustroides*, um representante de Melastomataceae, exibe extremo polimorfismo em cerrado (*stricto sensu*) e floresta estacional semidecídua (Mata Atlântica). Com o objetivo de verificar como as características foliares variam nesta espécie em resposta ao ambiente, e compreender como essas respostas podem interferir na distribuição da espécie em ambientes contrastantes, exemplares de *M. ligustroides* foram estudados e comparados. Para isso, amostras de folhas completamente expandidas foram coletadas e processadas para estudos aos microscópios de luz e eletrônico de varredura, de acordo com técnicas usuais. Trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e luminosidade incidente foram avaliadas *in loco* utilizando-se o analisador de gás infravermelho portátil (IRGA-modelo LI 6400 XT, Li-cor). Foram realizados registros do microclima e análises físico-químicas do solo nas áreas de estudo. Plantas desses dois ambientes mostraram variações quanto ao hábito e características morfológicas e anatômicas das folhas, além de diferenças nos índices de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a. No cerrado, as plantas apresentaram hábito arbustivo, com limbo espesso e de coloração esverdeada-brilhante, dispostas verticalmente nos ramos. Na floresta, as plantas apresentaram porte arbóreo, com limbo delgado e coloração verde-escura opaco, dispostas horizontalmente nos ramos. Cutícula mais espessa com estrias cuticulares e ceras epicuticulares em forma de placas proeminentes, células epidérmicas e células do parênquima paliçádico mais altas e mesofilo mais espessos foram observados nos exemplares do cerrado. Braquiesclereides ocorreram unicamente na nervura principal dos exemplares do cerrado; idioblastos cristalíferos contendo mucilagem e células com conteúdo fenólico foram observados em todos os exemplares analisados, contudo foram mais abundantes no cerrado. Não houve diferença significativa em relação à densidade e diâmetro (polar e equatorial) dos estômatos entre os dois ambientes. Nas plantas do cerrado, foram registradas as maiores taxas de assimilação líquida de CO₂, transpiração, condutância estomática, eficiência da

enzima Rubisco e menor concentração interna de CO₂, enquanto que a eficiência do uso da água não diferiu estatisticamente nas duas localidades. Os maiores valores de rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ FSII), taxa de transporte de elétrons (ETR), *quenching* fotoquímico (qP), fração de luz absorvida pela antena do fotossistema II que é dissipada como calor (D), foram registrados em plantas de *M. ligustroides* do cerrado. Maiores valores de fração de energia de excitação não dissipada na antena que não pode ser utilizada na fotoquímica (Ex) e maior rendimento quântico potencial do fotossistema II (Fv'/Fm') foram registrados em plantas de *M. ligustroides* na floresta. O presente estudo demonstrou que as características morfológicas, anatômicas e fisiológicas variam entre os exemplares de *M. ligustroides* ocorrendo em cerrado e floresta e, o conjunto de resultados obtidos neste estudo indica que as variações exibidas por *M. ligustroides* estão relacionadas principalmente com as condições de luminosidade do ambiente, que é significativamente mais elevada no cerrado, e com algumas características físico-químicas do solo, principalmente a elevada concentração de manganês no solo da floresta. A capacidade de *M. ligustroides* em explorar ambientes com diferenças significativas na intensidade luminosa e características do solo pode explicar sua ampla distribuição em diferentes ecossistemas e pode ser vantajoso em condições de mudanças ambientais. Finalmente, a análise comparada de características morfoanatômicas e fisiológicas de folhas em representantes de *M. ligustroides* do cerrado e floresta, juntamente com registro das condições edafoclimáticas dessas duas fitofisionomias forneceu uma base para definir os fatores que atuam na plasticidade fenotípica desta espécie.

Palavras-chave: anatomia foliar, cerrado, floresta, fluorescência da clorofila *a*, *Miconia*, plasticidade fenotípica, fotossíntese, variação anatômica

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM *Miconia ligustroides* (DC.) NAUDIN
(MELASTOMATACEAE) EM CERRADO *stricto sensu* E FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDECÍDUA: DADOS MORFOANATÔMICOS,
HISTOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS**

ABSTRACT: The search for understanding the mechanisms that allow plant species to occupy different environments has attracted the attention of countless researchers, especially in the context of climate change. In this sense, morphological, anatomical and physiological characteristics have been used frequently to investigate plant responses to different environmental conditions. *Miconia ligustroides*, a representative of Melastomataceae, exhibits extreme polymorphism in cerrado (*stricto sensu*) and semideciduous seasonal forest (Atlantic Forest). In order to verify how the leaf characteristics vary in this species in response to the environment, and to understand how these responses can interfere in the distribution of the species in contrasting environments, specimens of *M. ligustroides* were studied and compared. For this, samples of fully expanded leaves were collected and processed for studies under light and scanning electron microscopes, according to usual techniques. Gas exchanges, chlorophyll a fluorescence and incident luminosity were evaluated on the spot using the portable infrared gas analyzer (IRGA-model LI 6400 XT, Li-cor). Records of the microclimate and physical-chemical analyzes of the soil in the study areas were carried out. Plants from these two environments showed variations in habit and morphological and anatomical characteristics of the leaves, in addition to differences in gas exchange rates and chlorophyll a fluorescence. In the cerrado, the plants showed a shrubby habit, with a thick, bright greenish-colored limb, arranged vertically on the branches. In the forest, the plants were arboreal in size, with a thin limb and a dark green opaque color, horizontally arranged on the branches. Thicker cuticle with cuticular streaks and epicuticular waxes in the form of prominent plaques, higher epidermal cells and palisade parenchyma cells and thicker mesophyll were observed in the cerrado specimens. Brachiesclereides occurred only in the main vein of the cerrado specimens; Crystalline idioblasts containing mucilage and cells with phenolic content were observed in all specimens analyzed, however they were more abundant in the cerrado. There was no significant difference regarding the density and diameter (polar and equatorial) of the stomata between the two environments. In the cerrado plants, the highest rates of net CO₂ assimilation, transpiration, stomatal conductance, efficiency of the Rubisco enzyme and

lower internal CO₂ concentration were recorded, while the efficiency of water use did not differ statistically in the two locations. The highest values of effective quantum yield of photosystem II (Φ_{PSII}), electron transport rate (ETR), photochemical quenching (qP), fraction of light absorbed by photosystem II antenna that is dissipated as heat (D), were recorded in plants of *M. ligustroides* from the cerrado. Higher values of fraction of excitation energy not dissipated in the antenna that cannot be used in photochemistry (Ex) and higher potential quantum yield of photosystem II (F_v' / F_m') were recorded in plants of *M. ligustroides* in the forest. The present study demonstrated that the morphological, anatomical and physiological characteristics vary between the specimens of *M. ligustroides* occurring in cerrado and forest, and the set of results obtained in this study indicates that the variations exhibited by *M. ligustroides* are mainly related to the conditions of brightness of the environment, which is significantly higher in the cerrado, and with some physical-chemical characteristics of the soil, mainly the high concentration of manganese in the forest soil. The ability of *M. ligustroides* to explore environments with significant differences in light intensity and soil characteristics can explain its wide distribution in different ecosystems and can be advantageous in conditions of environmental change. Finally, the comparative analysis of morphoanatomical and physiological characteristics of leaves in representatives of *M. ligustroides* from the cerrado and forest, together with a record of the edaphoclimatic conditions of these two phytophysionomies provided a basis for defining the factors that act on the phenotypic plasticity of this species.

Keywords: leaf anatomy, cerrado, forest, chlorophyll a fluorescence, *Miconia*, phenotypic plasticity, photosynthesis, anatomical variation

INTRODUÇÃO GERAL

Plasticidade fenotípica

A plasticidade fenotípica pode ser definida como a capacidade de organismos, pertencentes a uma mesma espécie, em alterar sua morfologia, anatomia ou fisiologia produzindo diferentes respostas a distintos estímulos bióticos e abióticos (Bradshaw, 1965; Stearns, 1989; Scheiner, 1993; Kroon, et al., 2005; Schlichting & Smith, 2002). De fato, tanto para plantas quanto para animais há claras evidências de que mudanças em características funcionais e estruturais dos indivíduos estão associadas aos fatores ambientais aos quais os mesmos estão expostos (Grime & Mackey, 2002).

Variações nas características morfofuncionais em plantas são maiores do que em animais; isto se deve ao padrão de crescimento indeterminado e em módulos repetidos ser mais facilmente modificado produzindo expressões marcadamente diferentes de um determinado genótipo (Raven, 2001). As diferentes respostas funcionais ocorrem por meio da flexibilidade dos fenótipos (Sultan, 1993) e vêm sendo apontadas como um fenômeno particularmente importante para as plantas, considerando seu modo de vida sésstil (Novoplansky, 2002).

Espécies com grande potencial plástico apresentam vantagens em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição, visto que as mudanças produzidas podem facilitar a exploração de novos nichos resultando no aumento da tolerância às variações ambientais (Via, 1993; Via et al., 1995).

Fatores como, estresse hídrico ou variações na luminosidade, temperatura e condições nutricionais e de umidade do solo, entre outros, podem ser caracterizados como pressões ambientais que variam no espaço e no tempo influenciando o desenvolvimento

da vegetação e, a variação de algum desses fatores pode atuar como limitante para o estabelecimento e crescimento das diferentes espécies vegetais (Schluter et al., 2003). Nesse sentido, a plasticidade fenotípica vem sendo apontada como um mecanismo capaz de aumentar as chances das plantas de colonizar novos ambientes, mesmo que inóspitos determinando a sua sobrevivência e dispersão (Cardoso & Lomônaco, 2003).

As folhas, por ser um órgão exposto ao ambiente, podem expressar maior variação morfológica, anatômica e fisiológica, de acordo com as condições ambientais as quais estão expostas (Esau, 1976; Fahn, 1982; Hickey & King, 2000).

Até recentemente, as investigações acerca da plasticidade fenotípica foram menosprezadas pelos cientistas, pois, se acreditava que poderia ser um mecanismo inibidor da evolução de características adaptativas; entretanto, sabe-se que a plasticidade fenotípica pode ocorrer independentemente de mudanças na frequência genéticas (Schlichting, 1986; 2002). Tem sido demonstrado que a plasticidade fenotípica em plantas é uma característica expressa por traços diretamente relacionados ao desenvolvimento do organismo quando afetado pelas pressões ambientais (Sultan, 1993).

Novos conceitos relacionados à plasticidade do desenvolvimento, como acomodação fenotípica e acomodação genética, estão sendo debatidos e empiricamente testados quanto à sua participação em macroevolução (Simon, 2010). Segundo West-Eberhard (2005) acomodação fenotípica é o ajuste adaptativo, sem alteração genética, durante o desenvolvimento e pode facilitar a evolução da nova morfologia induzida por uma mutação ou por um novo fator ambiental; neste caso, a morfologia resultante provem das respostas ancestrais do desenvolvimento, não do novo fator indutor. Segundo a autora, este seria o primeiro passo em um processo de evolução adaptativa darwiniana ou evolução por seleção natural. A acomodação fenotípica reorganiza vias de desenvolvimento ancestrais, gerando novas vias. Estas podem ser fixadas ou alteradas

pela acomodação genética, facilitando o processo de especiação nas populações descendentes (West-Eberhard, 1989). Já, a acomodação genética consiste na mudança na frequência de alelos que determinam a plasticidade de desenvolvimento em uma população submetida à seleção natural (Braendle & Flatt, 2006). A hipótese de promoção de especiação por acomodação genética é parcialmente suportada em populações naturais e mecanismos de desenvolvimento desse fenômeno foram recentemente revelados; já, a proposta de origem de novidades evolutivas por acomodação fenotípica de estímulos ambientalmente induzidos ainda é pouco aceita, sendo pouco testada e permanecendo como uma questão não resolvida (Simon, 2010).

Outro conceito que vem sendo discutido é que, na natureza, a plasticidade fenotípica nas plantas é geralmente expressa em um nível subindividual, ou seja, a plasticidade fenotípica não é uma resposta de toda a planta, mas uma propriedade de meristemas, folhas, ramos e raízes formando módulos individuais, desencadeada pelas condições ambientais locais. Assim, a resposta de uma planta ao seu ambiente é a soma de todas as respostas modulares às condições locais somadas aos efeitos de interação dos módulos (Kroon et al., 2005).

Estudos envolvendo plasticidade fenotípica têm se mostrado de grande relevância para as questões socioeconômicas, por fornecer informações de como os organismos se comportam de acordo com as condições ambientais, visto que, os cultivares estão expostos constantemente a adversidades ambientais, como períodos de seca decorrentes de precipitações pluviométricas irregulares, que comprometem a produção vegetal (Mendes et al., 2007; Pinto, 2008; Vítolo, 2011). Esses estudos têm sido utilizados como instrumento na escolha dos melhores locais para determinados cultivares possibilitando que a produtividade seja mais eficiente, diminuindo perdas de produção e, conseqüentemente, menor expansão das áreas de cultivo, o que é importante para a

conservação dos recursos naturais (De Lima, 2014). Outra aplicação, no que se refere às questões socioeconômicas, é o estudo com espécies invasoras, as quais tendem a apresentar uma ampla capacidade de aclimação, indicando que a plasticidade fenotípica está associada com a elevada capacidade competitiva e vasta distribuição geográfica destas espécies (Pivello, 2010; De Lima, 2014).

Com relação à vegetação nativa, os estudos têm possibilitado a compreensão do desenvolvimento de características de aclimação entre espécies, ou populações de mesma espécie, demonstrando haver diferenças em características funcionais foliares relacionadas à produtividade, como área foliar específica e concentração de nutrientes foliares (Hoffmann et al., 2005).

O sucesso da ocorrência de uma mesma espécie em ambientes contrastantes depende da sua capacidade de aclimação através do desenvolvimento de características fenotípicas capazes de adequar a sua sobrevivência às pressões produzidas pelo ambiente aos quais estão expostas (Franco, et al, 2002).

Alterações na distribuição das plantas podem ser esperadas com a mudança climática global, afetando a distribuição da vegetação; portanto, espécies com grande potencial plástico podem vir a ocupar diferentes habitats (Kelly & Goulden, 2008). De fato, investigações recentes têm explorado a ocorrência de alterações induzidas nas plantas pelas condições ambientais no sentido de compreender os efeitos ecológicos e evolutivos da plasticidade fenotípica frente a um cenário de mudanças climáticas (Kroon et al., 2005).

Existem evidências crescentes sobre a importância da plasticidade fenotípica na adaptação de populações (nativas e cultivares) às mudanças ambientais melhorando o potencial de responder a uma determinada mudança e mantendo as funções ecológicas das comunidades (Nicotra et al., 2010). O grau de plasticidade das plantas para a

utilização de recursos, como exemplo, a luz no processo fotossintético ou, a dissipação da radiação global incidente, é um fator determinante na distribuição das espécies vegetais em ambientes heterogêneos (Vieira et al., 2012).

Investigações envolvendo plasticidade fenotípica devem considerar não somente os fatores ambientais de exposição das plantas, mas também características do espécime estudado como a idade e a altura, visto que estas variáveis são capazes de interferir em características morfológicas, anatômicas e fisiológicas (England & Attiwill, 2006).

A ocorrência de plasticidade fenotípica no órgão foliar tem sido usada para explicar a distribuição de algumas espécies em tipos de vegetação distintos. Tais características, denominadas traços funcionais, variam em relação a diferentes intensidades luminosas (Justo et al., 2005), disponibilidade de nutrientes no solo (Feller, 1996), variação no regime hídrico (Wang et al., 2007) e níveis de herbivoria (Karban & Baldwin, 2007; Ribeiro et al., 2010).

A distribuição, densidade e dimensões dos estômatos, condutância estomática e taxas de transpiração também estariam relacionadas com índices ambientais, tais como umidade relativa, temperatura do ar e intensidade de luz (Ferris & Taylor, 1994).

Neste contexto, análises baseadas em traços funcionais de plantas são importantes para compreender as estratégias ecológicas das espécies frente à diferentes condições ambientais.

Um traço funcional caracteriza-se por ser qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica mensurável em nível de indivíduo (Violle et al., 2007), com influência significativa no estabelecimento, sobrevivência ou aptidão (*fitness*) de uma espécie em seu ambiente natural (Reich et al., 2003). Os efeitos da plasticidade fenotípica representam, portanto, as respostas dos organismos aos fatores ambientais, ou seja,

soluções para diferentes problemas de aquisição e uso de recursos em um determinado ambiente (Pérez-Harquindeguy et al., 2016).

Diversos estudos relacionados a espécies lenhosas de ambientes contrastantes têm apontado diferenças na anatomia foliar em resposta as variações ambientais. Esses estudos têm demonstrado que em ambientes savânicos, as plantas apresentam maior espessura do limbo foliar, do mesofilo, de células da epiderme, do parênquima paliçádico e lacunoso e cutícula, quando comparadas com outros tipos de fitofisionomias.

Dentre as estruturas estudadas, com diferenças significativas, pode-se citar, esclerofilia, área, massa, densidade, espessura e anatomia foliar de plantas de *Sebastiania myrtilloides* (Mart.) Pax (Euphorbiaceae) em condições naturais de sombreamento em mata ripária e em completa exposição solar em área de cerrado aberto reportadas por Marques e colaboradores (2000).

Diferenças anatômica e fisiológica em plantas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae) ocorrentes em floresta estacional semidecídua e em sub-bosque de floresta de *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae) em diferentes estágios de desenvolvimento avaliadas por Justo e colaboradores (2005), esses autores concluíram que a referida espécie apresenta plasticidade de resposta tanto em função do estágio de desenvolvimento da planta quanto em função das diferenças nas condições ambientais. Diferenças na anatomia (espessura das folhas, espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima esponjoso, comprimento e número de vasos do xilema) e na fisiologia em plantas de *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Lamk. (Rhizophoraceae), foram reportadas por Wang e colaboradores (2007), que investigaram os efeitos da salinidade nessas características e constataram que existem diferenças nas estruturas anatômicas analisadas entre tratamentos com menor e maior salinidade e tempo de alagamento; os autores sugeriram que a mudanças nos

caracteres anatômicos seriam responsáveis por redução da taxa fotossintética e do transporte de água no xilema.

Caracteres morfológicos e anatômicos foliares (espessura de cutícula, epiderme das superfícies abaxial e adaxial, parênquima paliçádico, parênquima esponjoso, frequência de estômatos e tricomas, comprimento da célula-guarda e a largura do complexo estomático), podem variar em diferentes condições edáficas e de luminosidade (Rossatto et al., 2010; Rossatto & Kolb, 2010, 2012).

Somavila & Graciano-Ribeiro (2011) estudaram três espécies de Melastomataceae, *Lavoisiera bergii* Cogn., *Macairea radula* (Bonpl.) DC. e *Trembleya parviflora* (D. Don) Cogn. ocorrentes em zona alagável e aberta de fundo de vereda e em cerrado *sensu stricto* e concluíram que as espécies estudadas apresentaram variações na espessura do mesofilo, massa foliar e massa foliar específica; os autores sugeriram que a capacidade de apresentar plasticidade estrutural, juntamente com a escleromorfia, pode ter sido relevante para a ocorrência simultânea destas espécies nesses ambientes distintos.

Espécies lenhosas e herbáceas que coabitam ambientes com a mesma disponibilidade hídrica, possuem estratégias adaptativas diferentes para colonizar ambiente seco (Guerra & Scremin-Dias, 2017; Ferraro & Scremin-Dias, 2017; Pinheiro et al., 2017).

Como revela a literatura, a plasticidade fenotípica pode interferir na formação de fitofisionomias e na distribuição das espécies e, neste contexto, comparar traços foliares anatômicos e características fisiológicas em populações de uma mesma espécie distribuídas em ambientes contrastantes pode contribuir para conhecer o papel da plasticidade fenotípica na adaptação de populações nativas frente às mudanças climáticas.

Melastomataceae

Melastomataceae constitui um grupo bem caracterizado dentro das Angiospermas, principalmente pela morfologia foliar, sendo reconhecida por apresentar folhas simples e opostas, pilosas, nervação acródroma (curvinérvea), além de flores bissexuais, radiais e diplostêmicas, com hipanto e estames bem desenvolvidos (Clausing & Renner, 2001).

Com base nessas características morfológicas, bem como, em sequências de DNA (Conti, 1994, Clausing et al., 2000; Clausing e Renner, 2001b; Renner et al., 2001; Michelangeli et al., 2004; Renner, 2004) Melastomataceae forma um grupo monofilético (Wurdack et al., 1993; Renner, 2001; Baumgratz et al., 2007).

Melastomataceae apresenta distribuição pantropical (Stevens, 2018) e, no Brasil, está representada por 69 gêneros distribuídos em 1.413 espécies (Flora do Brasil, 2020). É encontrada em todas as fitofisionomias brasileiras, mas com maior riqueza em biomas florestais e savânicos (Baumgratz et al., 2013). Goldenberg et al. (2012), fizeram uma revisão taxonômica de Melastomataceae do Brasil, com importante indicação da distribuição da família nas diferentes fitofisionomias brasileiras. Alguns gêneros de Melastomataceae apresentam ocorrência restrita a certas áreas, sendo característicos de determinado tipo de ambiente, como *Marcetia* DC. que é considerada restrita aos campos rupestres (Seco, 2006; Romero & Martins, 2002).

Melastomataceae possui grande importância ecológica, uma vez que muitas espécies são pioneiras, apresentando capacidade de ocupar diferentes ambientes e contribuir na regeneração de áreas degradadas (Baruch et al., 2000). De fato, algumas espécies de Melastomataceae foram utilizadas para iniciar o processo de regeneração da vegetação da Serra do Mar, em Cubatão, São Paulo, Brasil na década de 1980. Além da representatividade da família na flora local, a seleção das espécies dessa família foi fundamentada na resistência aos poluentes atmosféricos e ao caráter pioneiro, assumindo

importante papel na recuperação desta área (Pompéia et al., 1989). Suas flores fornecem pólen para as abelhas que as polinizam por movimentos vibratórios (“*buzz pollination*”) (Goldenberg & Varassin, 2001) e, algumas espécies de abelhas têm o pólen de espécies desta família como o único recurso utilizado na alimentação das larvas (Pinheiro, 1995); o néctar é coletado por moscas, morcegos, pássaros e roedores (Renner, 1989; Goldenberg & Shepherd, 1998); os frutos carnosos são coletados e dispersados por pássaros (Parrini & Pacheco, 2011; Allenspach et al., 2012; Maruyama et al., 2013) e pequenos marsupiais (Cáceres & Lessa, 2012). A importância de espécies de Melastomataceae na manutenção da diversidade de frugívoros em florestas tropicais tem sido reportada por diversos autores (Gilbert, 1980; Galetti, 1996; Manhães et al., 2003; Stiles & Rosselli, 2003) e indica que espécies dessa família são fundamentais dentro dos núcleos de restauração, em função de sua precocidade para florescerem e frutificarem atraindo herbívoros, polinizadores, dispersores e decompositores para os núcleos formados, gerando rapidamente, condições de implantação e reprodução de outros organismos (Reis et al., 1999; Kageyama & Gandara, 2000)

Algumas espécies de Melastomataceae possuem importância medicinal (Cunha, et al., 2006); outras produzem frutos comestíveis utilizados por comunidades tradicionais (Hoehne, 1922) e madeira utilizada na construção civil. A beleza e o colorido das flores tornam algumas espécies desta família interessante do ponto de vista ornamental, sendo amplamente utilizadas na arborização urbana (Wurdack, 1962), como é o caso da *Tibouchina granulosa* (Desr.) Cogn., popularmente conhecida como quaresmeira-roxa.

A química de Melastomataceae ainda é pouco conhecida; entretanto, pode-se verificar na literatura uma variedade de classes de metabólitos especializados como os derivados de taninos e flavonoides (mais comumente encontrados), além de terpenos e quinonas (raramente encontrados) nas poucas espécies investigadas (Yoshida et al., 2005;

Mimura et al., 2004; Isaza et al., 2001). Estudos indicaram valioso potencial antimicrobiano, antimalárico, antitumoral, analgésico e antifúngico (Celotto et al., 2003) e atividade anticlastogênica (Serpeloni et al., 2008) de diversas espécies de *Miconia*, e atividade antioxidante em extrato metanólico e clorofórmico das folhas de *M. albicans* (Sw.) Triana (Pieroni et al., 2011)

***Miconia* Ruiz & Pav.**

O maior gênero dentro de Melastomataceae é, seguramente, o gênero *Miconia* Ruiz & Pav. com aproximadamente 1.000 espécies distribuídas ao longo da América tropical e, especialmente, concentradas nos Andes (Judd & Skeeon, 1991; Wurdack & Renner, 1993).

No Brasil, *Miconia* está representado por cerca de 250 espécies caracterizadas por frutos pequenos, carnosos de polpa adocicada com numerosas sementes pequenas e arredondados que são consumidos por aves (Maruyama et al., 2007). As espécies são predominantemente zoocóricas, sobretudo ornitocóricas. Além das aves, os frutos podem ser consumidos por outros animais, por exemplo, o fruto maduro de *Miconia ibaguensis* (Bonpl.) Triana, foi encontrado na dieta de mico-leão-dourado na Reserva Ecológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil (Dietz et al., 1997). Em fragmentos de Mata Atlântica, vários trabalhos têm revelado guildas de aves se alimentando dos frutos de espécies deste gênero indicando sua importância na alimentação destes animais (Manhães et al., 2003; Gridi-Papp et al., 2004; Parrini et al., 2008b). Outra característica importante de *Miconia* é a assincronia na maturação de seus frutos, a qual não é simultânea dentro do mesmo indivíduo, favorecendo a oferta de frutos por mais tempo. Antunes e Ribeiro (1999) observaram que em *M. chamissois* Naudin a maturação dos frutos ocorre em diferentes momentos do ano e ressaltaram que a dispersão desta espécie ocorre tanto na

época seca como chuvosa. Parrini & Pacheco (2011), estudando seis espécies de *Miconia* em um fragmento de Mata Atlântica observaram frutificação das mesmas ao longo do ano, sendo registrados, em particular nos meses da estação mais seca (abril a setembro), períodos de sobreposição de produção de frutos de duas a quatro espécies, indicando que a fenologia das espécies do gênero é importante como recurso para as aves. Além da maturação não simultânea dentro dos indivíduos de uma mesma espécie, Maruyama et al. (2007) constataram que espécies de *Miconia* podem ofertar frutos maduros de maneira alternada, criando um mosaico temporal na oferta de frutos para os frugívoros, como as aves, mostrando partição temporal de frutificação. Essa estratégia de oferta contínua de recursos pode evitar a competição pelos dispersores, contribuindo para a manutenção da comunidade em determinada área (Snow, 1965). Essas características são importantes para atrair a fauna de polinizadores e/ou de dispersores de sementes e são determinantes para acelerar o processo de restauração ecológica (Reis et al., 2003a e b; Bechara, 2003; Bechara et al., 2007).

***Miconia ligustroides* (DC.) Naudin**

Miconia ligustroides possui hábito variando de arbustivo a arbóreo, com 0,5 m a 6m de altura; ramos e folhas, inflorescências e hipanto com tricomas estrelados diminutos, esparsos, depois glabros. Folhas com pecíolo possuindo de 0,2 a 0,6 cm de comprimento; lâmina concolor a subconcolor, elíptica, oblonga a elíptico-lanceolada, lanceolada, base aguda, arredondada, truncada a subcordada, ápice obtuso, agudo a acuminado, margem inteira ou repanda, levemente revoluta, nervuras 3 ou 3+2, acródomas basais a curtamente suprabasais (até 0,2 cm acima da base). Panículas 3,56,6 cm de comprimento, terminais. Flores 5-meras; hipanto 1,5-2 mm de comprimento; cálice caduco, lacínias internas 0,5-0,7 mm de comprimento, arredondadas a largamente

triangulares, dentículos externos muito reduzidos; pétalas 2,2-2,5×1,2-2,1 mm; estames 10, levemente dimorfos, anteras 1,9-2,7 mm de comprimento, brancas, uniporosas, conectivo com apêndice basal amplo ou com um apêndice dorsal e dois ventrais; ovário 3-locular, glabro, estilete espessado ou levemente espessado no ápice. Baga imatura verde, madura enegrecida, contendo 10-20 sementes diminutas (Goldenberg, 2004).

M. ligustroides está na lista de espécies recomendadas para a recuperação de matas ciliares conforme (SMA 21/01) resolução de 21 de novembro, 2001. Allenspach e colaboradores (2012) sugeriram que *M. ligustroides* possa ser útil na restauração de áreas degradadas. Sua grande produção de frutos é uma fonte de energia importante para as aves durante o período de escassez, provavelmente ajudando a manter a avifauna local. Caracterizada por um sistema de dispersão generalista, suas sementes podem ser dispersas mesmo onde frugívoros grandes e / ou especializados estejam ausentes.

Objetivo

O objetivo deste estudo foi verificar se *M. ligustroides* apresenta plasticidade fenotípica em função das condições do solo e do clima em ambientes de cerrado *stricto sensu* e de floresta estacional semidecídua. Especificamente será verificado como as características morfoanatômicas e fisiológicas foliares variam entre plantas de *M. ligustroides* ocorrendo nesses dois ambiente contrastantes.

Os resultados obtidos durante a execução deste Projeto de Mestrado são apresentados em um único capítulo no formato de um artigo científico a ser submetido para revista de impacto na área de Biodiversidade intitulado: “Variações morfoanatômicas e fisiológicas em *Miconia ligustroides* (Melastomataceae) em ambientes contrastantes: um exemplo de plasticidade fenotípica”

Variações morfoanatômicas e fisiológicas em *Miconia ligustroides*

(Melastomataceae) em ambientes contrastantes: um exemplo de plasticidade fenotípica

Resumo: Nesse estudo, foram comparados índices morfológicos, anatômicos, histoquímicos e fisiológicos de exemplares de duas populações de *M. ligustroides* que, exibem extremo polimorfismo em fitofisionomias de cerrado (*stricto sensu*) e floresta estacional semidecídua (Mata Atlântica) com o objetivo de verificar a ocorrência de variação das características foliares nesta espécie em resposta ao ambiente, e compreender como essas respostas podem interferir na distribuição da espécie em ambientes contrastantes. Para isso, amostras de folhas completamente expandidas foram coletadas e processadas para estudos aos microscópios de luz e eletrônico de varredura, de acordo com técnicas usuais. Trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e intensidade luminosa incidente foram avaliadas *in loco*. Foram realizados registros do microclima e análises físico-químicas do solo nas áreas de estudo. Plantas desses dois ambientes mostraram variações quanto ao hábito, características morfológicas e anatômicas das folhas, além de diferenças nos índices de trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e produção de metabólitos especializados, demonstrando que as características morfológicas, anatômicas, fisiológicas e histoquímicas variam entre os exemplares de *M. ligustroides* ocorrendo em cerrado *stricto sensu* e floresta estacional semidecídua relacionadas principalmente com as condições de luminosidade do ambiente, características físico-químicas do solo. A análise comparada realizada em representantes de *M. ligustroides*, juntamente com registro das condições edafoclimáticas forneceu uma base para definir os fatores que atuam na plasticidade fenotípica desta espécie e sua distribuição geográfica.

Palavras-chave: anatomia foliar, cerrado, floresta, fluorescência, *Miconia*, plasticidade fenotípica, trocas gasosas, variação anatômica

**Variações morfoanatômicas e fisiológicas em *Miconia ligustroides*
(Melastomataceae) em ambientes contrastantes: um exemplo de plasticidade
fenotípica**

Abstract: In this study, morphological, anatomical, histochemical and physiological indices of specimens from two populations of *M. ligustroides* that exhibit extreme polymorphism in cerrado (stricto sensu) phytophysiognomies and semideciduous seasonal forest (Atlantic Forest) were compared in order to verify the occurrence of variation of leaf characteristics in this species in response to the environment, and understand how these responses can interfere with the distribution of the species in contrasting environments. For this, samples of fully expanded leaves were collected and processed for studies under light and scanning electron microscopes, according to usual techniques. Gas exchanges, chlorophyll a fluorescence and incident light intensity were evaluated in loco. Records of the microclimate and physical-chemical analyzes of the soil in the study areas were carried out. Plants from these two environments showed variations in habit, morphological and anatomical characteristics of the leaves, as well as differences in gas exchange rates, chlorophyll a fluorescence and production of specialized metabolites, demonstrating that the morphological, anatomical, physiological and histochemical characteristics vary between the specimens of *M. ligustroides* occurring in cerrado stricto sensu and seasonal semideciduous forest mainly related to the ambient light conditions, physical and chemical characteristics of the soil. The comparative analysis carried out on representatives of *M. ligustroides*, together with a record of edaphoclimatic conditions, provided a basis for defining the factors that act on the phenotypic plasticity of this species and its geographic distribution.

Keywords: leaf anatomy, cerrado, forest, fluorescence, *Miconia*, phenotypic plasticity, gas exchange, anatomical variation

Introdução

A capacidade de um organismo em alterar seu fenótipo em resposta às influências ambientais é denominada plasticidade fenotípica (Bateson et al., 2004; West-Eberhard, 1989) e tem sido usada para explicar a distribuição de determinadas espécies em tipos de vegetação distintos (Kroon, 2005). Respostas plásticas são induzidas por variação espaço-temporal em fatores ambientais, como na disponibilidade de luz, água e nutrientes (West-Eberhard, 2008; Kroon et al., 2005). A resposta pode ou não ser adaptativa, e pode envolver alterações na morfologia, estado fisiológico, comportamento, ou uma combinação destas, em qualquer nível da organização, podendo ser expressa em nível subindividual, isto é, subunidades modulares (Kroon et al., 2005). Tais variações, mensuráveis em nível individual, com influência significativa no estabelecimento, sobrevivência ou aptidão (*fitness*) de uma espécie em seu ambiente natural são denominadas traços funcionais (Reich et al., 2003, Violle et al., 2007, Turcotte & Levine, 2016, Hofhansl et al., 2019). As características funcionais das plantas são uma medida integrativa da aptidão das plantas em diferentes ambientes e impactam fortemente os processos do ecossistema, como produtividade, decomposição e ciclagem de nutrientes (Diaz et al., 2004). Portanto, a maneira como as folhas estão estruturadas, morfológica e fisiologicamente seria um indicativo de adaptação ao ambiente associada com a maximização dos processos de produção de energia, em especial a captação de radiação para os processos fotossintéticos, minimização da perda de água por evapotranspiração e danos à maquinaria fotossintética provocados pela radiação excessiva (Brown & Hattersley, 1989; Larcher, 2000; Mediavilla et al., 2001; Goldstein et al., 2016).

Variações em características anatômicas de folhas relacionadas com o ambiente têm sido reportadas em representantes de Melastomataceae, uma família amplamente distribuída em ambientes florestais e savânicos do Brasil (Baumgratz et al., 2007;

Goldenberg et al., 2012). Entre as características avaliadas que diferem significativamente em espécies de Melastomataceae ocorrendo em ambientes distintos pode-se citar: área foliar, massa seca foliar, área foliar específica, densidade de tricomas e de estômatos, espessura da cutícula, espessura total do mesofilo e da lâmina foliar (Boeger et al., 2008; Ribeiro et al., 2010; Somavila & Graciano-Ribeiro, 2011). Estudos têm indicado que essas variações estão associadas com diferenças na intensidade luminosa (Strauss-DeBenedetti & Berlyn, 1994; Lindorf, 1997; Baruch et al., 2000; Jaakola et al., 2004; Justo et al., 2005; Rossatto & Kolb, 2010), disponibilidade de nutrientes no solo (Feller, 1996), regime hídrico (Rôças et al., 1997; Wang et al., 2007) e herbivoria (Turner, 1994; Karban & Baldwin, 1997; Ribeiro et al., 2010).

Miconia ligustroides (DC.) Naudin, uma Melastomataceae endêmica do Brasil, conhecida popularmente por jacatirão-do-brejo, apresenta ampla distribuição em ecossistemas savânicos e florestais (Goldenberg et al., 2013; Cielo Filho et al., 2015; Valerio et al., 2019). Esse estudo objetivou comparar características morfoanatômicas, histoquímicas e fisiológicas desta espécie em cerrado (*stricto sensu*) e floresta estacional semidecídua (Mata Atlântica), e hipotetizamos que variações nessas características contribuem para definir os fatores que atuam na plasticidade fenotípica explicam a distribuição atual desta espécie em ambientes contrastantes.

Materiais e Métodos

Caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado duas áreas de preservação no município de Avaré, região do Estado de São Paulo, Brasil, denominadas Estação Ecológica de Avaré (EEcA) (Figura 1) e Floresta Estadual de Avaré (FEA) (Figura 2).

Os vouchers dos espécimes foram depositados no Herbário “Irina Delanova de Gemtchújnicov” (BOTU), do Instituto de Biociências da UNESP, campus de Botucatu. A identificação da espécie foi confirmada pelo Dr. Renato Goldenberg, especialista em Melastomataceae.

A Estação Ecológica de Avaré (EEcA) possui 720,4 ha e está localizada na região sudoeste do Estado de São Paulo, município de Avaré (22°56' e 23°12'S e 48°40' e 48°56'W, 700 a 800 m acima do nível do mar). A temperatura média mensal é de 20,3°C e a precipitação média anual é de 1.274 mm e clima Cwa de Köppen, mesotérmico (Sentelhas et al., 2010). A hidrografia local inclui o rio Novo e o córrego Água da Canela, afluentes do rio Pardo (Silva & Kanashiro, 2010). No relevo predominam as colinas amplas e o embasamento geológico inclui arenitos da Formação Marília e basaltos da formação Serra Geral (Instituto de Pesquisas Tecnológicas - IPT, 1981). Nos terrenos mais altos predominam as formações de Cerrado, enquanto as formações de Mata Atlântica concentram-se nos mais baixos (Cielo-Filho et al., 2015).

Anteriormente a década de 1960 seu território foi povoado por reflorestamentos de eucalipto, que foram eliminados por meio de desbastes e cortes rasos ao longo de algumas décadas até o ano de 2010. Nesse intervalo de tempo, a vegetação foi reestabelecida e atualmente observa-se um grande mosaico com os tipos vegetacionais originais em diferentes estádios de regeneração (Cielo Filho et al., 2015) e, foram identificadas importantes famílias botânicas de dois importantes ecossistemas brasileiros: Cerrado (612,47 ha) e Mata Atlântica (91,02 ha) (Arzolla et al., 2016).

A Floresta Estadual de Avaré (FEA) situa-se na zona urbana do município de Avaré, sudoeste do estado de São Paulo (23°05'57" S e 48°54'44" W, a 770 m de altitude), com temperatura média anual é de 20,3° C e a precipitação média anual é de 1.274 mm (Sentelhas et al., 2010). É popularmente conhecida como Horto Florestal de Avaré, ocupa

uma área de 95,3 ha, recebe um grande número de visitantes da população em geral. A área de estudo, com 2,25 ha, apresenta relevo colinoso, situa-se numa vertente que drena para o Córrego da Cascata que deságua no Ribeirão Lajeado e concentra-se nos terços médio e superior da vertente em solo bem drenado, classificado como Latossolo Vermelho Distrófico, horizonte A moderado, textura média (Embrapa, 2006). A FEA foi criada em 1945, com a aquisição pelo Estado de São Paulo da então denominada Chácara São Luiz com o intuito de introduzir espécies nativas e exóticas para fins silviculturais (Roque Cielo Filho, Comunicação pessoal). Plantios com essências florestais ocupam atualmente cerca de 61 ha da FEA, ao passo que florestas secundárias classificadas como florestas estacionais semidecíduas (Veloso et al., 1991) recobrem 16 ha, predominantemente ao longo das margens do Ribeirão Lajeado, o principal curso d'água local.

Amostragem das folhas nos dois tipos vegetacionais

Em cada fitofisionomia, cerrado *stricto sensu* (Estação Ecológica de Avaré-EEcA) e floresta estacional semidecídua, Mata Atlântica (Floresta Estadual de Avaré-FEA) foram selecionados 20 indivíduos adultos de *M. ligustroides* de porte semelhante com base na altura, medida com vara graduada, número de ramificações e circunferência, medida com fita métrica do caule principal. De cada indivíduo foram coletadas 10 folhas completamente expandidas, localizadas entre o terceiro e quinto nós, na porção mais basal da copa.

Todas as amostras foram coletadas na direção norte que, foi sorteada previamente. As 10 folhas de cada indivíduo foram armazenadas em um único recipiente para estudos posteriores.

Estudo da micromorfologia da superfície foliar

Para investigar o indumento foliar as características da cutícula e ceras epicuticulares e os estômatos (tipo de aparelho estomático, a distribuição e tamanho dos estômatos e a densidade estomática) amostras (cerca de 5 mm²) foram retiradas do terço mediano do limbo foliar de quatro folhas expandidas. O material foi fixado em solução de Karnovsky (paraformaldeído 4%; glutaraldeído 1% (tampão fosfato 0,1 M pH 7,2; tampão fosfato 0,2 M pH 7,2) (Karnovsky, 1965) por 24 horas, a temperatura ambiente, após isso, foi fixado em tetróxido de ósmio 1% (tampão fosfato 0,1 M pH 7,3) por 1 hora, desidratado em solução alcoólica e, a seguir, as amostras foram secas em aparelho de ponto crítico (CPD 020 -Balzer Union) utilizando-se CO₂ como líquido de transição. O material foi montado em suporte de alumínio e metalizado com ouro coloidal. As amostras foram analisadas ao microscópio eletrônico de varredura FEI QUANTA, a 20 kV.

Estudo da anatomia foliar

Para os estudos anatômicos da folha, amostras retiradas do terço mediano do limbo foliar foram fixadas em FAA 50 (Formaldeído, ácido acético e álcool 50%) durante 48 horas e, posteriormente, foram transferidas para o etanol 70% (Johansen, 1940). Parte do material foi seccionado à mão livre, com auxílio de lâminas de barbear ou com micrótomo de Ranvier. As amostras seccionadas à mão livre foram clarificadas em hipoclorito de sódio 20%, lavadas em água destilada, coradas com safranina e azul de astra (Gerlach, 1969) e montadas em lâmina com gelatina glicerinada.

Para a confecção de lâminas permanentes, as amostras previamente fixadas foram desidratadas em série etílica e incluídas em resina hidróxi-etilmetacrilato (Gerrits, 1991). Secções, com 5 µm de espessura, foram obtidas em micrótomo de rotação, coradas com

Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato pH 4,3 (O'Brien et al., 1964) e montadas em Permout. Os cortes foram montados em glicerina aquosa 50% (Kraus & Arduin, 1997).

Histoquímica

Para a detecção das principais classes de substâncias presentes nos tecidos/células foliares e caracterização de paredes celulares, amostras de material fresco ou fixado foram tratadas com: Sudan IV para detecção de lipídeos totais (Johansen, 1940); solução aquosa de cloreto férrico a 10% para marcação de compostos fenólicos (Johansen, 1940); solução aquosa de vermelho de rutênio a 0,02% para identificação de polissacarídeos não celulósicos (Jensen, 1962); solução de Lugol (iodo + iodeto de potássio) para detecção de grãos de amido e alcalóides (Johansen, 1940) e floroglucina ácida para lignina (Johansen, 1940). Os controles para cada teste seguiram as indicações dos respectivos autores.

As lâminas foram fotografadas em microscópio Leica DMX com sistema digital de captura de imagens, e analisadas qualitativamente e quantitativamente.

Para a análise quantitativa, foram utilizadas 20 secções transversais do limbo foliar (uma seção/indivíduo) onde foram mensurados os seguintes parâmetros: espessura da cutícula e da epiderme nas faces adaxial e abaxial; espessura do mesofilo total e do parênquima paliçádico; comprimento polar e equatorial dos estômatos; número de estômatos por mm². As medidas foram realizadas utilizando-se o programa Image-Pro®Plus versão 4.5 (Media Cybernetics – Silver Spring, EUA). Os valores das características anatômicas foram expressos pela média das medidas das vinte plantas em cada um dos parâmetros analisados.

Fluorescência da clorofila *a* e Análises de trocas gasosas

A eficiência quântica potencial, adaptada a luz (F_v'/F_m') e efetiva (Φ_{FSII}) do (Fotossistema II) FSII, taxa de transporte de elétrons ($ETR = DFFF * \Delta F/F_m' * 0,5 * 0,84$), dissipação de calor no complexo antena (D), e dissipação do excesso de energia do centro de reação do FSII (Ex), assimilação líquida de CO_2 (A) ($mol\ m^2\ s^{-1}$), transpiração (E) ($mmol\ m^2\ s^{-1}$), concentração interna de CO_2 (C_i) ($mmol\ m^2\ s^{-1}$), condutância estomática (GS) ($mmol\ m^2\ s^{-1}$), atividade da enzima Rubisco (A/C_i), e a eficiência do uso da água (EUA) ($\mu mol\ CO_2\ (mmol\ H_2O)^{-1}$) Para determinar as características citadas acima foram escolhidas folhas totalmente expandidas, expostas à luz solar e sem sinais de senescência, localizadas na face norte da copa das plantas. Os valores das características fisiológicas foram expressos pela média das medidas das vinte plantas em cada uma das áreas. As medidas de fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas e irradiação solar (DFFFA) foram realizadas em 20 indivíduos de *M. ligustroides*, com fluorômetro portátil de luz modulada acoplado ao Infra Red Gas Analyser – IRGA, modelo GFS 3000 FL, Walz. sob irradiância saturante de $1200\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, em vinte plantas por área (uma folha/planta), em dias (02 e 03 de julho de 2019), sem nuvens, entre as 9:00 e as 12:00 h. Para comparação das médias utilizou-se o teste de Tukey (teste T).

Registro do microclima

Montamos três estações microclimáticas em cada uma das fitofisionomias a 1 m de altura do solo, conectadas a um sistema automático de aquisição e armazenamento de dados (Datalogger 21x; Campbell Scientific Inc, USA), alimentado por uma bateria de 12 volts. Os “datalogger” foram programados para medir a temperatura e umidade do ar a cada duas horas e armazenar o valor obtido no período de 12 meses. A coleta dos dados microclimáticos se encerrou em dezembro de 2019.

Análise do solo

Amostras do solo foram coletadas na profundidade de 0 a 30 cm ao lado de cada uma das 30 plantas selecionadas em cada uma das áreas. As amostras foram homogeneizadas em quatro alíquotas. Foram avaliadas as seguintes características: Teor de matéria orgânica (MO), Alumínio (Al), pH, umidade, granulometria, relação Silte, Argila e Areia macronutrientes e micronutrientes. As análises correspondentes aos atributos do solo seguiram as metodologias da Embrapa (2011). Esta análise foi realizada no Laboratório de Análises Agrícolas e Ambientais (AGRILAB)-Botucatu.

Forma de análise dos dados

Para a comparação das variáveis amostradas, primeiramente foi checada a normalidade com um teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade de variâncias com um teste de Bartlett. Sendo esses pré-requisitos atendidos, foi feito um teste t pareado. Foi realizada também uma análise de variância multivariada (Manova) seguida de teste post-hoc ($P < 0,05$) (Zar, 2009) para comparar os caracteres amostrados em floresta e cerrado. As análises estatísticas foram realizadas em ambiente R 3.3.3 utilizando a função `posthoc.kruskal.nemenyi.test` proveniente do pacote `PMCMRplus`.

Resultados

Morfologia das plantas

Na Estação Ecológica de Avaré (cerrado *stricto sensu*) as plantas de *M. ligustroides* apresentaram hábito arbustivo, com ramificação a partir do solo (Fig. 3 A-B) com altura média de 1,60 m, ramos eretos perpendiculares ao solo. A fase reprodutiva durou o ano todo, diminuindo de intensidade nos meses de junho e julho; a floração

ocorreu em intervalos definidos, caracterizando florada múltipla, e o padrão de frutificação refletiu tais intervalos, exibindo heterogeneidade no amadurecimento dos frutos, inclusive no mesmo ramo (Fig. 3 C-F). As folhas são curto-pecioladas de limbo espesso (Fig. 3 G detalhe); as plantas do cerrado apresentaram folhas verdes, brilhantes e inseridas perpendicularmente ao eixo (com ângulo de inclinação fechado), conferindo uma maior proximidade ao ramo (Fig. 3 G-H).

Na Floresta Estadual de Avaré (floresta estacional semidecídua-Mata Atlântica), as plantas apresentaram porte arbóreo, com altura média de 4,2 m e a ramificação da copa ocorreu, em média, acima de 1,6 m do solo (Fig. 4 A-B); as folhas são longo-pecioladas, com limbo delgado, coloração verde-escura, opacas, e inseridas horizontalmente em relação ao eixo (ângulo de inclinação aberto), conferindo maior exposição da área foliar (Fig. 4 C-G). A floração e frutificação foram sincronizadas e ocorreram no período de agosto a dezembro.

Micromorfologia da superfície foliar

Folhas de *M. ligustroides* exibiram cutícula ornamentada e ceras epicuticulares com padrões variáveis entre cerrado e floresta. No cerrado, a superfície adaxial do limbo foliar exibiu estrias cuticulares finas, longas, paralelas e contínuas (Fig. 5 A); ceras epicuticulares em forma de placas foram abundantes, e ocorreram irregularmente distribuídas e orientadas perpendicularmente às estrias cuticulares (Fig. 5 B). Na floresta, a superfície adaxial do limbo apresentou aspecto reticulado (Fig. 5 C) devido à presença de estrias cuticulares elevadas formando sulcos profundos (Fig. 5 C-D); ceras epicuticulares em forma de grânulos ocorreram dispersas no sulco cuticular (Fig. 5 D). A superfície abaxial foi irregular e fortemente estriada nas plantas do cerrado (Fig. 5 E) e da floresta (Fig. 5 H). Tricomas glandulares peltados (Fig. 5 E), tricomas tectores simples

(Fig. 5 F) e tricomas tectores ramificados (Fig. 5 H) pouco frequentes foram observados na superfície abaxial do limbo foliar das plantas do cerrado e da floresta. Os estômatos exibiram abertura estreita, alongada e borda periestomática tanto no cerrado (Fig. 5 G) quanto na floresta (Fig. 5 I). Estrias cuticulares proeminentes, descontínuas, irregularmente orientadas circundaram o aparelho estomático (Fig. 5 G, I).

Caracterização anatômica e histoquímica do limbo foliar

A superfície abaxial do limbo foliar de exemplares de *M. ligustroides* do cerrado, em vista frontal, apresentou células comuns da epiderme com paredes anticlinais retas a ligeiramente onduladas e paredes periclinais finamente estriadas pela deposição de ceras epicuticulares e estômatos anisocíticos irregularmente distribuídos nas áreas internervurais (Fig. 6 A). Sobre as nervuras, as células comuns da epiderme foram retangulares e alongadas, enquanto nas áreas internervurais, essas células exibiram formatos variáveis (Fig. 6 B). As paredes anticlinais das células comuns da epiderme foram relativamente espessadas e exibiram campos de pontoações. Campos de pontoação não ocorreram nas paredes anticlinais entre as células subsidiárias, que foram relativamente mais delgadas (Fig. 6 C). Nos exemplares de *M. ligustroides* da floresta, as células epidérmicas comuns apresentaram formatos variáveis, com paredes anticlinais retas (Fig. 6 D), onduladas a sinuosas (Fig. 6 E), e paredes periclinais recobertas por cutícula densamente estriada (Fig. 6 D-F). Estômatos anisocíticos geminados, isto é, compartilhando a mesma célula subsidiária em sua região polar foram frequentemente observados (Fig. 6 F).

A nervura principal, em secção transversal, nos exemplares do cerrado (Fig. 7 A-B) e da floresta (Fig. 8 A-B) foi proeminente na face abaxial e ligeiramente côncava na face adaxial. A epiderme é uniestratificada e formada por células papiliformes e revestida

por cutícula espessa, em ambas as superfícies da nervura (Fig. 7 A-B, 8 A-B). O sistema vascular consistiu de feixes colaterais, em forma de semi-arco, sendo a região mais desenvolvida localizada na região dorsal (Fig. 7 A, 8 A). Na face dorsal, a região cortical foi formada por células parenquimáticas isodiamétricas e volumosas, preenchidas com conteúdo denso (Fig. 7 A-B, 8 A-B), identificado como sendo composto fenólico (Tabela 1); idioblastos contendo mucilagem e drusas (Tabela 1) foram comuns nessa região (Fig. 7 B, 8 B), sendo mais abundantes nos exemplares do cerrado. Na face ventral da nervura, as células parenquimáticas foram menores, ovaladas a retangulares e justapostas nos exemplares do cerrado (Fig. 7 A) e floresta (Fig. 8 A).

O limbo foliar, em seção transversal, nos exemplares do cerrado (Fig. 7 C-E) e da floresta (Fig. 7 C-D) é dorsiventral, hipoestomático e revestido por epiderme uniestratificada em ambas as superfícies foliares. O parênquima paliçádico foi constituído por células justapostas, alongadas perpendicularmente à superfície do limbo, cujo tamanho decresce em direção ao interior do mesofilo; o parênquima lacunoso apresentou células com formato irregular e providas de expansões laterais, conectadas lateralmente entre si (Fig. 7 C, 8 C). Os feixes vasculares imersos no mesofilo foram colaterais, com bainha parenquimática formada por células volumosas (Fig. 7 C, 8 C). Conteúdo celular denso, identificado como sendo compostos fenólicos (Tabela 1) ocorreram no parênquima paliçádico e lacunoso nos exemplares do cerrado (Fig. 7 C-E) e da floresta (Fig. 8 C-D). Idioblastos volumosos contendo mucilagem e cristais (Tabela 1) na forma de drusas foram observados nos parênquimas paliçádico (Fig. 7 D) e lacunoso (Fig. 7 E) unicamente nos exemplares do cerrado. Nos exemplares do cerrado, o parênquima paliçádico foi mais desenvolvido (3-5 camadas celulares), em relação aos da floresta (2-4 camadas celulares), enquanto que o parênquima lacunoso foi mais desenvolvido nos exemplares da floresta (Fig. 8 C-D).

Os testes histoquímicos realizados em secções transversais da lâmina foliar de *M. ligustroides* (Tabela 1), detectaram lignina nas paredes celulares dos elementos de vaso e fibras na nervura principal nos exemplares de cerrado (Figura 10 a) e floresta (Figura 11 a-b) e evidenciaram braquiesclereides presentes no córtex da nervura principal unicamente nos exemplares do cerrado (Figura 10 b); grãos de amido na endoderme da nervura principal no exemplares do cerrado (Figura 10 c-d); lipídeos na cutícula e gotas lipídicas dispersas nas células do parênquima cortical da nervura principal e parênquima clorofiliano em exemplares do cerrado (Figura 10 e-f) e floresta (Figura 11 e-f); compostos fenólicos no tecido epidérmico e parenquimático nos exemplares do cerrado (Figura 10 g) e floresta (Figura 11 g) e mucilagem em idioblastos cristalíferos localizados no cortex da nervura principal de exemplares de cerrado (figura 10 h) e floresta (Figura 11 h). Lipídeos, compostos fenólicos e idioblastos cristalíferos com mucilagem foram visualmente mais abundantes nos exemplares do cerrado.

Análise anatômica quantitativa

Para comparar a densidade dos estômatos entre as duas áreas de estudo (cerrado e floresta), primeiramente foi checada a normalidade com um teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade de variâncias com um teste de Bartlett. Sendo esses pré-requisitos atendidos, foi feito um teste t pareado. Não houve diferença significativa entre as duas áreas segundo este teste (valor-p= 0,07395). Como o valor-p foi maior que 0,05, não houve efeito de local na densidade dos estômatos (Figura 9 a).

Para comparar as dimensões dos estômatos (polar e equatorial), foi feita uma abordagem multivariada, considerando as medidas equatoriais e polares conjuntamente. Primeiramente, foi testada a homogeneidade de covariâncias pelo teste de Box e, posteriormente foi utilizado o teste T2 de Hotelling. Para o teste de Box, como a estatística

calculada (248,25) foi maior que o valor tabelado (7,81), a hipótese nula foi rejeitada, ou seja, as covariâncias não foram homogêneas, deste modo seguimos fazendo o teste T2 de Hotelling para covariâncias diferentes. Para o teste de Hotelling, como o valor calculado (1,23) foi menor que o tabelado (5,99), não rejeitamos H0, ou seja, os locais não diferiram com relação ao tamanho polar e equatorial dos estômatos (Figura 9 b-c).

Para as variáveis espessura do limbo, espessura do mesofilo e altura do parênquima paliçádico foi feita uma abordagem univariada, e uma abordagem multivariada para a espessura da cutícula (superfícies abaxial e adaxial) e da epiderme (superfícies abaxial e adaxial). Para a espessura do limbo, espessura do mesofilo e altura do parênquima paliçádico, primeiramente foi averiguada a normalidade com um teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade de variâncias com um teste de Bartlett. Após, foi feito um teste t pareado. O teste t (valor-p < 0,0001) (Figura 9 d-f) indicou que há diferenças significativas, sendo que os maiores valores foram demonstrados pelos indivíduos do cerrado. Para espessura da epiderme (superfícies abaxial e adaxial) e da cutícula (superfícies abaxial e adaxial), foi primeiramente avaliada a normalidade multivariada e testada a homogeneidade de covariâncias pelo teste de Box; posteriormente, foi utilizado o teste T2 de Hotelling. Para a espessura da epiderme (superfícies abaxial e adaxial), não houve homogeneidade de covariâncias; então, seguimos com um teste T2 de Hotelling para covariâncias diferentes. Como o valor calculado (9.881493) foi maior que o tabelado (5.991465) foi rejeitada a H0, ou seja, houve diferença entre os locais com relação a espessura da epiderme, e as plantas no cerrado apresentaram a epiderme mais espessa, em ambas as superfícies (Figura 9 g-h). Para a espessura da cutícula (superfícies abaxial e adaxial), houve homogeneidade de covariâncias; então, seguimos com um teste T2 de Hotelling para covariâncias iguais. Como o valor calculado (7.814728) foi maior que o

tabelado (3.251924), H_0 foi rejeitada, ou seja, houve diferença entre os locais com relação a espessura da cutícula que foi maior no cerrado (Figura 9 i-j).

Fluorescência da clorofila *a* e Trocas gasosas

O teste de Tukey, indicou que plantas de *M. ligustroides* avaliadas no cerrado apresentaram maior assimilação líquida de CO_2 (Figura 12 a), transpiração (Figura 12 b), condutância estomática (Figura 12 c), eficiência da enzima Rubisco (Figura 12 d) e menores índices de concentração interna de CO_2 (Figura 12 e) e Resistência estomática (Figura 12 g) quando comparadas com as plantas avaliadas na floresta. No entanto, a eficiência do uso da água não diferiu nas duas localidades (Figura 12 f).

Os maiores valores de rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ_{FSII}) (Figura 13 a), taxa de transporte de elétrons (ETR) (Figura 13 b), *quenching* fotoquímico (qP) (Figura 13 c), fração de luz absorvida pela antena do fotossistema II que é dissipada como calor (D) (Figura 13 d), foram registrados em plantas de *M. ligustroides* do cerrado. Maiores valores de fração de energia de excitação não dissipada na antena que não pode ser utilizada na fotoquímica (Ex) (Figura 13 e) e maior rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v'/F_m') (Figura 13 f) foram registrados em plantas de *M. ligustroides* na floresta.

Registros do microclima

As médias mensais (e respectivos desvios padrão) da temperatura e umidade relativa do ar, obtidos a cada duas horas, durante 12 meses, estão apresentadas na Tabela 3. De um modo geral, a temperatura foi maior no cerrado, enquanto que a umidade relativa do ar foi maior na floresta (Figura 14).

A irradiação solar, registrada entre 08h00min e 12h00min, é significativamente mais elevada no cerrado (454,26 lm/m^2) em relação à floresta (9,36 lm/m^2) (Tabela 4).

Análise do solo

As variáveis, Al^{+3} , K, K/CTC, H+Al/CTC, m e B sob o solo do cerrado foram maiores que sob o solo da floresta, enquanto outras características químicas avaliadas (MO, P, H+Al⁺³, K, Ca, Mg, SB, CTC, V%, Ca/CTC, Mg/CTC, Fe, Cu, Mg e Zn) apresentaram-se em maiores quantidades na floresta (Tabela 2), com destaque para a soma de bases (SB) na floresta foi de 6 (cmolc dm^{-3}) e no cerrado de 23 (cmolc dm^{-3}) causada pela maior concentração de cálcio (Ca) na floresta. Além disso, a análise indicou maior concentração de manganês (Mn) também no solo da floresta (Tabela 2). Os valores de pH diferiram pouco entre o solo sob o cerrado e a floresta, sendo que o solo do cerrado indicou maior acidez.

A partir da caracterização física do solo, constatamos que na profundidade de 0 – 30 cm, todas as características físicas analisadas (teor de areia, argila e silte) diferiram entre o cerrado e floresta (Tabela 2). O solo sob o cerrado apresentou maior quantidade de areia e argila, e sob a floresta o teor de silte foi maior. A umidade também diferiu entre as fitofisionomias, sendo que o solo sob o cerrado apresentou maior umidade.

Discussão

A morfologia, anatomia e características fisiológicas foliares de exemplares de *Miconia ligustroides* ocorrendo em cerrado e floresta foram estudadas e comparadas. Plantas desses dois ambientes mostraram variações quanto ao hábito e características morfológicas e anatômicas das folhas, além de diferenças nos índices de trocas gasosas e fluorescência foliares. O conjunto de resultados indica que as variações observadas nas

folhas estão relacionadas principalmente com as condições de luminosidade do ambiente, que é significativamente mais elevada no cerrado, e com algumas características físico-químicas do solo, principalmente o maior teor de concentração de manganês (Mn) na floresta.

No cerrado, onde a intensidade luminosa é significativamente mais elevada, as folhas de *M. ligustroides* apresentaram inclinação vertical, expondo menor área à radiação; já, na floresta, onde a intensidade luminosa é baixa e difusa, as folhas apresentaram inclinação horizontal expondo maior área para captação da luz. Com esses ajustes no ângulo de inserção das folhas, há uma diminuição da perda de água por evapotranspiração (Furquim et al. 2018), além de proteção contra o superaquecimento das folhas, podendo causar danos à maquinaria fotossintéticas provocados pela radiação excessiva (Brown & Hattersley, 1989; Larcher, 2000; Mediavilla et al., 2001; Taiz & Zeiger, 2013, Goldstein et al., 2016). Além disso, mudanças no ângulo de inclinação da folha estão diretamente associadas com o estresse das plantas em situações de deficiência de água e calor intenso (Itakura & Hosoi, 2019). Estas observações são compatíveis com estudos que reportaram que folhas de um mesmo indivíduo podem variar quando submetidas a diferentes intensidades luminosas, sendo os padrões de ângulos foliares mais diferenciados entre ambientes contrastantes (Valladares et al., 2002; Falster & Westoby, 2003). O ângulo de inclinação da folha é um dos parâmetros estruturais mais importantes da planta, uma vez que determina a transmissão de radiação dentro dos dosséis da vegetação e afeta a produtividade fotossintética de toda a planta, sendo fundamental para avaliar o índice de área foliar. Dentre os fatores climáticos, a intensidade luminosa é o que exerce maior variedade de efeitos sobre a morfologia das plantas e influencia todos os processos fisiológicos, especialmente a fotossíntese (Rizzini, 1976).

De um modo geral, as características anatômicas observadas em *M. ligustroides* são comuns às demais espécies do gênero *Miconia*, especialmente a ocorrência de estômatos unicamente na superfície abaxial, mesofilo dorsiventral com abundância de conteúdo fenólico e idioblastos cristalíferos (Mentink & Bass, 1992; Reis et al., 2005). Folha hipoestomática é uma característica de plantas que vivem em ambientes com alta luminosidade, sendo vantajosa para plantas sujeitas a condições de baixa umidade relativa e altas temperaturas, pois pode reduzir a perda de vapor de água, tornando a temperatura na face abaxial da folha mais baixa (Mott et al., 1982; Mott & Michaelson, 1991).

No presente trabalho, o número de estratos do parênquima clorofiliano foi variável entre os exemplares de cerrado e floresta, sendo maior número de camadas do parênquima paliçádico observado no cerrado. De fato, parênquima paliçádico mais desenvolvido associado com outras características como cutícula espessa, estrias cuticulares e ceras epicuticulares desenvolvidas, estômatos protegidos por elevações da cutícula (no caso de *M. ligustroides*, por um anel periestomático) são características xeromórficas comuns às plantas do cerrado (Morretes & Ferri, 1959; Sarmiento et al., 1985). Solos pobres e deficientes em nutrientes e intensidade luminosa elevada, como registrado neste trabalho, são fatores diretamente relacionados com o xeromorfismo do cerrado (Morretes & Ferri, 1959; Beadle, 1966; Loveless, 1961; Monk, 1966; Small, 1972; Sarmiento et al., 1985) e podem explicar, em parte, as variações nas características de exemplares de *M. ligustroides* de cerrado e floresta.

Os resultados deste estudo corroboram com aqueles que compararam a anatomia de representantes de Melastomataceae que colonizam diferentes fitofisionomias (Rossatto & Kolb, 2000; Somavila & Graciano-Ribeiro, 2011). Esses autores reportaram diferenças na espessura do parênquima clorofiliano e no mesofilo total, as quais foram interpretadas como relacionadas a diferenças na intensidade luminosa. Esta relação entre espessura do

parênquima clorofiliano, mesofilo e a intensidade luminosa também foi destacado por Rôças et al. (1997) em *Alchornea triplinervia*, por Marques et al. (1999) para *Sebastiania myrtilloides*, por Marques et al. (2000) em duas espécies de *Miconia* e por Rossatto & Kolb (2010) em *Gochnatia polymorpha*, onde os indivíduos de ambientes que receberam maior luminosidade mostraram maior espessamento no mesofilo e parênquima clorofiliano.

Algumas peculiaridades anatômicas observadas nos exemplares de *M. ligustroides* do cerrado, tais como cutícula espessa, ceras epicuticulares mais desenvolvidas, mesofilo espesso e esclerênquima mais desenvolvido são características comuns a plantas crescendo em ambientes xéricos (Morretes & Ferri, 1959;) e têm sido associadas com adaptações à seca sazonal, podendo influenciar as respostas das plantas ao déficit hídrico (Dória et al., 2016). Embora no cerrado a água não seja problema para as espécies lenhosas com raízes profundas (Furquim et al., 2018), as plantas adultas estão expostas a altos níveis de irradiação solar ou às altas temperaturas durante a passagem do fogo (Cirne, 2002; Landim & Hay, 1996; Coutinho, 1977).

A formação de cristais de oxalato de cálcio nos tecidos foliares é considerada um meio altamente especializado de sequestrar e imobilizar cálcio em excesso (Volk et al., 2004) e segundo Stella et al. (2002), com o aumento da intensidade luminosa, a taxa fotossintética também aumenta e acarreta em maior formação dos idioblastos cristalíferos. Os cristais de oxalato de cálcio, que possuem propriedades reflexivas, possibilitam a reflexão uniforme da radiação solar entre as células do mesofilo (Larcher, 2000). Os cristais de oxalato de cálcio derivam da combinação do ácido oxálico (resultante do metabolismo fotossintético) com os íons cálcio absorvidos do solo pelos vegetais (Oliveira & Akisue, 2009). Uma vez formados, os cristais ficam imobilizados no

vacúolo das células (Scardelato et al., 2013), podendo ser metabolizado em condições de escassez deste elemento (Franceschi & Horner, 1980).

Os resultados deste estudo mostraram que os indivíduos de *M. ligustroides* do cerrado, expostos a luz contínua, apresentaram maior concentração de idioblastos cristalíferos em relação aos indivíduos da floresta, fato que corrobora com Saito & Lima (2009). Maior taxa fotossintética foi de fato registrada nos exemplares no cerrado, o que provavelmente está associada com alta luminosidade, disponibilidade de água e nutrientes no solo, possibilitando maior produção de agentes redutores utilizados no metabolismo do carbono, fundamental para a síntese do ácido oxalacético (Oliveira & Akisue, 2009).

A ocorrência de tipos diferentes de tricomas em *M. ligustroides*, variando de unicelulares simples a multicelulares complexos, glandulares e não-glandulares, ramificados e, ou, estrelados, é uma característica marcante de Melastomataceae, incluindo espécies de *Miconia* (Mentink & Bass, 1992; Souza 1997; Munhoz 1999; Souza & Marquete, 2000; Milanez & Machado 2011). Considerando que no cerrado as plantas de *M. ligustroides* estão sujeitas a intensa irradiação solar, o que indiretamente afeta a umidade relativa do ar e a temperatura circundantes, tornando o microambiente mais seco (Rizzini, 1976), os tricomas desempenham papel fisiológico relevante ao criar uma barreira de resistência à difusão de gases, limitando as taxas de transpiração e evaporação, além de proteção contra herbivoria (Juniper & Jeffree, 1983). A barreira formada pelos tricomas tectores auxilia na manutenção de uma camada mais úmida ao redor da folha, o que também contribui para que as folhas não percam água em excesso para o ambiente (Sakita, 2013).

A distribuição, densidade e dimensões dos estômatos, condutância estomática e taxas de transpiração também estariam relacionadas com parâmetros ambientais, tais

como umidade relativa, temperatura do ar e intensidade de luz (Ferris & Taylor, 1994). Estômatos mais numerosos são comuns em plantas sujeitas a intensidades luminosas elevadas (Larcher, 2000). No entanto, neste trabalho não houve diferença significativa no tamanho e número de estômatos entre as plantas de *M. ligustroides* do cerrado e da floresta. Os ajustes na posição das folhas em relação à incidência do sol, como observado em *M. ligustroides*, provavelmente minimizam os efeitos da irradiação solar elevada na morfogênese dos estômatos. Segundo Furquim et al. (2018) de um modo geral, nas plantas do cerrado os estômatos são pequenos (média de 24 μm de comprimento e 15 μm de largura) e numerosos; entretanto, nesse estudo *M. ligustroides* apresentou médias menores que essa tanto no cerrado (média de 17,6 μm de comprimento e 12,7 μm de largura) como na floresta (média de 18,7 μm de comprimento e 10,4 μm de largura). Para estes autores, estômatos pequenos e em grande quantidade ajudam a controlar a perda de água por transpiração, sendo sua abertura e fechamento mais rápidos. Os diâmetros polares foram maiores do que os diâmetros equatoriais nos exemplares do cerrado ($t = -31,215$; $p < 0,0001$) e da floresta ($t = -16,61$; $p < 0,0001$). Analisando-se a relação diâmetro polar/diâmetro equatorial, artifício utilizado para se medir a funcionalidade estomática, verifica-se que houve diferenças significativas entre os ambientes ($t = -5,7296$; $p < 0,0001$). Diante disso, conclui-se que a condição de luz natural é capaz de proporcionar boa funcionalidade dos estômatos, contribuindo para que as plantas se estabeleçam mais facilmente em condição heterogêneas de intensidade luminosa. Este fato poderia explicar a amplitude de distribuição de *M. ligustroides* em ambientes heterogêneos. De forma similar, não foram verificadas diferenças significativas entre os ambientes para o índice estomático. Um bom indicativo de funcionalidade estomática é o formato das células-guarda em conjunto com a relação entre diâmetro polar e diâmetro equatorial dos estômatos (Rocha, 2005). De acordo com Khan et al. (2002), a forma

elíptica é característica de estômatos funcionais, enquanto a forma arredondada, frequentemente, é associada a estômatos que não apresentam funcionamento normal. Segundo Rocha (2005), quanto maior a relação diâmetro polar/ diâmetro equatorial, mais elipsoide é o estômato, podendo resultar em maior funcionalidade. Neste estudo, foi possível notar que nos exemplares de *M. ligustroides* do cerrado os estômatos são menos elípticos comparados aos exemplares da floresta, indicando maior funcionalidade no ambiente de floresta. Através dessa observação é possível inferir que essa variação na forma das células-guarda poderia aumentar a captação de luz na floresta, onde a intensidade luminosa é baixa e a luz é difusa.

Os compostos fenólicos são considerados protetores contra a incidência da radiação UV-B e podem atuar como filtros ou antioxidantes contribuindo para diminuir os efeitos nocivos da alta intensidade luminosa (Landry et al., 1995; Figueroa et al., 2009). Os compostos fenólicos constituem um grupo de metabólitos especializados que exerce papéis importantes nas plantas, como a proteção contra estresses ambientais (Hahlbrock & Scheel, 1989); além disso, também são considerados inibidores da herbivoria (Appel, 1993). Portanto, a abundância de compostos fenólicos nos tecidos foliares em exemplares de *M. ligustroides* do cerrado, formando uma espessa barreira em ambas as faces foliares, pode ser uma resposta metabólica induzida pela intensa irradiação solar, pois a radiação UV-B é considerada um estimulador da biossíntese destes metabólitos especializados (Izaguirre et al., 2007).

Dentre os micronutrientes avaliados neste trabalho, a principal diferença encontrada entre solos do cerrado e floresta foi com relação à concentração de manganês (Mn), que foi maior no solo da floresta. Este elemento é essencial para as plantas, uma vez que participa da estrutura proteica e das enzimas de fosforilação (Taiz & Zeiger, 2013). A deficiência de Mn causa danos aos cloroplastos afetando a fotólise da água no

fotossistema II, que fornece os elétrons necessários para a fotossíntese (Fernando e Lynch, 2015), enquanto que altas concentrações deste nutriente podem causar sintomas de toxicidade nos tecidos da planta, resultando na degradação de lipídios, proteínas, carboidratos e ácidos nucleicos e prejudicando o metabolismo celular podendo, também, diminuir a atividade fotossintética (Weng et al., 2013). Dessa forma, a alta concentração de Mn no solo da floresta, juntamente com outros fatores, por exemplo, a menor incidência luminosa poderia contribuir para o menor desempenho fotossintético de *M. ligustroides*.

Fluorescência foliar e Trocas gasosas

A maior taxa transpiratória e de assimilação de CO₂ observadas nas plantas do cerrado pode ser explicada pela maior condutância estomática, indicando maior abertura estomática nessas plantas, uma vez que este mecanismo necessita de luz no comprimento azul (Taiz & Zeiger, 2013). Assim, o cerrado por ter uma vegetação mais aberta quando comparada ao ambiente de floresta, possibilitaria maior disponibilidade de luz, permitido que essa luz acionasse proteínas H⁺-ATPases (Inoue & Kinoshita, 2017), responsáveis pelo *start* da diminuição do potencial água das células-guardas dos estômatos, fundamental para entrada de água e abertura dos estômatos. A maior atividade da enzima Rubisco observadas nas plantas do cerrado corrobora com a maior disponibilidade luminosa, pois essa enzima necessita de luz para sua ativação (Zhang & Portis, 1999). As plantas coletadas na floresta apresentaram baixa assimilação líquida de CO₂ e de transpiração, reflexo da sua menor condutância estomática; no entanto, sua eficiência do uso da água não diferiu das plantas coletadas no cerrado, o que pode indicar que essa espécie apresenta mecanismos que promoveriam melhor aproveitamento do recurso hídrico, permitindo que mesmo de forma reduzida mantenha a entrada de CO₂. Menor

desempenho fotossintético observado nos exemplares de *M. ligustroides* em floresta também foi registrado em *Copaifera langsdorffii* avaliada em cerrado e floresta (Rodrigues et al., 2019), característica apontada pelos autores como uma estratégia de sobrevivência em ambientes contrastantes quanto à disponibilidade de luz. A maior resistência estomática nas plantas de *M. ligustroides* da floresta poderia ser explicada pela menor incidência de luz nessa fitofisionomia. Baixa luminosidade pode dificultar a abertura estomática, uma vez que os estômatos necessitam de luz azul para abrirem (Assmann & Shimazaki, 1999), diminuindo assim a difusão de CO₂ para dentro dos estômatos.

Os parâmetros de fluorescência indicaram que as plantas no cerrado têm maior rendimento quântico efetivo do fotossistema II, sendo que este parâmetro estima a taxa de transporte de elétrons e representa a proporção de elétrons que são usados na fase fotoquímica, que é o processo de redução do NADP (Demmig-Adams et al., 1996; Murchie & Lawson, 2013). Assim, a taxa de transporte de elétrons também foi maior no cerrado. Na floresta, o menor coeficiente de extinção fotoquímico (qP), indicador da proporção de fotossistema abertos com potencial para redução, pode explicar a menor taxa de transporte de elétrons, a maior fração de energia que não pode ser utilizada na fotoquímica (Ex) e a menor dissipação de energia na forma de calor (D) (Demmig-Adams et al., 1996), indicando acúmulo de energia nos fotossistemas que pode causar danos. O padrão de fluorescência das plantas de *M. ligustroides* na floresta pode estar associado com a maior concentração de manganês (Mn) e com o pH ácido facilitando a absorção deste elemento (Millaleo et al., 2010), podendo causar citotoxicidade com danos à maquinaria fotossintética e comprometendo a produção de agentes redutores na fase fotoquímica (Subrahmanyam; Rathore, 2010).

Os resultados deste estudo mostram que as relações hídricas e a fluorescência da clorofila diferem significativamente entre os representantes de *M. ligustroides* da floresta e cerrado. Segundo Pezner et al. (2020) a variação sazonal das fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas podem servir como métricas úteis para comparar estratégias de tolerância ou prevenção ao estresse por desidratação da espécie em campo que se torna mais frequente com as mudanças climáticas. Assim, tornam-se necessários estudos futuros comparando tais processos em representantes de *M. ligustroides* em cerrado e floresta, em diferentes estações do ano.

A umidade do solo sob o cerrado na profundidade de 0-30cm, foi ligeiramente maior que na floresta. Esse fato corrobora com os achados de Scholz et al. (2002) que estudando algumas espécies do cerrado concluíram que estas apresentam fluxo reverso de seiva, indicando a ocorrência de redistribuição hidráulica durante a noite. Segundo esses autores, após o fechamento dos estômatos a água absorvida pelas raízes laterais é redistribuída para as camadas mais superficiais do solo através da diferença de concentração.

O presente estudo demonstrou que as características morfológicas, anatômicas e fisiológicas variam entre os exemplares de *M. ligustroides* ocorrendo em cerrado e floresta. O conjunto de resultados obtidos neste estudo indica que as variações exibidas por *M. ligustroides* estão relacionadas principalmente com as condições de luminosidade do ambiente, que é significativamente mais elevada no cerrado, e com algumas características físico-químicas do solo, principalmente a elevada concentração de manganês no solo da floresta.

Finalmente, a análise comparada de características morfoanatômicas e fisiológicas de folhas em representantes de *M. ligustroides* do cerrado e floresta, juntamente com

registro das condições edafoclimáticas dessas duas fitofisionomias forneceu uma base para definir os fatores que atuam na plasticidade fenotípica desta espécie.

Referências

- Allenspach, N., & Dias, M. M. (2012). Frugivory by birds on *Miconia albicans* (Melastomataceae), in a fragment of cerrado in São Carlos, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 72(2), 407-413.
- Antunes, N. B., & Ribeiro, J. F. (1999). Aspectos fenológicos de seis espécies vegetais em matas de galeria do Distrito Federal. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 34(9), 1517-1527.
- Appel, H. M. (1993). Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. **Journal of Chemical Ecology**, v. 19, p. 1521-1552.
- Arzolla, F. A. R. Dal P.; Vilela, F. E. S. P.; Antunes, A. Z.; Moura, C. De; Silva, D. A. Da; Campos, F. P. De; Paula, G. C. R. De; Aoki, H.; Mattos, I. F. De A.; Pastore, J. A.; Silva, J. Da; Resende, M. A. C. S.; Kanashiro, M. M.; Victor, R. A. B. M.; Oliveira, R. C. R. De. A Criação da Estação Ecológica de Avaré, SP: Adequação do Horto Florestal Andrada e Silva ao Sistema Nacional de Unidades de Conservação. 2016. Disponível em <<https://www.researchgate.net/publication/305033394>>
- Assmann, S. M., & Shimazaki, K. I. (1999). The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. **Plant Physiology**, 119(3), 809-816.
- Baas, P. (1981). A note on stomatal types and crystals in the leaves of Melastomataceae. **Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants**, 27(2), 475-479.
- Baruch, Z., Pattison, R. R., & Goldstein, G. (2000). Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian Islands. **International Journal of Plant Sciences**, 161(1), 107-118.
- Baumgratz, J.F.A. (2006). Melastomataceae. In: Barbosa, M.R.V.; Sothers, C.; Mayo, S.; Gamarra-Rojas, C.F.L. & Mesquita, A.C. (orgs.). **Checklist das plantas do**

- nordeste brasileiro: angiospermas e gimnospermas.** Universidade Federal da Paraíba, Ministério de Ciência e Tecnologia, Brasília. Pp. 105-108.
- Baumgratz, J. F. A., Souza, M. L. D., & Tavares, R. D. A. M. (2007). Melastomataceae in the Ecological Reserve of Macaé de Cima, Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Brazil: I. Tribes Bertolonieae, Merianieae and Microlicieae. **Rodriguésia**, 58(4), 797-822.
- Beadle, N.C.W. (1966). O fosfato do solo e seu papel nos segmentos de moldagem da flora e vegetação australiana, com referência especial à xeromorfia e esclerofilia. **Ecology**, 47 (6), 992-1007.
- Bechara, F.C. 2003. Restauração ecológica de restingas contaminadas por Pinus no Parque Florestal do Rio Vermelho, Florianópolis, SC. **Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal**, UFSC, Florianópolis, 125 Pp.
- Bechara, F. C., Campos Filho, E. M., Barretto, K. D., Gabriel, V. D. A., Antunes, A. Z., & Reis, A. (2007). Unidades demonstrativas de restauração ecológica através de técnicas nucleadoras de biodiversidade. **Revista Brasileira de Biociências**, 5(1), 9-11.
- Boeger, M.R.T.; Gluzezak, R.M.; Pil, M.W.; Goldenberg, R. & Medri, M. (2008). Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Botânica** 31(3), 443-452.
- Bonnet, A., & Queiroz, M. D. (2006). Estratificação vertical de bromélias epífíticas em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, 29(2), 217-228.
- Bradshaw, A.D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in genetics**, 13, 115– 155.

- Braendle, C. & Flatt, T. (2006). A role for genetic accommodation in evolution?
Bioessays, 28(9), 868-873.
- Brown, R. H., & Hattersley, P. W. (1989). Leaf anatomy of C3-C4 species as related to evolution of C4 photosynthesis. **Plant physiology**, 91(4), 1543-1550.
- Bukatsch, F. & Bemerkungen, Zur. (1972) Doppelfärbung Astrablau-Safranin.
Mikrokosmos, 61(8), Pp 255.
- Cáceres, N. C., & Lessa, L. G. (2012). **O papel de marsupiais na dispersão de sementes. Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação.** 2ª ed. Campo Grande: Editora UFMS, 407-426.
- Cardoso, G. L. & Lomônaco, C. (2003). Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado vereda.
Revista Brasileira de Botânica, 26 (1) 131-140.
- Celotto, A. C., N., D. Z., Spessoto, M. D. A., Martins, C. H. G., & Cunha, W. R. (2003). Evaluation of the in vitro antimicrobial activity of crude extracts of three *Miconia* species. **Brazilian Journal of Microbiology**, 34(4), 339-340.
- Cen, Y.P.; Bornman, J. 1993. The effect of exposure to enhanced UV-B radiation on the penetration of monochromatic and polychromatic UV-B radiation in leaves of *Brassica napus*. **Physiologia Plantarum**, 87: 249-255.
- Chaves, S. I., de Alvarenga, A. A., Dousseau, S., dos Santos Souza, E., Artur, M. A. S., & Lara, T. S. (2013). Morphological characterization of fruits, diaspores and germination of *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin (Melastomataceae). **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, 35(1), 93-98.
- Cielo-Filho, R.; Baitello, J.B.; Arzolla, F.D.P.; Vilela, F.E.S.P.; Kanashiro, M.M.;

- Mattos, I.F.A.; Aguiar, O.T.; Souza, S.C.P.M.; Pastore, J.A.; Franco, G.A.; Zimback, L. (2015). A vegetação da Estação Ecológica de Avaré: subsídios para o Plano de Manejo. **IF Serie Registros**, 53, 5-42.
- Cirne, P., & SILVA, D. (2002). Efeitos do fogo na regeneração de *Kielmeyera coriacea* (spr.) Mart (*Guttiferae*) em áreas de cerrado sensu stricto: mecanismos de sobrevivência e época de queima (Doctoral dissertation, Tese de Doutorado).
- Clausing, G., Meyer, K. & Renner, S. S. (2000). Correlations among fruit traits and evolution of different fruit within the Melastomataceae. **Botanical Journal da Linnean Society**, 133(3)303–326
- Clausing, G., & Renner, S. S. (2001). Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. **American Journal of Botany**, 88(3), 486-498.
- Conti, E., Litt, A., & Sytsma, K. J. (1996). Circumscription of Myrtales and their relationships to other rosids: evidence from rbcL sequence data. **American Journal of Botany**, 83(2), 221-233.
- Coutinho, L. M. (1977). Aspectos Ecológicos Do Fogo No Cerrado. Ii-As Queimadas e a dispersão de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo/Ecological aspects of fire in the cerrado. ii-fire and seed dispersion in some anemochoric species of the herbaceous layer. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 57-63.
- Cunha, W. R., Silva, M. L., Turatti, I. C. C., Ferreira, D. S., & Betarello, H. L. (2003). Evaluation of the analgesic activity of *Miconia ligustroides* (Melastomataceae) using the writhing test in mice. **Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences** 82(2), 47-49.

- Cunha, W. R.; Crevelin, E. J.; Arantes, G. M.; Crotti, A. E. M.; Silva, M. L. A.; Furtado, N. A. & Ferreira, D. D. S. (2006). A study of the trypanocidal activity of triterpene acids isolated from *Miconia* species. **Phytotherapy Research**, 20(6), 474-478.
- Cunha, W. R.; De Matos, G. X.; Souza, M. G. M.; Tozatti, M. G.; Andrade E Silva, M. L.; Martins, C. H. & Da Silva Filho, A. A. (2010). Evaluation of the antibacterial activity of the methylene chloride extract of *Miconia ligustroides*, isolated triterpene acids, and ursolic acid derivatives. **Pharmaceutical biology**, 48(2), 166-169.
- De Lima, D. M. V.; Langaro, A. P. (2014). Plasticidade Fenotípica: Revisão de conceitos, metodologias mais utilizadas e aplicações. **Anais do Encontro de Iniciação Científica – ENIC**, n. 6.
- Demmig-Adams, B., Adams III, W. W., Barker, D. H., Logan, B. A., Bowling, D. R., & Verhoeven, A. S. (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. **Physiologia Plantarum**, 98(2), 253-264.
- Denardi, L. (2004). Estudo anatômico do lenho e morfologia foliar de *Blepharocalyx salicifolius* (H.B.K) Berg, em duas regiões do Rio Grande do Sul. Master's dissertation – UFSM. 94p.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, De Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR. 2004. The plant

- traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science** 15: 295– 304.
- Dietz, J. M., Peres, C. A., & Pinder, L. (1997). Foraging ecology and use of space in wild golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*). **American Journal of Primatology**, 41(4), 289-305.
- Do Brasil, F. (2016). 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:< <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>.
- Dória, L. C.; Podadera, D. S.; Batalha, M. A.; Lima, R. S.; Marcati, C. R. (2016) Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? **Flora**, 224(1), 244–251.
- Embrapa. (2011). **Manual de Métodos de Análise de Solo**. Rio de Janeiro Embrapa Solos, 230 p.
- England, J. R., & Attiwill, P. M. (2006). Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. **Trees**, 20(1), 79.
- Esau, K. (1976). Hyperplastic phloem and its plastids in spinach infected with the curly top virus. **Annals of Botany**, 40(3), 637-644.
- Falster, D.S. & Westoby, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist** 158, 509-525.
- Fahn, A.; Cutler, D.F. 1982. **Xerophytes**. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 176p.
- Feller, I.C. (1996). Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L. (red mangrove). **Biotropica** 28(1), 13-22.
- Fernando, D. R., Marshall, A. T., Forster, P. I., Hoebee, S. E., & Siegele, R. (2013). Multiple metal accumulation within a manganese-specific genus. **American journal of botany**, 100(4), 690-700.

- Ferraro, A., & Scremin-Dias, E. (2018). Structural features of species of Asteraceae that arouse discussions about adaptation to seasonally dry environments of the Neotropics. **Acta Botanica Brasilica**, 32(1), 113-127.
- Ferris, R., & Taylor, G. (1994). Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated CO₂. **Annals of Botany**, 73(4), 447-453.
- Figuerola FL., Korbee N., Carrillo P., Medina-Sánchez JM., Mata M., Bonomi J., Sánchez-Castillo PM. The effects of UV radiation on photosynthesis estimated as chlorophyll fluorescence in *Zygnemopsis decussata* (Chlorophyta) growing in a high mountain lake (Sierra Nevada, Southern Spain). **Journal of Limnology** 2009; 68 206-216.
- Franco, A.C. 2002. **Ecophysiology of woody plants. In The cerrados of Brazil** (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York, p.178-197.
- Franceschi, V. R., & Horner, H. T. (1980). Calcium oxalate crystals in plants. **The Botanical Review**, 46(4), 361-427.
- Fank-de-Carvalho SM. Graciano-Ribeiro D. Arquitetura, anatomia e histoquímica das folhas de *Gomphrena arborescens* L. f. (Amaranthaceae). **Acta Botanica Brasilica** 2005;19(2) 377-390.
- Furquim, L. C., dos Santos, M. P., de Andrade, C. A. O., de Oliveira, L. A., & Evangelista, A. W. P. (2018). Relação entre plantas nativas do Cerrado e água. **Científic@Multidisciplinary Journal**, 5(2), 146-156.
- Furr, M.; Mahlberg, P. G. (1981). Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. **Journal of Natural Products**, 44(2), 153-159.
- Galetti, M., & Stotz, D. (1996). *Miconia hypoleuca* (Melastomataceae) como espécie-chave para aves frugívoras no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, 56(2), 435-439.

- Goldenberg, R., & Shepherd, G. J. (1998). Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. **Plant Systematics and Evolution**, 211(1-2), 13-29.
- Goldenberg, R., & Varassin, I. G. (2001). Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**. 24(3), 283-288
- Goldenberg, R. (2004). O gênero *Miconia* (Melastomataceae) no estado do Paraná, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, 18(4), 927-947.
- Goldenberg, R., Baumgratz, J. F. A., & Souza, M. L. D. E. R. (2012). Taxonomia de Melastomataceae no Brasil: retrospectiva, perspectivas e chave de identificação para os gêneros. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, 63(1), 145-161.
- Goldenberg, R.; Almeda, F.; Caddah, M. K.; Martins, A. B. Meirelles, J.; Michelangeli, F. A. & Weiss, M. (2013). Nomenclator botanicus for the neotropical genus *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae). **Phytotaxa**, 106(1), 1-171.
- Gerlach, R. L. & Rhodin, T. N. (1969). Structure analysis of alkali metal adsorption on single crystal nickel surfaces. **Surface Science**, 17, (1)32-68.
- Gerrits, P. O. 1991. **The application of gelation of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles**. Department of Anatomy and Embryology State University Groningen, Netherlands.
- Goldstein, G., Santiago, L. S., Campanello, P. I., Avalos, G., Zhang, Y. J., & Villagra, M. (2016). Facing shortage or excessive light: How tropical and subtropical trees adjust their photosynthetic behavior and life history traits to a dynamic forest environment. In **Tropical Tree Physiology** (pp. 319-336). Springer, Cham.

- Gridi-Papp, C. O., Gridi-Papp, M., & Silva, W. R. (2004). Differential fruit consumption of two Melastomataceae by birds in Serra da Mantiqueira, southeastern Brazil. **Ararajuba**, 12, (1)5 - 10
- Grime, J. P., & Mackey, J. M. L. (2002). The role of plasticity in resource capture by plants. **Evolutionary Ecology**, 16(3), 299-307.
- Guerra, A., & Scremin-Dias, E. (2018). Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. **Brazilian Journal of Botany**, 41(1), 131-144.
- Guimarães, P. J. F.; Martins, A. B. (1997). *Tibouchina* sect. *Pleroma* (D. Don) Cogn. (Melastomataceae) no estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Botany**, 20 (1), 11-33.
- Hickey, M., King, C., & King, M. (2000). **The Cambridge illustrated glossary of botanical terms**. Cambridge University Press.
- Hoehne, F.e. 1922. Melastomáceas dos Hervários: Hono "Oswaldo Cruz", Museu Paulista, Comissão de Linhas Telegráficas Estratégicas de Mato-Grosso ao Amazonas, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, etc. Anexos Mem. Inst. Butantan, secc. Bot. 1(5), 1-198
- Hoffmann, W. A. & Franco, A. C. (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology**, 91(3), 475-484.
- Hofhansl, F., Chacón-Madrigal, E., Brännström, Å., Dieckmann, U., & Franklin, O. (2019). The role of phenotypic plasticity for plant functional traits in tropical forests. **In: Assembléia Geral da União Europeia de Geociências (EGU) 2019**, Viena, Áustria.

- Hahlbrock, K.; Scheel, D. (1989). Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. **Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 40, 347-369.
- Inoue, S. I.; Kinoshita, T. (2017). Blue light regulation of stomatal opening and the plasma membrane H⁺-ATPase. **Plant Physiology**, 174(2), 531–538.
- Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo, (1981). **Mapa Geológico do Estado de São Paulo**: Escala 1: 500.000. São Paulo: IPT, 2(6) (IPT Monografias, Publicação 1184).
- Isaza, J. H.; Ito, H. & Yoshida, T. A (2001). flavanol glycoside-lignan ester and accompanying acylated glucosides from *Monochaetum multiflorum*. **Phytochemistry**, 58(2), 321-327.
- Itakura, K., & Hosoi, F. (2019). Voxel-based leaf area estimation from three-dimensional plant images. **Journal of Agricultural Meteorology**, 75(4), 211-216.
- Izaguirre MM., Mazza CA., Svatos A., Baldwin IT., Ballar CL. (2007) Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. **Annals of Botany**, 99 103–109.
- Jaakola, L., Määttä-Riihinen, K., Kärenlampi, S., & Hohtola, A. (2004). Activation of flavonoid biosynthesis by solar radiation in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) leaves. **Planta**, 218(5), 721-728.
- Jensen, W. A. (1962). **Botanical histochemistry**. p. 197. W. H. Freeman & Co.
- Johansen, D. A. (1940). **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc: London; 530p.
- Judd, W. S., & Skee, J. D. (1991). Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae): IV. generic realinments among terminal-flowered taxa. **Brittonia**, 60(3), 265–270.

- Juniper, B.E.; Jeffree, C.E. 1983. **Plant surfaces**. London: E. Arnold, 93p.
- Justo, C. F., Soares, Â. M., Gavilanes, M. L., & Castro, E. M. D. (2005). Leaf anatomical plasticity of *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 19(1), 112-123.
- Kageyama, P. Y. & Gandara, F. B. 2000. **Recuperação de áreas ciliares**. Pp. 249-269. In: R. R. Rodrigues & H. F. Leitão Filho (eds.). *Matas Ciliares: Conservação e Recuperação*. Editora da Universidade de São Paulo: FAPESP, São Paulo.
- Karban, R., & Baldwin, I. T. (2007). **Induced responses to herbivory**. University of Chicago Press.
- Karnovsky, M.J. (1965). A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology** 27, 137-138.
- Kelly, A. E., & Goulden, M. L. (2008). Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 105(33), 11823-11826.
- Khan, S.V. et al. Growth and water relations of *Paulownia fortunei* under photomixotrophic and photoautotrophic conditions. **Biologia Plantarum**, Copenhagen, v.46, n.2, p.161-166, 2003.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. (1997). **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro, Editora Universidade Rural.
- Krauss, P., Markstadter, C., Riederer, M. (1997). Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species. **Plant, Cell and Environment**, 20: 1079-1085.
- Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F., & Van Groenendael, J. M. (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. **New phytologist**, 166(1), 73-82.

- Landim, M. F., & Hay, J. D. (1996). Impacto do fogo sobre alguns aspectos da biologia reprodutiva de *Kielmeyera coriacea* Mart. **Revista Brasileira de Biologia**, 56(1), 127-134.
- Landry LG., Chapple CCS., Last RL. Arabidopsis mutants lacking phenolicsunscreens exhibit enhanced Ultraviolet-B injury and oxidative damage. **Plant Physiology** 1995;109 1159-1166.
- Larcher, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2000. 531 p.
- Lindorf, H. (1997). Wood and leaf anatomy in *Sessea corymbiflora* from an ecological perspective. **Iawa Journal**, 18(2), 157-168.
- Loveless, A. R. (1961). A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. **Annals of Botany**, 25(2), 168-184.
- Mace, M. E., & Howell, C. R. (1974). Histochemistry and identification of condensed tannin precursors in roots of cotton seedlings. **Canadian Journal of Botany**, 52(11), 2423-2426.
- Manhães, M. A., L. C. S. Assis & R. M. Castro (2003) Frugivoria e dispersão de *Miconia urophylla* (Melastomataceae) por aves em um fragmento Mata Atlântica secundária em Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. **Ararajuba** 11(2):173-180.
- Marques, A.R.; Garcia, Q.S. & Fernades, G.W. (1999). Effects of Sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 18, 21-27.
- Marques, A.R.; Garcia, Q.S.; Rezende, J.L.P. & Fernandes, G.W. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under the different light intensities. **Tropical Ecology** 41(1): 47-60

- Maruyama, P. K., Alves-Silva, E., & Melo, C. (2007). Oferta qualitativa e quantitativa de frutos em espécies ornitocóricas do gênero *Miconia* (Melastomataceae). **Revista Brasileira de Biociências**, 5(1), 672-674.
- Maruyama, P. K., Borges, M. R., Silva, P. A., Burns, K. C., & Melo, C. (2013). Avian frugivory in *Miconia* (Melastomataceae): contrasting fruiting times promote habitat complementarity between savanna and palm swamp. **Journal of Tropical Ecology**, 29(2), 99-109.
- Martins, A.B., Semir, J., Goldenberg, R. & Martins, E. 1996. O Gênero *Miconia* Ruiz Pav. no Estado de São Paulo. **Acta Botanica Brasílica** 10, 267-316.
- Mazia, D.; Brewer, P. A. & Alfert, M. (1953). The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. **The Biological Bulletin**, 104(1), 57-67.
- Mendes, R. M. S. (2007). Relações fonte-dreno em feijão-de-corda submetido à deficiência hídrica. **Revista Ciência Agronômica**, 38(1), 95-103.
- Mediavilla, S., Escudero, A., & Heilmeyer, H. (2001). Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. **Tree physiology**, 21(4), 251-259.
- Mentink, H.; Baas, P. (1992). Leaf anatomy of the Melastomataceae, Memecylaceae. Memecylaceae and Cryptoniaceae **Blumea**, 37(1), 189-225.
- Metcalf, C. R. & Chalk, L. (1979). **Anatomy of the dicotyledons**: volume 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject (Oxford, Clarendon Press,).
- Metcalf, C.R. 1983. Secreted mineral substances. In: Metcalfe, C.R.; Chalk, L. (Ed.). **Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction**. Clarendon Press, Oxford, p.82-97.

- Michelangeli, F. A., Penneys, D. S., Giza, J., Soltis, D., Hils, M. H., & Skean, J. D. (2004). A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. **Taxon**, 53(2), 279-290.
- Millaleo, R., Reyes-Díaz, M., Ivanov, A. G., Mora, M. L., & Alberdi, M. (2010). Manganese as essential and toxic element for plants: transport, accumulation and resistance mechanisms. **Journal of soil science and plant nutrition**, 10(4), 470-481.
- Milanez, C. R.; Machado, S. R. (2008). Leaf emergences in *Microlepis oleaefolia* (DC.) Triana (Melastomataceae) and their probable function: An anatomical and ultrastructural study. **Micron**, 39(7), 884-890.
- Milanez C.R.D., Marcati C.R., Machado S.R., (2017). Trabeculae and Al-accumulation in the wood cells of Melastomataceae species from Brazilian savanna. **Botany** 95(5): 521-530.
- Mimura, M. R., Salatino, A., & Salatino, M. L. (2004). Distribution of flavonoids and the taxonomy of *Huberia* (Melastomataceae). **Biochemical Systematics and Ecology**, 32(1), 27-34.
- Monk, C. D. (1966). An ecological significance of evergreenness. **Ecology**, 47(3), 504-505.
- Morretes, B. L., & Ferri, M. G. (1959). Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras**, Universidade de São Paulo. Botânica, 5-70.
- Mott, KA., Gibson AC., O'Leary JW. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell and Environment** 1982; 5: 455-460.
- Mott, KA., Michaelson O. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in

- Ambrosia cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany** 1991; 78(1) 76-79.
- Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of experimental botany**, 64(13), 3983-3998.
- Munhoz, C.B.R. (1999) Melastomataceae do Distrito Federal, Brasil. Tribo Miconiae DC. Dissertação (Mestrado em Botânica) Universidade de Brasília.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan M.D., Richards, C.L., Valladares, F., & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in plant science**, 15(12), 684-692.
- Novoplansky, A. (2002). Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. **Evolutionary Ecology**, 16(3), 177-188.
- O'Brien, T. P.; Feder, N. & McCully, M. E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, 59(2), 368-373,
- Oliveira, F., & Akisue, G. (2009). **Fundamentals Pharmacobotany and Plant Morphology**. São Paulo: Editora Atheneu.
- Parrini, R., Pacheco, J. F., & Haefeli, L. (2008). Observação de aves se alimentando dos frutos de *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) na Floresta Atlântica Alto Montana do Parque Nacional da Serra dos Órgãos e do Parque Nacional do Itatiaia, região Sudeste do Brasil. **Atualidades Ornitológicas**, 146, 4-7.
- Parrini, R., & Pacheco, J. F. (2011). Frugivoria por aves em seis espécies arbóreas do gênero *Miconia* (Melastomataceae) na Mata Atlântica do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Região Sudeste do Brasil. **Atualidades Ornitológicas**, 159(1), 51-58.

- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P. & Urcelay, C. (2016). Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, 64(8), 715-716.
- Pezner, A. K., Pivovarovoff, A. L., Sun, W., Sharifi, M. R., Rundel, P. W., & Seibt, U. (2019). Plant Functional Traits Predict the Drought Response of Native California Plant Species. **International Journal of Plant Sciences** 181(2) 256-265
- Pieroni, L. G., Rezende, F. M. D., Ximenes, V. F., & Dokkedal, A. L. (2011). Antioxidant activity and total phenols from the methanolic extract of *Miconia albicans* (Sw.) Triana leaves. **Molecules**, 16(11), 9439-9450.
- Pinto, C.M. (2008). Crescimento, distribuição do sistema radicular em amendoim, gergelim e mamona a ciclos de deficiência hídrica. **Revista Ciência Agronômica**, 39(3), 429-436.
- Pinheiro, M.C.B. (1995). Biologia da reprodução de cinco espécies de Melastomataceae da Restinga de Maricá – RJ. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Pivello, VR, Oliveras, I., Miranda, HS, Haridasan, M., Sato, MN e Meirelles, ST (2010). Efeito de incêndios na disponibilidade de nutrientes do solo em uma savana aberta no Brasil Central. **Plant and solo**, 337 (1-2), 111-123.
- Pizzolato, P.; Lillie, R. D. Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. 1973. **Journal of Histochemistry & Cytochemistry**, 21(1), 56-64,
- Pompéia, S. L., Pradella, D. Z. A., Martins, S. E., Santos, R. C. D. & Diniz, K. M., (1989). Semeadura aérea na Serra do Mar em Cubatão. Ambiente: **Revista CETESB de tecnologia**, 3(1), 13-9.

- Raven, P.H., Evert, R.F. Eichhorn, S.E. **Biologia Vegetal**. 6 ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S.A., 206-211, 2001.
- R Core Team. R: The R Project for statistical computing. 2016. Disponível em <https://www.r-project.org>.
- Reich, P., & Downes, B. J. (2003). Experimental evidence for physical cues involved in oviposition site selection of lotic hydrobiosid caddis flies. **Oecologia**, 136(3), 465-475.
- Reis, C.; Proença, S. L.; Sajo, M. das G. (2004). Vascularização foliar e anatomia do pecíolo de Melastomataceae do cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, p. 987-999.
- Renner, S. S. (1989). A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 496-518.
- Renner, S. S., Clausen, G. & Meyer, K. (2001). Historical bio-geography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. **American Journal of Botany** 88:1290–1300.
- Renner, S. S. & Meyer, K. 2001. Melastomeae come full circle: biogeographic reconstruction and molecular clockdating. **Evolution** 55 1315–1324.
- Renner, S. S. (2004). Bayesian analysis of combined chloroplast loci, using multiple calibrations, supports the recent arrival of Melastomataceae in Africa and Madagascar. **American Journal of Botany**, 91(9), 1427-1435.
- Rizzini, C. T. (1976). **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos**. Editora de Humanismo, Ciência e Tecnologia.
- Rôças, G.; Barros, C.F. & Scarano, F.R. 1997. Leaf anatomy of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees** 11: 469-473

- Rocha, H. S. (2005). Luz e sacarose na micropropagação da bananeira 'prata anã': alterações morfoanatômicas (**Doctoral dissertation, Universidade Federal de Lavras.**).
- Rodrigues, A. L.; Da Silva Bertholdi, A. A.; Mantoan, L. P. B.; Franco, D. M.; Habermann, G.; De Almeida, L. F. R. (2019). Seasonal dynamics of the water relations and photochemical efficiency of *Copaifera langsdorffii* Desf. cooccurring in savanna and seasonal forest. **Acta Physiologiae Plantarum**, 41(2).
- Romero, R., & Martins, A. B. (2002). Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**.
- Rossatto, D.R.; Kolb, R.M. (2010). *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. **Acta Botanica Brasilica** 24: 605-612.
- Rossatto D.R.; Kolb R.M. (2012). Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica** 26: 849-856.
- Saito, S. R. M., & Lima, V. F. G. (2009). Estudo anatômico e variação na concentração de idioblastos com ráfides em folhas de Araceae, mantidas sob diferentes condições de luminosidade. **Revista Saúde-UNG-Ser**, 3(2), 25-32.
- Sakita, H.Y. Anatomia foliar de espécies lenhosas do Cerrado sentido restrito do Brasil Central. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas). Faculdade de Ciências e Letras, UNESP. 2013.
- Sarmiento, G., Goldstein, G., & Meinzer, F. (1985). Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. **Biological Reviews**, 60(3), 315-355.
- Scheiner S. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics** 24(1) 35-68.

- Schluter, U.; Muschak, M.; Berger, D.; Altmann, T. (2003). Photosynthetic performance of na *Arabidopsis mutant* with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. **Journal of Experimental Botany**, 54(383) 867-874.
- Scholz, F. G., S. J. Bucci, G. Goldstein, F. C. Meinzer, Franco A. C (2002), Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees, **Tree Physiol.**,22,603412.
- Seco, R.C. 2006. Estudos taxonômicos no gênero *Comolia* DC. (Melastomataceae – Melastomeae). **Dissertação de Mestrado**. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.113p.
- Sentelhas, P. C., Pereira, A. R., Marin, F. R., Angelocci, L. R., Alfonsi, R. R., Caramori, P. H., & Swart, S. (1999). **BHBRASIL: balanços hídricos climatológicos de 500 localidades brasileiras**. Piracicaba: Esalq/USP.
- Serpeloni, J. M., Vilegas, W., Varanda, E. A., & Cólus, I. M. S. (2008). Avaliação in vivo da anticlastogenicidade de extratos de plantas medicinais do gênero *Miconia* através do teste do micronúcleo. **Semina: Ciências Biológicas e da Saúde**, 29(1), 47-56.
- Silva, D.A.; Kanashiro, M.M. (2010). Caracterização do meio físico. In: Arzolla, F.A.R.D.P.; Vilela, F.S.P. **Proposta para criação da Estação Ecológica Andrade e Silva**. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente/Instituto Florestal, 2-14.
- Simon, Monique Nouailhetas. (2010). Acomodação fenotípica e acomodação genética: evidências e questões não resolvidas em macroevolução. **Revista da Biologia**, 6, 1-5

- Small, E. (1972). Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. **Canadian Journal of Botany**, 50(11), 2227-2233.
- Snow, D. W. (1965). A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. **Oikos**, 274-281.
- Solos, E. (2006). Sistema brasileiro de classificação de solos. **Centro Nacional de Pesquisa de Solos: Rio de Janeiro**.
- Somavilla, N. S.; Ribeiro, D. G., (2011). Análise comparativa da anatomia foliar de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado sensu stricto. **Acta Botanica Brasilica**. Universidade de Brasília.
- Stearns S.C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity: phenotypic sources of variation among organisms can be described by developmental switches and reaction norms. **BioScience** 39: 436–445.
- Stella A, Mello VGV, Mielke MS. (2002). Efeitos do ambiente em algumas características fotossintéticas de folhas de *Caesalpinea echinata* Lam.; Caesalpinaceae. In: XXVI Encontro Regional de Botânicos - MG / BA / ES; Ilhéus, BA. **Anais do XXIV Encontro Regional de Botânicos**.
- Stiles, F. G.; Rosselli, L. (1993). Consumption of fruits of the Melastomataceae by birds: how diffuse is coevolution? **Vegetatio**, 107(1), p. 57-73.
- Strauss-Debenedetti, S., & Berlyn, G. P. (1994). Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany**, 81(12), 1582-1591.
- Scardelato, A., Pella Legramandi, V. H., & do Sacramento, L. V. S. (2013). Ocorrência de cristais em plantas medicinais utilizadas no tratamento da nefrolitíase: paradoxo? **Revista de Ciências Farmacêuticas Básica e Aplicada**, 161-168.

- Schlichting, Carl D. (1986). "A evolução da plasticidade fenotípica nas plantas". **Revisão anual de ecologia e sistemática** 17.1 667-693.
- Schlichting, C. D.; Smith, H. (2002). Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, 166, (3), 189-211.
- Souza, H. C. (1997). Estudo comparativo de adaptações anatômicas em órgãos vegetativos de espécies de *Lavoisiera* DC.(Melastomataceae) da Serra do Cipó, MG (Doctoral dissertation, Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo).
- Souza, R. C. O. S., & Marquete, O. (2000). *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. **Rodriguésia**, 51(78-79), 133-142.
- Subrahmanyam, D., & Rathore, V. S. (2000). Influence of manganese toxicity on photosynthesis in ricebean (*Vigna umbellata*) seedlings. **Photosynthetica**, 38(3), 449-453.
- Sultan, S. E., & Bazzaz, F. A. (1993). Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. **Evolution**, 47(4), 1009-1031.
- Taiz, L.; Zeiger, E. **Plant physiology**. 4nd ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers, 2013. 848p.
- Turner, I. M. (1994). Sclerophylly: primarily protective? **Functional ecology**, 8(6), 669-675.
- Turcotte, M. M., & Levine, J. M. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. **Trends in ecology & evolution**, 31(10), 803-813.

- Valladares, F.; Skillman, B.J. & Percy, R.W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany** 89: 1275-1284.
- Valério, Z; Câmara, C. D; Silva, V. S.; Cielo-Filho R. (2019). pH e umidade do sol não explicam a montagem da comunidade vegetal de floresta estacional semidecidual em regeneração após silvicultura. **Revista Instituto Florestal**. 31 (1) 9 - 22
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R.; Lima, J. C. A. (1991). **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- Via, S. (1993). Plasticidade fenotípica adaptativa: alvo ou subproduto da seleção em um ambiente variável? **The American Naturalist**, 142 (2), 352-365.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, SM, Schlichting, CD, & Van Tienderen, PH (1995). Plasticidade fenotípica adaptativa: consenso e controvérsia. **Trends in Ecology & Evolution**, 10 (5), 212-217.
- Vieira T.O.; Lage-Pinto F.; Ribeiro D.R.; Alencar T.S.; Vitória A.P. 2012. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob duas intensidades luminosas. **Vértices**. 13(129)-142.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116(5), 882-892.
- Vítolo, H. F. (2011). Influência da temperatura de armazenamento na qualidade de sementes de *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (sibipiruna) – Dissertação de mestrado UNOESTE – SP.

- Volk GM., Goss LJ., Franceschi VR. Calcium Channels are Involved in Calcium Oxalate Crystal Formation in Specialized Cells of *Pistia stratiotes* L. **Annals of Botany** 2004; 93 741-753.
- Wang, W.; Xiao, Y.; Chen, L. & Lin, P. (2007). Leaf anatomical responses to periodical waterlogging in simulated semidiurnal tides in mangrove *Bruguiera gymnorhiza* seedlings. **Aquatic Botany** 86: 223-228.
- Weng, X. Y., Zhao, L. L., Zheng, C. J., & Zhu, J. W. (2013). Characteristics of the hyperaccumulator plant *Phytolacca acinosa* (Phytolaccaceae) in response to excess manganese. *Journal of plant nutrition*, 36(9), 1355-1365.
- West-Eberhard, Mary Jane. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, 20, (1), 249-278.
- West-Eberhard, Mary Jane (2005). Developmental plasticity and the origin of species differences. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 102, (1), 6543-6549.
- Wurdack, J.J. (1962). Melastomataceae of Santa Catarina. **Sellowia** 14: 109-217.
- Wurdack, J. J., Renner, S. S., & Morley, T. (1993). Melastomataceae. Flora of the Guianas.
- Yoshida, T.; Ito, H.; Hipolito, I. J. (2005). Pentameric ellagitannin oligomers in melastomataceous plants—chemotaxonomic significance. **Phytochemistry**, 66(17), 1972-1983.
- Zhang, N.; Portis, A. R. (1999). Mechanism of light regulation of Rubisco: A specific role for the larger rubisco activase isoform involving reductive activation by thioredoxin-f. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 96(16) 9438–9443.

- Zhang, S.; Li, Q.; Ma, K.; Chen, L. (2001). Temperature-Dependent Gas Exchange and Stomatal/Non-Stomatal Limitation to CO₂ Assimilation of *Quercus Liaotungensis* under Midday High Irradiance. **Photosynthesis Research**, 39, 383–388.
- Zar, J.H. (2009). **Biostatistical analysis**. 5ed. New Jersey, Pearson Prentice Hall.

Figuras e Tabelas

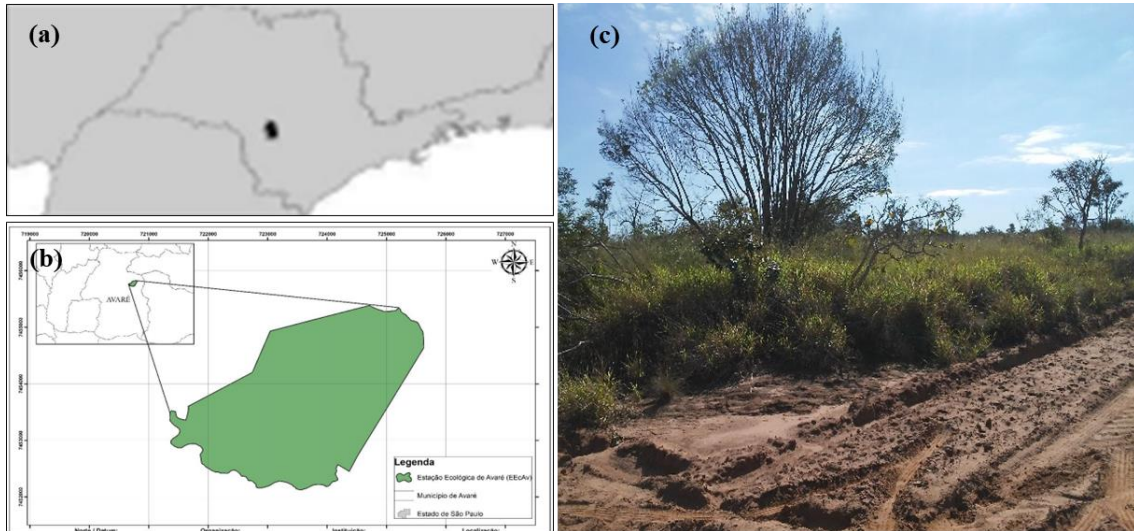


Figura 1: Mapa da localização da Estação Ecológica de Avaré (EEcA) adaptado de Pinheiro, 2018. a-c; Estação Ecológica de Avaré-SP (EEcA). a- Município de Avaré no contexto do Estado de São Paulo; b- No destaque a localização da Estação Ecológica de Avaré dentro do município de Avaré; c- Imagem da área de coleta.

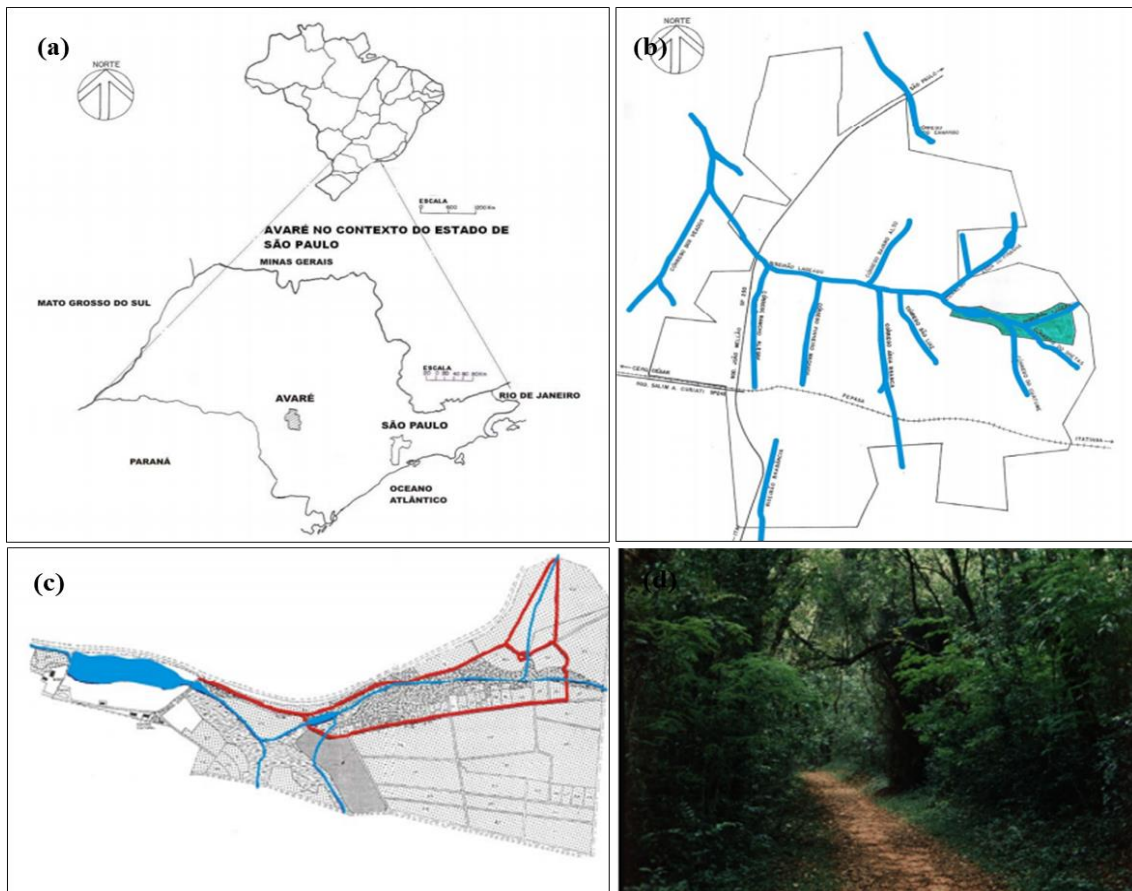


Figura 2: Mapa da localização da Floresta Estadual de Avaré (FEA) adaptado de Carvalho, 2008. a-d; Floresta Estadual de Avaré-SP (FEA). a- Município de Avaré no contexto do Brasil e do Estado de São Paulo; b- Floresta Estadual de Avaré dentro do município de Avaré; b- Imagem aproximada da Floresta Estadual de Avaré; d- Imagem da área de coleta.

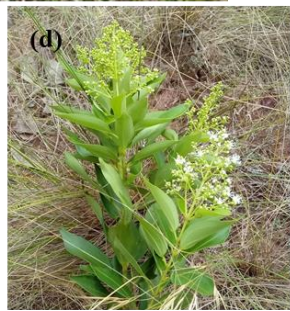


Figura 3: a-h. Aspectos das plantas de *Miconia ligustroides* no cerrado, Estação Ecológica de Avaré (EEcA). a-b. Plantas de porte arbustivo com muitas ramificações eretas a partir do solo. c-f. Floração e frutificação em uma mesma época do ano. g-h; Folhas espessas, verticais e curto-pecioladas.



Figura 4: a-g. Aspecto das plantas de *Miconia ligustroides* na Floresta Estadual de Avaré (FEA) Floresta Estacional Semidecídua. a-b Planta de porte arbóreo. c. Ramos laterais brotando no caule principal. d-f. Folhas delgadas, horizontais. g. Folhas longo-pecioladas.

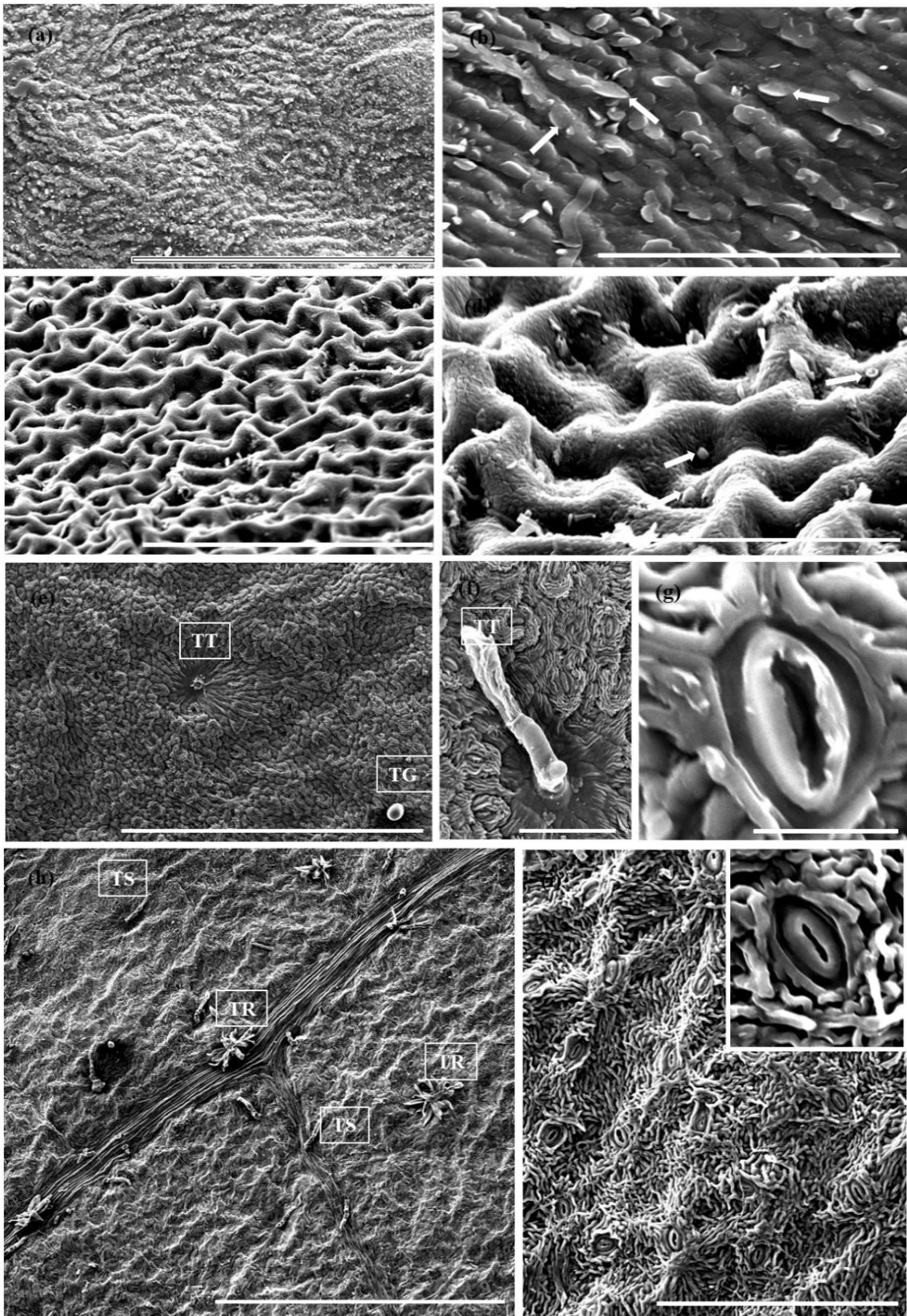


Figura 5: a-i. Micromorfologia da superfície do limbo foliar de *Miconia ligustroides*. ab, e-g: cerrado; c-d, h- floresta. a-b. Superfície adaxial mostrando estrias longas, paralelas e contínuas. b. Placas de ceras regularmente distribuídas sobre as estrias cuticulares (setas). c-d. Superfície adaxial reticulada mostrando estrias cuticulares elevadas com sulcos profundos. d. Grânulos de ceras dispersas no retículo cuticular (setas). e-g. Superfície abaxial. e. Superfície irregular estriada, com tricomas glandulares peltados (TG) e cicatriz de tricoma tector (TT). F. Tricoma tector (TT) e estrias cuticulares longas, paralelas e contínuas. g. Estômato com abertura estreita, alongada e borda periestomática. h-i. Superfície abaxial. h. Superfície irregular mostrando tricomas tectores simples (TS) e ramificados (TR). i. Estrias cuticulares proeminentes, descontínuas, irregularmente orientadas. No detalhe, estômato com abertura estreita, alongada e borda periestomática. Escala= a, c, f, i=100 μ m. b, d, g=20 μ m. e=400 μ m. h=500 μ m

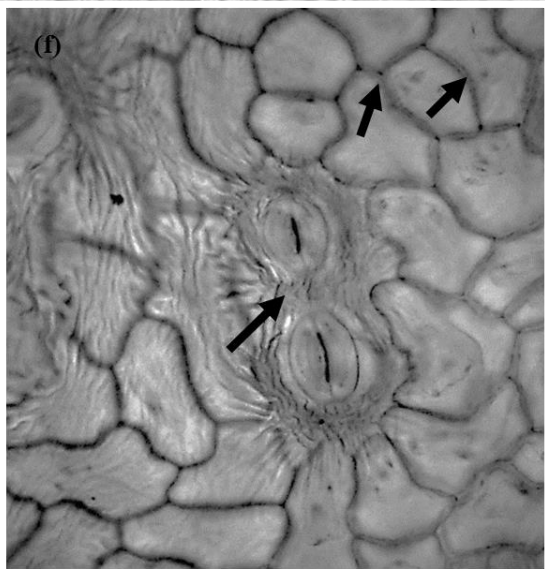
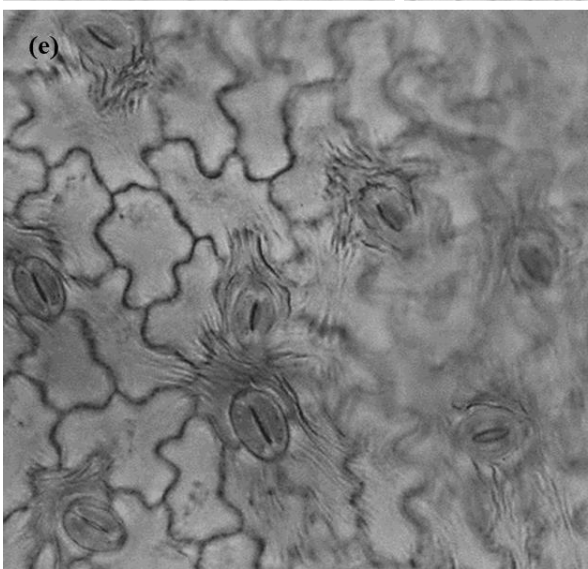
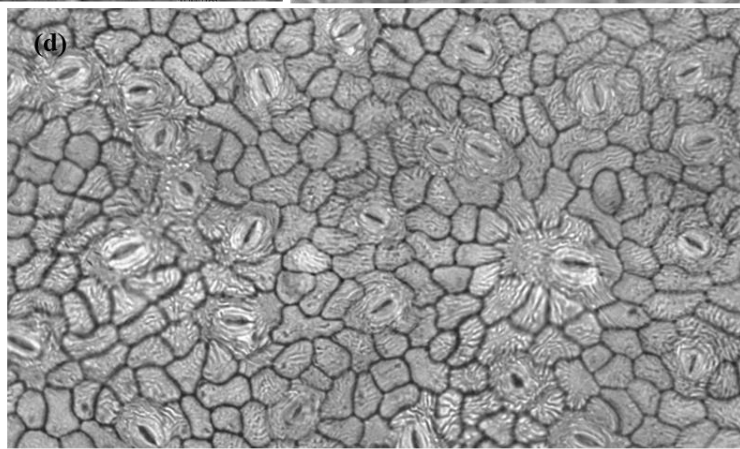
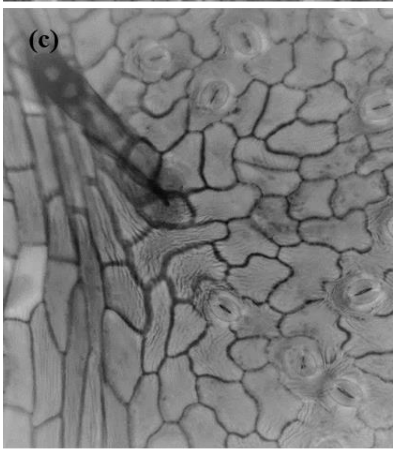
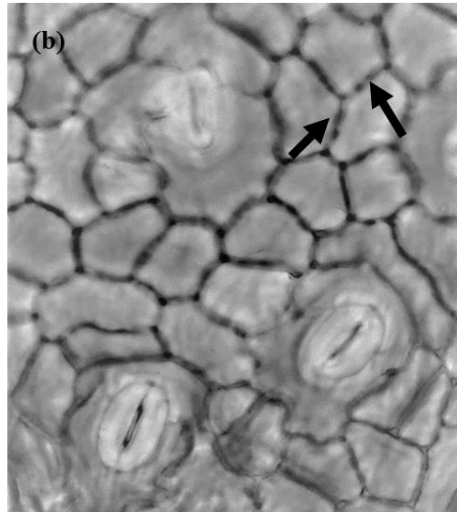
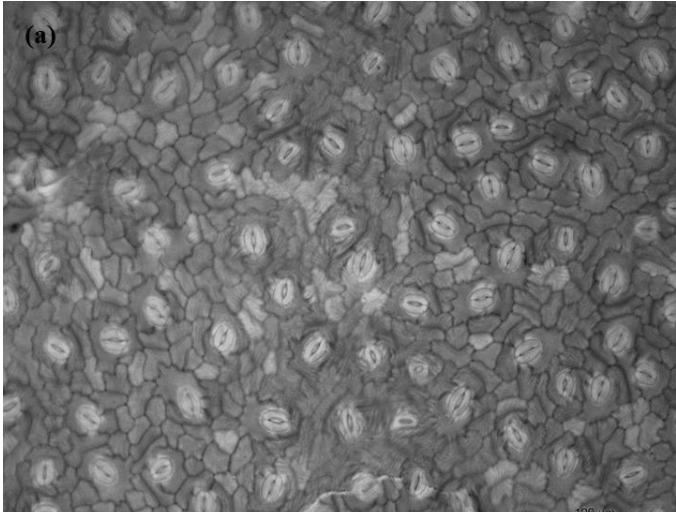


Figura 6: a-f. Epiderme do limbo foliar *Miconia ligustroides*, superfície abaxial, em vista frontal. a-c: Cerrado. a. Células comuns da epiderme com paredes anticlinais retas a ligeiramente onduladas e paredes periclinais finamente estriadas, e estômatos anisocíticos com distribuição irregular. b. Células epidérmicas retangulares e alongadas sobre a nervura e células com formatos variáveis na área internervural. c. Paredes anticlinais das células comuns da epiderme espessas e com campos de pontoações (setas). Note células subsidiárias com paredes relativamente mais delgadas, sem pontoações. d-f: Floresta. d-e. Células comuns da epiderme com formato variável, mostrando paredes anticlinais retas (d) a onduladas (E) e paredes periclinais densamente estriadas. f. Paredes anticlinais das células comuns da epiderme espessas e com pontoações (setas), e paredes periclinais recobertas por cutícula estriada. Note estômatos geminados compartilhando a mesma célula na região polar (seta). Escala= a, d= 100µm. b, e= 50µm. c, f= 20µm.

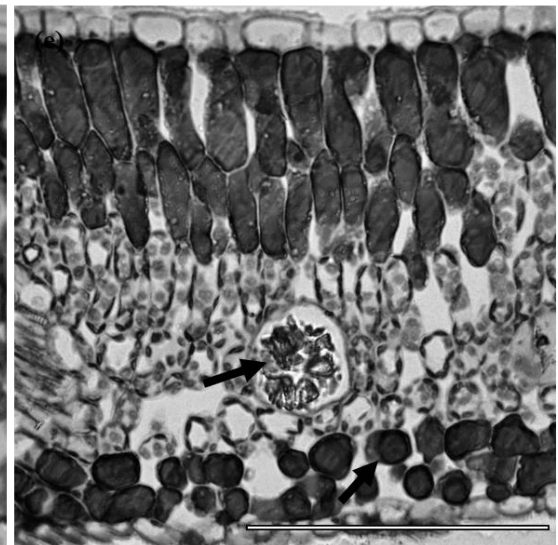
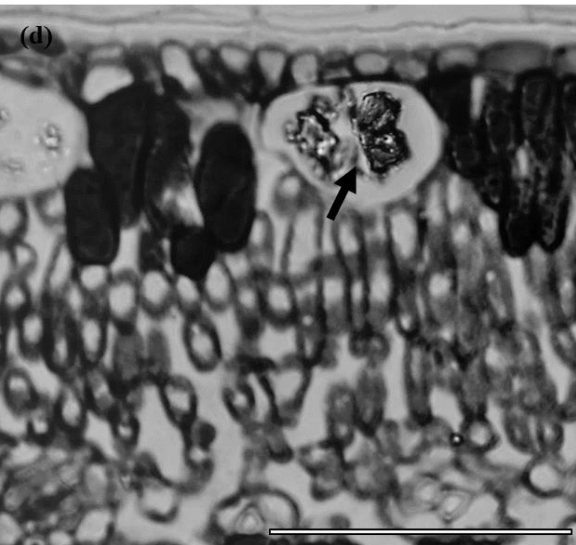
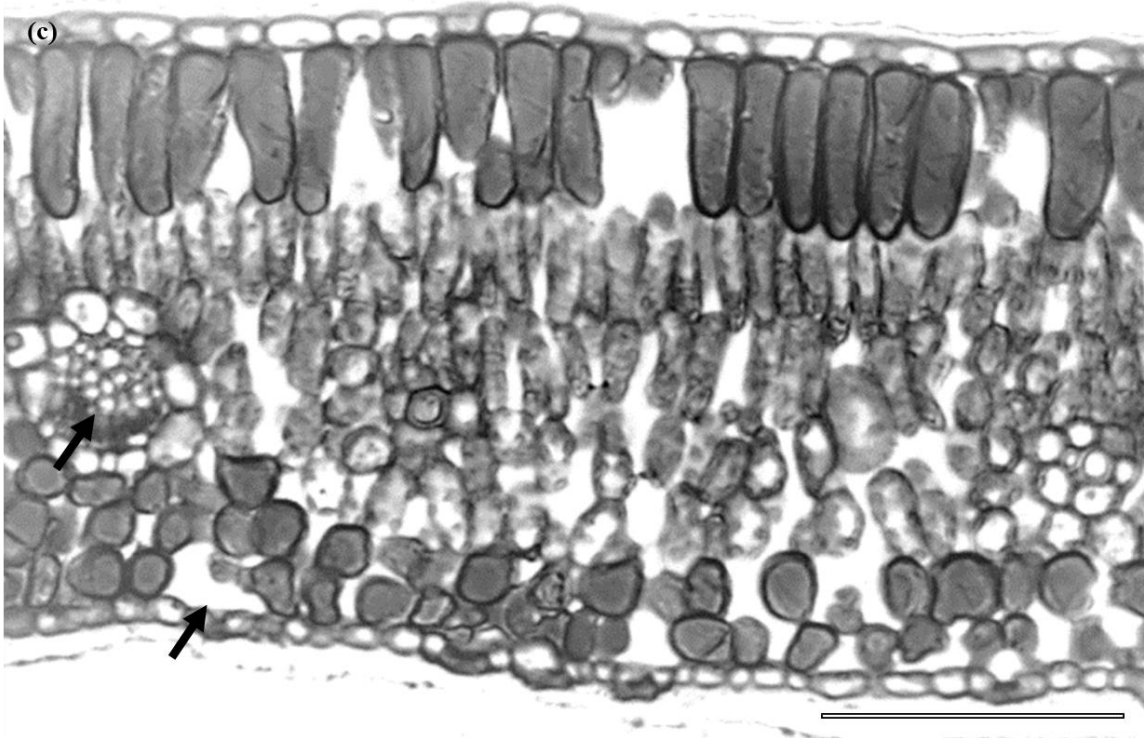
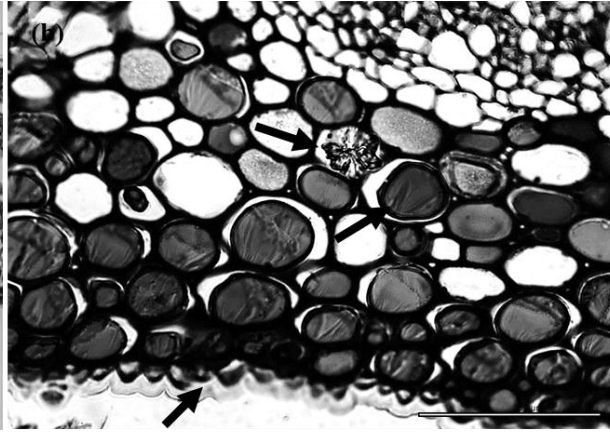
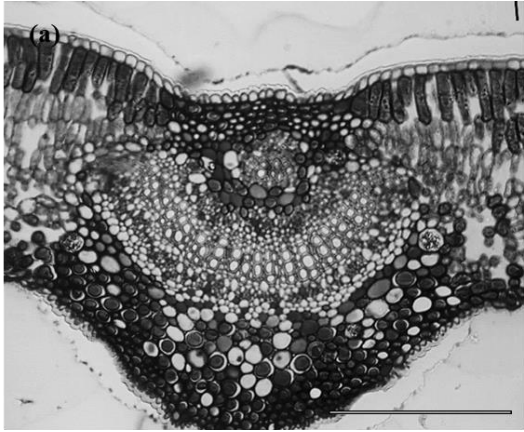


Figura 7: a-e. Cortes transversais de *M. ligustroides* no cerrado. a. Vista geral da nervura principal. b. Detalhe da nervura principal evidenciando cutícula espessa (seta), idioblastos com drusas e idioblastos fenólicos (seta). c. Epiderme uniestratificada, mesofilo dorsiventral, feixe vascular colateral (seta) e estômatos na face abaxial (seta). d. Idioblastos com drusa no parênquima paliçádico (seta). e. Idioblastos com drusa no parênquima lacunoso (seta). Escalas= a= 200µm. b-c= 50 µm. d-e. 100 µ

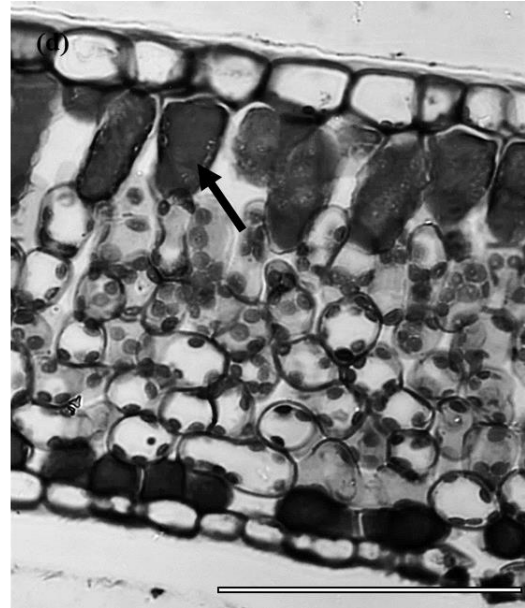
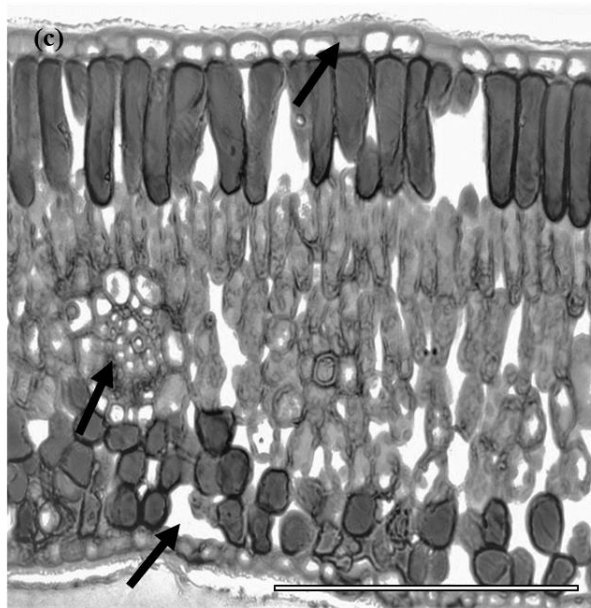
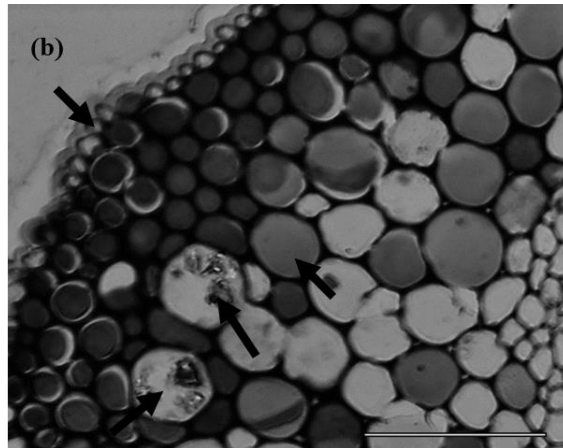
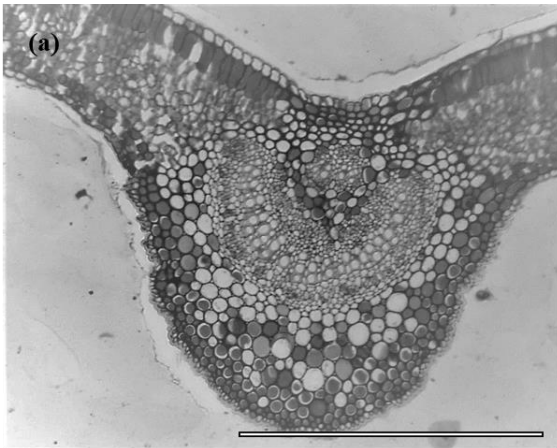


Figura 8: a-d. Cortes transversais de *M. ligustroides* na floresta. a. Vista geral da nervura principal. b. Detalhe da nervura principal evidenciando cutícula espessa, idioblastos com drusa e idioblastos fenólicos (setas). c. Epiderme uniestratificada, mesofilo dorsiventral, feixe vascular colateral e estômatos na face abaxial (setas). d. Parênquima paliçádico reduzido. Escalas= a= 200µm. b-c= 50 µm. d. 100 µm.

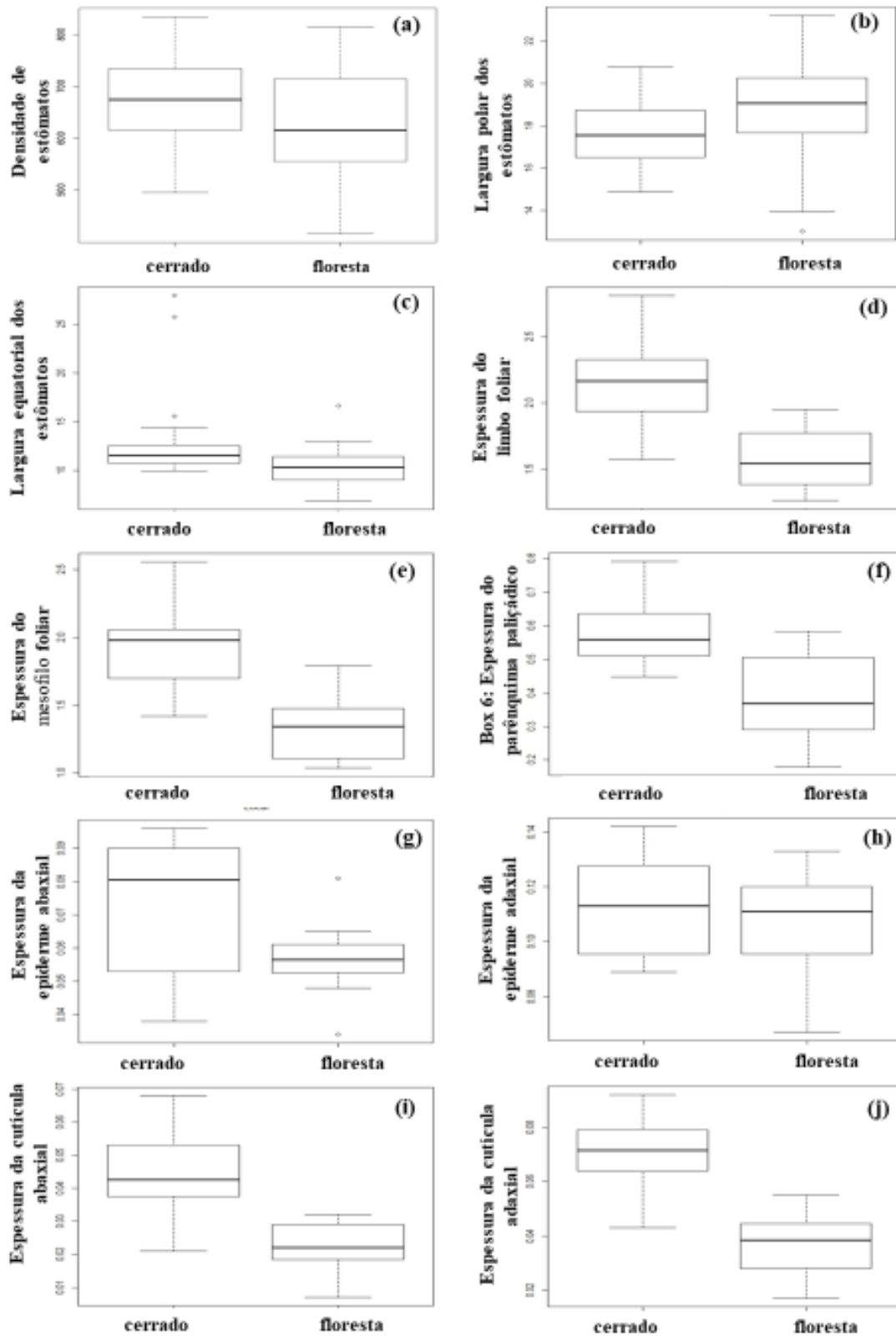


Figura 9: a-j. Medidas anatômicas foliar de *Miconia ligustroides* coletadas no cerrado e floresta. a. Densidade dos estômatos (mm²). b. Largura polar dos estômatos em μm . c. Largura equatorial dos estômatos em μm . d. Espessura do limbo foliar em μm . e. Espessura do mesofilo foliar em μm . f. Espessura do parênquima paliçádico em μm . g. Espessura da epiderme abaxial em μm . h. Espessura da epiderme adaxial em μm . i. Espessura da cutícula adaxial em μm . j. Espessura da cutícula abaxial em μm . (cerrado EEcA, floresta (FEA)).

Histoquímica

Tabela 1. Caracterização histoquímica em folhas de *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em cerrado e floresta.

Reagente	Compostos alvo	Cerrado	Floresta
Fluoroglucina ácida	Lignina	Elementos de vaso, fibras xilemáticas, braquiesclereídes	Elementos de vaso, fibras xilemáticas
Lugol	Grão de amido	Endoderme (nervura principal)	Não observado
Sudan IV	Lipídeos	Cutícula, parênquima clorofiliano e cortical	Cutícula, parênquima clorofiliano e cortical
Cloreto férico	Compostos fenólicos	Epiderme, parênquima clorofiliano e cortical	Epiderme, parênquima clorofiliano e cortical
Vermelho de rutênio	Mucilagem e pectinas	Idioblastos cristalíferos	Idioblastos cristalíferos

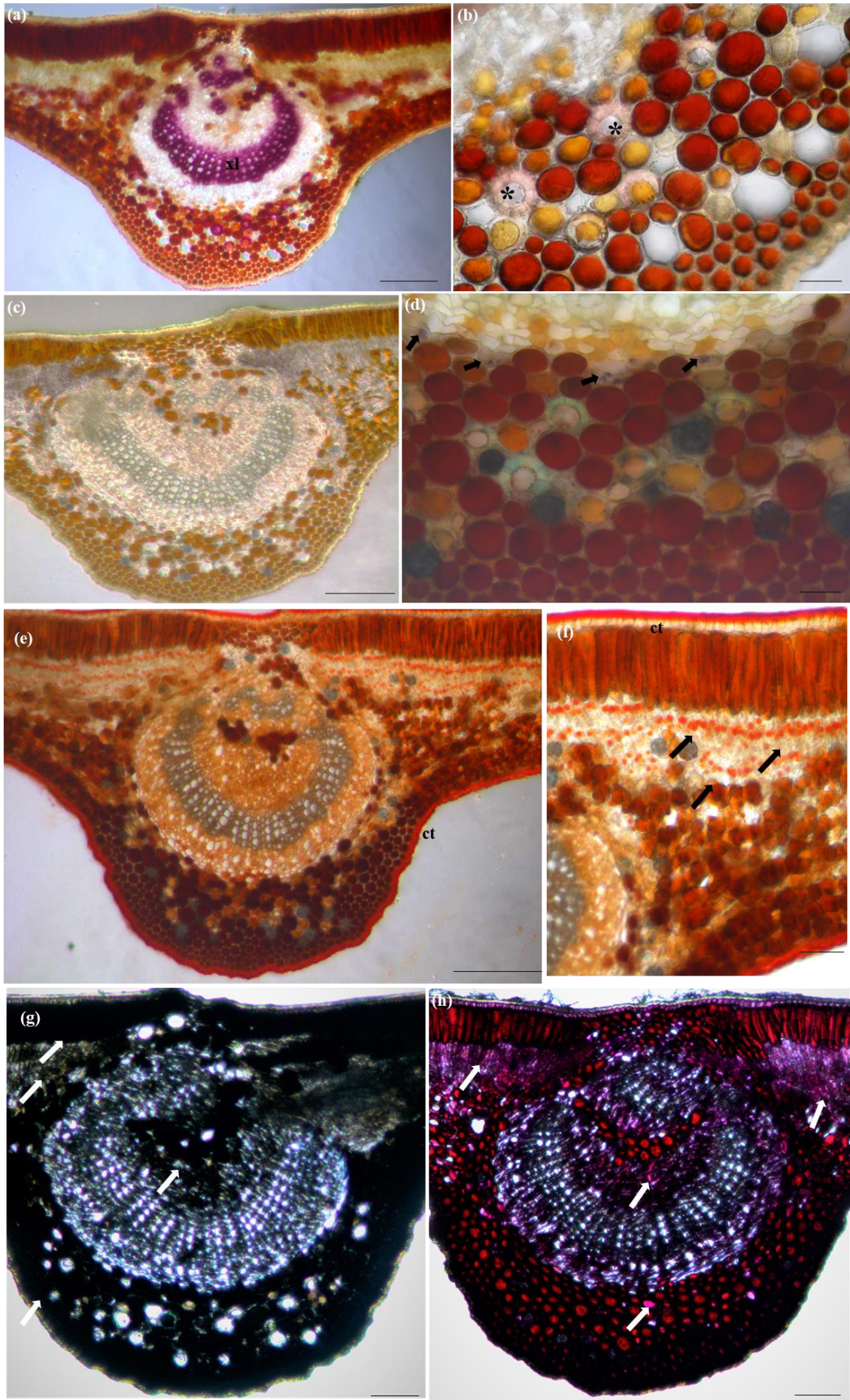


Figura 10: Secções transversais da lâmina foliar de *Miconia ligustroides* coletadas no cerrado submetida a testes histoquímicos. a-b. Floroglucina ácida. a. forte marcação da parede dos elementos de vasos do xilema (xl). b. leve marcação das esclereides (*) presentes no cortex da nervura principal. c-d Lugol. c. Presença de grão de amido nas células parenquimáticas do cortex próximas ao sistema vascular. d. Detalhe dos grãos de amido (setas). e-f. Sudan IV. e. Cutícula marcada para compostos lipídicos. (ct). f. Compostos lipídicos marcados na cutícula da face adaxial e em células parenquimáticas localizadas entre o parênquima clorofiliano paliçádico e o parênquima clorofiliano lacunoso. g. Cloreto férrico. g. Compostos fenólicos foram observados no parênquima clorofiliano paliçádico, parênquima clorofiliano lacunoso e em células parenquimáticas do cortex da nervura principal (setas brancas) h-Vermelho de rutênio. h. Presença de substâncias pécnicas no parênquima clorofiliano paliçádico e lacunoso e em células parenquimáticas do cortex e da nervura principal (setas brancas) Escala: a, c-e-g, h: 200µm. F: 100µm. B-D: 50µm.

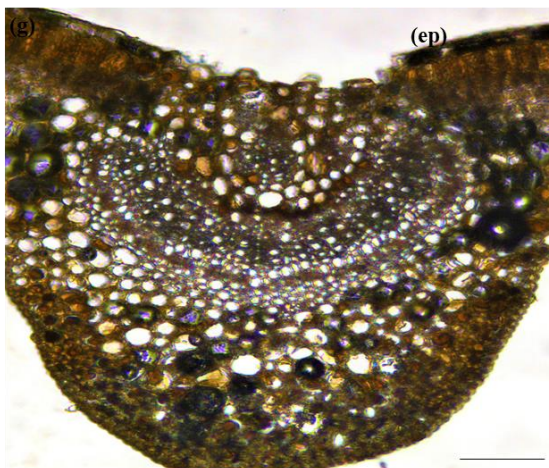
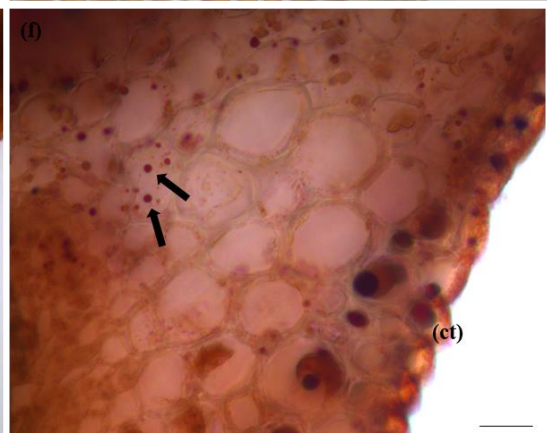
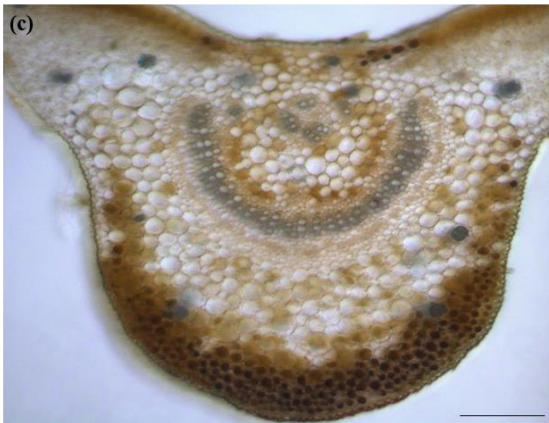
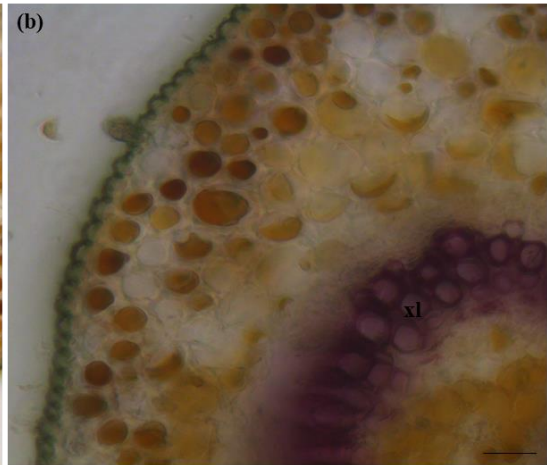


Figura 11: Secções transversais da lâmina foliar de *Miconia ligustroides* coletadas na floresta submetida a testes histoquímicos. a-b. Floroglucina ácida. a. Fraca marcação da parede dos elementos de vasos do xilema (xl). b. Detalhe da leve marcação do xilema (xl). c-d Lugol. c. Ausência de grão de amido nas células. d. Detalhe ausência de grãos de amido. e-f. Sudan IV. e. Cutícula marcada para compostos lipídicos. (ct). f. Compostos lipídicos marcados na cutícula e em células parenquimáticas localizada no cortex da nervura principal (setas). g. Cloreto férrico. g. Compostos fenólicos foram observados no parênquima clorofiliano paliçádico, parênquima clorofiliano lacunoso e em células parenquimáticas do cortex da nervura principal (setas) h-Vermelho de rutênio. h. Presença de substâncias pécticas no parênquima clorofiliano paliçádico e lacunoso e em células parenquimáticas do cortex e da nervura principal (setas) Escala: a, c-e-g, h: 200µm. f: 100µm. b-d: 50µm.

Tabela 2. Características químicas e físicas médias do solo sob cerrado na Estação Ecológica de Avaré (EECA) e floresta na Floresta Estadual de Avaré (FEA), na profundidade de 0 – 30 cm.

Atributos químicos	Cerrado	Floresta
Umidade	9,81	8,99
pH ($CaCl_2$)	3,9	4,5
MO ($g\ dm^{-3}$)	11	14
P ($cmolc\ dm^{-3}$)	4	6
S ($cmolc\ dm^{-3}$)	5	5
Al ⁺³ ($cmolc\ dm^{-3}$)	11	7
H+Al ⁺³ ($cmolc\ dm^{-3}$)	41	42
K ($cmolc\ dm^{-3}$)	1,95	2,23
Ca ($cmolc\ dm^{-3}$)	3	16
Mg ($cmolc\ dm^{-3}$)	1	4
SB ($cmolc\ dm^{-3}$)	6	23
CTC ($cmolc\ dm^{-3}$)	46	65
V (%)	12	35
Ca/CTC (I/S)	7	25
Mg/CTC (I/S)	1	6
K/CTC (I/S)	4,2	3,5
H+Al/CTC (I/S)	88	65
m (%)	67	23
Fe (mg/dm^3)	31	37
Cu (mg/dm^3)	0,6	1,9
Mn (mg/dm^3)	1,2	39,8
Zn (mg/dm^3)	0,5	0,9
B (mg/dm^3)	0,54	0,49
Atributos físicos	Cerrado	Floresta
Areia (g/kg)	807	667
Argila (g/kg)	139	117
Silte (g/kg)	54	217

Tabela 3. Médias mensais da Temperatura e Umidade Relativa do ar no cerrado e na floresta

Meses	Cerrado		Floresta	
	Temperatura	Umidade	Temperatura	Umidade
Jan	24,76 ± 5,16	76,9 ± 19,04	22,53 ± 3,10	91,48 ± 9,66
Fev	22,62 ± 4,64	82,66 ± 17,29	21,01 ± 2,88	93,99 ± 8,87
Mar	22,52 ± 4,23	83,47 ± 14,66	20,86 ± 2,59	95,53 ± 5,66
Abr	21,24 ± 4,59	84,04 ± 16,47	19,78 ± 2,88	95,28 ± 6,80
Mai	19 ± 5,02	86,64 ± 14,64	17,85 ± 3,39	97,25 ± 4,33
Jun	16,77 ± 5,79	81,46 ± 19,51	15,82 ± 3,60	91,47 ± 8,11
Jul	14,93 ± 6,61	79,07 ± 21,35	13,93 ± 4,74	84,96 ± 9,86
Ago	17,02 ± 6,41	75,34 ± 21,07	15,92 ± 4,9	83,29 ± 14,40
Set	20,06 ± 6,43	75,66 ± 22,19	19 ± 5,43	84,96 ± 19,31
Out	22,51 ± 6,42	69,95 ± 22,52	21,63 ± 5,38	78,44 ± 18,88
Nov	22,94 ± 5,61	77,34 ± 18,91	21,38 ± 4,17	86,26 ± 14,70
Dez	----	----	21,97 ± 3,31	90,87 ± 11,85

Tabela 4. Dados das características climáticas: Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (DFFFA, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura ambiente ($^{\circ}\text{C}$) e Umidade Relativa do ar (%) das áreas de estudo (Cerrado e Floresta). Dados coletados no momento das avaliações com o equipamento Infra Red Gas Analyser – IRGA, modelo GFS 3000 FL.

Características ambientais	Cerrado	Floresta
DFFFA	$454,26 \pm 388,7$	$9,36 \pm 7,75$
Temperatura ambiente $^{\circ}\text{C}$	$19,1 \pm 6,9$	$20,2 \pm 4,8$
Umidade relativa do ar %	$79,6 \pm 20,5$	$90,2 \pm 12,9$

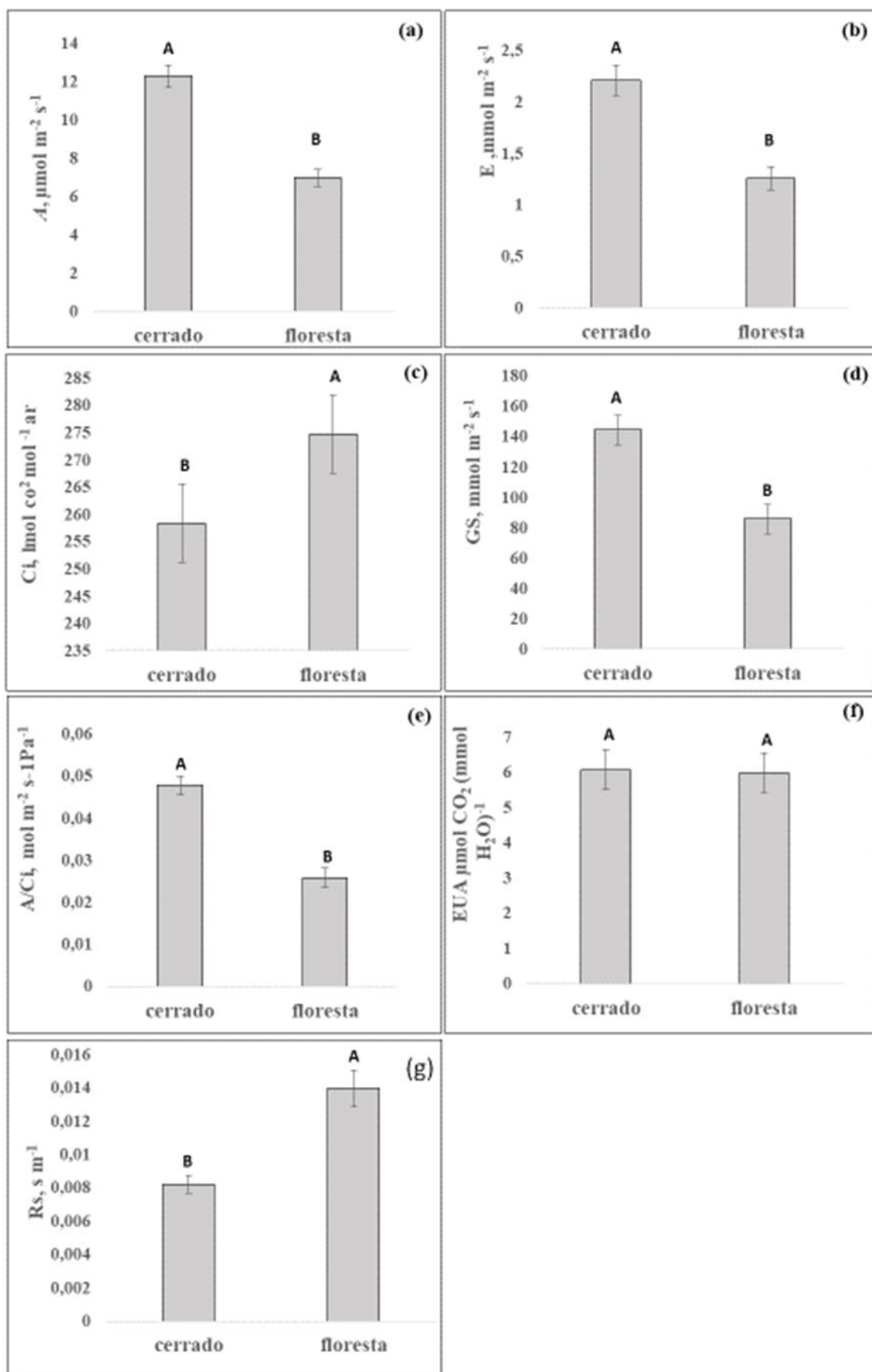


Figura 12: Trocas gasosas: a. Taxa de assimilação de CO₂ (A_{net}); b. Taxa de transpiração (E); c. Concentração interna de CO₂; d. Condutância estomática (g_s); e. Atividade da enzima Rubisco (A/C_i) e f. Eficiência do uso da água e Resistência estomática (R_s) em plantas de *Miconia ligustroides*, no cerrado e floresta. Médias comparadas pelo teste Tukey (P < 0.05).

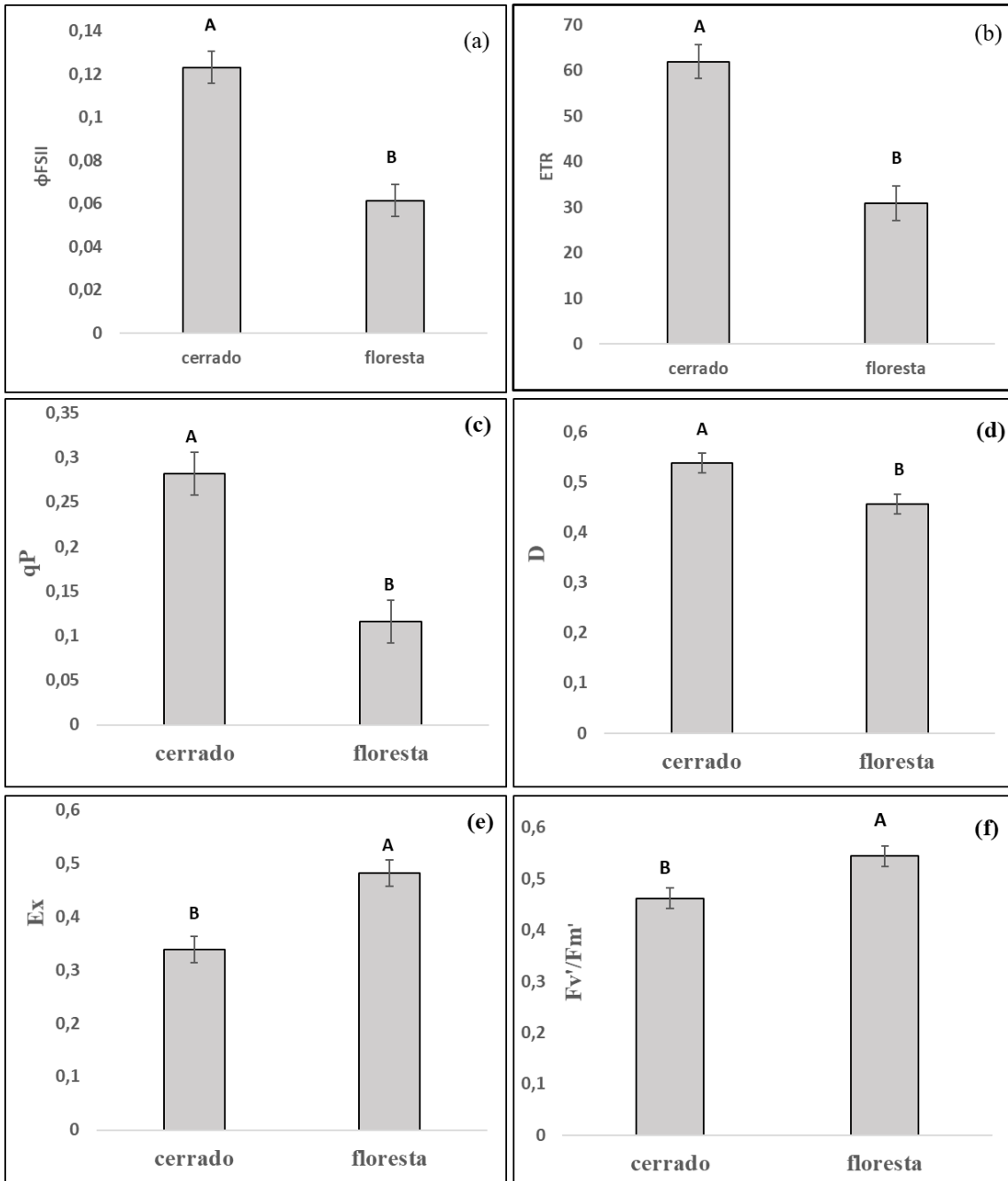


Figura 13: Fluorescência da clorofila a: a. Rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ_{FII}); b. Taxa de transporte de elétrons ($\text{ETR} = \text{DFFF} * \Delta\text{F}/\text{Fm}' * 0,5 * 0,84$); c. *quenching* fotoquímico (qP); d. Fração de luz absorvida pela antena do fotossistema II que é dissipada como calor (D); e. Fração de energia de excitação não dissipada na antena que não pode ser utilizada na fotoquímica (Ex); f. Rendimento quântico potencial do fotossistema II (Fv'/Fm') e g. em plantas de *Miconia ligustroides*, no cerrado e floresta. Médias comparadas pelo teste Tukey ($P < 0.05$).

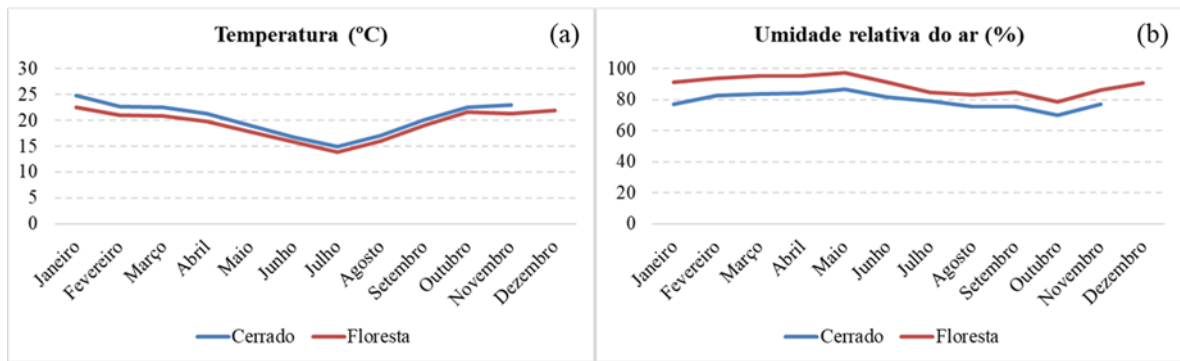


Figura 14: Dados microclimáticos. a. Temperatura média mensal no cerrado e na floresta. b. Umidade Relativa do ar média mensal no cerrado e na floresta.