

Roberta Mameri de Carvalho



Aspectos da história de vida de folhas do
palmiteiro (*Euterpe edulis* Mart., Arecaceae)

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)

Roberta Mameri de Carvalho

e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas
como requisito parcial para obtenção do
grau de Mestre em Ciências Biológicas,
área de Ecologia Vegetal.

Fernando R. Martins
20/01/1995

Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

Campinas
1994



UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	T/UNICAMP
	C253a
V.	Ex.
TOMBO BC/	23940
PROC.	423/95
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	11/4/95
N.º CPD	

cm 000 67645 - 2

FICHA CATALOGRAFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL - UNICAMP

Carvalho, Roberta Mameri de
C253a Aspectos da historia de vida de folhas do palmitreiro (Euterpe
edulis Mart., Arecaceae) / Roberta Mameri de Carvalho. -- Campi-
nas, SP : [s.n.], 1995.

Orientador : Fernando Roberto Martins.
Dissertacao (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Palmeira. 2. Palmito. 3. Palmital. 4. Ecologia vege-
tal. 5. Plantas - População. I. Martins, Fernando Roberto.
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Titulo.

Dedico esta tese a meus pais,
Roberto (*in memoriam*) e Marlene,
por seu exemplo de vida para mim.

*"Luz do sol, que a folha traga e
traduz em verde novo, em folha,
em graça, em vida, em força, em
luz"*

Caetano Veloso

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Fernando Roberto Martins, meu Orientador, com quem eu muito aprendi sobre o que é ciência e o mundo científico; pelo respeito e admiração recíprocos e crescentes ao longo destes 4 anos de convivência, que se iniciaram ainda na Iniciação Científica.

Ao Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos, um super Co-Orientador, pela atenção e dedicação constantes, pelas sugestões e críticas, sempre precisas.

Aos integrantes de minha pré-banca: Prof. Dr. César S. B. Costa, Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos, Prof^a Dr^a. Marilene Leão Alves Bovi pela contribuição científica aos trabalhos.

Às queridas Dalva e Luciana (Sertão), pioneiras do brejo, por terem me mostrado "o caminho do Indiana Jones" e possibilitado o início do trabalho; ao Tamashiro, pioneiro primeiro do Brejo, por tê-lo mostrado a todos nós.

À Fundação José Pedro de Oliveira, pela permissão para trabalhar na Reserva de Santa Genebra. Ao CNPq e ao FAEP/UNICAMP pelo apoio logístico.

Aos integrantes da banca do meu exame de qualificação: Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos, Prof^a. Dr^a Heloísa Amaral, Prof. Dr. Hermógenes de Freitas Leitão-Filho, Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly, pelas sugestões e críticas; ao Ivan e Marlies Sazima, à Andy e à Silvana, obrigada pelas fotos.

Aos Profs. Flavião, Fernando Martins, Tamashiro, Paulinho, Benson, João Vasconcelos, Bruce, Douglas, Lynn, João Semir, Wesley, Thomas e Hermógenes, por terem contribuído para minha formação durante o mestrado.

Aos Profs. Marília Castro e Gabrielli pela utilização do laboratório de Anatomia; ao Prof. George Shepherd pelas leituras de manuscritos e sugestões.

Aos funcionários da Secretaria de Pós-Graduação Rejane e Carlinhos; da Biblioteca da Bio: Lavínia, Norma, Zilda, Rê e Ana; ao pessoal da Botânica, agradeço pela paciência e atenção, à Esmê, com carinho, pelos desenhos.

À Gisele Bertinato e ao Nequinho pelas fotos.

Aos funcionários da Santa Genebra; à Dalva, Lú, Luís, João Carlos, Ana Isabel, Gica, aos macacos-prego, esquilos, a uma única caninana e aos 499 pernalongos mortos (contados 1 a 1...) que às vezes fizeram companhia a mim e às palmeirinhas.

Aos meus "santos", inestimáveis, Tereza, Fernando Pedroni, Andréa Lúcia, Flavião, Paulo Inácio, Edson, George Shepherd e Tamashiro pelos auxílios com o microcomputador.

À Andréa e Marcel pela análise estatística do 4º trabalho.

Aos queridos Lú & Emerson, Mári & Mauro, Ângela, Tereza, Lucilene, Lú Benzinho, Andréa Lúcia, Renato, Nequinho, Alexandre Palma, Monique, Bacu, Marco Aurélio, Andy & Pira, Dalva, Rosângela, Cláudio Miller, Ari, Silvana, Andréa Spina, Marinês, Caio, Isaac, Sílvia Gandolfi, Fernandinha, Vera Lex, Malva, Silvinha, Paulo Barata, Rodolfo, Inara, Syraiama, Paulo Inácio, Rudi, Ariana, Elisa Helena, Marymar, Suzana & Oscar, Martinho & Cida, Anginha (*in memoriam*), Luís Renato, Luciana Paula, Roberta Kehdy, "galera do Âmago", (e a todos os que eu tentei lembrar e acabei me esquecendo) pela convivência gostosa em vários momentos destes tempos de mestrado.

À Maryland, Fernandão e Camilinha, pela família que são para mim.

À paciência da Eliana, Valéria, Ana Teresa, aos cafés e frutas maravilhosas da D. Isolete, ao Fernando Martins, que muito me contou sobre o aquário, sobre a vida e várias questões filosóficas, numa época em que os dados estavam coletados, o banco de dados estava pronto, mas a tese era ainda para a mim o título de quatro

trabalhos escritos num pedaço dos vários papéis em que o Fernando escreve suas idéias, da maneira mais ordeira possível.

Às minhas tias maravilhosas Sâmia, Mirna, Sônia e Lâmia, ao Alvinho, aos meus irmãos João Carlos e Ana Isabel, ao Frederico Augusto muito obrigada pelo apoio e por compreender a minha ausência.

Ao Alexandre, obrigada pela poesia e música que é ter você ao meu lado, pelo amor e carinho, pelos desenhos, pela companhia nos trabalhos de campo, por ouvir horas e horas de reclamações ao meu lado no computador, e por sua quase viagem à Lua neste sempre caminho Uberlândia / Campinas...

SUMÁRIO

PREFÁCIO

xiii

Capítulo 1. Estrutura de tamanho de folhas de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em estádios ontogenéticos iniciais

RESUMO	1
ABSTRACT	1
INTRODUÇÃO	2
MATERIAL E MÉTODOS	4
-Caracterização da espécie estudada	4
-Área de estudo	5
-Escolha dos indivíduos estudados	8
-Cálculo das áreas foliares	10
-Estrutura de tamanho	11
RESULTADOS	12
-Áreas foliares	12
-Estrutura de tamanho da população de folhas	16
DISCUSSÃO	21

Capítulo 2. Demografia foliar dos estádios ontogenéticos iniciais do palmitreiro *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)

RESUMO	28
ABSTRACT	29
INTRODUÇÃO	30
MATERIAL E MÉTODOS	31
RESULTADOS	34
-Crescimento foliar	34
-Crescimento do pecíolo	38
-Herbivoria	40
-Longevidade foliar e Mortalidade	42
DISCUSSÃO	44
AGRADECIMENTOS	49

**Capítulo 3. Estimativa de área foliar em palmeiras:
o uso de diversos métodos em *Euterpe edulis* Mart.**

RESUMO	50
ABSTRACT	50
INTRODUÇÃO	51
MATERIAL E MÉTODOS	53
RESULTADOS E DISCUSSÃO	57

**Capítulo 4. Variação da densidade foliar de *Euterpe edulis* Mart.(Arecaceae)
com o estágio ontogenético da planta e a posição do segmento na folha**

RESUMO	61
ABSTRACT	62
INTRODUÇÃO	63
MATERIAL E MÉTODOS	64
RESULTADOS	65
DISCUSSÃO	70
AGRADECIMENTOS	74

RESUMO	75
ASTRACT	76
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	77

LISTA DAS FIGURAS E TABELAS

Figura 1.1 - Infante de *Euterpe edulis* com as três folhas primárias e o eofilo em formação. As folhas estão numeradas da mais recente para a mais velha. **5**

Figura 1.2 - Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, estado de São Paulo, indicando a área de estudo. **6**

Figura 1.3 - Diagrama climático de Walter & Lieth, segundo Walter (1971), município de Campinas, de dezembro de 1992 a dezembro de 1993.

1 = Período perúmido; 2 = Período úmido; 3 = Período seco **8**

Figura 1.4 - "Box-plot": **a)** do número de segmentos foliares agrupado por estágio ontogenético em *Euterpe edulis*; **b)** da área foliar de *Euterpe edulis* agrupada por estágio ontogenético (1 = Plântulas, 2 = Infantes, 3 = Jovens). O retângulo delimita 50 % das observações e o traço central marca a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição exceto os pontos extremos que são representados por asteriscos, e aqueles muito extremos que são os círculos.

14

Figura 1.5 - Distribuição diferencial: **a)** do número médio de segmentos foliares por indivíduo de diferentes estádios ontogenéticos de *Euterpe edulis*; **b)** da área foliar por folha de *Euterpe edulis* agrupada por estágio ontogenético; **c)** da área foliar por indivíduo de *Euterpe edulis* agrupada por estágio ontogenético (P = Plântulas, I = Infantes, J = Jovens).

15

Figura 1.6 - Curva de Lorenz para o número de segmentos foliares:

a) de toda a população de folhas; **b)** de plântulas; **c)** de infantes; **d)** de jovens de uma população de *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

17

Figura 1.7 - Curva de Lorenz para a área foliar total por planta:

a) de toda a população de folhas; **b)** de plântulas; **c)** de infantes; **d)** de jovens de uma população *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

18

Figura 1.8 - Curva de Lorenz para o comprimento dos segmentos foliares:

a) de toda a população de folhas; **b)** de plântulas; **c)** de infantes; **d)** de jovens de uma população *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

19

Figura 1.9 - Curva de Lorenz para a largura dos segmentos foliares:

a) de toda a população de folhas; **b)** de plântulas; **c)** de infantes; **d)** de jovens de uma população de *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

20

Figura 2.1 - "Box-plot" da taxa de produção de folhas (meses) por planta em cada estágio ontogenético: 1) Plântulas (N = 53), 2) Infantes (N = 58), 3=Jovens (N = 54). A mediana da taxa de produção de folhas em plântulas não foi representada por corresponder ao limite superior do retângulo

35

Figura 2.2 -. Crescimento médio cumulativo por medição em folhas fechadas. O intervalo entre cada par de medições consecutivas foi de 30 dias. As setas indicam a emergência das folhas.

35

Figura 2.3 - Regressão entre o crescimento da flecha (cm / mês) e a área foliar (cm²). Os parâmetros da equação são: $\log CF = 0.432 \log AF - 0.130$, $R^2 = 0.818$, $P < 0.001$. N = 133.

36

Figura 2.4 - Crescimento médio cumulativo por medição nos pecíolos. O intervalo entre cada par de medições consecutivas foi de 30 dias. Os dados foram coletados após a emergência das folhas.

38

Figura 2.5 - Regressão entre o crescimento do pecíolo (cm / mês) e a área foliar (cm²). Os parâmetros da equação são: $\log CP = 0.352 \log AF - 0.106$, $R^2 = 0.707$, $P < 0.001$. N = 151.

40

Figura 2.6 - Frequência absoluta de indivíduos em diversas classes de herbivoria, nos três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na Reserva Municipal Santa Genebra (Campinas, SP).

42

Figura 3.1 - Desenho esquemático de um eófilo de *Euterpe edulis* ilustrando as medidas de comprimento do limbo foliar (1), do pecíolo (2), altura do caule (3), comprimento (C - C') e largura (L - L') do segmento foliar. As dimensões foram amostrados nas regiões basal (B), intermediária (I) e apical (A) da folha. Os discos foliares foram amostrados nas regiões basal (b), intermediária (i) e apical (a) da folha e de cada segmento foliar.

55

Figura 3.2 - Desenho esquemático da folha pinada (nomofilo) de *Euterpe edulis* ilustrando as medidas de comprimento do limbo foliar (1), do pecíolo (2), comprimento (C - C') e largura (L - L') do segmento foliar. Tanto as dimensões de comprimento e largura quanto os discos foliares foram amostrados para as regiões basal (B), intermediária (I) e apical (A) da folha. Os discos foliares foram amostrados nas regiões basal (b), intermediária (i) e apical (a) de cada segmento foliar.

56

Figura 3.3 - Regressão entre diversas estimativas de área foliar ($\log Y = a \log AF + b$).

a) AFpeso (área foliar estimada pelo peso) x AF (área foliar estimada pelo LI-COR);

b) AFformula (área foliar pela fórmula) x AF; c) CL (Comprimento do limbo foliar) x AF;

d) AFcorreção (área foliar por um fator de correção específico para *Euterpe edulis*) x AF.

60

Figura 4.1 - "Box-plot" das medidas de densidade dos discos foliares (mg/cm²):

a) em diferentes posições do segmento foliar. 1 = Basal, 2 = Intermediária, 3 = Apical.

b) por estágio ontogenético. 1 = Plântulas, 2 = Infantes, 3 = Jovens.

c) em diferentes posições da raque (folha). 1 = Basal, 2 = Intermediária, 3 = Apical.

O retângulo delimita 50 % das observações e o traço central marca a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição exceto os pontos extremos, que são representados por asteriscos, e aqueles muito extremos que são os círculos.

67

Figura 4.2 - Regressão entre a densidade foliar média por folha (mg/cm²) e a área foliar média dos três estádios ontogenéticos considerados. Os parâmetros da equação são: $\log \text{Densidade} = 0.115 \log \text{Área Foliar} + 0.305$, $R^2 = 0.502$, $P < 0.001$. $N = 30$.

69

Figura 4.3 - Crescimento médio da flecha (\pm desvio padrão) em relação à densidade foliar média (\pm desvio padrão) por estágio ontogenético.

69

Tabela 1.1 - Valores médios \pm desvio padrão (D. P.) do número de segmentos foliares e área foliar para os 3 estádios de *Euterpe edulis* Mart. amostrados na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Letras diferentes na mesma coluna indicam: 1) médias significativamente diferentes ($P < 0.05$) de acordo com o teste de comparações múltiplas de Tukey; 2) coeficientes de variação significativamente diferentes ($P < 0.05$) de acordo com o teste F.

13

Tabela 1.2 - Valores médios \pm desvio padrão (D. P.) do comprimento e da largura de segmentos foliares, e da proporção comprimento : largura para os 3 estádios de *Euterpe edulis* Mart. amostrados na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Letras minúsculas diferentes em cada coluna indicam médias significativamente diferentes ($P < 0.05$) de acordo com o teste de comparação múltipla de Tukey.

14

Tabela 2.1 - Taxa de crescimento médio mensal (cm) de folhas fechadas \pm desvio padrão (D. P.) e número de folhas (N) amostradas para os três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). O intervalo entre duas medições consecutivas é de 30 dias. Valores ausentes indicam $N < 4$, insuficiente para análise.

37

Tabela 2.2 - Taxa de crescimento médio mensal (cm) de pecíolos \pm desvio padrão (D. P.) e número de folhas (N) amostradas para os três estádios ontogenéticos pré-reprodutivos de *Euterpe edulis* Mart. (Campinas, SP). O intervalo entre duas medições consecutivas é de 30 dias.

39

Tabela 2.3 - Porcentagem de folhas com sinais de herbivoria por diferentes agentes herbívoros nos três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Dados coletados de agosto a dezembro de 1991. N = Número de folhas estudadas.

41

Tabela 2.4 - Fatores de mortalidade foliar (%) nos três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

43

Tabela 3.1 - Medidas de folhas de *Euterpe edulis* utilizadas para estimativas de área foliar. N = 30. **59**

Tabela 3.2 - Parâmetros das regressões lineares entre diversos métodos estimadores de áreas foliares de *Euterpe edulis* ($\log Y = a \log AF + b$). N = 30. **59**

Tabela 4.1 - Resultados de um modelo hierarquizado de análise de variância para discos foliares de *Euterpe edulis* de área foliar conhecida (0.1963 cm², 0.5 cm de diâmetro). Cada amostra classifica-se segundo três variáveis: V₁ = estágio ontogenético, V₂ = posição na raque, V₃ = posição no segmento foliar; N = 267. **68**

Tabela 4.2 - Número de amostras de discos foliares (N), densidade média (mg/ cm²), desvio padrão (D. P.) e coeficiente de variação (CV) para as três categorias de cada uma das três variáveis consideradas. Letras minúsculas iguais ao longo das colunas indicam que os coeficientes de variação não diferem significativamente entre si (P<0.05) de acordo com o teste F. **68**

PREFÁCIO

Este estudo envolve diversos aspectos da história de vida de folhas de uma palmeira tropical de grande importância econômica, uma das produtoras do palmito: *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae).

Optou-se pela apresentação da tese na forma de 4 capítulos distintos, autônomos enquanto artigos científicos. Pretende-se desta forma efetivar a produção científica da maneira mais prática e objetiva possível, enviando-os para publicação após a defesa da tese. Deve-se esclarecer, no entanto, que os artigos encontram-se interligados, haja vista ao grande número de citações que cada capítulo faz do outro, constituindo um trabalho coeso, que procura responder às questões iniciais levantadas por este estudo de mestrado.

O primeiro artigo caracteriza três estádios iniciais de desenvolvimento de *Euterpe edulis*, verifica a existência de variação na estrutura de tamanho foliar entre os diferentes estádios e procura explicar o significado biológico de tal estrutura.

O segundo artigo aborda vários aspectos de demografia foliar dos estádios ontogenéticos iniciais do palmito, envolvendo taxas de produção de folhas, de crescimento da folha e do pecíolo, taxas de herbivoria e mortalidade foliar.

O terceiro artigo propõe diversos métodos de estimativa de área foliar para o palmito e discute qual o melhor método empregado em função dos resultados apresentados.

O quarto artigo investiga a variação da densidade foliar (unidade de massa / unidade de área foliar) de *Euterpe edulis* com a idade do indivíduo e posição dentro da folha, bem como os processos seletivos envolvidos no estabelecimento dos padrões observados.

Capítulo 1 - Estrutura de tamanho de folhas de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em estádios ontogenéticos iniciais

RESUMO

Os indicadores dos estádios etários são geralmente alterações morfológicas, de forma que cada estágio ontogenético é caracterizado pelo aparecimento de novas estruturas e pela perda de estruturas presentes no estágio anterior. Os estádios iniciais de desenvolvimento de *Euterpe edulis* foram classificados em plântulas, infantes e jovens, segundo alterações morfológicas e características foliares. A estrutura populacional das folhas foi analisada para uma população de palmitheiro numa floresta semidecídua, no sudeste do Brasil. O número médio de segmentos foliares, a largura e comprimento dos segmentos foliares e a área foliar média foram proporcionais ao estágio ontogenético do indivíduo. Verificou-se uma sobreposição dos valores de área foliar por folha entre infantes e os outros dois estádios. O comprimento e a largura dos segmentos foliares variaram significativamente entre os três estádios considerados. Para o número de segmentos foliares e área foliar por folha foram encontrados coeficientes de Gini elevados, indicando uma grande desigualdade nos tamanhos entre os indivíduos. Ao considerar as distribuições de área foliar, comprimento e largura dos segmentos foliares por estágio, verificou-se a maior desigualdade no estágio de jovens, indicando a construção de uma hierarquia ao longo dos estádios ontogenéticos.

Palavras-chave: Arecaceae, coeficiente de Gini, curva de Lorenz, estádios ontogenéticos, estrutura populacional de folhas, *Euterpe edulis*.

ABSTRACT

The indicators of age states are mostly morphological changes. Each succeeding stage is characterized by the appearance of new structures which were lacking in earlier stages of development, and by the loss of previous ones. Pre-reproductive plants of *Euterpe edulis* were classified into seedlings, infants and juveniles, according to morphological changes and leaf features. Leaf populational structure was analysed in a population in a semideciduous forest, in southeastern Brazil. Mean number of pinnae and mean leaf area were proportional to the ontogenetic stage of the plant. There was an overlap in leaf area values between infants and the other two stages. The length and width of pinnae varied among the three stages. High Gini coefficient were determined for number of pinnae, length and width of pinnae and leaf area, suggesting a great size hierarchy. The greatest heterogeneity occurred in juvenile stage, suggesting a size hierarchy construction along the ontogenetic stages.

Key-words: Arecaceae, *Euterpe edulis*, Gini coefficient, leaf populational structure, Lorenz curve, ontogenetic stages.

INTRODUÇÃO

Organismos vivos passam por fases seqüenciais, do nascimento à morte, caracterizadas pela idade cronológica e que constituem a ontogenia do indivíduo. Várias modificações morfológicas, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas ocorrem no decorrer da ontogenia, de modo que o indivíduo pode ser caracterizado não apenas por sua idade cronológica, mas também por sua idade biológica ou por seu "estádio etário" (Gatsuk *et al.* 1980, Silva 1992). Os indicadores dos estádios etários geralmente utilizados são as alterações morfológicas, de forma que cada estágio é caracterizado pelo aparecimento de novas estruturas e pela perda de estruturas presentes no estágio anterior (Gatsuk *et al.* 1980). Embora a duração média dos estádios etários seja fixada geneticamente, a variação das condições ambientais pode acarretar diferentes respostas fenotípicas dos indivíduos de uma população, de modo que indivíduos de mesma idade não necessariamente apresentam o mesmo tamanho (Gatsuk *et al.* 1980, Silva 1992).

A estrutura de população de plantas pode ser descrita de diversas maneiras (Harper & White 1974). Existem controvérsias entre pesquisadores em demografia de plantas a respeito do critério de classificação mais apropriado (Law 1983), as quais têm levado à utilização de vários métodos, incluindo classificação por idade cronológica das plantas (Sarukhán 1980, Law 1981), por tamanho (Werner 1975, Solbrig & Solbrig 1984, Weiner & Solbrig 1984), por estádios etários (Gatsuk *et al.* 1980) e por número de partes ou módulos (Harper & Bell 1979).

O termo "hierarquia de tamanho" é usado quando poucos indivíduos contribuem com a maior parte da biomassa da população e a maioria da população é composta por indivíduos relativamente pequenos. Este termo refere-se mais apropriadamente a características de distribuição de tamanho, e não implica em hierarquia de poder ou exploração (Weiner & Solbrig 1984). Solbrig & Solbrig

(1984) definiram "tamanho" como uma variável que represente o volume, altura, peso ou diâmetro da planta, ou qualquer medida que tenha relação com o desempenho do indivíduo.

A demografia de módulos das plantas tem sido considerada o ponto de partida para aspectos de demografia de indivíduos (White 1979). Diferenças na forma e sucesso adaptativo do indivíduo como um todo podem ser causadas pelas folhas, por sua posição vertical e angulação em relação à luminosidade (Porter 1989).

As folhas de uma planta podem ser analisadas como uma população. Sua heterogeneidade vem do fato de não terem a mesma idade e de suas propriedades se modificarem com a idade (Harper 1989) e com a posição que ocupam numa planta (Alves & Demattê 1987). O desempenho fisiológico de uma planta como um todo pode ser considerado uma resultante da interação entre a estrutura etária de sua população de folhas e o metabolismo foliar específico do estágio etário da planta (Lajtha & Whitford 1989).

As questões que o presente estudo visa a investigar são:

- 1) O tamanho da folha varia entre os estádios ontogenéticos iniciais?
- 2) Como o tamanho da folha se estrutura em cada estágio ontogenético inicial?
- 3) A estrutura de tamanho foliar varia entre os estádios ontogenéticos?
- 4) Caso haja diferenças, existe a construção de uma hierarquia de tamanhos entre folhas de diferentes estádios ontogenéticos?
- 5) Qual o significado biológico das variações morfológicas observadas?

MATERIAL E MÉTODOS

Caracterização da espécie estudada

Euterpe edulis Mart. é uma das espécies de palmeira produtora do palmito comercializado industrialmente. Um dos principais problemas para o estabelecimento racional da cultura do palmitreiro é o crescimento inicial bastante lento e a considerável mortalidade de mudas, tanto em viveiro como no campo (Bovi *et al.* 1987a), o que justifica um estudo minucioso da história de vida dessas plantas nos estádios iniciais de desenvolvimento.

Suas folhas caracterizam-se por uma bainha que envolve o caule (estipe), comumente com um pecíolo distinto e limbo com um pronunciado eixo central, a raque (Alves & Demattê 1987). As folhas das palmeiras originam-se do meristema apical do estipe e desenvolvem-se em todas as direções, sendo que as mais jovens localizam-se ao centro (Holltum 1955, Alves & Demattê 1987) (Fig 1.1). Na fase de plântula, as folhas do palmitreiro são palmadas, com um número de segmentos foliares variando em torno de seis a oito (Belin-Depoux & Queiroz 1987). Nos estádios subseqüentes as folhas crescem na forma de uma flecha e depois de abertas apresentam forma de pena (folhas pinadas). O número de segmentos foliares aumenta à medida que a planta amadurece (Alves & Demattê 1987). As folhas de *Euterpe edulis* caracterizam-se por uma longa persistência em qualquer estádio, indicando seu alto custo energético para a planta (Capítulo 2).

A estrutura de tamanho de populações de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) tem sido caracterizada por diversos autores que utilizaram a altura da planta (Bovi *et al.* 1987 b), o diâmetro da planta (Bovi *et al.* 1991) ou ambos (Reis & Reis 1988 *apud* Silva 1992), como parâmetros. Silva (1992) caracterizou quatro estádios de desenvolvimento para a mesma população de *E. edulis* estudada aqui, utilizando número de folhas, altura e diâmetro da planta em conjunto.

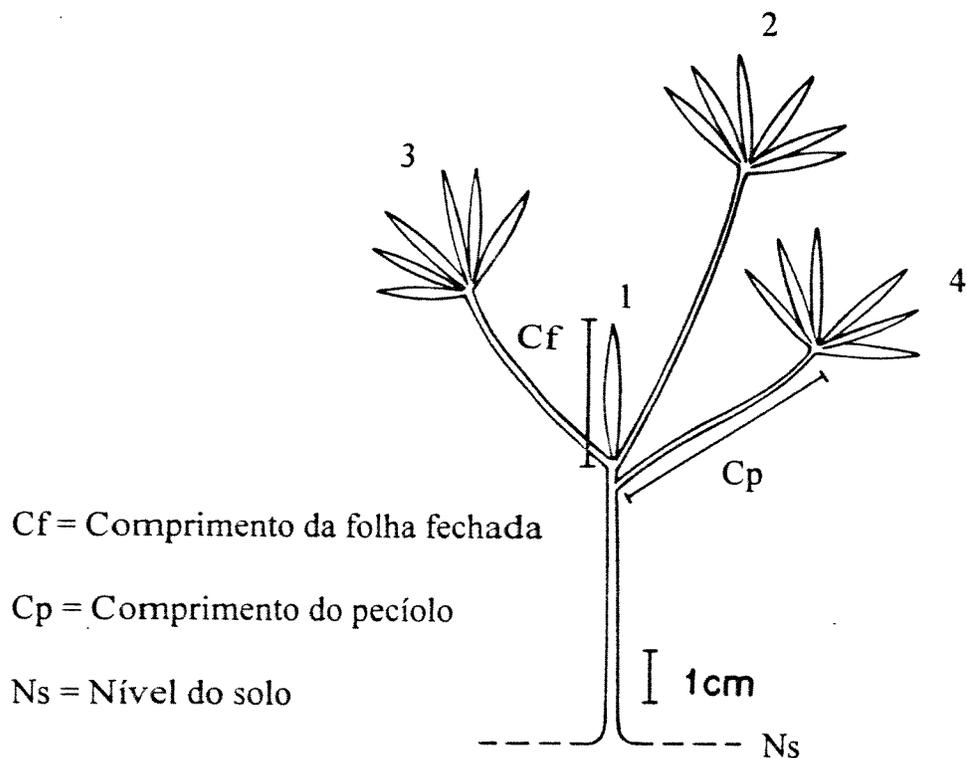


Figura 1.1 - Infante de *Euterpe edulis* com as três folhas primárias e o eófilo em formação. As folhas estão numeradas da mais recente para a mais velha.

Área de estudo

O presente estudo foi realizado na Reserva Municipal de Santa Genebra, situada no distrito de Barão Geraldo, região norte do município de Campinas (22°49' 45" S, 47°06' 33" W), no estado de São Paulo, próxima à rodovia Campinas-Paulínia, SP-335 (Fig. 1.2). A Reserva tem sua vegetação classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana (*sensu* Holdridge 1967) ou floresta semidecídua tropical (*sensu* Longman & Jeník 1987). A mata é um fragmento florestal urbano com área total de 251 hectares, circundado por plantações de soja, milho, algodão, cana de açúcar (Matthes 1992) e por habitações humanas.

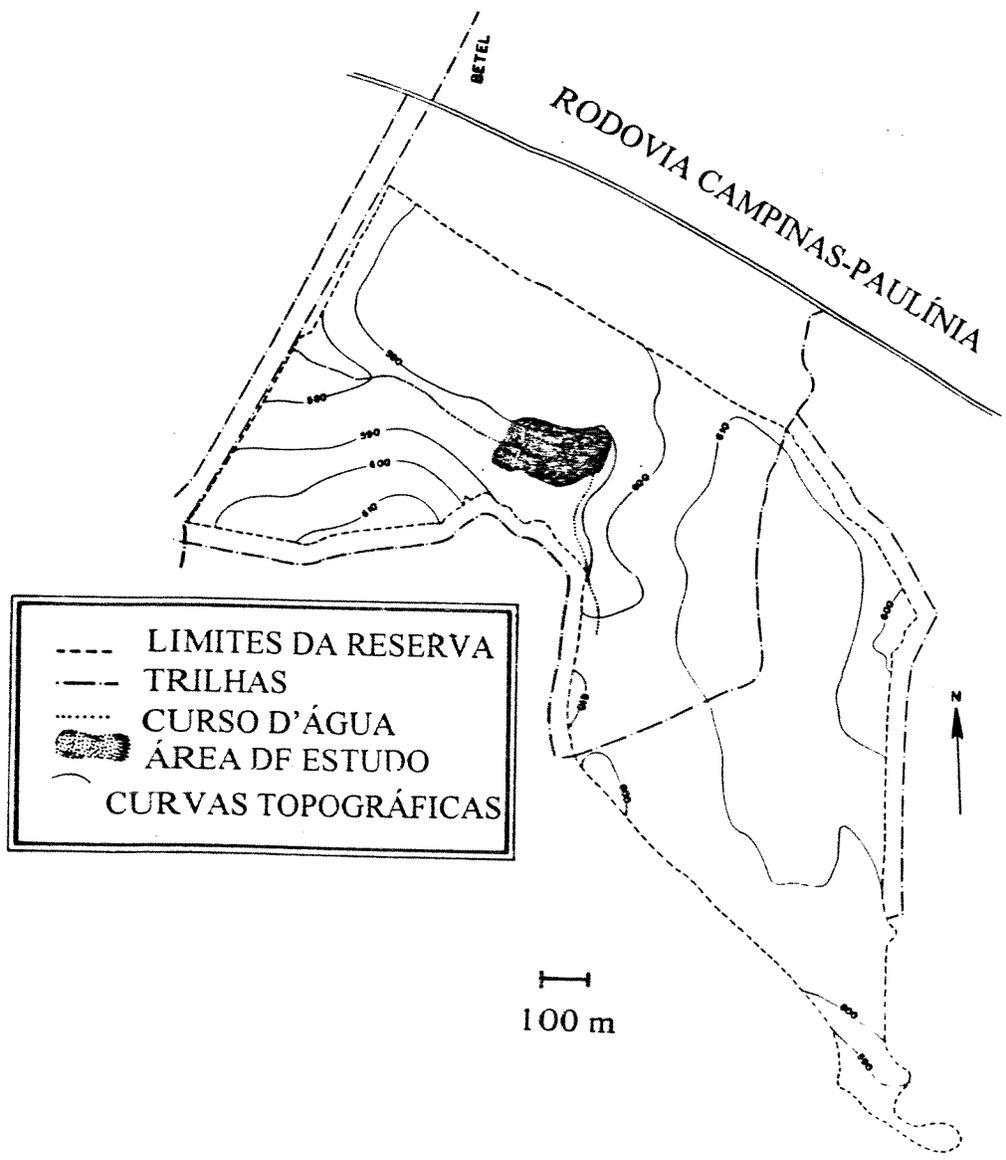


Figura 1.2 - Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, estado de São Paulo, indicando a área de estudo.

Os dados climatológicos foram registrados na estação agrometeorológica do Centro Experimental de Campinas (22°54' S, 47°05' W, 669 m de altitude). As normais climatológicas foram calculadas a partir de dados fornecidos pela seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agrônômico de Campinas no período de 1929 a 1971 (Mendes *et al.* 1973). A pluviosidade média anual é de 1371mm. O clima da região é marcadamente sazonal, apresentando um inverno seco (abril-setembro) e um verão chuvoso (outubro-março). Segundo Thornthwaite (1948), o clima de Campinas pode ser classificado como úmido com pequena deficiência hídrica e mesotérmico com pequena amplitude anual de variação da temperatura. A temperatura média anual é de 20.6 ° C; a mínima média 15.5 ° C; a mínima absoluta de - 0.2 ° C ocorreu em julho de 1942; a máxima média 27.3 ° C; a máxima absoluta de 37.7 ° C ocorreu em setembro de 1961 (Mendes *et al.* 1973).

O diagrama climático de Walter & Lieth foi elaborado segundo Walter (1971) para o período de estudo, de dezembro de 1992 a dezembro de 1993 (Fig. 1.3). A temperatura média anual de 1993 foi de 21.9 ° C.

A vegetação da Reserva pode ser classificada como floresta subtropical úmida baixo-montana (cf. Holdridge 1967). O solo da área pertence à unidade Barão Geraldo, Latossolo Roxo distrófico (Oliveira 1980). O relevo é ondulado, com altitude média de 700m, ocorrendo nas áreas mais baixas afloramentos d'água permanentes (Silva 1992). Neste local da Reserva, conhecido como brejo, a vegetação é melhor classificada como floresta paludícola (Veloso *et al.* 1991), apresentando entre as espécies mais abundantes: *Inga* spp. (Mimosaceae), *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), *Rollinia silvatica* (St. Hil.) Mart. (Annonaceae), *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg. (Euphorbiaceae), *Palicourea marcgravii* St. Hil. (Rubiaceae), além de várias espécies de Myrtaceae.

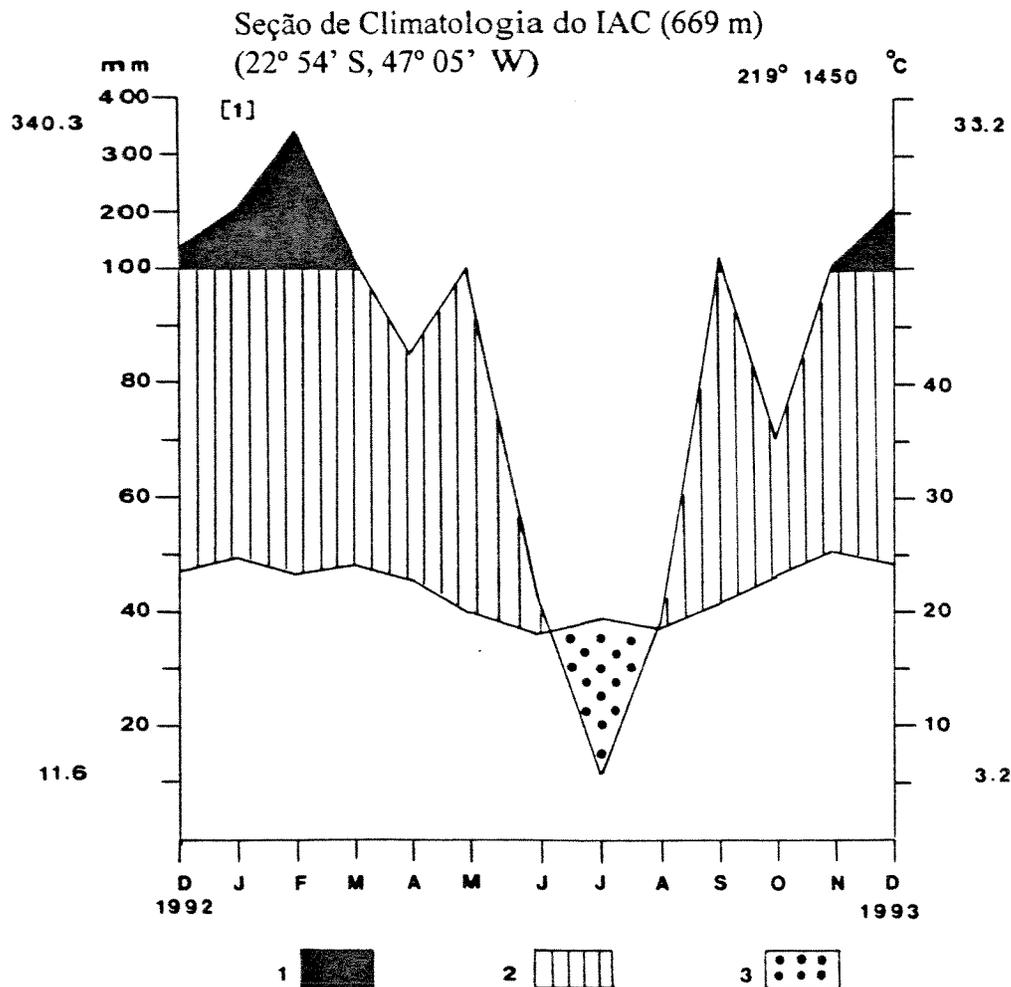


Figura 1.3 - Diagrama climático de Walter & Lieth, segundo Walter (1971), município de Campinas, de dezembro de 1992 a dezembro de 1993.

1 = Período perúmido; 2 = Período úmido; 3 = Período seco

Escolha dos indivíduos estudados

Silva (1992) estabeleceu 2 eixos perpendiculares de 100 m cada, demarcando uma área de 1 hectare de mata alagada. Foram sorteados 100 pares de pontos, cada um correspondendo às coordenadas de localização de uma parcela de 25 m² no sistema de eixos referenciais. Em cada parcela foi delimitada uma sub-parcela de 1 m² no canto diagonal oposto ao ponto de origem.

Em setembro de 1992, foram sorteadas 15 parcelas e em cada uma foram marcados todos os indivíduos jovens de *Euterpe edulis* com plaquetas numeradas.

As plântulas só foram marcadas dentro das sub-parcelas. Dentre todos os indivíduos marcados, de todas as parcelas e sub-parcelas, foram sorteados 30 indivíduos de cada um dos 3 estádios ontogenéticos iniciais: plântulas, infantes e jovens. Considerou-se estágio (Ab'Saber *et al.* 1987) cada fase sucessiva de crescimento ou desenvolvimento da palmeira dentro do período ontogenético pré-reprodutivo (Gatsuk *et al.* 1980).

Os estádios ontogenéticos de um indivíduo podem ser definidos por um conjunto complexo de características quantitativas e qualitativas, reconhecíveis no campo (Gatsuk *et al.* 1980). Os principais estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* foram classificados segundo os seguintes critérios:

PLÂNTULAS: indivíduos com nutrição oriunda de substâncias da planta-mãe estocadas na semente; apresentam sempre estruturas embrionárias (Gatsuk *et al.* 1980). O botão cotiledonar de *E. edulis* já apresenta 3 folhas embrionárias (Belin-Depoux & Queiroz 1987). Assim, foram incluídas neste estágio todas as plantas com até 3 folhas palmadas abertas (Silva 1992), coincidindo com a classificação de De Steven (1989) para *Euterpe globosa*, atualmente *Prestoea montana* (Tomlinson 1979).

Silva (1992) definiu como jovens o estágio posterior ao de plântulas, caracterizando-o por indivíduos de até 125 cm de altura e diâmetro máximo à altura do solo de 52 mm. Este estágio abrange um espectro amplo de áreas foliares, além de não levar em consideração taxas de herbivoria e mortalidade diferenciais entre indivíduos de tamanhos bastante diferentes, incluídos por Silva (1992) neste estágio (Capítulo 2). Observações pessoais no campo mostraram a presença de um estágio ontogenético intermediário entre plântulas e jovens, que vai perdendo as folhas primárias presentes nas plântulas e cujas folhas vão modificando gradativamente sua forma e área foliar. Tais observações levaram à divisão do estágio jovem proposto por Silva (1992), segundo os critérios expostos a seguir:

INFANTES: plantas que já tenham produzido a 4ª folha e apresentam de 2 a 6 folhas vivas. As folhas primárias palmadas podem estar presentes, mas ocorrem folhas pinadas com até 18 segmentos foliares. O eofilo (4ª folha) tem forma intermediária entre a palmada e a pinada.

JOVENS: apresentam de 2 a 7 folhas pinadas com 19 ou mais segmentos foliares e diâmetro máximo à altura do solo de 52 mm.

O número de segmentos foliares foi escolhido para a separação entre os estádios por ser uma variável discreta e facilmente detectável no campo, uma característica prática do ponto de vista de coleta de dados.

Cálculo das áreas foliares

A área foliar (**AF**) de cada folha foi estimada através da seguinte fórmula (Norman & Campbell 1989):

$$AF = 2 (C_m \cdot L_m \cdot S_f) / 3. \quad (1.1) \quad \text{onde:}$$

$2/3$ = coeficiente (k), variável conforme a forma da folha, mas próximo a $2/3$ para a maior parte das folhas

C_m = Comprimento médio dos segmentos foliares (calculado a partir de segmentos foliares situados nas porções apical, basal e intermediária da folha)

L_m = Largura média dos segmentos foliares (idem)

S_f = número de segmentos foliares da folha

As hipóteses da existência de diferentes números médios de segmentos foliares entre plântulas e infantes, dos comprimentos e larguras dos segmentos foliares e das áreas foliares entre os três estádios ontogenéticos foram testadas através de análise de variância (ANOVA) seguidas do teste de comparações múltiplas de Tukey (Sokal & Rohlf 1969). Os dados foram corrigidos pelo ajuste de Tukey-Kramer em função da diferença do número de repetições por estágio

(Wilkinson 1990). Os coeficientes de variação foram comparados dois a dois pelo teste F (Zar 1984).

Os dados de comprimento e largura sofreram uma transformação arcosseno, por estar sendo analisada a proporção entre as variáveis (Sokal & Rohlf 1969).

Estrutura de tamanho

Dado que a população considerada neste estudo é uma população de folhas que pertencem a plantas de estádios ontogenéticos distintos, as variáveis utilizadas para a estimativa da estrutura de tamanho da população foram o número médio de segmentos foliares, comprimento e largura dos segmentos foliares e a área foliar. Para cada variável, os dados foram ordenados do menor para o maior valor e plotados por estágio ontogenético para obter as distribuições diferenciais. A área foliar foi considerada por folha individualmente e por planta.

Para cada estimador de tamanho considerado (número médio de segmentos foliares por indivíduo e área foliar por folha), foram calculados os coeficientes de Gini e plotadas as curvas de Lorenz (Solbrig & Solbrig 1984) para verificar se existe ou não hierarquia de tamanho entre as folhas amostradas dos diferentes estádios ontogenéticos.

Na curva de Lorenz os indivíduos são ordenados do menor para o maior e a fração cumulativa da população é plotada contra a fração cumulativa da variável cuja desigualdade se quer medir. Se todos os indivíduos forem iguais em relação à variável considerada, o resultado é uma linha diagonal de 45° a partir da origem. Qualquer desigualdade de tamanho da variável estimada resulta em curva abaixo da diagonal (Silva 1992). A área entre a diagonal e a curva é o coeficiente de Gini, que mede a desigualdade de tamanhos (Solbrig & Solbrig 1984). O coeficiente de Gini foi calculado utilizando o "Programa para Cálculo de Gini", de autoria do Prof. Dr. Flavio A. M. Santos, do Deptº de Botânica/ UNICAMP.

RESULTADOS

Áreas foliares

O estágio plântula apresentou o menor número médio de segmentos foliares e a menor área foliar média. Infantes apresentaram valores intermediários para as duas variáveis, enquanto jovens tiveram os valores mais altos (Tabela 1.1). Plântulas e infantes não apresentaram diferenças significativas entre si, mas diferiram de jovens pelo teste de Tukey ($P < 0.05$), tanto para o número de segmentos quanto para área foliar (Tabela 1.1).

O aumento de variabilidade do dado com o aumento do valor médio (falta de homocedasticidade (Sokal & Rohlf 1969)) sugere distribuição log-normal da variável e necessidade de transformação logarítmica (que foi realizada na base decimal para as figuras 1.4a e 1.4b).

Plântulas e infantes apresentaram sobreposição dos valores do número médio de segmentos foliares (Figs. 1.4a e 1.5a, Tabela 1.1). Os jovens constituíram um grupo mais afastado dos dois primeiros, já em função da definição do estágio em si. Plântulas apresentaram grande homogeneidade no número de segmentos foliares, sendo esta a explicação para a ausência de retângulo na figura 1.4a.

Verificou-se uma sobreposição dos valores de área foliar por folha entre infantes e os outros dois estádios, mais acentuada entre infantes e plântulas (Figs. 1.4b e 1.5b). Ao considerar a área foliar por planta, houve uma sobreposição bem menor entre infantes e os demais estádios (Fig. 1.5c).

Tanto o comprimento quanto a largura dos segmentos foliares variaram significativamente entre os três estádios considerados (Tabela 1.2). A proporção entre comprimento e largura variou significativamente entre os diferentes estádios ontogenéticos, aumentando de acordo com o estágio ontogenético (Tabela 1.2).

Tabela 1.1 - Valores médios \pm desvio padrão (D. P.) do número de segmentos foliares e área foliar para os 3 estádios de *Euterpe edulis* Mart. amostrados na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Letras diferentes na mesma coluna indicam: 1) médias significativamente diferentes ($P < 0.05$) de acordo com o teste de comparações múltiplas de Tukey; 2) coeficientes de variação significativamente diferentes ($P < 0.05$) de acordo com o teste F.

Estádio Ontogenético	N Folhas	Nº Médio de Segmentos Foliares	Amplitude Segm. Fol.	CV (%)	Área Foliar		CV (%)
					Média (cm ²)	Amplitude da Área Foliar	
Plântulas	83	6.2 \pm 0.9 ^a	4 - 8	14.5 ^a	22.5 \pm 11.5 ^a	4.4 - 66.9	51.1 ^a ^{''}
Infantes	162	7.8 \pm 1.7 ^a	5 - 18	21.8 ^b	59.4 \pm 41.0 ^a	7.9 - 471.4	69.0 ^b ^{''}
Jovens	128	54.1 \pm 23.8	19 - 100	44.0 ^b	1529.8 \pm 950.1 ^b	250.0 - 4271.0	62.1 ^a ^{''}

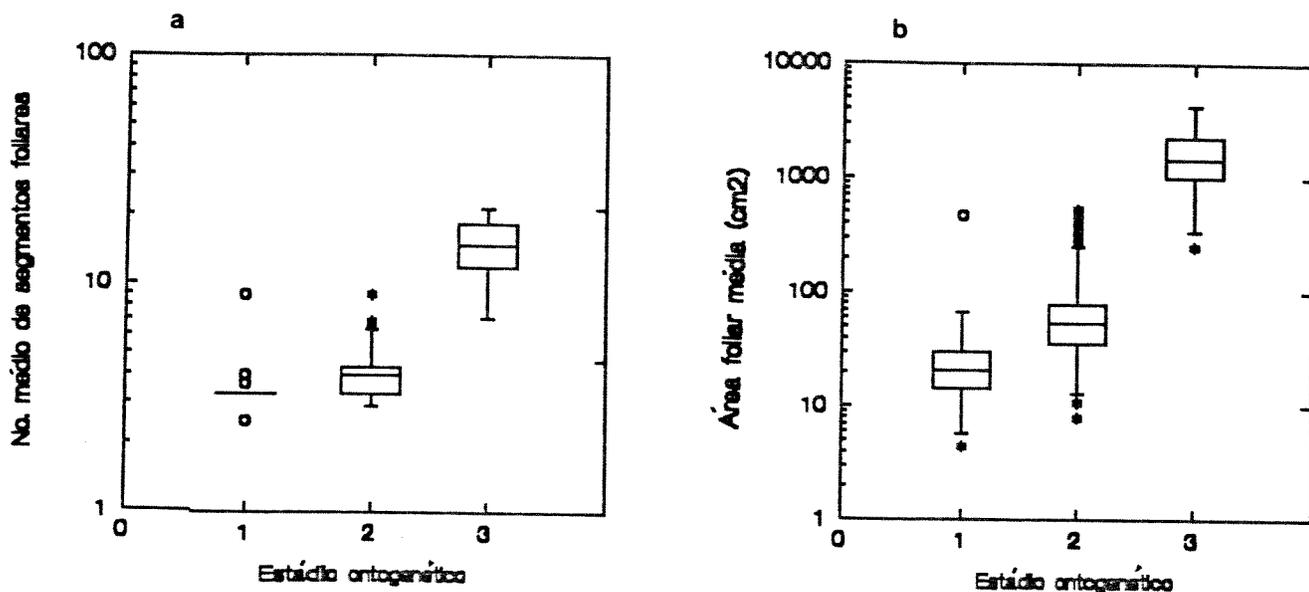


Figura 1.4 - "Box-plot" : a) do número de segmentos foliares agrupado por estágio ontogenético em *Euterpe edulis*; b) da área foliar de *Euterpe edulis* agrupada por estágio ontogenético (1 = Plântulas, 2 = Infantes, 3 = Jovens). O retângulo delimita 50 % das observações e o traço central marca a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição exceto os pontos extremos que são representados por asteriscos, e aqueles muito extremos que são os círculos.

Tabela 1.2 - Valores médios \pm desvio padrão (D. P.) do comprimento e largura de segmentos foliares, e da proporção comprimento : largura para os 3 estádios de *Euterpe edulis* Mart. amostrados na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Letras minúsculas diferentes em cada coluna indicam médias significativamente diferentes ($P < 0.05$) de acordo com o teste de comparação múltipla de Tukey.

Estádio Ontogenético	N	Comprimento segm. foliar \pm D. P.(cm)	Largura segm. foliar \pm D. P. (cm)	Comprimento / Largura
Plântulas	166	7.96 \pm 2.29 a	0.71 \pm 0.22a'	13.27 \pm 3.54a''
Infantes	354	13.36 \pm 4.83 b	0.91 \pm 0.31b'	15.46 \pm 5.12b''
Jovens	379	29.36 \pm 10.89 c	1.40 \pm 0.61c'	26.49 \pm 15.07c''

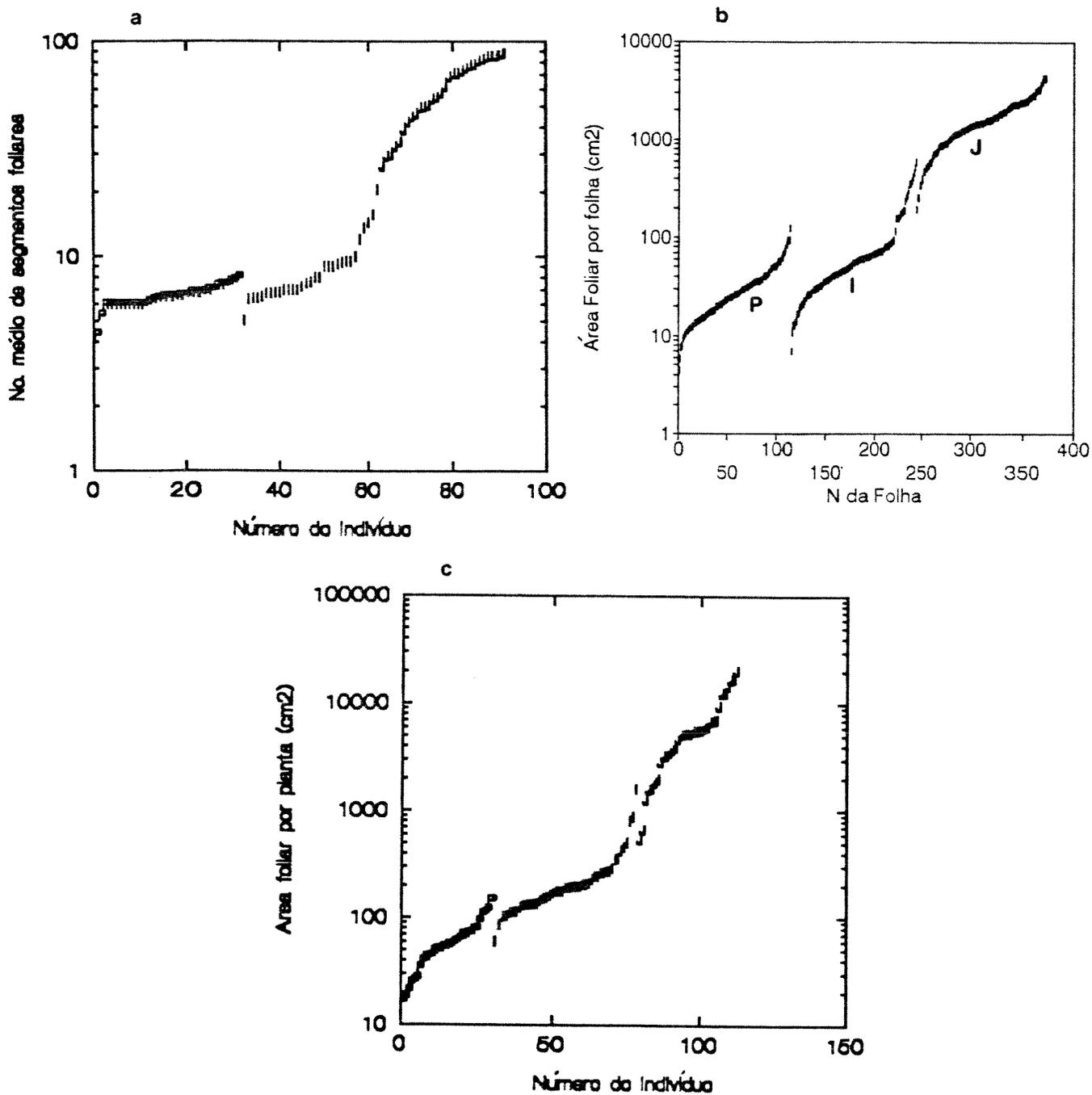


Figura 1.5 - Distribuição diferencial: a) do número médio de segmentos foliares por indivíduo de diferentes estádios ontogenéticos de *Euterpe edulis*; b) da área foliar por folha de *Euterpe edulis* agrupada por estágio ontogenético; c) da área foliar por indivíduo de *Euterpe edulis* agrupada por estágio ontogenético (P = Plântulas, I = Infantes, J = Jovens).

Estrutura de tamanho da população de folhas

Foram encontrados coeficientes de Gini elevados para as variáveis número de segmentos foliares e área foliar por planta, indicando uma grande assimetria nos valores das variáveis consideradas, que pode ser observada nas curvas de Lorenz, plotadas para todos as folhas da população (Figs. 1.6a e 1.7a). Cerca de 75 % dos indivíduos totalizaram apenas 5% da área foliar total da população (Fig. 1.7a). Essa relação é menos assimétrica e desproporcional ao considerar o número de segmentos foliares, com 70% dos indivíduos totalizando 20% do número total de segmentos da população (Fig 1.6a).

Considerando a distribuição do número de segmentos foliares para cada estágio, observa-se uma hierarquia crescente do estágio mais jovem para os mais velhos. Plântulas apresentaram o menor valor do coeficiente de Gini (Fig. 1.6b), infantes valor intermediário (Fig. 1.6c) e jovens o valor mais elevado (Fig. 1.6d). Aquelas distribuições mostram uma grande homogeneidade do número de segmentos foliares em plântulas, que apresentam geralmente 6 segmentos foliares (Tabela 1.1) nas três folhas primárias, cujos primórdios já estão formados no embrião. Infantes apresentaram folhas com número de segmentos foliares variando entre 6 e 18, com raque curta e uma forma intermediária de folha (o eofilo) que aparece entre as folhas palmadas (primárias) e as folhas pinadas (nomofilos). Jovens apresentaram nomofilos com 19 a cerca de 100 segmentos foliares, explicando a hierarquia maior medida pelo coeficiente de Gini.

Ao considerar as distribuições de área foliar por planta por estágio, verifica-se que os três estágios apresentaram valores crescentes para os coeficientes de Gini, de plântulas até jovens (Figs. 1.7a, b e c).

Os coeficientes de Gini foram mais discretos ao se considerar as variáveis comprimento e largura dos segmentos foliares para toda a população de folhas (Figs. 1.8a e 1.9a, respectivamente). Comprimento e largura dos segmentos

foliares apresentaram coeficientes de Gini crescentes de plântulas até jovens (Figs. 1.8b, c, d e 1.9b, c, d), apesar de tal variação ter sido pouco significativa entre os três diferentes estádios, particularmente para o comprimento (Figs. 1.8b, c, d).

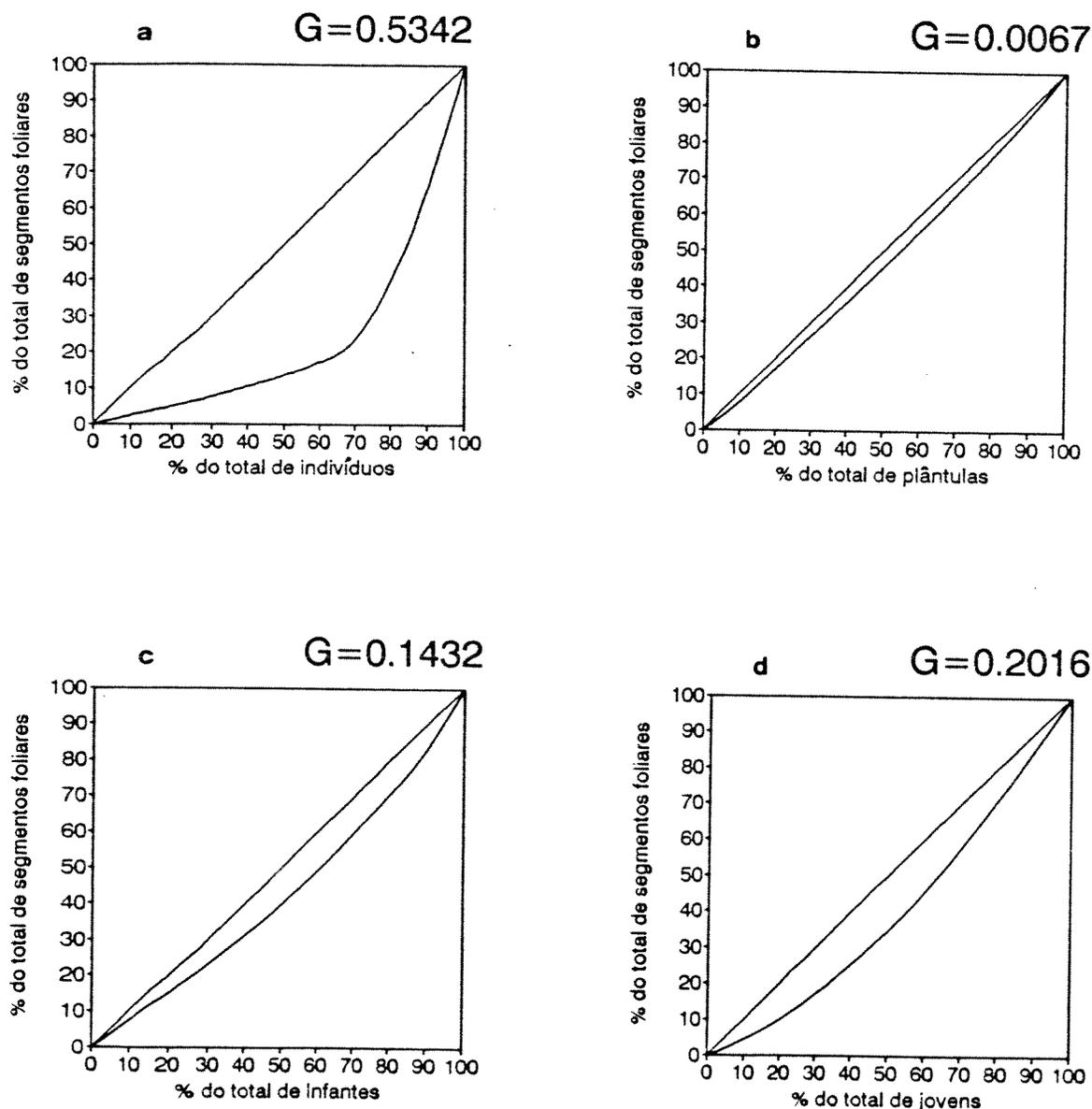


Figura 1.6 - . Curva de Lorenz para o número de segmentos foliares: a) de toda a população de folhas; b) de plântulas; c) de infantes; d) de jovens de *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

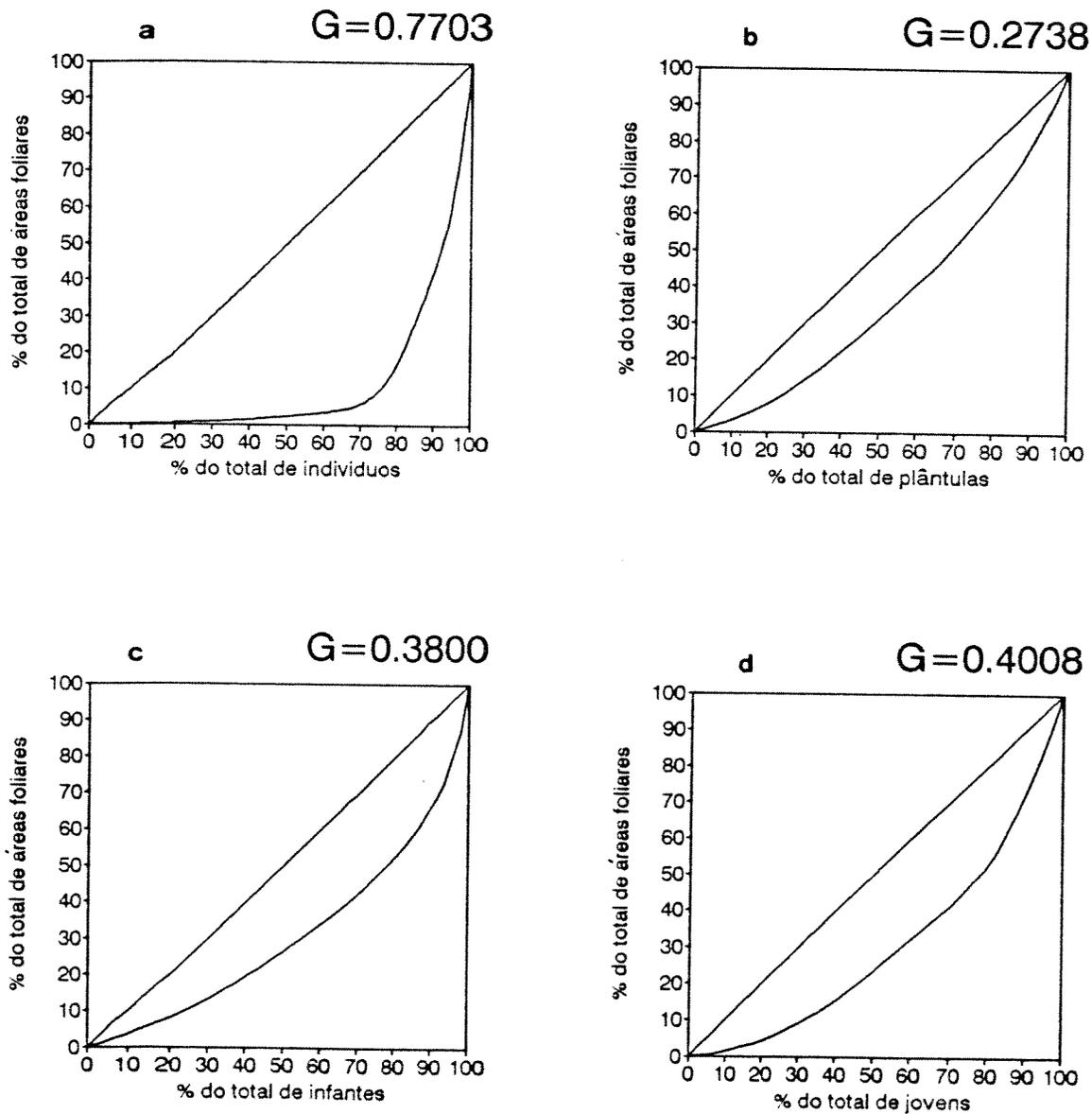


Figura 1.7 - Curva de Lorenz para a área foliar total por planta: **a)** de toda a população de folhas; **b)** de plântulas; **c)** de infantes; **d)** de jovens de *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

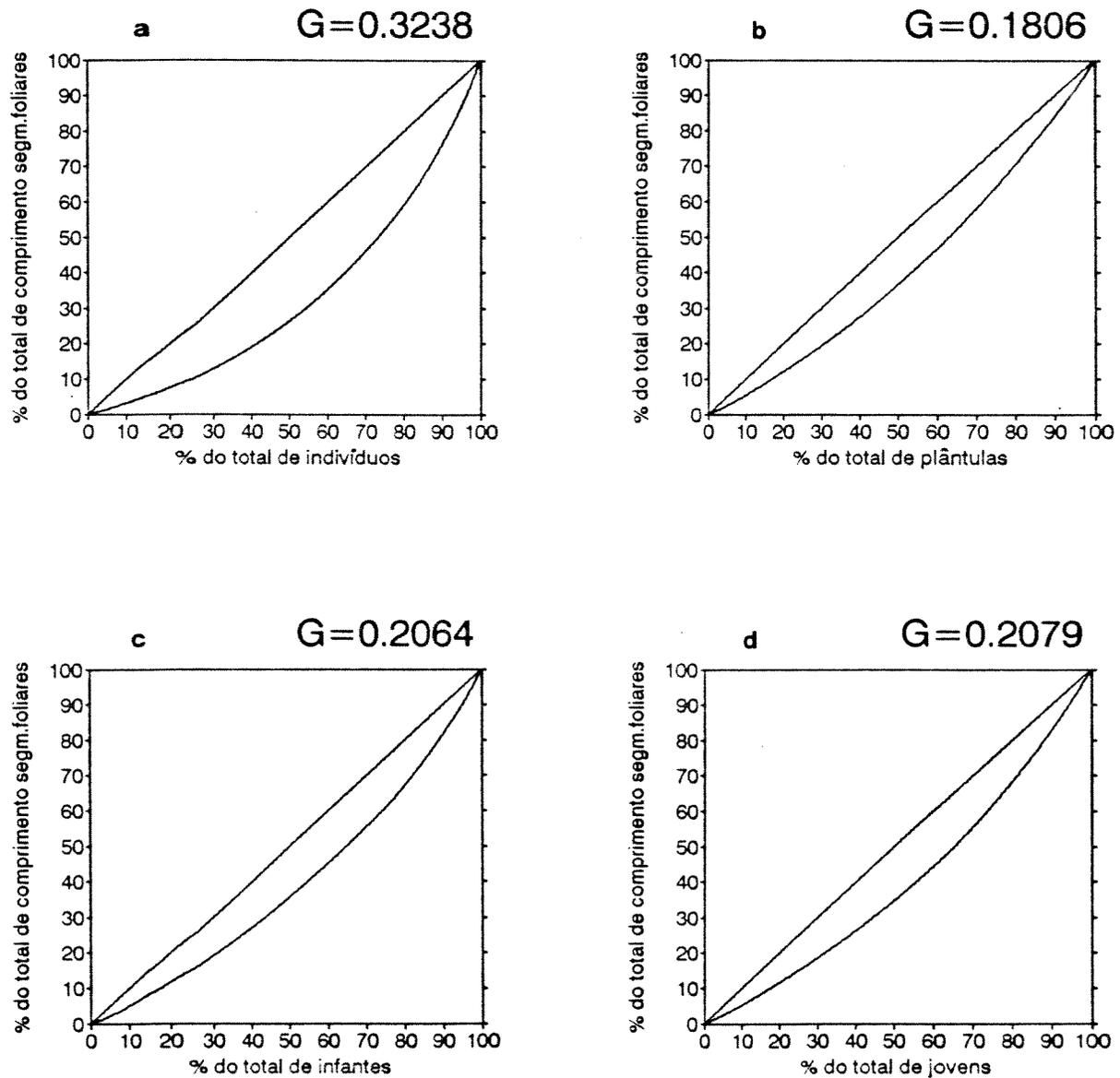


Figura 1.8 - Curva de Lorenz para o comprimento dos segmentos foliares: a) de toda a população de folhas; b) de plântulas; c) de infantes; d) de jovens de *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

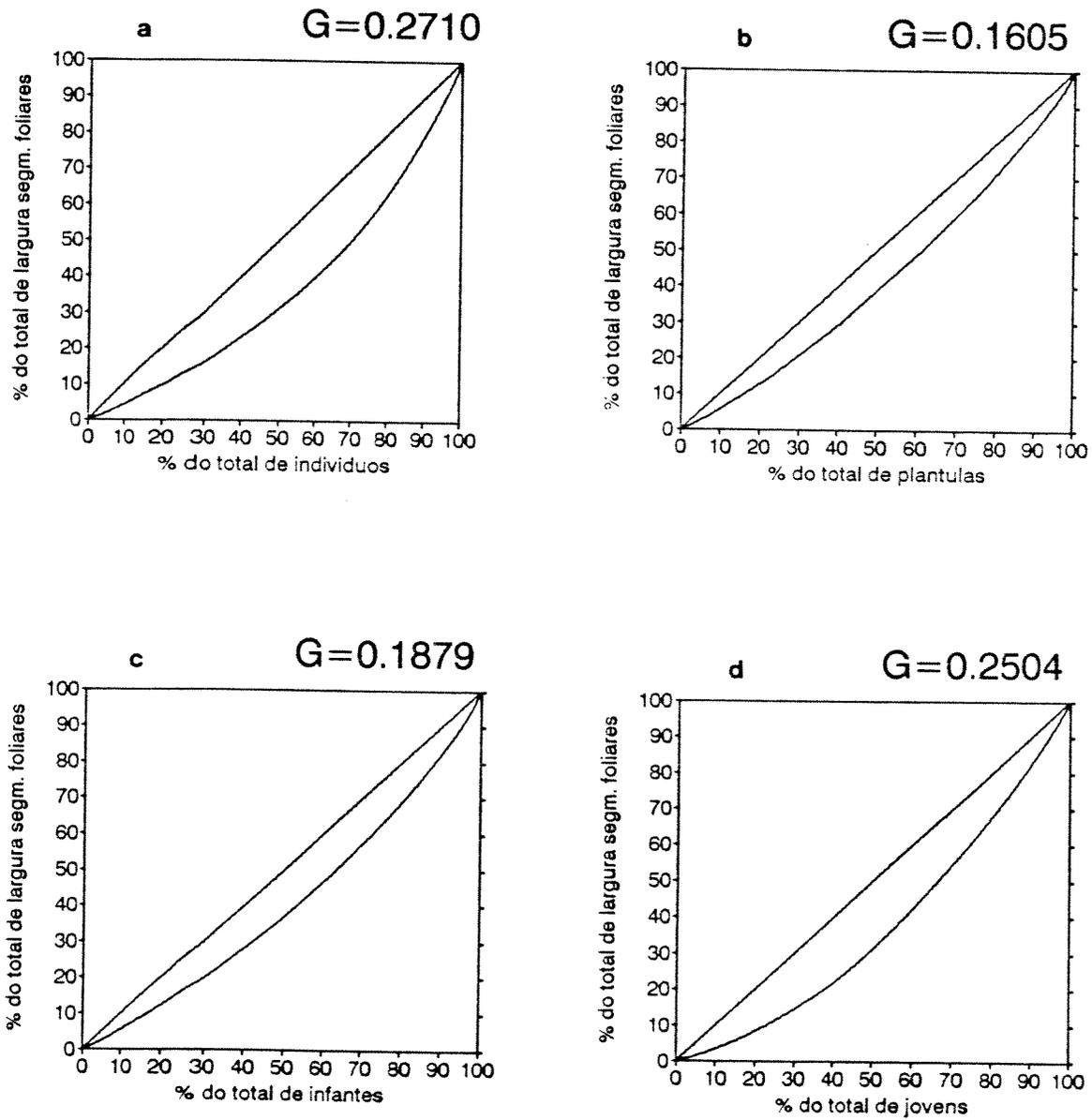


Figura 1.9 - Curva de Lorenz para a largura dos segmentos foliares: a) de toda a população de folhas; b) de plântulas; c) de infantes; d) de jovens de *Euterpe edulis* amostrada na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

DISCUSSÃO

Há estádios "naturais", enquanto outros são estabelecidos com alguma artificialidade. Neste estudo, plântula é um estádio "natural", pois tem estruturas exclusivamente embrionárias, com até 3 folhas palmadas. O limite de separação entre os estádios plântula e infante é o aparecimento da quarta folha em infantes, o eófilo (Silva 1992). Esta folha apresenta forma intermediária entre a palmada e a pinada, isto é, aparece uma raque muito curta (os segmentos foliares não se inserem mais num único ponto, mas ao longo de um curto segmento de reta). No entanto, as folhas mais velhas de um infante podem ser as mesmas três folhas primárias da plântula. Estas estavam presentes em grande parte dos infantes no momento da coleta dos dados. Este fato pode explicar parte da sobreposição das áreas foliares verificada entre plântulas e infantes (Fig. 1.5c).

Porém, não ocorreu sobreposição de características foliares entre infantes (folhas pinadas com até 18 segmentos) e jovens (folhas pinadas com 19 ou mais segmentos) e as figuras 1.5b e 1.5c mostram sobreposição parcial de área foliar de ambos os estádios. A sobreposição mostrada pela figura 1.5b indica que mesmo folhas de indivíduos no estádio jovem podem ter área menor que folhas de indivíduos no estádio de infante. A sobreposição mostrada na figura 1.5c indica que indivíduos jovens podem ter área foliar total menor que infantes. Embora o número de segmentos de folhas pinadas aumente ininterruptamente de infantes a jovens (Fig. 1.5a), a área foliar total da planta e a área de uma folha individual podem apresentar retrocessos de um estádio a outro. Tal retrocesso pode ocorrer por queda na taxa de produção de folhas (Capítulo 2) e conseqüente diminuição do número de folhas na planta; ou por pequeno crescimento de cada segmento; em suma, pela perda do vigor da planta, que depende de seu genótipo, estado fitossanitário e da favorabilidade do ecótopo (Braun-Blanquet 1979).

A aparente arbitrariedade do limite superior de infante e do limite inferior de jovens demonstra a dificuldade da determinação exata do ponto em que uma planta deixa de ser de um estágio e passa ao próximo. O processo ontogenético é contínuo e o estabelecimento de estádios é uma abordagem de classificação em unidades discretas. Índices quantitativos modificam-se ininterruptamente ao longo da ontogenia, formando um contínuo na população (Gatsuk *et al.* 1980).

Foi utilizada uma combinação de parâmetros simples, evidentes e facilmente mensuráveis no campo para distinguir os estádios iniciais de desenvolvimento de *Euterpe edulis*: número e forma de folhas e número de segmentos foliares. A área foliar foi utilizada como um parâmetro para permitir uma abordagem quanto à estrutura de tamanho.

Os estádios de infante e jovem apresentaram distribuições de áreas foliares bastante distintas. Como um dos fatores da equação de cálculo da área foliar é o número de segmentos foliares, poderia parecer que a área foliar dos dois estádios se distingue somente em função do número de segmentos foliares. No entanto, o comprimento e a largura dos segmentos foliares variam entre os estádios e, assim, folhas com menor número de segmentos mais longos e/ou mais largos podem ter área maior que folhas com maior número de segmentos mais curtos e/ou mais estreitos (Fig. 1.5c).

Os coeficientes de Gini para comprimento e a largura dos segmentos foliares tiveram pequena variação entre os dos três estádios ontogenéticos. Assim, a variável que deve estar contribuindo para a construção da hierarquia de área foliar total por planta é mesmo o número de segmentos foliares.

O aumento da razão comprimento : largura com o estágio ontogenético mostra que a alteração da área foliar ao longo da ontogenia parece ocorrer principalmente em função do aumento do comprimento do segmento foliar.

A área foliar por planta mostrou menor sobreposição do que a área foliar por folha entre diferentes estádios ontogenéticos (compare as figs. 1.5b e c). Isso sugere que a classificação em estádios ontogenéticos possa ser feita através da área foliar total da planta ao invés da área de folhas individuais. Mostra também que o número de folhas por planta é tão importante quanto o tamanho das folhas individuais.

As diferenças de tamanho entre plantas de uma população podem ser resultantes de diferenças em idade, fatores ambientais abióticos ou bióticos (como distância ao vizinho mais próximo ou efeito de herbívoros), desigualdades no peso das sementes, tempo de germinação e/ou taxa de crescimento determinados genética ou ambientalmente, ou ainda de heterogeneidade ambiental ou competição entre plantas da população (Solbrig & Solbrig 1984).

Plântulas apresentam exclusivamente folhas primárias, em número máximo de 3, todas palmadas. Assim, o número de segmentos foliares, o comprimento e largura de cada segmento, a área foliar por planta seriam os parâmetros cujas variações poderiam criar uma hierarquia de tamanho dentro do estágio de plântula. As plântulas apresentaram a menor hierarquia, em número de segmentos, comprimento e largura dos segmentos, assim como em área foliar total por planta.

No entanto, o coeficiente de Gini pode ser interpretado como indicativo da variação interindividual, mostrando que essa variação foi a menor nas plântulas. O coeficiente de variação do número de segmentos foliares de plântulas mostrou-se significativamente menor que os dos demais estádios, indicando também a grande homogeneidade desta variável neste estágio (Tabela 1.1). Isso era esperado, pois os primórdios das folhas primárias são formados no embrião e, embora cresçam através de divisões e expansões celulares (Tomlinson 1961), sua formação ocorre num meio (saco embrionário) muito menos variável que o microclima da mata. Apenas o crescimento das folhas primárias deve receber maior influência do

microssítio (*sensu* Harper *et al.* 1965). Porém, tal influência não deve ser grande, em face da relativa independência trófica da plântula que ainda tem reservas energéticas da semente (Belin-Depoux & Queiroz 1971).

Infantes apresentaram um valor do coeficiente de Gini para o número de segmentos foliares intermediário entre os de plântulas e jovens. Isso era esperado devido ao critério aqui adotado, em que o número de segmentos foliares dos infantes variou dentro de limites contingenciados entre o das plântulas (com sobreposição) e o dos jovens (sem sobreposição).

Jovens apresentaram o maior coeficiente de Gini para o número de segmentos foliares. Isso também já era esperado, já que o número de segmentos foliares de jovens apresentou a maior amplitude (de 19 a cerca de 100, enquanto o de infantes foi de 5 a 18 e o de plântulas de 4 a 8). O valor do coeficiente de Gini intermediário entre os valores de plântulas e jovens para todas as variáveis consideradas sugere a construção de uma hierarquia de tamanho.

A área foliar de infantes mostrou um coeficiente de Gini intermediário entre os calculados por estágio, indicando ser este o estágio com a hierarquia intermediária e também a máxima variação de área foliar entre os estádios estudados. O coeficiente de variação da área foliar de infantes mostrou-se intermediário entre os dos demais estádios ontogenéticos, corroborando a hipótese da construção de uma hierarquia ao longo dos estádios ontogenéticos.

A área foliar depende do número de segmentos, do comprimento e da largura de cada segmento. O número de segmentos foliares é definido quando da formação dos primórdios foliares pelo meristema apical (Belin-Depoux & Queiroz 1971). Este, no palmito, encontra-se muito bem protegido, envolvido pelas bainhas imbricadas e sobrepostas das folhas (Alves & Demattê 1987). Assim, quanto maior o número de folhas da planta mais protegido deve estar o meristema apical. O número de segmentos no primórdio foliar deve depender do vigor da

planta. Porém, o número de segmentos do primórdio foliar é formado num meio bem menos variável e exposto que o meio em que ocorre seu crescimento, a atmosfera da mata. O tamanho final de cada segmento depende de mitoses e expansões celulares, fatores regulados por fatores nutricionais (incluindo água) e morfogênicos (como hormônios, luz, temperatura e outros fatores) (Levin 1988). Assim, o tamanho final do segmento foliar deve ser bem mais influenciado pelo meio adjacente que o número de segmentos da folha. O maior tamanho dos segmentos foliares e, portanto, a maior área foliar seria conseguida através da favorabilidade do sítio e de uma história de vida sem intercorrências prejudiciais como herbivoria e/ou parasitismo.

Silva (1992) detectou uma forte mudança no padrão espacial de plântulas (aleatório) para o de indivíduos do estágio subsequente, que apresentaram padrão agregado, na mesma população estudada aqui. A agregação ocorreu em parcelas cujo solo apresentava maior teor hídrico. Trabalhando na mesma população, Alves (1994) mostrou que o padrão espacial de indivíduos imediatamente pré-adultos em relação ao de adultos (reprodutivos) é muito pouco dependente das relações de distância à vizinhança, corroborando o papel da favorabilidade ambiental no crescimento das palmeiras.

O coeficiente de Gini para área foliar de jovens foi o de maior valor. A hierarquia máxima da área foliar no estágio de jovem poderia ser interpretada como decorrente de uma seleção no estágio anterior (de infante) - apenas os indivíduos com maior área foliar teriam sobrevivido- e desta seleção continuar de maneira ainda mais intensa no estágio de jovens.

Os valores do coeficiente de variação estão diretamente relacionados aos valores do coeficiente de Gini (Tabela 1.1). Neste estudo, ambas as variáveis (número de segmentos e área foliar) apresentaram uma distribuição lognormal. Na distribuição lognormal os coeficientes de Gini e de variação são positivamente

correlacionados. Ambos os coeficientes são medidas de relativa precisão, embora o coeficiente de variação seja mais sensível à cauda direita da distribuição de tamanho (curva normal) e o coeficiente de Gini seja mais robusto (Bendel *et al.* 1989).

A variação do número de segmentos foliares foi sempre menor do que a da área foliar, tanto no coeficiente de variação como no coeficiente de Gini. Isso pode ser devido à menor variação interindividual do número de segmentos e/ou ao seu contingenciamento entre limites arbitrários. Além disso, a área foliar não depende apenas do número de segmentos, mas em seu cálculo está também incluída a variação do tamanho dos segmentos, conseqüentemente aumentando sua variação.

As diferenças biométricas de características morfológicas, como, por exemplo, área foliar, podem proporcionar indícios de modificações na intensidade de processos de crescimento e fornecer estimativas indiretas de processos fisiológicos, como fotossíntese e respiração (Gatsuk *et al.* 1980). Assim, a hierarquia de tamanho das áreas foliares para a população de *Euterpe edulis* estudada parece refletir condições diferenciais quanto à quantidade de matéria-prima disponível para investimento pela planta em novos tecidos fotossintetizantes (Capítulo 2). No estágio de infante ocorre a metamorfose (Hallé *et al.* 1978) do modelo de crescimento da plântula para o adulto. Ocorrem também a máxima variação de área foliar, embora o número de segmentos tenha sido arbitrariamente contingenciado devido aos critérios adotados *a priori* para caracterizar o estágio de infante.

Nota-se um aumento da hierarquia na população, ocorrendo a construção de uma hierarquia ao longo da ontogenia. A grande hierarquia nos infantes implica em haver naquele estágio da população poucos indivíduos grandes dominantes e muitos indivíduos pequenos subordinados. O capítulo 2 mostra que o tamanho do indivíduo é muito importante e tem relação direta com sua sobrevivência e ulterior

crescimento. Assim, o estágio de infante em *Euterpe edulis* Mart. representa uma fase crítica na história de vida da planta, em que o ambiente onde está o indivíduo parece ter grande importância, principalmente em relação à herbivoria, e em que se acentuam as diferenças de tamanho.

Capítulo 2 - Demografia foliar dos estádios ontogenéticos iniciais do palmitreiro *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)

RESUMO

As folhas de 202 plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. classificadas em estádios ontogenéticos (plântulas, infantes e jovens) foram estudadas de dezembro de 1990 a dezembro de 1993 em área brejosa de um fragmento florestal em Campinas (22°49' 45" S, 47°06' 33" W, 575 a 585m a.s.l.), sudeste do Brasil. Há o surgimento de uma nova folha por vez, cada folha iniciando sua expansão após a expansão completa da folha anterior. Jovens apresentaram a maior área foliar, seguidos por infantes e plântulas. A taxa de produção de folhas não variou com o estágio ontogenético da planta. A lâmina foliar cresce linearmente enquanto fechada, já o pecíolo cresce logaritmicamente apenas após a expansão da lâmina foliar. O crescimento de folhas durou de 2 a 11 meses para completar-se, sendo sua longevidade de dois anos ou mais. Danos por herbivoria ocorreram em 40 % de todas as folhas e foram causadas por vários agentes: cortadores (13.3 %), sugadores (8.9 %), mastigadores (5.3 %), minadores (2.7 %) ou múltiplos agentes (9.8 %). Plântulas apresentaram a maior taxa de mortalidade (26.5 %), em função de herbívoros (14.3%) e causas desconhecidas (12.2%). A maior parte das folhas que sofreram herbivoria perdeu de 0 a 10 % da área foliar total. Infantes sofreram os maiores danos por herbívoros e uma mortalidade de 16.7 %. Jovens sofreram a menor taxa de herbivoria e nenhum indivíduo morreu. A área foliar e as taxas de crescimento e de sobrevivência foram diretamente relacionadas ao estágio de tamanho do indivíduo. A planta deve atingir uma área foliar crítica mínima durante o estágio de infante para sobreviver e crescer, pois quanto maior a superfície fotossintetizante maior o investimento no crescimento de novas folhas. O pecíolo pode estar simulando o papel de um ramo com um custo menor, definindo um domínio ao redor da estipe, colocando a lâmina foliar numa posição favorável e substituindo o crescimento da estipe em altura por um determinado tempo. O crescimento da estipe seria realizado somente após a produção de uma quantidade mínima de fotossintatos pela lâmina foliar por um tempo crítico. A produção da folha apresenta custo elevado e sua manutenção é importante para a sobrevivência da planta.

Palavras-chave: Arecaceae, crescimento, ecologia foliar, *Euterpe edulis*, floresta semidecídua, herbivoria, produção de folhas, sudeste do Brasil.

ABSTRACT

The leaves of 202 young plants of *Euterpe edulis* Mart. classified in stages (seedling, infant, juvenile) were studied from December 1990 to December 1993 in a swampy area in a forest fragment in Campinas (22°49' 45" S, 47°06' 33" W, 575 to 585m a.s.l.), southeastern Brazil. Leaves are produced one at time, each leaf beginning its expansion only after the complete expansion of the preceding one. The juvenile stage showed the greatest leaf area, followed by infant and seedling stages. Leaf production rate did not vary between stages. The lamina grows linearly while closed, but the petiole grows logarithmically only after the lamina has opened. The leaf grows during 2 to 11 months and has a lifespan of at least two years. Damage by herbivory was present in 40 % of all leaves, and was caused by various agents: cutters (13.3 %), suckers (8.9 %), chewers (5.3 %), minners (2.7 %) or multiple agents (9.8 %). Seedlings had the highest mortality rate (26.5 %) due to herbivores (14.3 %) and unknown causes (12.2 %). The majority of leaves damaged by herbivores lost 0 to 10 % of their total leaf area. Infants suffered the highest damage by herbivores, but only 16.7 % died. Juveniles suffered no mortality and the smallest herbivore attack. Leaf area and the rates of growth and survival were directly related to the size stage of the individual plant. The plant should attain a minimum critical leaf area during the infant stage in order to survive and grow further, so that the greater the photosynthetic surface the greater the investment in new leaves. The petiole may simulate the role of a branch in a much cheaper way, thus defining a domain around the stipe, positioning the lamina at a favorable place, and substituting for the stipe growth in height for a time. The stipe growth would be done only after the leaf lamina yields a critical amount of photosynthates over a minimum critical time. The leaf is expensive to produce and its maintenance is important for plant survival.

Key Words : *Arecaceae*, *Euterpe edulis*, *herbivory*, *leaf ecology*, *leaf production*, *leaf growth*, *semideciduous forest*, *southeastern Brazil*.

INTRODUÇÃO

Estudos em demografia de plantas têm aumentado consideravelmente nosso conhecimento a respeito da dinâmica populacional de diversas espécies (Harper & White 1974). No entanto, permanece ainda uma lacuna a respeito da relação entre características específicas das plantas e modificações na estrutura populacional de plantas (Jurik & Pleasants 1990). Como árvores sobrevivem ao estágio de plântulas e crescem até sua maturidade é um problema crítico (Kohyama & Hotta 1990).

O crescimento de uma planta é determinado em parte pela dinâmica e longevidade de suas folhas (Givnish 1984). Sendo as folhas os órgãos de assimilação de carbono na maioria das plantas (Chabot & Hicks 1982), conceitos como índice de área foliar e taxa de assimilação fotossintética líquida têm auxiliado para o entendimento de como uma superfície fotossintética contribui para a taxa de crescimento das plantas (Harper 1989). Apesar da importância das folhas, só recentemente foram efetuados estudos da dinâmica populacional de folhas (Costa & Seeliger 1988a, 1988b, Costa *et al.* 1991).

A herbivoria é considerada um importante fator seletivo para a evolução das plantas (Marquis 1987). Variações intraespecíficas no nível de herbivoria afetam o sucesso individual das plantas. Entretanto, este grau de variação entre indivíduos de populações naturais não é bem documentado (Coley 1983).

Euterpe edulis Mart. é uma palmeira comum em florestas úmidas e sazonais no sudeste do Brasil (Uhl & Dransfield 1987). Esta é uma das principais espécies produtoras do palmito utilizado comercialmente no Brasil. Como as palmeiras são sempre sacrificadas para a remoção do palmito, populações naturais vêm sendo drasticamente reduzidas (Hodge 1965; Johnson 1982; Silva 1992). Os principais problemas nas plantações de palmito são o crescimento lento e a alta

mortalidade de plântulas, tanto no campo quanto em casa de vegetação (Bovi *et al.* 1987a)

Esta pesquisa propõe algumas questões para *E. edulis*: Como cresce a folha? Quais são as taxas de crescimento em diferentes estádios? Existem diferenças nas taxas de crescimento ao longo do desenvolvimento das folhas? Qual a área foliar perdida para herbivoria? A herbivoria afeta a sobrevivência individual?

MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa foi realizada numa área brejosa da Reserva de Santa Genebra, município de Campinas (22°49' 45" S, 47°06' 33" W, 575-585 m de altitude), estado de São Paulo (Fig. 1.1). *Euterpe edulis* é uma das mais abundantes espécies da região brejosa da Reserva de Santa Genebra (Morellato 1991), apresentando uma densidade de 249 indivíduos adultos/ha na área de estudo (Alves 1994). A área de estudo encontra-se descrita no Capítulo 1, assim como o diagrama climático da região.

Silva (1992) sorteou aleatoriamente e numerou todos os indivíduos de *E. edulis* em 100 parcelas aleatórias de 25 m² dentro de uma área de 1 ha (Fig. 1.1).

Para parte deste estudo foram sorteadas aleatoriamente 112 plantas em estádios iniciais de desenvolvimento dentre as inicialmente numeradas por Silva (1992). Quinzenalmente foram coletados dados relativos à herbivoria, sobrevivência e mortalidade de folhas e de indivíduos, de agosto a dezembro de 1991.

A taxa de produção de folhas, o comprimento e o crescimento de folhas e pecíolos foram medidos para folhas produzidas por outras 90 plantas, sorteadas na

mesma área de estudo. As observações foram realizadas mensalmente entre dezembro de 1992 e dezembro de 1993.

O intervalo de tempo entre a produção de uma folha e outra foi estimado em meses. As diferenças entre as médias das medidas foram testadas através de análise de variância (ANOVA) e teste de Tukey (Zar 1984).

A primeira medição do comprimento da folha era tomada sempre que a folha emergia (tempo 0 para o crescimento foliar) como uma estrutura pequena, fechada, semelhante a uma flecha, no centro da copa da planta. A primeira medição do comprimento do pecíolo foi tomada logo que fosse possível distingui-lo da lâmina foliar, geralmente depois de a folha já ter se expandido (tempo 0 para o crescimento do pecíolo). Cada folha foi marcada assim que fosse possível distinguir o pecíolo (para evitar danificar a lâmina foliar em crescimento) e monitorada até o fim do período de estudo. Assim, cada folha foi monitorada por diferentes períodos de tempo, dependendo da época em que cada folha emergiu.

As taxas de crescimento médias por estágio (ΔC_e) para cada intervalo de tempo foram calculadas pela fórmula (Zar 1984):

$$\Delta C_e = \sum_{i=1}^N [30 (C_{t+1} - C_t) / \Delta t] \cdot N^{-1} \quad (2.1) \quad \text{onde:}$$

C_{t+1} é o comprimento da folha (ou do pecíolo) no tempo $t+1$,

C_t é o comprimento da folha (ou do pecíolo) no tempo t ,

i é o número da folha,

Δt é o intervalo de tempo entre cada par consecutivo de medições
(variou de 26 a 34 dias),

N é o número de folhas incluídas em cada medição,

t é o tempo em meses e variou de 1 a 12.

O N mínimo utilizado para o cálculo de ΔC_e em cada medição foi 4. O teste de análise de variância por postos de Kruskal-Wallis foi usado para avaliar as

diferenças de crescimento entre as medições em função da heterocedasticidade dos dados (Zar 1984).

Os indivíduos foram classificados em estádios ontogenéticos de acordo com características morfológicas, como área foliar (Gatsuk *et al.* 1980). Três estádios ontogenéticos foram estabelecidos para *Euterpe edulis*: plântulas, infantes e jovens (Capítulo 1). Plântulas são indivíduos com estruturas embrionárias, incluindo até 3 folhas primárias palmadas (Silva 1992). Infantes são indivíduos que já produziram a quarta folha e cujas folhas pinadas apresentam até 18 segmentos foliares. Jovens têm folhas com 19 ou mais segmentos foliares, com altura mínima de 17 cm e diâmetro máximo de caule ao nível do solo de 52 mm (Silva 1992).

Uma fórmula simples (Ross 1981) foi utilizada para a estimativa da área foliar (A) de maneira não destrutiva (Norman & Campbell 1989):

$$A = K (C . L . N) \quad (2.2) \quad \text{onde,}$$

K é um coeficiente determinado pela forma da folha (cerca de 2/3 para a maioria das plantas)

C é o comprimento médio do segmento foliar,

L é a largura média do segmento foliar,

N é o número de segmentos foliares.

As relações entre o crescimento da flecha e a área foliar e entre o crescimento do pecíolo e a área foliar foram analisadas através de regressão linear de quadrados mínimos pelo programa estatístico e gráfico SYSTAT (Wilkinson 1990).

As folhas foram classificadas em: a) sem herbivoria, b) com danos causados por um único tipo de herbívoro, c) com danos causados por mais de um tipo de herbívoro. Os agentes herbívoros foram classificados, de acordo com o padrão de danos deixados nas folhas, em: sugadores (áreas necrosadas no limbo de uma folha viva), mastigadores (áreas ausentes da lâmina foliar), cortadores (pecíolo cortado,

folha intacta sempre encontrada ao lado do caule da planta "vítima") e minadores (trilhas internas no mesofilo da folha). Folhas com mais de um agente herbívoro não tiveram seus agentes identificados. As folhas tiveram a percentagem de área foliar perdida por herbivoria estimada em 6 classes: 0 a 1 %, 1 a 10 %, 10 a 25 %, 25 a 50 %, 50 a 75 % e 75 a 100 % (Morrow 1984).

RESULTADOS

Crescimento foliar

As folhas são produzidas uma por uma, sendo que cada folha só inicia sua expansão após a completa expansão da folha precedente (Fig. 1.1).

Um total de 165 folhas foram produzidas pelas 90 plantas estudadas no período de 12 meses (Dezembro/ 1992 a Novembro/ 1993). A taxa de produção de folhas não apresentou diferenças significativas entre os estádios ontogenéticos (Teste de Tukey, $P < 0.05$) (Fig 2.1).

Os jovens apresentaram as maiores áreas foliares, seguidos por infantes e plântulas (Tabela 1.1). As folhas de plântulas e infantes formaram um grupo semelhante, aparentemente distinto das folhas dos jovens.

O aparecimento, crescimento e abertura da folha foram os processos envolvidos em seu desenvolvimento. Após a emergência da folha não há crescimento da lâmina foliar (Fig. 2.2). As plântulas levaram de 2 a 5 meses para desenvolver completamente suas folhas; infantes levaram de 2 a 9 meses, enquanto jovens levaram de 2 a 11 meses. O tempo necessário para o desenvolvimento completo das folhas foi dependente do estágio da planta. A área foliar explica uma grande proporção da variação da taxa de crescimento da flecha (Fig. 2.3).

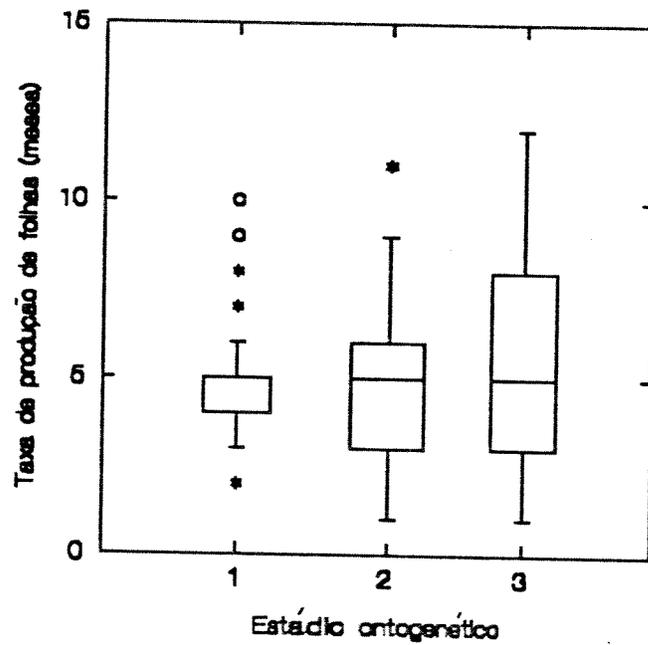


Figura 2.1 - "Box-plot" da taxa de produção de folhas (meses) por planta em cada estágio ontogenético: 1) Plântulas (N = 53), 2) Infantes (N = 58), 3=Jovens (N = 54). A mediana da taxa de produção de folhas em plântulas não foi representada por corresponder ao limite superior do retângulo.

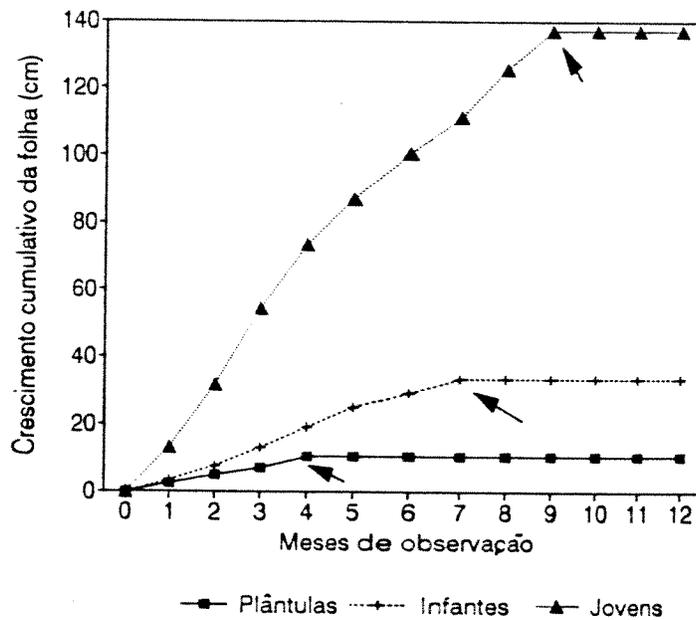


Figura 2.2 -. Crescimento médio cumulativo por medição em folhas fechadas. O intervalo entre cada par de medições consecutivas foi de 30 dias. As setas indicam a emergência das folhas.

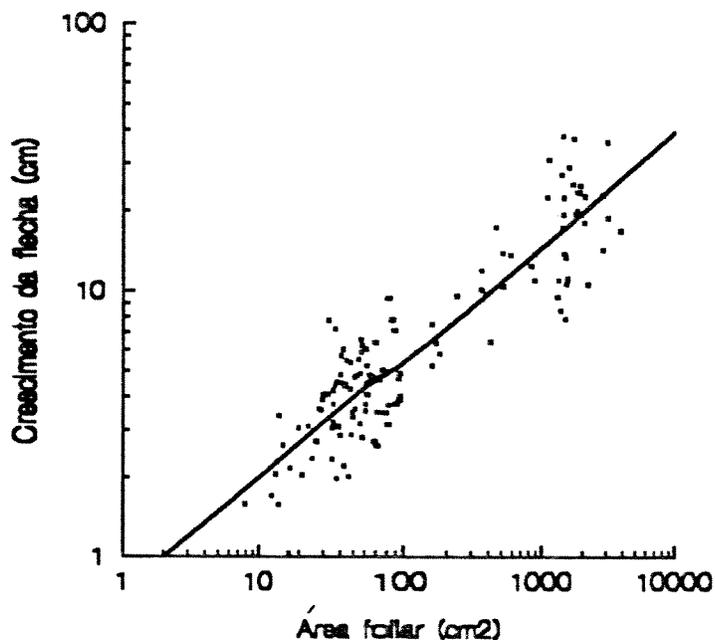


Figura 2.3 - Regressão entre o crescimento da flecha (cm / mês) e a área foliar (cm²). Os parâmetros da equação são: $\log CF = 0.432 \log AF - 0.130$, $R^2 = 0.818$, $P < 0.001$. $N = 133$.

A taxa média mensal de crescimento não variou entre medições seguidas no estágio plântula (teste Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 2.53$, $P = 0.77$, NS). Para os estádios infante ($\chi^2 = 20.72$, $P < 0.01$) e jovem ($\chi^2 = 36.26$, $P < 0.001$) houve diferenças significativas entre os períodos de medições. As folhas fechadas de infantes mostraram uma taxa de crescimento crescente da primeira à quinta medições (primeiros 150 dias), e decrescente nas próximas duas medições (últimos 60 dias). No estágio jovem, as taxas de crescimento da 2^a à 4^a medições (30 a 120 dias) foram cerca de 50% maiores que as taxas nas demais medições, todas semelhantes (Tabela 2.1).

O crescimento médio das folhas variou de acordo com o estágio ontogenético para todos os dados (teste Kruskal-Wallis, $\chi^2= 321.416$, $P<0.001$), e para cada medição separadamente ($\chi^2 =67.47, 97.85, 65.02, 42.05, 14.46$ e 9.99 , respectivamente da 1ª à 6ª medições, $P<0.001$). A diferença entre os estádios diminuiu à medida que aumenta o número das medições, sugerindo que o maior investimento em construção nos estádios mais "velhos" foi no início do crescimento da folha.

Tabela 2.1 - Taxa de crescimento médio mensal (cm) de folhas fechadas \pm desvio padrão (D. P.) e número de folhas (N) amostradas para os três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). O intervalo entre duas medições consecutivas é de 30 dias. Valores ausentes indicam $N < 4$, insuficiente para análise.

Ordem da Medição	PLÂNTULAS			INFANTES			JOVENS		
	Média	D.P.	N	Média	D.P.	N	Média	D.P.	N
1	2.3	± 1.0	12	3.4	± 2.1	83	13.2	± 8.8	46
2	2.5	± 1.4	21	4.1	± 2.8	83	18.7	± 10.6	56
3	2.2	± 1.7	9	5.8	± 5.4	61	22.7	± 15.8	46
4	3.4	± 2.7	5	5.9	± 4.2	39	18.9	± 11.2	35
5	-	-	-	5.8	± 3.3	18	13.5	± 8.2	23
6	-	-	-	4.3	± 2.8	6	13.7	± 11.1	19
7	-	-	-	4.2	± 3.1	4	10.9	± 3.9	14
8	-	-	-	-	-	-	14.3	± 9.2	9
9	-	-	-	-	-	-	11.4	± 9.4	5
Média total	2.5	± 1.5	50	4.6	± 3.7	297	16.7	± 11.6	258

Crescimento do pecíolo

Uma vez aberta, a lâmina foliar não altera seu comprimento. Conseqüentemente não altera a área foliar calculada pela equação (2), exceto por perdas devido à herbivoria (Fig. 2.2), e somente o pecíolo cresce (Fig. 2.4). Houve diferenças significativas na taxa média mensal de crescimento entre medições para todos os estádios: plântulas (teste Kruskal-Wallis, $\chi^2= 262.26$, $P<0.001$), infantes ($\chi^2=301.94$, $P<0.001$) e jovens ($\chi^2=274.72$, $P<0.001$).

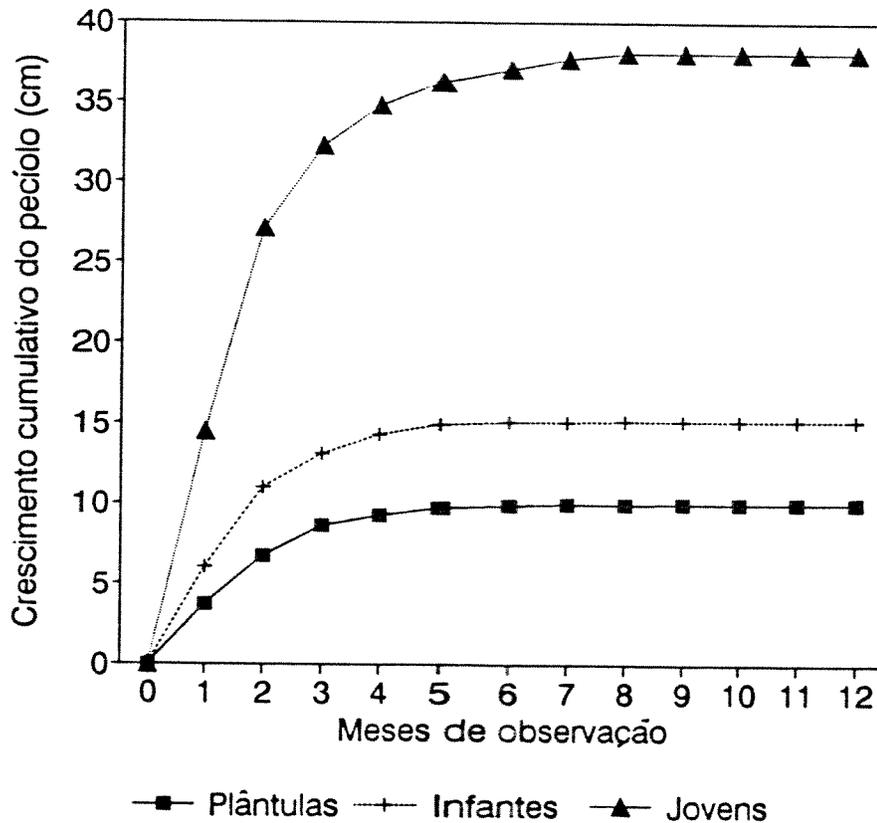


Figura 2.4 - Crescimento médio cumulativo por medição nos pecíolos. O intervalo entre cada par de medições consecutivas foi de 30 dias. Os dados foram coletados após a emergência das folhas.

O crescimento médio de pecíolos variou entre estádios ontogenéticos somente nas 3 primeiras medições ($\chi^2 = 48.19, 69.14$ e 11.56 , respectivamente da 1ª à 3ª medições, $P < 0.005$). O crescimento do pecíolo diminuiu em todos os estádios ao longo das medições (Fig. 2.4, Tabela 2.2). A queda drástica nas taxas de crescimento do pecíolo da 2ª para a 5ª medições (60 a 150 dias) provavelmente indica que o intervalo de tempo para as medições do pecíolo talvez precisasse ser um pouco menor. O crescimento do pecíolo mostrou-se mais rápido que o da lâmina foliar, ou seja, a inclinação da curva de crescimento do pecíolo é menos duradoura, proporcionalmente à curva de crescimento da flecha.

Tabela 2.2 - Taxa de crescimento médio mensal (cm) de pecíolos \pm desvio padrão (D. P.) e número de folhas (N) amostradas para os três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. (Campinas, SP). O intervalo entre duas medições consecutivas é de 30 dias.

Ordem da Medição	PLÂNTULAS			INFANTES			JOVENS		
	Média	D.P.	N	Média	D.P.	N	Média	D.P.	N
1	3.7	± 2.3	31	6.1	± 4.6	48	14.4	± 8.7	48
2	3.1	± 1.8	39	4.9	± 2.8	58	12.7	± 7.4	55
3	1.8	± 1.7	36	2.1	± 1.8	51	5.2	± 4.6	46
4	0.7	± 0.8	36	1.2	± 1.4	43	2.5	± 4.7	40
5	0.4	± 0.7	36	0.6	± 0.9	40	1.4	± 2.9	36
6	0.2	± 0.4	35	0.2	± 0.3	38	0.8	± 1.9	35
7	0.1	± 0.2	34	0.0	± 0.1	34	0.7	± 1.6	31
8	0.1	± 0.2	30	0.1	± 0.3	31	0.4	± 0.9	30
9	0.0	± 0.2	30	0.0	± 0.0	25	0.0	± 0.0	25
10	0.0	± 0.0	27	0.0	± 0.0	20	0.0	± 0.0	22
11	0.0	± 0.0	23	0.0	± 0.0	15	0.0	± 0.0	19
12	0.0	± 0.0	11	0.0	± 0.0	9	0.0	± 0.0	15
Média total	1.0	± 1.7	368	1.9	± 3.0	413	4.6	± 7.2	397

Plântulas levaram de 2 a 9 meses para completar o crescimento do pecíolo, enquanto infantes e jovens levaram de 2 a 8 meses. A área foliar explica uma grande proporção da variação da taxa de crescimento do pecíolo (Fig. 2.5).

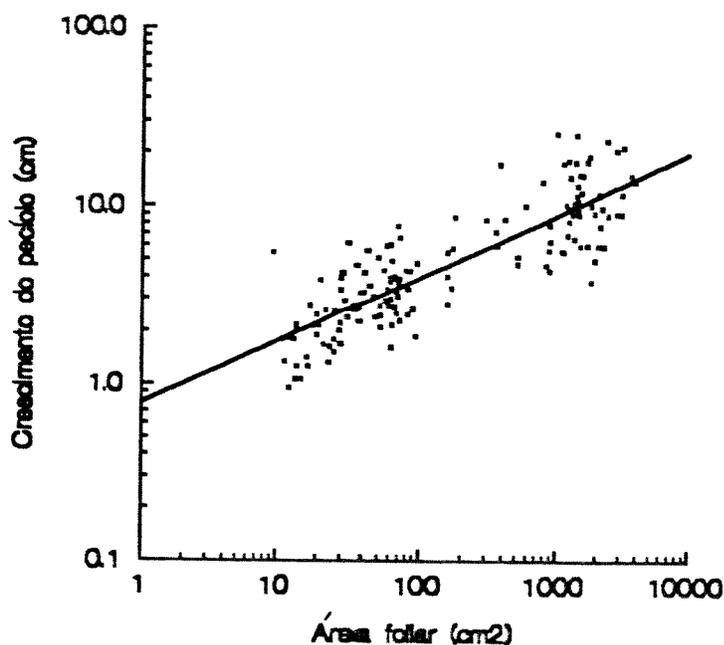


Figura 2.5 - Regressão entre o crescimento do pecíolo (cm / mês) e a área foliar (cm²). Os parâmetros da equação são: $\log CP = 0.352 \log AF - 0.106$, $R^2 = 0.707$, $P < 0.001$. $N = 151$.

Herbivoria

Quarenta por cento de todas as folhas mostraram algum grau de herbivoria. Cortadores foram os agentes mais frequentes (13.3%), seguidos por sugadores (8.9%), mastigadores (5.3%) e minadores (2.7%). O padrão causado por uma mistura de herbívoros danificou 9.8% das folhas amostradas.

Os padrões de herbivoria variaram entre estádios: infantes sofreram o maior grau de herbivoria, seguidos por jovens e plântulas. Os agentes herbívoros também foram diferentes entre os estádios: plântulas sofreram maior ataque de sugadores e cortadores; infantes sofreram maior ataque de vários agentes, enquanto jovens sofreram principalmente o ataque de sugadores (Tabela 2.3).

Tabela 2.3 - Porcentagem de folhas com sinais de herbivoria por diferentes agentes herbívoros nos três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Dados coletados de agosto a dezembro de 1991. N = Número de folhas estudadas.

Estádio Ontogenético	Agente Herbívoro					Total	N
	Sug.	Mast.	Cort.	Min.	Vários*		
Plântulas	8.1	2.0	8.1	-	4.1	22.3	53
Infantes	7.1	9.5	4.8	7.1	16.7	45.2	51
Jovens	14.3	4.8	-	-	9.5	28.6	27
Total	8.9	5.3	13.3	2.7	9.8	40.0	131

Sug. = Sugadores, Mast. = Mastigadores, Cort. = Cortadores, Min. = Minadores

* Mais de um agente herbívoro.

A área foliar perdida por herbivoria não variou significativamente entre os três estádios ontogenéticos ($\chi^2 = 10.466$, graus de liberdade = 8, $P = 0.2338$) (Fig. 2.6). Em todos os estádios ontogenéticos, a maior parte das plantas perdeu pequenas áreas foliares (principalmente nas classes de 0 a 1 % e 1 a 10% da área foliar total).

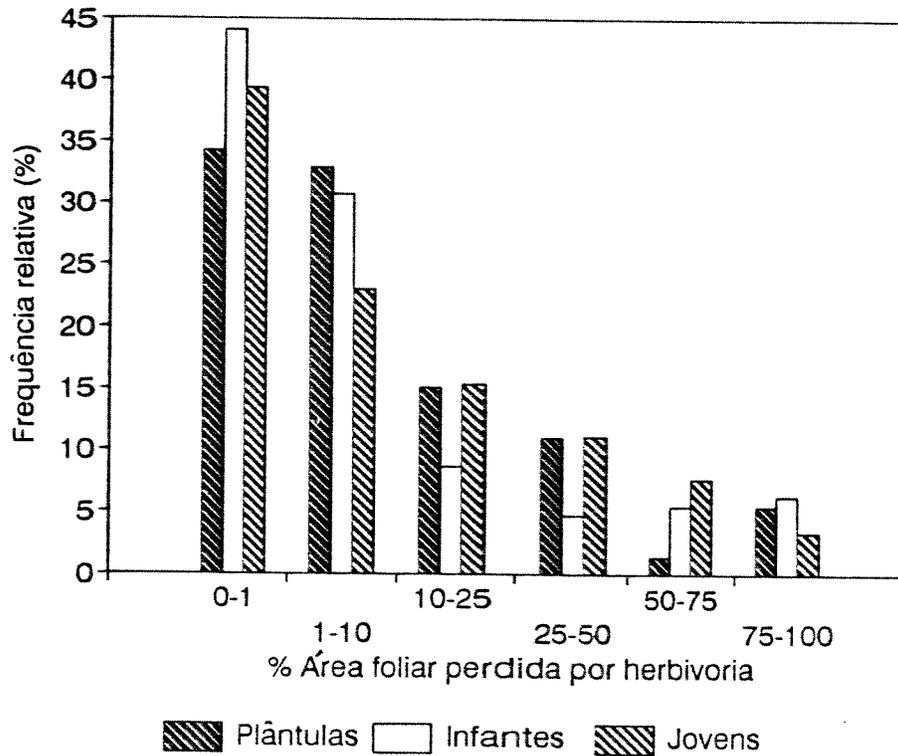


Figura 2.6 - Frequência absoluta de indivíduos em diversas classes de herbivoria, nos três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na Reserva Municipal Santa Genebra (Campinas, SP).

Longevidade foliar e Mortalidade

A maior longevidade de folha observada foi de 26 meses.

A incidência de mortalidade foi de 17.9% do número total de folhas na população. Vinte e cinco por cento das folhas que sofreram mortalidade já tinham sofrido algum grau de dano por agentes herbívoros. O principal fator de mortalidade detectado foram os cortadores (Homoptera:Membracidae), que causaram necrose no pecíolo e o destacamento da folha da planta, apesar de deixarem a lâmina foliar intacta. O segundo fator de mortalidade não foi identificado, tendo sido responsável pela perda de 8.9 % das folhas marcadas.

As folhas de plântulas sofreram as maiores taxas de mortalidade, primeiramente em função dos cortadores e secundariamente pelo desaparecimento de plantas (Tabela 2.4). As folhas de infantes foram mortas principalmente por fatores desconhecidos e secundariamente por cortadores. As folhas dos jovens morreram somente devido a senescência, já que nenhum fator externo de mortalidade foi observado.

Mamíferos herbívoros de grande porte como catetos, antas, veados, ou mesmo cotias, que poderiam potencialmente comer plântulas, estão ausentes da Reserva de Santa Genebra (Chiarello & Galetti 1994). No entanto, os pequenos roedores (como, por exemplo, *Rattus* sp.) são possíveis predadores de sementes e plântulas, já tendo sido vistos na área de estudo (M. L. A. Bovi, comunicação pessoal).

Tabela 2.4 - Fatores de mortalidade foliar (%) nos três estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* Mart. na mata alagada da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP).

Estádio Ontogenético	Fatores de Mortalidade Foliar		Total	N
	Cortadores	Desconhecido		
Plântulas	14.3	12.2	26.5	53
Infantes	4.8	11.9	16.7	51
Jovens	0.0	0.0	0.0	27
Total	8.9	8.9	17.8	131

DISCUSSÃO

A longevidade máxima da folha classifica as folhas de *Euterpe edulis* como de longa permanência (Chabot & Hicks 1982, Lowman 1992).

A taxa de produção de folhas não é dependente do estágio da planta (nos estádios iniciais de desenvolvimento abordados neste estudo), refutando a hipótese de que quanto maior a superfície fotossintética (matéria-prima) maior a taxa de produção de novas folhas (Piñero *et al.* 1984).

A área foliar média foi maior nos estádios posteriores (Tabela 1.1) e, apesar da taxa média de crescimento ter sido maior nestes estádios, as folhas com maior área foliar levaram mais tempo para serem construídas do que as menores (Tabela 2.1 e diferentes inclinações das curvas na Fig. 2.2). A relação positiva entre a área foliar média (Tabela 1.1) e a taxa média de crescimento (Tabela 2.1) sugere que quanto maior a superfície fotossintética maior a energia potencial disponível na planta para ser alocada em construção e crescimento de novas folhas. Portanto, a obtenção de uma área fotossintética crítica mínima pode ser considerada necessária para o crescimento da planta no futuro. Essa área fotossintética crítica seria atingida no estágio de infante, implicando no recrutamento para o estágio de jovem. O capítulo 1 mostra que o estágio de infante apresentou uma assimetria intermediária na distribuição da área foliar entre os indivíduos, indicando a construção de uma hierarquia, sendo este estágio uma fase crítica para a sobrevivência e crescimento ulterior da planta.

O crescimento caulinar em altura é lento (Tomlinson 1961) e ocorre pela produção contínua de folhas a partir de um único meristema apical (Van Valen 1975, De Steven 1989). As bainhas foliares desempenham importante papel de proteção ao meristema apical e o crescimento do pecíolo é a única maneira de a

área fotossintética afastar-se mais rapidamente do solo, talvez à procura de maior quantidade e de melhor qualidade de luz.

O investimento inicial na construção da folha é feito com o máximo de proteção, já que a folha cresce fechada. O período de expansão é o estágio mais vulnerável na vida da folha (Aide 1993) . Após a construção e emergência da folha, o investimento passa a ser feito no posicionamento da lâmina no ambiente através do crescimento do pecíolo. O crescimento peciolar de folhas com pecíolos longos em árvores sem ramificação pode simular o crescimento de galhos (Givnish 1984). Como consequência, pode ocorrer o posicionamento do tecido fotossintetizante de maneira a aumentar o ganho fotossintético líquido. A exploração de manchas de luz vindas dos estratos superiores da vegetação é crítica para o crescimento e sobrevivência da planta (Campbell *et al.* 1992) e influência no desenvolvimento de palmeiras arborescentes (Kahn 1986).

O crescimento do pecíolo também pode ser um modo mais barato de crescer em altura, provocando um "pseudocrescimento". Para crescer, a árvore ou palmeira precisa da abertura de um espaço, que pode ser visualizado como um cilindro. Este cilindro representa um espaço livre, cujas dimensões críticas (para permitir crescimento) mudam conforme o estágio ontogenético da planta, devendo ser maior quanto mais avançado o estágio. Isto significa que, em cada estágio, a planta pode morrer, estacionar ou progredir, dependendo das condições ambientais. Assim, se uma planta investisse desde o começo em um "crescimento verdadeiro", dispenderia uma grande quantidade de energia, mas não haveria certeza de que as condições do cilindro seriam suficientes para sua manutenção e/ou crescimento.

As plantas apresentam vários paralelos com uma empresa de negócios (Bloom *et al.* 1985). O crescimento do pecíolo pode ser uma maneira mais barata de atingir maiores quantidades de luz. O investimento no crescimento da estipe

dispenderia uma grande quantidade de energia, sem nenhuma garantia sobre a suficiência das condições de crescimento - a planta arriscaria seu estoque energético num processo cujo retorno energético seria incerto. O crescimento do pecíolo seria menos arriscado. A folha funcionaria assim como uma espécie de sonda, um sensor, cujo retorno energético indicaria à planta se há condições de crescimento naquele cilindro. Se as condições forem favoráveis, a planta poderia então investir - e não arriscar- parte de seu estoque energético no crescimento da estipe. Se não houver condições ambientais favoráveis ao crescimento no cilindro, a planta terá perdido pouco, podendo compensar o custo de produção da folha mantendo-a por um longo tempo (Givnish 1984). Boas condições de crescimento no cilindro podem não ser permanentes, por exemplo um buraco no dossel, aberto por queda de galho, e fechado pouco depois por crescimento de ramos ou trepadeiras. Isto significa que a resposta de crescimento verdadeiro da planta não pode ser imediata - a folha deve apresentar um bom ganho fotossintético por um tempo crítico, a partir do qual a resposta de crescimento ocorre. Esse processo é análogo ao da germinação de certas sementes (Vásquez-Yanes & Orozco-Segovia 1987).

A relação positiva entre o crescimento do pecíolo e a área foliar sugere que quanto mais avançada estiver a planta em sua ontogenia, mais rapidamente o pecíolo poderá situar a lâmina em uma posição superior do cilindro imaginário.

A mortalidade mostrou-se dependente do estágio da planta, sendo maior em plantas mais jovens. Um padrão semelhante foi observado em outra espécie de palmeira, *Chamaedora tepejilote* (Oyama 1990).

Os pequenos riachos da área brejosa às vezes aumentam o volume de água (Silva 1992). Como as plântulas apresentam raízes frágeis, são mais facilmente arrancadas e carregadas do que os demais estádios. Neste estágio, a morte da planta foi uma importante causa da morte foliar.

A perda de área foliar é uma força seletiva importante, já que diminui a capacidade fotossintética da planta (Nascimento & Hay 1989). Os herbívoros cortadores ocorreram preferencialmente numa época do ano (talvez em função de um aumento na densidade populacional de herbívoros) nos meses de outubro e novembro (1991 e 1993), na transição da estação seca para a estação úmida. Responsáveis por uma alta taxa de mortalidade na população (8.9 %), os cortadores danificaram o pecíolo das folhas atacadas, mas não se alimentaram do tecido fotossintético da folha, cuja lâmina foliar permaneceu intacta ao lado da estipe de grande parte das plantas atacadas por estes herbívoros.

O Capítulo 4 propõe que a dureza da folha não depende apenas de sua idade, mas do estágio ontogenético da planta que produziu tal folha. Além disso, a quantidade de luz a que a planta está exposta afeta a dureza e área foliar, bem como o comprimento do pecíolo (M. L. A. Bovi, comunicação pessoal). Os fatores acima mencionados (época do ano, estágio ontogenético da planta, dureza da folha, luminosidade da área), e provavelmente outros não apontados, parecem explicar em maior ou menor grau a herbivoria observada para *Euterpe edulis*.

As folhas contêm grande proporção do estoque total de nutrientes da planta e agem como órgãos de estocagem (Chabot & Hicks 1982). O envelhecimento e senescência foliar são comumente interpretados como parte de uma realocação de recursos programada na planta (Leopold 1978, Thomas & Stoddart 1980); envolvem uma série complexa de processos coordenados que resultam na remoção de grande parte dos nutrientes da folha (Chabot & Hicks 1982). A remoção dos nutrientes é interrompida por fatores de mortalidade súbitos, como por exemplo a herbivoria causada por cortadores, afetando de maneira severa o balanço nutricional da planta, muitas vezes, pela perda de uma folha inteira. Os cortadores foram os herbívoros que mais afetaram a sobrevivência individual da planta neste

estudo, podendo ser os responsáveis por parte da alta taxa de mortalidade descrita para plântulas de *Euterpe edulis* (Bovi *et al.* 1987b).

O estágio ontogenético parece ser fundamental para a sobrevivência da planta em resposta à herbivoria, como mostrado em outras espécies de palmeiras tropicais (McNaughton 1979, Mendoza *et al.* 1987, Oyama & Mendoza 1990), apesar de a área foliar consumida não ter diferido entre os estádios. A sobrevivência das plântulas e infantes de *Euterpe edulis* foi severamente afetada pela defoliação (causada por herbívoros), o que parece ser devido à natureza do dano (principalmente cortadores), e não à área perdida por herbivoria.

A maior taxa de herbivoria ocorreu no estágio de infante (Tabela 2.3); justamente nesta fase ocorrem a independência trófica da planta em relação às reservas da semente, a metamorfose no modelo de crescimento (Capítulo 1) e o alcance de um tamanho crítico para o crescimento e a sobrevivência posteriores da planta, reforçando a conclusão de que infante é um estágio crítico na ontogenia individual e intermediário na construção de uma hierarquia de tamanho.

Um importante fator de mortalidade causou o desaparecimento de 8.9 % das plantas estudadas. Não tendo sido identificado, levanta-se aqui a possibilidade de serem herbívoros, não detectados durante o trabalho de campo.

Bovi *et al.*(1987b) recomendaram a sementeira direta na mata entre 2 e 5 cm de profundidade já que as sementes estariam mais protegidas do ataque de insetos, macacos, roedores e outros animais de pequeno porte. Nessa profundidade, a velocidade total de germinação mostra-se um pouco inferior à sementeira a 1 cm, porém, há melhor desenvolvimento da muda e diminuição na taxa de tombamento das plantas.

Estudos posteriores envolvendo crescimento e o papel da herbivoria para a sobrevivência das palmeiras em todos os estádios ontogenéticos são importantes

para a construção de modelos de agrossistemas para o palmiteiro, bem como para orientar seu manejo em populações tanto naturais como artificiais.

AGRADECIMENTOS

A Antônio Carlos Zanata (Instituto Florestal, Estação Experimental de Luís Antônio) por providenciar as estacas para estabelecimento das parcelas de estudo, Alexandre Ruszczyk pelo auxílio no trabalho de campo; Fundação José Pedro de Oliveira pela permissão para trabalhar na reserva; G. Bruce Williamson e M. Galetti pela leitura e comentários do manuscrito. R. Carvalho recebeu bolsas de estudo da FAPESP (91/2227-1) e CNPq.

Capítulo 3 - Estimativa de área foliar em palmeiras : o uso de diversos métodos em *Euterpe edulis* Mart.

RESUMO

A área foliar tem sido amplamente utilizada em pesquisas fisiológicas e agronômicas, sendo importante parâmetro para a determinação do índice de área foliar e para os estudos de fotossíntese, através das taxas de interceptação de luz, de transpiração, de crescimento e de produção. Existem diferentes métodos para estimar a área foliar, a maioria com alto grau de precisão. Foram coletadas as folhas mais novas de 30 indivíduos dos estádios ontogenéticos iniciais do palmito *Euterpe edulis* Mart. A área foliar de cada folha foi estimada por 3 diferentes métodos: 1) uma fórmula genérica simples, 2) medidor de área foliar (LI-COR), 3) peso de discos foliares de área conhecida. Todos os métodos apresentaram alta correlação com a área foliar estimada pelo LI-COR. Foram calculadas equações que relacionam a área foliar: 1) a uma medida linear da folha e 2) a um fator de correção que torna a equação genérica mais ajustada a folhas desta espécie. Considerando a necessidade de manutenção de folhas intatas nas plantas e o menor tempo possível de coleta de dados, verificou-se que a estimativa da área foliar via uma única medida, do comprimento do limbo foliar (CL), foi o mais vantajoso dos métodos testados.

Palavras-chave: área foliar, *Arecaceae*, folhas pinadas, *Euterpe edulis*, métodos.

ABSTRACT

Leaf area is used in important physiological and agronomical studies. It is indicative of leaf area index, light interception, photosynthesis, transpiration, growth and production rates. There are many different methods to estimate leaf area, all with great precision. The younger leaves of 30 pre-reproductive plants of the palm cabbage *Euterpe edulis* Mart. were sampled. Their leaf area were estimated by three different methods: 1) using a simple generic formula, 2) automatic planimeters (LI-COR), 3) weight of leaf disks of known area. Both methods were highly correlated with the LI-COR estimated leaf area. The best fittings between leaf area and (1) a linear leaf measure ; (2) a calibrated generic equations were estimated. The better method was the estimative of the leaf area from the lamina length, for it is very fast in the field and does not damage the leaves.

Key-words: *Arecaceae*, *Euterpe edulis*, leaf area, methods, pinnate leaves.

INTRODUÇÃO

As folhas são órgãos de assimilação de carbono para a grande maioria dos vegetais vasculares, sendo o tamanho de cada folha e a área foliar total da copa determinantes para o ganho de carbono da planta como um todo (Chabot & Hicks 1982).

A superfície das lâminas foliares é determinada diretamente ou estimada por meios indiretos como um plano único, definindo-se como área foliar a medida desta superfície (Benincasa 1986). A área foliar tem sido amplamente utilizada em pesquisas fisiológicas e agronômicas (Abrahão & Chalfun 1981). Constitui um importante parâmetro para estudos da fotossíntese (Enoch & Hurd 1979 *apud* Ma *et al.* 1992) tanto em culturas quanto em ecossistemas naturais (Goudriaan & Monteith 1990), através das taxas de interceptação de luz, de transpiração, de crescimento e de produção (Abrahão & Chalfun 1981) e da determinação do índice de área foliar (Jordan 1966).

Há diferentes métodos para estimar a área foliar, a maioria com alto grau de precisão (Benincasa 1986). Alguns dos métodos existentes para medir a área foliar de uma planta exigem a remoção das folhas, o que acarreta dificuldade na continuidade do estudo daquele indivíduo (Gomide & Castro Neto 1989), impedindo, por exemplo, os estudos de ontogenia e de dinâmica de populações. Entre os métodos que exigem a remoção das folhas estão: o medidor de área foliar não portátil (LI-COR 3100) (Norman & Campbell 1989); uso de furadores cilíndricos para a retirada de áreas conhecidas de lâmina foliar (Benincasa 1986); o método mouse/pc e do software AutoCad (Barbarini & Takaki 1988); a xerocópia (Abrahão & Chalfun 1981), o uso de scanner de mão/pc e do programa AREA (Caldas *et al.* 1992).

A determinação da área foliar sem remoção da folha pode ser realizada utilizando-se de integrador de área foliar portátil, que apresenta uma precisão satisfatória e é de fácil manuseio (Gomide & Castro Neto 1989). Ao considerar folhas "compostas" e muito grandes, como as de palmeiras, cabe ressaltar a dificuldade de estimativa da área foliar, mesmo contando com um medidor de área foliar portátil. O aparelho só é capaz de medir folhas até um certo tamanho, a partir do qual a folha deve ser arrancada e cortada. Entre os demais métodos que não exigem a remoção das folhas estão: contornos foliares (Benincasa 1986); uso de planímetro portátil (Benincasa 1986); método dos pontos (Nascimento & Hay 1993); utilização de câmera de vídeo e um sistema de análise de imagens (Millard & Proe 1991).

Os métodos que utilizam fatores de correção sobre fórmulas genéricas também permitem a estimativa da área foliar em folhas não destacadas, mas exigem medidas prévias com folhas destacadas para calibragem (Abrahão & Chalfun 1981, Adedeji 1985, Benincasa 1986, Gomide & Castro Neto 1989, Nascimento & Hay 1989, Norman & Campbell 1989, Arasaki & Felipe 1992, Ma *et al.* 1992, Paulilo & Felipe 1992). Existem estudos de área foliar através de fatores de correção realizados com a pupunha (gêneros *Elaeis* e *Bactris*), uma planta semelhante morfológicamente ao palmitreiro (Hardon *et al.* 1969, Clement *et al.* 1985, Martel & Clement 1986/87).

Os objetivos deste estudo foram: 1) verificar a relação entre vários métodos de medição de área foliar em *Euterpe edulis* Mart., a fim de determinar qual o método mais eficiente; 2) determinar um fator de correção correlacionando a área foliar obtida com o medidor de área foliar e o produto do comprimento pela largura de cada folha medida; 3) propor uma equação entre a área foliar e uma medida linear da folha, o comprimento do limbo foliar.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram sorteados aleatoriamente 30 indivíduos em estádios ontogenéticos iniciais (plântulas, infantes e jovens) de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Capítulo 1), em um brejo da Reserva de Santa Genebra, município de Campinas, estado de São Paulo. Em março de 1994, foi coletada uma única folha que apresentasse lâmina foliar intacta, estivesse completamente expandida e em estado fitossanitário aparentemente perfeito, geralmente a mais nova (Fig. 2.1) de cada indivíduo sorteado. Foram coletadas folhas palmadas (primárias), folhas de forma intermediária (eofilos) e folhas pinadas (nomofilos).

Todas as folhas tiveram suas áreas foliares estimadas por 3 métodos distintos amplamente difundidos na literatura (Benincasa 1986, Norman & Campbell 1989): 1) através das dimensões lineares das folhas; 2) através de medidores automáticos de área foliar; 3) a partir de áreas conhecidas de lâminas foliares e da razão área foliar/peso seco.

1) Foram medidos a largura e o comprimento de 3 segmentos foliares em diferentes regiões da folha fresca (basal, intermediária e apical), bem como contados o número de segmentos foliares (Figs. 3.1 e 3.2). Foram incluídas na análise todas as folhas coletadas, palmadas e pinadas. Através de uma fórmula simples proposta por Ross (1981) foi estimada a área foliar (AF_{fórmula}) de cada folha:

$$AF_{\text{fórmula}} = K (C \cdot L \cdot N) \quad (2.2) \quad \text{onde}$$

K é um coeficiente determinado pela forma da folha e equivale a 0.75 para gramíneas, o grupo de monocotiledôneas mais próximo de palmeiras;
C é a média do comprimento do segmento foliar nas diferentes regiões da folha,
L é a largura média do segmento foliar
N é o número de segmentos foliares.

Este método oferece uma precisão de 95 % (Norman & Campbell 1989).

2) As folhas frescas foram cortadas em pedaços e sua área foliar (AF) foi obtida através de um planímetro automático (medidor de área foliar) modelo LICOR 3100. Este método oferece acurácia e uma precisão superior a 99 %, desde que o aparelho esteja devidamente calibrado (Norman & Campbell 1989).

3) Foram retirados 9 discos foliares (diâmetro = 5, 7 ou 8 mm) por folha, de 3 regiões distintas da folha (basal, intermediária e apical) e em 3 regiões distintas de cada segmento foliar (Figs. 3.1 e 3.2). Foi utilizado um furador de rolha para retirar os discos, que foram cortados de folhas frescas. Os discos e as respectivas folhas foram secos por mais de 120 horas a 60° C e pesados.

A área dos discos foliares (A_d) foi calculada através da equação:

$$A_d = \pi R^2 \quad (3.1) \quad \text{onde}$$

R é o raio do disco foliar.

A área das folhas (AF_{peso}) foi estimada a partir da relação entre a área dos discos (A_d), o peso seco das folhas (P_f) e o peso seco médio dos discos (P_d), sintetizada na seguinte expressão (Benincasa 1986):

$$AF_{\text{peso}} = A_d \cdot P_f / P_d \quad (3.2)$$

Os dados sofreram uma transformação logarítmica decimal (Sokal & Rohlf 1969), pois o espalhamento dos resíduos dos dados não transformados apresentou maior heterocedasticidade que o dos dados logtransformados. Usando análises de regressão linear, os dados obtidos de AF_{peso} e $AF_{\text{fórmula}}$ foram plotados e comparados aos dados obtidos com o medidor (AF). Através de análises de regressão linear, foram calculados: 1) uma equação entre a área foliar do medidor (AF) e uma medida linear da folha, o comprimento do limbo foliar (CL) (Figs. 3.1

e 3.2); 2) um fator de correção (K) segundo a equação (2.2) (Norman & Campbell 1989).

Para avaliar qual o melhor método de estimativa da área foliar foram levados em conta: o coeficiente de determinação (R^2) da regressão linear e a necessidade de manutenção de folhas durante o período de estudo. A constante (**b**) da regressão linear ($y = ax + b$) indica a capacidade de o estimador ser abrangente para valores de áreas foliares próximos a 0 e este foi um outro critério para definir o melhor método utilizado.

Todos os ajustes de regressão foram feitos pelo programa estatístico SYSTAT (Wilkinson 1990).

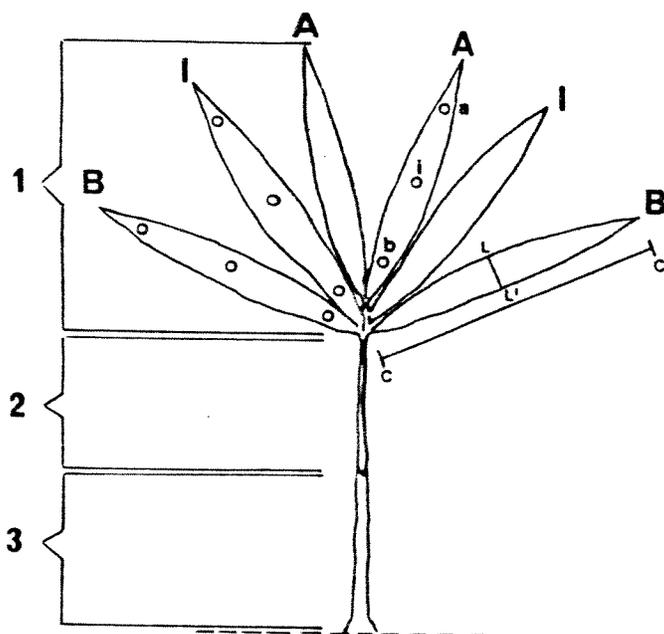


Figura 3.1 - Desenho esquemático de um eófilo de *Euterpe edulis* ilustrando as medidas de comprimento do limbo foliar (I), do pecíolo (2), altura do caule (3), comprimento (C - C') e largura (L - L') do segmento foliar. As dimensões foram amostradas nas regiões basal (B), intermediária (I) e apical (A) da folha. Os discos foliares foram amostrados nas regiões basal (b), intermediária (i) e apical (a) da folha e de cada segmento foliar.

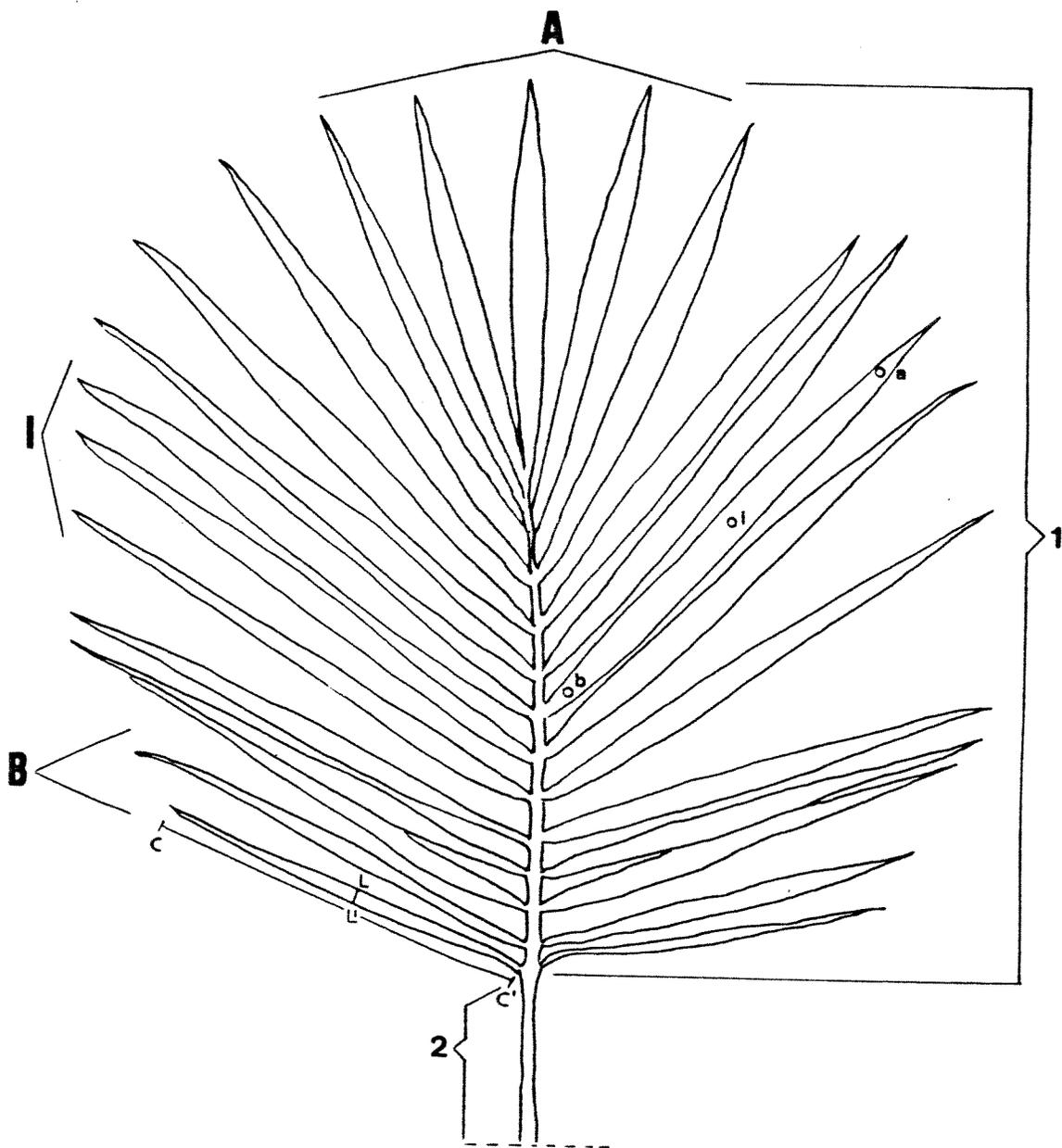


Figura 3.2 - Desenho esquemático da folha pinada (nomofilo) de *Euterpe edulis* ilustrando as medidas de comprimento do limbo foliar (1), do peciolo (2), comprimento (C - C') e largura (L - L') do segmento foliar. Tanto as dimensões de comprimento e largura quanto os discos foliares foram amostrados para as regiões basal (B), intermediária (I) e apical (A) da folha. Os discos foliares foram amostrados nas regiões basal (b), intermediária (i) e apical (a) de cada segmento foliar.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dados que resumem os valores médio, a amplitude e o coeficiente de variação de algumas variáveis das folhas utilizadas neste estudo encontram-se na Tabela 3.1. A grande heterocedasticidade dos dados confirma a necessidade de transformação logarítmica decimal dos valores para posteriores análises.

Os parâmetros obtidos para as regressões lineares entre os dados de área foliar fornecidos pelos diversos métodos de estimativa encontram-se na Tabela 3.2.

AFpeso e AFfórmula apresentaram as melhores estimativas da área foliar considerando-se o coeficiente de determinação (Tabela 3.2, Fig. 3.3). A área foliar estimada pela medida linear CL apresentou um alto coeficiente de determinação, podendo ser considerado também um eficiente estimador de área foliar.

Considerando-se a constante (**b**) da regressão linear ($\log Y = a \log AF + b$), AFpeso apresenta-se como o mais eficiente estimador (**b** = - 0.043), seguido pela estimativa através de AFfórmula (**b** = + 0.115) e da medida linear CL (**b** = + 0.155).

A equação que fornece a melhor estimativa de AF é a seguinte:

$$\begin{aligned}\log AF &= 1.09 \log (C \cdot L \cdot N) - 0.30, (R^2 = 0.996, P < 0.001) \\ AF &= (C \cdot L \cdot N)^{1.09} / 10^{0.30} \Rightarrow AF = (C \cdot L \cdot N)^{1.09} / 1.9953 \Rightarrow \\ AF &= 0.5012 \cdot (C \cdot L \cdot N)^{1.09}\end{aligned}$$

Na equação (1) : $AF = K (C \cdot L \cdot N)^1$. Um expoente de valor 1 indica que a estimativa funciona igualmente em toda a amplitude de valores. Um valor de 1.09, significa que para os valores em torno da média, a estimativa tem uma acurácia diferente daqueles abaixo ou acima da média (folhas muito grandes ou muito pequenas). A equação de correção torna a equação genérica de Norman & Campbell (1989) mais ajustada a folhas desta espécie.

Considerando a necessidade de manutenção de folhas durante o período de estudo, o método de medição pelo medidor não portátil e o método dos discos foliares estão praticamente descartados, sendo os métodos que consideram as dimensões lineares os mais indicados para estudos de dinâmica foliar.

Considerando a facilidade e menor tempo de coleta de dados, verifica-se que a estimativa da área foliar via uma única medida, do comprimento do limbo foliar (CL), é mais vantajosa do que a medição de diversas dimensões em vários segmentos foliares de uma folha de *E. edulis*, já que a acurácia dos dois métodos é muito semelhante.

O procedimento para determinar o melhor estimador de área foliar via uma única medida linear pode ser generalizado para folhas compostas (especialmente folhas pinadas) de outras espécies, já que a medida do comprimento do limbo foliar é uma medida direta e fácil de ser tomada.

Tabela 3.1 - Medidas de folhas de *Euterpe edulis* utilizadas para estimativas de área foliar. N = 30.

Estádio		Nº de segm.	Comp. limbo	Área
Ontogenético		foliares	foliar (cm)	Foliar (cm ²)
Plântulas	Amplitude	6 - 7	5.3 - 9.0	11.6 - 32.0
	Média ± D. P.	6.1 ± 0.3	7.2 ± 1.3	20.1 ± 7.0
	C. V. %	5.2	18.3	34.8
Infantes	Amplitude	8 - 18	13.2 - 26.1	61.3 - 273.4
	Média ± D. P.	10.2 ± 3.1	18.0 ± 4.0	122.4 ± 61.2
	C. V. %	30.6	22.1	50.0
Jovens	Amplitude	19 - 85	33.0 - 136.2	403.5 - 4495.7
	Média ± D. P.	48.4 ± 26.9	82.0 ± 42.4	2044.2 ± 1641.0
	C. V. %	55.6	51.7	80.3

Tabela 3.2 - Parâmetros das regressões lineares entre diversos métodos estimadores de área foliar de *Euterpe edulis* ($\log Y = a \log AF + b$). N = 30.

Regressões	a	b	R ²
AFpeso x AF	0.999	-0.043	0.993 *
AFformula x AF	0.910	0.166	0.993 *
CL x AF	0.538	0.155	0.989 *
AFcorreção x AF	0.910	0.291	0.993 *

a = inclinação da reta, b = intercepção em y, R²= coeficiente de determinação, * P < 0.001.

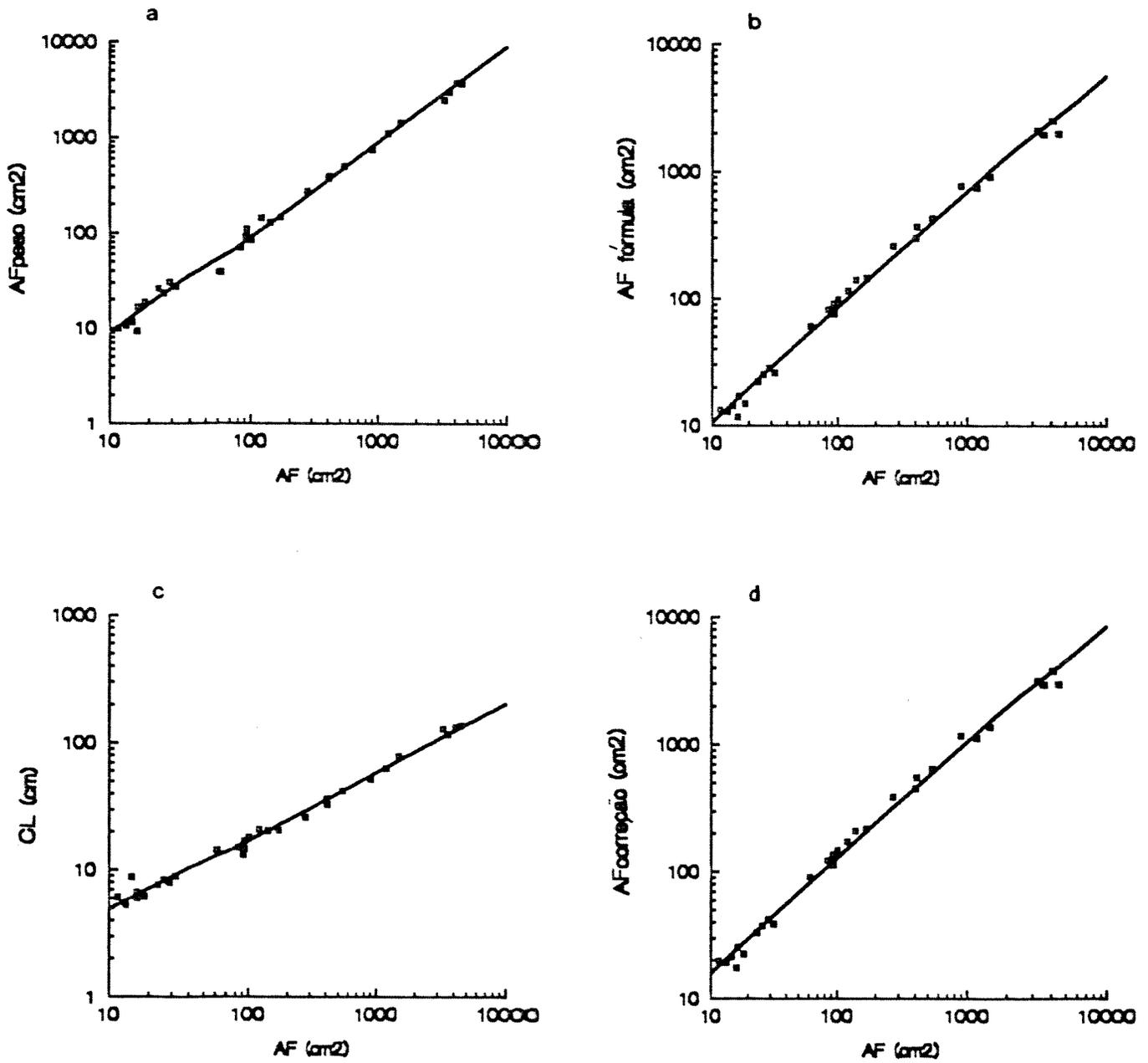


Figura 3.3 - Regressão entre diversas estimativas de área foliar ($\log Y = a \log AF + b$).

- a) AFpeso (área foliar estimada pelo peso) x AF (área foliar estimada pelo LI-COR);
- b) AF fórmula (área foliar pela fórmula) x AF;
- c) CL (comprimento do limbo foliar) x AF;
- d) AFcorreção (área foliar por um fator de correção específico para *Euterpe edulis*) x AF.

**Capítulo 4 - Variação da densidade foliar de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)
com o estágio ontogenético da planta e a posição do segmento na folha**

RESUMO

A estrutura das folhas varia ao longo da ontogenia das plantas, sendo diferente nos indivíduos jovens e nos adultos. Foram coletadas as folhas mais novas e plenamente expandidas de 30 indivíduos da palmeira *Euterpe edulis* Mart.: 10 plântulas, 10 infantes e 10 jovens. De cada folha foram retirados discos foliares de área conhecida de diferentes regiões da folha (basal, intermediária e apical) e de diferentes regiões do segmento foliar (basal, intermediária e apical). A densidade dos discos foliares aumentou em direção à base do segmento foliar e não foi influenciada pela posição do disco foliar ao longo da raque. A densidade aumentou com o aumento da idade da planta. O coeficiente de variação mostrou que os valores de densidade foliar variam mais entre plântulas do que entre folhas dos demais estádios. Há uma proporção direta entre a densidade foliar e o crescimento da folha em cada estágio; o que também ocorre entre a densidade foliar e a área foliar média. Em *Euterpe edulis* a variação de densidade foliar encontrada em um mesmo segmento foliar pode estar relacionada a uma diminuição no calibre e no número de feixes vasculares em direção ao ápice do segmento. O maior coeficiente de variação entre plântulas favorece a hipótese de que as plantas estariam sendo selecionadas em função do grau de escleromorfia apresentado pelas folhas das plântulas.

Palavras-chave: área foliar, Arecaceae, crescimento foliar, densidade foliar, estágio ontogenético, posição no segmento foliar, *Euterpe edulis*.

ABSTRACT

Leaf structure varies during the plant ontogeny, being different between later-formed leaves and earlier leaves. The younger leaves of 30 pre-reproductive plants of the palm cabbage *Euterpe edulis* Mart. were sampled: 10 seedlings, 10 infants and 10 juveniles. Known-area circles were collected from different regions of each pinnae (near its basis, intermediate and near its apex) and from different regions of the leaf. Leaf density increased from the apex to the basis of the pinnae and was not influenced by the region of the leaf. Leaf density increased with plant's age. The coefficient of variation showed a greater variation among seedling leaves than among leaves of the other stages. There is a positive correlation between leaf density and leaf growth; the same occurs between leaf density and mean leaf area. The variation in leaf density found inside the pinnae of *Euterpe edulis* can be related to the diminishing in thickness and number of veins from the basis towards the apex of the pinnae. The highest coefficient of variation among seedlings favours the hypothesis that plants are selected according to the sclerophilly degree.

Key-words: *Arecaceae*, *Euterpe edulis*, leaf area, leaf density, leaf growth, ontogenetic stage, position of the pinnae.

INTRODUÇÃO

Alterações na forma das folhas ocorrem geralmente ao longo da ontogenia das plantas, diferenciando as formas das folhas de indivíduos jovens das de adultos (Esau 1977, Roth 1984). Pode ocorrer um aumento no número de segmentos em folhas de lâmina dividida (Allsopp 1964), como é o caso de *Euterpe edulis* (Capítulo 1). Além do tamanho menor, as folhas de plântulas são geralmente mais simples morfológicamente do que folhas formadas mais tarde (Allsopp 1964). Segundo a "Lei de Zalenki" (Zalenki 1904 *apud* Allsopp 1964), a estrutura das folhas varia progressivamente, conforme seu nó de inserção. Folhas formadas posteriormente apresentam uma estrutura considerada mais xeromórfica, com aumento na quantidade de feixes vasculares por unidade de área (Allsopp 1964, Roth 1984).

Em florestas tropicais úmidas, existe uma diminuição na umidade relativa do ar no sentido do solo em direção ao dossel, na altura das copas mais altas (Kira & Yoda 1989). As folhas do tipo escleromorfo de árvores adultas são adaptadas à seca e à intensidade luminosa crescentes. Quanto mais alta for a árvore, mais exposta à insolação, ao vento e à seca, especialmente nos meses mais secos, estará a folha (Roth 1984).

A densidade específica das folhas fornece indicação do grau de dureza e do conteúdo de N, importantes para os insetos herbívoros (Morrow 1984). Os altos teores de N e de água podem aumentar a taxa de crescimento dos insetos, tornando as folhas jovens preferidas por herbívoros, por serem menos duras e menos fibrosas (Coley 1982). A densidade pode ser expressa pela área foliar específica (unidade de massa/ unidade de área) (Cooke *et al.* 1984, Medina *et al.* 1990).

Este trabalho testa a hipótese de que a densidade foliar (unidade de massa/unidade de área) de discos de folha de *Euterpe edulis* Mart. varia entre

folhas de diferentes estádios ontogenéticos, bem como em regiões diferentes de uma mesma folha e de um mesmo segmento foliar. Além disso, procurou-se verificar se ocorrem relações entre a densidade foliar e a área das folhas, bem como com o crescimento foliar.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram sorteados aleatoriamente 30 indivíduos em estádios iniciais de desenvolvimento (plântulas, infantes e jovens) de *Euterpe edulis* Mart., numa área brejosa da Reserva de Santa Genebra, município de Campinas, estado de São Paulo. Em março de 1994, foi coletada a folha mais nova (desde que apresentasse lâmina foliar intacta e estivesse completamente expandida (Fig. 1.1) de cada indivíduo sorteado.

De cada folha fresca foram coletados 9 discos de área conhecida (diâmetro = 5, 7 ou 8 mm) com o uso de furadores cilíndricos. Estes 9 discos distribuíram-se em 3 regiões diferentes de um mesmo segmento foliar: apical, intermediária e basal (variável 1); em 3 segmentos foliares de diferentes regiões da mesma folha ao longo da raque: apical, intermediária e basal (variável 2); em folhas de indivíduos de 3 diferentes estádios ontogenéticos (Capítulo 3): plântulas, infantes e jovens (variável 3) (Fig. 3.1). Foram feitas 10 repetições para cada combinação entre as três categorias, totalizando 267 (3 unidades amostrais se perderam). Cada disco foi identificado, levado à estufa em 60° C por mais de 120 horas e posteriormente pesado em balança de precisão, com acurácia de décimos de miligrama.

A área foliar foi obtida por regra de três simples, pois sabendo-se o peso médio do disco foliar, a área do disco foliar e o peso total da folha, obtém-se

diretamente a área total da folha (Capítulo 3). Os dados de crescimento das folhas são os dados apresentados no Capítulo 2 (Fig. 2.3, Tabela 2.1).

Os coeficientes de variação da densidade foliar foram comparados dois a dois pelo teste F (Zar 1984).

A análise estatística básica foi realizada segundo Sokal & Rohlf (1969). Uma análise de variância de modelo hierárquico (Snedecor & Cochran 1980) foi realizada para testar os efeitos das três variáveis (idade relativa da folha, posição na folha e posição no segmento foliar) sobre a densidade de discos foliares de *Euterpe edulis* de área foliar conhecida.

RESULTADOS

O efeito da posição no segmento foliar foi significativo: a densidade diminui em direção ao ápice do segmento foliar ($P < 0.001$) (Fig. 4.1a). A densidade dos discos foliares aumentou significativamente com o estágio ontogenético da planta ($P < 0.001$) (Fig. 4.1b). O mesmo teste mostrou que não há relação significativa entre a densidade dos discos e a região ao longo da raque da folha de onde o disco foi retirado ($P = 0.915$) (Fig. 4.1c). Os resultados da análise de variância estão resumidos na Tabela 4.1.

Considerando-se a variável estágio ontogenético, houve uma variação maior (medida pelo coeficiente de variação) nos valores de densidade entre plântulas do que entre infantes ou jovens, apesar de não terem ocorrido diferenças significativas (Tabela 4.2). A variável posição na raque apresentou coeficientes de variação semelhantes entre as três categorias consideradas. Quanto à posição no segmento foliar, a maior variação foi encontrada em discos na região basal, seguidos pela

região apical e, com menor variação, a região intermediária do segmento foliar, apesar de não ocorrerem diferenças significativas (Tabela 4.2).

A densidade foliar aumenta em função da área foliar (Fig. 4.2). O valor do coeficiente de determinação ($R^2 = 0.502$) indica que a área foliar explica 50% da variação da densidade foliar.

A densidade foliar relacionou-se diretamente ao crescimento médio das flechas (folhas fechadas) por estágio ontogenético: quanto maior o crescimento, maior a densidade foliar (Fig. 4.3). Neste caso, as análises foram feitas por estágio ontogenético.

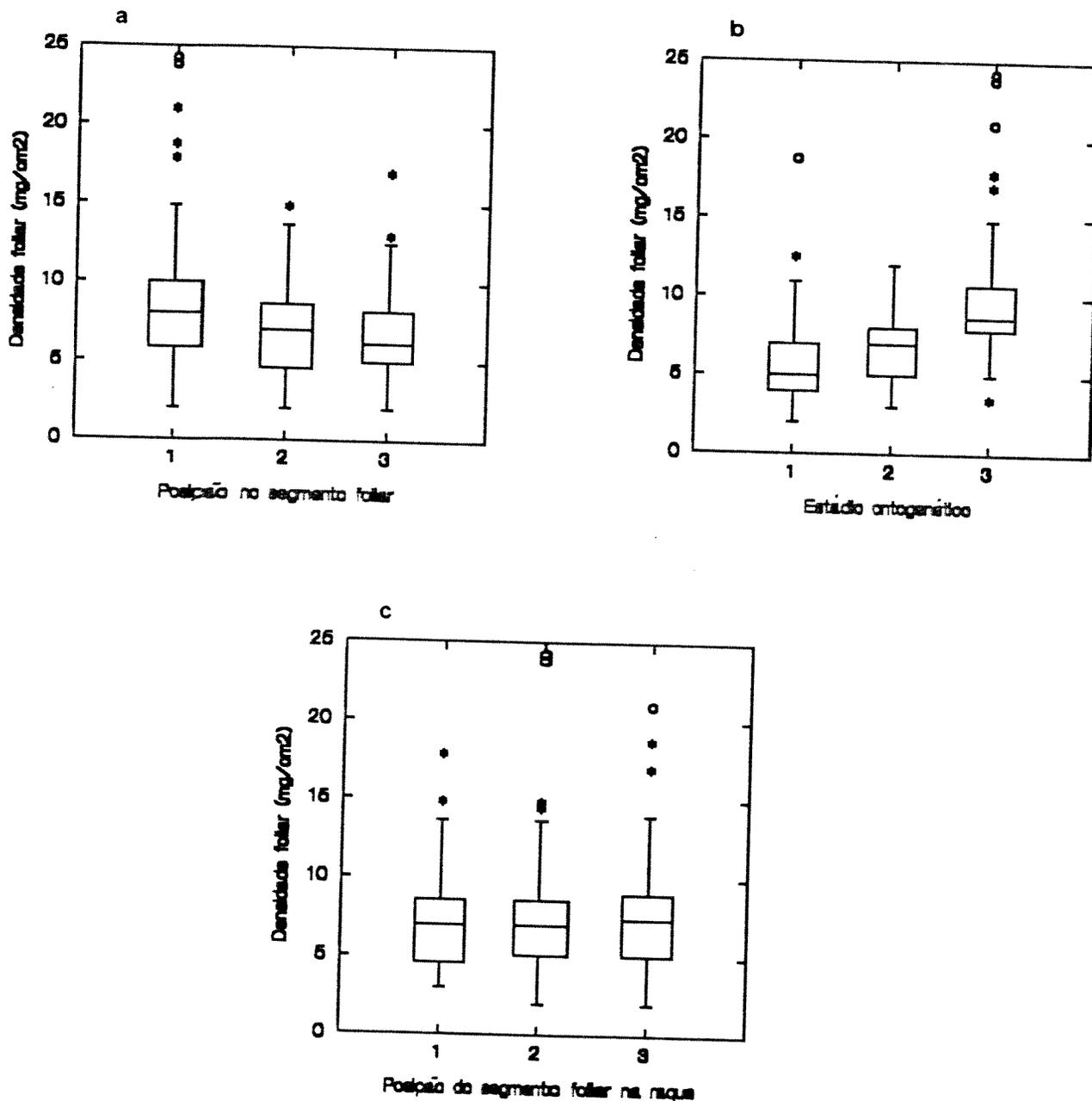


Figura 4.1 - "Box-plot" das medidas de densidade dos discos foliares (mg/cm²):

a) em diferentes posições do segmento foliar. 1 = Basal, 2 = Intermediária, 3 = Apical.

b) por estágio ontogenético. 1 = Plântulas, 2 = Infantes, 3 = Jovens.

c) em diferentes posições da raque (folha). 1 = Basal, 2 = Intermediária, 3 = Apical.

O retângulo delimita 50 % das observações e o traço central marca a mediana. As barras indicam a amplitude total da distribuição exceto os pontos extremos, que são representados por asteriscos, e aqueles muito extremos que são os círculos.

Tabela 4.1 - Resultados de um modelo hierarquizado de análise de variância para discos foliares de *Euterpe edulis* de área foliar conhecida (0.1963 cm², 0.5 cm de diâmetro). Cada amostra classifica-se segundo três variáveis: V₁ = estágio ontogenético, V₂ = posição na raque, V₃ = posição no segmento foliar; N = 267.

Fonte de Variação	Soma dos Quadrados	Graus de Liberdade	Quadrado Médio	F	P
V ₁	656.001	2	328.000	50.525	< 0.001
V ₂ : V ₁	38.951	6	6.492	0.325	0.915
V ₃ : V ₂ : V ₁	359.474	18	19.971	2.459	< 0.001
Erro	1949.049	240	8.121		
Total	3003.475	266			

Tabela 4.2 - Número de amostras de discos foliares (N), densidade média (mg/ cm²), desvio padrão (D. P.) e coeficiente de variação (CV) para as três categorias de cada uma das três variáveis consideradas. Letras minúsculas iguais ao longo das colunas indicam que os coeficientes de variação não diferem significativamente entre si (P<0.05) de acordo com o teste F.

Variável	Estádio ontogenético			Posição na raque			Posição no segmento foliar		
	Plant.	Infant.	Jovem	Basal	Interm.	Apical	Basal	Interm.	Apical
N	89	88	90	87	90	90	88	89	90
Densidade	2.93	3.38	4.95	3.55	3.77	3.96	4.36	3.43	3.48
D. P.	1.32	1.08	1.90	1.58	1.79	1.76	2.14	1.27	1.46
CV.(%)	45 ^a	32 ^a	38 ^a	44 ^{a'}	48 ^{a'}	44 ^{a'}	49 ^{a''}	37 ^{a''}	42 ^{a''}

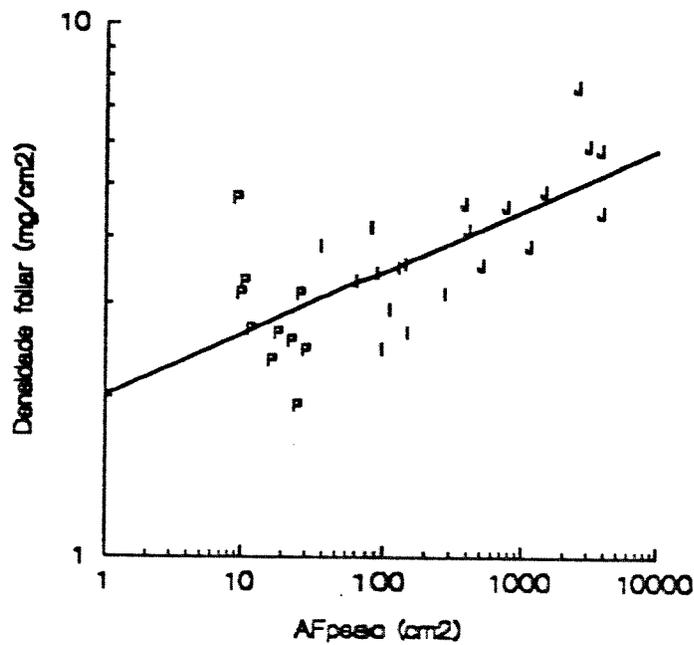


Figura 4.2 - Regressão entre a densidade foliar média por folha (mg/cm^2) e a área foliar média dos três estádios ontogenéticos considerados. Os parâmetros da equação são:
 $\log \text{Densidade} = 0.115 \log \text{Área Foliar} + 0.305$, $R^2 = 0.502$, $P < 0.001$. $N = 30$.

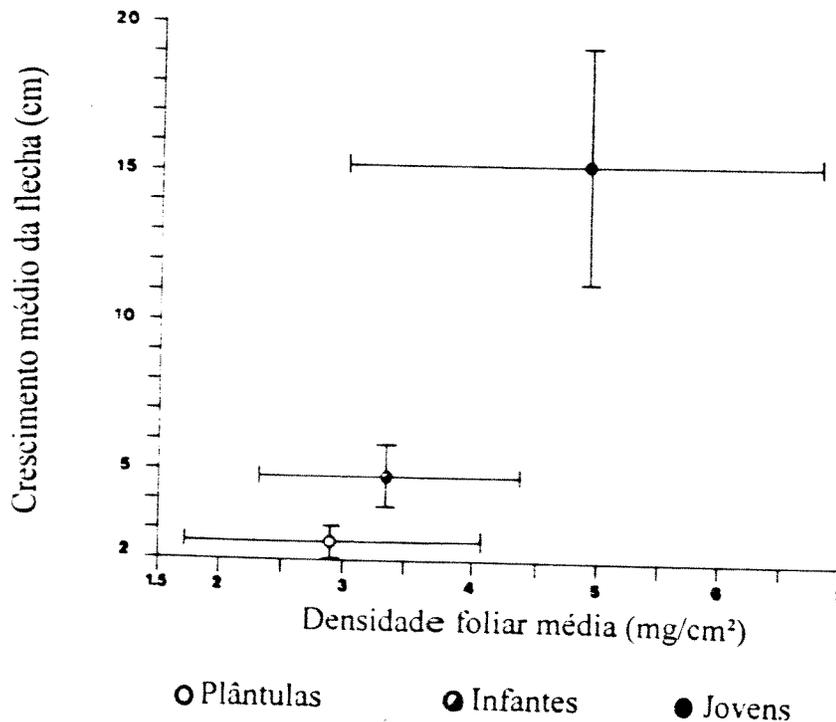


Figura 4.3 - Crescimento médio da flecha (\pm desvio padrão) em relação à densidade foliar média (\pm desvio padrão) por estádio ontogenético.

DISCUSSÃO

Nas monocotiledôneas com padrão paralelo de venação, as nervuras que atravessam toda a folha podem apresentar a mesma espessura ou podem apresentar diferentes espessuras, arranjadas alternadamente, sendo a nervura central geralmente a de maior calibre (Fahn 1974). No caso de *Euterpe edulis*, o padrão de venação apresenta nervuras de diferentes calibres (observação pessoal). A variação de densidade foliar encontrada em um mesmo segmento foliar (que equivale morfológicamente a uma folha simples) pode estar relacionada a uma diminuição na espessura e no número de feixes vasculares em direção ao ápice do segmento, o que pode ser observado macroscopicamente. Alguns estudos revelam que a esclerofilia está relacionada a diversas características anatômicas, como abundância de esclerênquima e espessura da folha (Medina *et al.* 1990). Os resultados levantam a hipótese de que a densidade foliar esteja relacionada à densidade do sistema vascular nas folhas e propõem a necessidade de uma nova abordagem anatômica, que possibilite verificar se ocorrem, e como, relações entre os padrões de venação e a densidade foliar.

Comparando-se discos foliares de diferentes folhas de *E. edulis* em diferentes estádios ontogenéticos, evidencia-se um aumento da densidade foliar quanto mais tarde na ontogenia da planta tal folha for produzida (Fig. 4.1b). Folhas formadas posteriormente no desenvolvimento ontogenético apresentam uma estrutura considerada mais xeromórfica (Allsopp 1964). Existem duas possibilidades para explicar a diferença em densidade entre plântulas e jovens: 1) o escleromorfismo poderia ser adquirido progressivamente ao longo da ontogenia (Roth 1984), 2) o escleromorfismo já estaria presente nas folhas das plântulas e as que apresentassem maior grau de xeromorfia seriam favorecidas pela seleção natural. Os resultados mostraram um maior coeficiente de variação entre plântulas

do que entre jovens. Não há, no entanto, elementos para concluir favoravelmente à segunda hipótese, de que as plantas estariam sendo selecionadas em função do grau de escleromorfia apresentado pelas folhas das plântulas. Em função de o coeficiente de variação não diferir significativamente entre os três universos amostrais (Tabela 4.2) é necessário considerar com cautela o aceite ou a rejeição de uma ou outra hipótese. É possível que ambas as hipóteses possam ocorrer. A aquisição da escleromorfia seria parte do desenvolvimento ontogenético (Roth 1984), mas as plantas que desde o início apresentassem um maior grau de escleromorfia, determinado geneticamente, poderiam ter uma maior probabilidade de sobrevivência e recrutamento, principalmente como uma maneira de "evitar" a herbivoria, mas também regular mais eficientemente a economia hídrica (Walter 1971).

Um aumento relativo no investimento líquido em material fotossintetizante parece explicar razoavelmente a variação de densidade conforme o estágio ontogenético das folhas (Capítulo 2). A longevidade foliar é tal que o ganho fotossintético líquido por unidade de tempo é otimizado (Kikuzawa 1991) e é determinada por um balanço de custos e benefícios da folha (Chabot & Hicks 1982). Assim, folhas produzidas posteriormente tendem a ser mais caras para a planta por apresentarem maior densidade de matéria do que folhas produzidas anteriormente. Tais folhas só podem ser produzidas a partir de recursos disponíveis para sua construção, recursos estes conquistados com as folhas produzidas anteriormente em sua ontogenia (Capítulo 2). Quanto maior a área foliar total do indivíduo, maior a quantidade de recursos disponíveis relativamente para a produção de uma folha mais "cara", de maior densidade foliar. Além disso, ocorrem taxas diferenciais de crescimento e produção de folhas, que são mais lentas nos estádios ontogenéticos iniciais e dependentes da área foliar total do indivíduo (Capítulo 2).

Euterpe edulis Mart. tem seu habitat natural em ambientes úmidos (Bovi *et al.* 1987) e não seria tradicionalmente considerada uma xerófita segundo Maximov (1931), por não crescer em habitats áridos. Entre os caracteres xeromorfos mais freqüentemente encontrados estão folhas espessas, uma adaptação morfológica de caráter definitivo que, no entanto, até certo grau, não exerce um efeito deprimente sobre a fotossíntese (Coutinho 1962). A hipótese de condições ambientais afetando a resposta fenotípica da planta poderia ser testada relacionando densidade foliar com gradientes ambientais, como, por exemplo, a disponibilidade de nutrientes, luz ou umidade. Fatores locais, como a disponibilidade de nutrientes, podem afetar distintamente os indivíduos. Folhas diretamente expostas à insolação apresentam menores pecíolos, são mais curtas e mais espessas, implicando em que a variação da radiação possa ter influenciado na densidade das folhas aqui estudadas (M. L. A. Bovi, comunicação pessoal).

Um tema recorrente em grande parte da literatura que trata da fisiologia da fotossíntese é o de que a seleção natural favoreceria genótipos da população cujo metabolismo otimizasse sua taxa de crescimento líquida. Esses genótipos teriam mais recursos para competir e se reproduzir e, conseqüentemente, dominariam a população (Niklas 1993). Um princípio que surge desta visão de ecologia adaptativa é o da "economia em projeto" (Parkhurst & Loucks 1972, Givnish 1987). Tal conceito assume que a seleção natural favoreça genótipos que otimizem a alocação de energia e/ou biomassa necessária à construção da planta e de suas partes constituintes.

Características foliares poderiam evoluir em resposta ao ataque de herbívoros (Morrow 1984). Experimentos com plantas clonais sugeriram que diferenças genotípicas influenciam na variação intraespecífica da herbivoria (Marquis 1984, 1987, 1990). Folhas rígidas sofrem menor taxa de herbivoria que folhas mais macias (Dirzo 1984). Vários estudos constataram uma diferença

significativa entre taxas de herbivoria em folhas de diferentes idades (Dirzo 1984, Farnsworth & Ellison 1991, Nascimento & Hay 1993). No geral, folhas jovens sofrem maiores taxas de herbivoria que folhas maduras (Aide & Zimmerman 1990, Aide 1993).

No entanto, a tabela 2.3 mostra que as taxas de herbivoria de folhas de *Euterpe edulis* variaram entre estádios ontogenéticos. Plântulas sofreram a menor taxa total de herbivoria e infantes a maior, enquanto jovens sofreram uma taxa intermediária. Assim, enquanto a densidade foliar aumentou sempre de plântulas a jovens (Fig. 4.2), as taxas de herbivoria variaram de outro modo, indicando não haver diminuição aparente da taxa total de herbivoria com o aumento da densidade foliar. A proporção de área foliar perdida em diversas classes de herbivoria não variou entre os estádios ontogenéticos (Fig. 2.6), refutando a hipótese de a herbivoria variar de acordo com a densidade foliar.

Por outro lado, a taxa de mortalidade decresceu de 26.5% nas plântulas a 0% nos jovens (Tabela 2.4), estando inversamente relacionada à área foliar. A densidade foliar está diretamente relacionada à área foliar (Fig. 4.2) e à taxa de crescimento (Fig. 4.3). Tal fato pode estar indicando que o aumento da densidade foliar ocorre por acréscimo de tecidos de vascularização e de sustentação mecânica, que são necessários em proporção muito maior à medida que a área da folha aumenta (Niklas 1988). Assim, a diminuição da mortalidade seria decorrente do fato de o indivíduo ter atingido um certo tamanho mínimo, em que a área fotossintética por planta seria maior que um valor crítico.

A planta poderia atingir uma área fotossintetizante mínima por 2 meios: a) não perder folhas ou não perder grandes áreas foliares; b) acrescentar novas folhas às já existentes. Essas novas folhas deveriam ser baratas (a planta tem baixo estoque energético) e se não houver perda de área fotossintetizante, a área foliar total da planta tenderia a aumentar até atingir um valor crítico, a partir do qual a

planta produziria folhas cada vez maiores (veja na figura 1.5c a inclinação mais íngreme da curva dos infantes, já passando à de jovens), apresentando ganhos cada vez maiores, até a estabilização do número e tamanho das folhas. Neste modelo, a hierarquia de tamanho tem grande importância e os infantes de maior área foliar teriam maiores chances de continuar a crescer.

As bases fisiológicas que determinam as preferências ecológicas de palmeiras não são ainda bem compreendidas (Tomlinson 1979). Uma característica anatômica básica que poderia contribuir muito para a discussão sobre o aumento do escleromorfismo com a idade no palmitreiro é a posição dos estômatos em relação à epiderme (Lleras 1976), facilmente detectados em estudos anatômicos básicos. Tais estudos são ainda inexistentes para *Euterpe edulis* Mart. (M. L. A. Bovi, comunicação pessoal) e , juntamente com estudos de anatomia funcional, fazem-se urgentes para uma espécie de tamanha importância alimentar, comercial e ecológica, típica de um ecossistema vulnerável no cenário internacional (Silva 1992).

AGRADECIMENTOS

A Andréa Lucia Teixeira de Souza e Marcel Okamoto Tanaka pela inestimável ajuda na análise dos dados. Ao Prof. Dr. George Shepherd pela sugestão, em questionamentos, do "embrião" deste trabalho. Ao CPQBA, da UNICAMP, na pessoa do Sr. Pedro Magalhães pela utilização do medidor de área foliar LICOR 3100. Ao Deptº de Biologia Celular, IB, UNICAMP, particularmente aos Profs. Edson R. Pimentel e Shirley R. Pimentel pela utilização da balança de precisão. Ao Prof. A. C. Gabrielli pela utilização dos furadores cilíndricos.

RESUMO

Folhas de indivíduos em estádios iniciais de desenvolvimento de uma população de *Euterpe edulis* Mart. foram estudadas em uma floresta semidecídua, na Reserva Municipal de Santa Genebra, município de Campinas, SP (22°49' 45" S, 47°06' 33" W, 575 a 585m a.s.l.).

Os estádios ontogenéticos iniciais de *Euterpe edulis* foram classificados em plântulas, infantes e jovens segundo alterações morfológicas e características foliares. O número médio de segmentos foliares e a área foliar média foram proporcionais ao estágio ontogenético do indivíduo. Verificou-se uma sobreposição dos valores de área foliar por folha entre infantes e os outros dois estádios. A estrutura populacional das folhas foi analisada. Foram encontrados coeficientes de Gini elevados, indicando uma grande desigualdade nos tamanhos entre os indivíduos. Ao considerar as distribuições de área foliar por estágio, verificou-se a maior desigualdade no estágio de jovens, sugerindo a construção de uma hierarquia.

As folhas surgem uma por uma, cada folha iniciando sua expansão após a expansão completa da anterior. A lâmina foliar cresce linearmente enquanto fechada, já o pecíolo cresce logaritmicamente apenas após a expansão da lâmina foliar. Danos por herbivoria ocorreram em 40 % de todas as folhas. Plântulas apresentaram a maior taxa de mortalidade, em função de herbívoros e causas desconhecidas. Infantes sofreram os maiores danos por herbívoros. As taxas de produção de folhas, de crescimento e de sobrevivência foram diretamente relacionadas ao estágio de tamanho do indivíduo. A produção da folha apresenta custo elevado e sua manutenção é importante para a sobrevivência da planta.

Métodos distintos para estimativa da área foliar foram comparados a uma medida efetuada através do medidor automático. Considerando a necessidade de manutenção de folhas e o menor tempo possível de coleta de dados, verificou-se que a estimativa da área foliar via uma única medida, do comprimento do limbo foliar (CL), foi o mais vantajoso dos métodos testados.

A densidade dos discos foliares aumentou em direção à base do segmento foliar e não foi influenciada pela posição do disco foliar na raque da folha. A densidade aumentou com o aumento da idade da planta. Há uma proporção direta entre a densidade foliar e o crescimento da folha em cada estágio; o que também ocorre entre a densidade foliar e a área foliar média. Em *Euterpe edulis* a variação de densidade foliar encontrada em um mesmo segmento foliar pode estar relacionada a uma diminuição no calibre e no número de feixes vasculares em direção ao ápice do segmento. O maior coeficiente de variação entre plântulas do que entre jovens favorece a hipótese de que as plantas sobreviventes estariam sendo selecionadas em função do grau de escleromorfia apresentado pelas folhas das plântulas.

ABSTRACT

Leaves of young plants in a population of *Euterpe edulis* Mart. were studied in a semideciduous forest at Santa Genebra Reserve, Campinas, SP (22°49' 45" S, 47°06' 33" W, 575 a 585m a.s.l.).

Young plants of *Euterpe edulis* were classified into seedlings, infants and juveniles, according to morphological changes and leaf features. Mean number of pinnae and mean leaf area were proportional to the ontogenetic stage of the plant. There was an overlap in leaf area values between infants and the other stages. Leaf populational structure was analysed. High Gini coefficient were determined for number of pinnae, length and width of pinnae and leaf area, indicating a great size hierarchy. The greater heterogeneity occurred in juvenile stage, thus suggesting a size hierarchy construction along the ontogenetic stages.

Leaves are produced one at time, each leaf beginning its expansion only after the complete expansion of the preceding one. The lamina grows linearly while closed, but the petiole grows logarithmically only after the lamina opens. Damage by herbivory was present in 40 % of all leaves. Seedlings had the highest mortality rate due to herbivores and unknown causes. Infants suffered the largest damage by herbivores. The rates of leaf production, growth and survival were directly related to the size stage of the individual plant. A leaf is expensive to produce and its maintenance is important for plant survival.

Different methods for estimating leaf area were compared with the LI-COR estimated leaf area. According the intention to preserve the leaves and to reduce the field work time, the better method was the estimative of the leaf area from the leaf length.

Leaf density increased from the apex to the basis of the pinnae and was not influenced by the region of the leaf where the disks were taken. Leaf density increased with plant age. Leaf density positive correlated with leaf growth rate, and with mean leaf area. The variation in leaf density found within a pinna of *Euterpe edulis* can be related to the diminishing in thickness and number of veins from the basis towards the apex of the pinna. The largest coefficient of variation among seedlings than among other stages support the hypothesis that surviving plants are selected according to the sclerophilly degree.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHÃO, E. & CHALFUN, N. N. J. 1981. Comparação entre métodos de determinação da área foliar em videira "Seyve Villard 12.375". **Ciência e Prática** 5: 48-54.
- AB'SABER, A. N.; TUNDISI, J. G.; FORNERIS, L.; MARINO, M. AC.; ROCHA, O.; TUNDISI, T.; SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; VUONO, S. & WATANABE, S. (Eds.) 1987. **Glossário de ecologia**. CNPq - ACIESP, São Paulo.
- ADEDEJI, F. O. 1985. Leaf area dynamics and chlorophyll changes of weeds following forest clearing in subhumid tropical Nigeria. **Oecologia Plantarum** 20: 395-402.
- AIDE, T. M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. **Ecology** 74: 455-466.
- AIDE, T. M. & ZIMMERMAN, J. K. 1990. Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana. **Ecology** 71: 1412-1421.
- ALLSOPP, A. 1964. Shoot morphogenesis. **Annual Review Plant Physiology** 15: 225-264.
- ALVES, L. F. 1994. **Competição intraespecífica e padrão espacial em uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)**. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ALVES, M. R. P. & DEMATTÊ, M. E. S. P. 1987. Caracterização botânica. *In*: **Palmeiras. Características botânicas e evolução**. Fundação Cargill, Campinas. P. 2-26.
- ARASAKI, F. R. & FELIPPE, G. M. 1992. Crescimento foliar em árvores adultas de *Kielmeyera coriacea*. **Anais 8 Congresso SBSP**: 57-65.
- BARBARINI, N. R. & TAKAKI, M. 1988. A simple method for measuring leaf area with PC microcomputer. **Arquivos de Biologia e Tecnologia** 31: 409-412.

- BELIN - DEPOUX, M. & QUEIROZ, M. H. 1971. Contribution à l'étude ontogénique des palmiers. Quelques aspects de la germination de *Euterpe edulis*, Mart.. **Revue Générale de Botanique** 78: 339-371.
-
- _____. 1987. Contribuição ao estudo ontogênico das palmeiras. Alguns aspectos da germinação de *Euterpe edulis* Mart. In: Palmito - 1º Encontro Nacional de Pesquisadores. **Anais. EMBRAPA, Curitiba**. P. 211-213.
- BENDEL, R. B.; HIGGINS, S. S.; TEBERG, J. E. & PYKE, D. A. 1989. Comparison of skewness coefficient, coefficient of variation, and Gini coefficient as inequality measures within populations. **Oecologia** 78: 394-400.
- BENINCASA, M. M. P. 1986. Medidas de crescimento. In: **Análise de crescimento de plantas** (Noções Básicas). FUNEP, Jaboticabal. P. 6-11.
- BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S. & MOONEY, H. A. Resource limitation in plants - an economic analogy. **Annual Review of Ecology and Systematics** 16: 363-392.
- BOVI, M. L. A.; GODOY-JR., G. & SAES, L. A. 1987a. Híbridos interespecíficos de palmito (*Euterpe oleracea* times *Euterpe edulis*). **Bragantia** 46: 343-363.
-
- _____. 1987b. Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agrônomo de Campinas. In: Palmito - 1º Encontro Nacional de Pesquisadores. **Anais. EMBRAPA, Curitiba**. P. 1-43.
-
- _____. 1991. Correlações fenotípicas entre caracteres da palmeira *Euterpe edulis* Mart. e produção de palmito. **Revista Brasileira de Genética** 14: 105-121.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. **Fitosociología**. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Ediciones Blume, Barcelona.
- CALDAS, L. S.; BRAVO, C.; PICCOLO, H. & FARIA, C. R. S. M. 1992. Measurement of leaf area with a hand-scanner linked to a microcomputer. **Revista Brasileira Fisiologia Vegetal** 4: 17-20.

- CAMPBELL, B. D.; GRIME, J. P. & MACKEY, J. M. L. 1992. Shoot thrust and its role in plant competition. **Journal of Ecology** 80: 633-641.
- CHABOT, B. F. & HICKS, D. J. 1982. The ecology of leaf life spans. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13: 229-259.
- CHIARELLO, A. & GALETTI, M. 1994. Conservation of the brown howler monkey in south-east Brazil. **Oryx** 28: 37-42.
- CLEMENT, C. R.; URPI, J. M. & COSTA, S. S. 1985. Estimación del área foliar del pejibaye (*Bactris gasipaes* H. B. K.). **Revista de Biología Tropical** 33: 99-105.
- COLEY, P. D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. In: E.G. Leigh, A. S. Rand & D. M. Windsor (Eds.). **The ecology of a tropical forest**. Smithsonian Institution Press, Washington. P. 123-133.
- _____. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. **Ecology** 64: 426-433.
- COOKE, F. P.; BROWN, J. P. & MOLE, S. 1984. Herbivory, foliar enzyme inhibitors, nitrogen and leaf structure of young and mature leaves in a tropical forest. **Biotropica** 16: 257-263.
- COSTA, C. S. B. & SEELIGER, U. 1988 a. Demografia de folhas de *Spartina ciliata* Brong. em dunas e brejos costeiros. **Revista Brasileira de Botânica** 11: 85-94.
- _____. 1988 b. Demografia de folhas de *Hydrocotyle bonariensis* Lam., uma planta herbácea rizomatosa perene, nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biologia** 48: 443-451.
- _____ & CORDAZZO, C. V. 1991. Leaf demography and decline of *Panicum racemosum* populations in coastal foredunes of southern Brazil. **Canadian Journal of Botany** 69: 1593-1599.
- COUTINHO, L. M. 1962. Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. **Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras** 257 - **Botânica** 18: 3-219.

- DE STEVEN, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. **Journal of Ecology** 77: 579-596.
- DIRZO, R. 1984. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. *In*: E. Medina, H. A. Mooney & C. Vázquez-Yánes (Eds.). **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers, New York. P. 209-224.
- ESAU, K. 1977. **Anatomy of seed plants**. John Wiley & Sons, Singapore.
- FAHN, A. 1974. **Plant anatomy**. Page Bros Ltd, Norwich.
- FARNSWORTH, E. J. & ELLISON, A. M. 1991. Patterns of herbivory in Belizean mangrove swamps. **Biotropica** 23: 555-567.
- GATSUK, L. E.; SMIRNOVA, O. V.; VORONTZOVA, L. I.; ZAUGOLNOVA, L. B. & ZHUKOVA, L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology** 68: 675-696.
- GIVNISH, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *In* E. H. Medina, A. Mooney & C. Vázquez-Yanes (Eds.). **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers, New York, New York. P. 51-84.
- _____. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist** 106: 131-160.
- GOMIDE, M. B. & CASTRO NETO, P. 1989. Determinação da área foliar "in vitro" no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). **Ciência e Prática** 13: 152-155.
- GOUDRIAAN, J. & MONTEITH, J. L. 1990. A mathematical function for crop growth based on light interception and leaf area expansion. **Annals of Botany** 66: 695-701.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B. 1978. **Tropical trees and forests**. An architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- HARDON, J. J.; WILLIAMS, C. N. & WATSON, I. 1969. Leaf area and yield of the oil palm in Malaysia. **Experimental Agriculture** 5: 25-32.

- HARPER, J. L. 1989. Canopies as populations. *In*: G. Russell, B. Marshall & P. G. Jarvis (Eds). **Plant canopies: their growth, form and function**. Cambridge University Press, Cambridge. P. 105-128.
- _____ & BELL, A. D. 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. *In*: R. M. Anderson, B. C. Turner & L. R. Taylor (Eds.). **Population dynamics**. Blackwell, Oxford. P. 29-52.
- _____ & WHITE, J. 1974. The demography of plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** 5: 419-463.
- _____ ; WILLIAMS, J. T. & SAGAR, G. R. 1965. The behaviour of seeds in the soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants. **Journal of Ecology** 53: 273-286.
- HODGE, J. 1965. Palm cabbage. **Principes** 9: 124-131.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. **Life zone ecology**. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- HOLLTUM, R. E. 1955. Growth-habits of monocotyledons - variations on a theme. **Phytomorphology** 5: 399-413.
- JOHNSON, D. 1982. Commercial palm products of Brazil. **Principes** 26: 141-143.
- JORDAN, C. F. 1966. Derivation of leaf-area index from quality of light on the forest floor. **Ecology** 50: 663-666.
- JURIK, T. W. & PLEASANTS, J. M.. 1990. The effects of light and plant size on fate of seedlings of the prairie compass plant (*Silphium laciniatum* L.) . **Functional Ecology** 4: 661-665.
- KAHN, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. **Biotropica** 18: 214-218.
- KIKUZAWA, K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. **The American Naturalist** 138: 1250-1263.

- KIRA, T. & YODA, K. 1989. Vertical stratification in microclimate. *In*: H. Lieth & M. J. A. Werger (Eds.). **Tropical rainforest ecosystems**. Biogeographical and ecological studies. Elsevier Science Publishers, Amsterdam. P. 55-71.
- KOHYAMA, T. & HOTTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. **Functional Ecology** **4**: 515-521.
- LAJTHA, K. & WHITFORD, W. G. 1989. The effect of water and nitrogen amendments on photosynthesis, leaf demography, and resource-use efficiency in *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub. **Oecologia** **80**: 341-348.
- LAW, R. 1981. The dynamics of a colonizing population of *Poa annua*. **Ecology** **62** : 1267-1277.
- LAW, R. 1983. A model for the dynamics of plant population containing individuals classified by age and size. **Ecology** **64** : 224-230.
- LEOPOLD, A. C. 1978. The biological significance of death in plants. *In* J. A. Behnke (Ed). **The biology of ageing**. Plenum, New York, New York. P. 101-114.
- LLERAS, E. 1976. Sobre parâmetros ecofisiológicos das folhas. **Acta Amazonica** **6**: 409-416.
- LONGMAN, K. A. & J. JENÍK. 1987. **Tropical forests and its environments**. Longman Publishing Group, New York, New York.
- LOWMAN, M. D. 1992. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees. **Journal of Ecology** **80**: 433-447.
- MA, L.; GARDNER, F. P. & SELAMAT, A. 1992. Estimation of leaf area from leaf and total mass measurements in peanut. **Crop Science** **32**: 467-471.
- MARQUIS, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science** **226**: 537-539.
- _____. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). **Revista de Biología Tropical** **35**:133-50.

- _____. 1990. Genotypic variation in leaf damage in *Piper arieianum* (Piperaceae) by a multispecies assemblage of herbivores. **Evolution** **44**: 104-120.
- MARTEL, J. H. I. & CLEMENT, C. R. 1986/87. Comparação preliminar da área foliar de três populações distintas da Amazônia Ocidental. **Acta Amazonica** **16/17**: 13-18.
- MATTHES, L. A. 1992. **Dinâmica da sucessão secundária em mata, após a ocorrência de fogo, Santa Genebra, Campinas, SP.** Tese de Doutorado. UNICAMP, Campinas.
- MAXIMOV, N. A. 1931. The physiological significance of the xeromorphic structure of plants. **Journal of Ecology** **19**: 277-282.
- McNAUGHTON, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. **American Naturalist** **113** : 691-703.
- MEDINA, E.; GARCIA, V. & CUEVAS, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Rio Negro region. **Biotropica** **22**: 51-64.
- MENDES, M. S.; ORTOLANI, A. A.; KRUG, C. A.; PUPO, C. M. M.; VERDADE, F. C. & GOUVÊA, P. F. S. 1973. Introdução. **In: A contribuição da região de Campinas para o desenvolvimento e a segurança nacional.** Associação dos Diplomados da Escola Superior de Guerra, Campinas, P. 5-23.
- MENDOZA, A.; PIÑERO, D. & SARUKHÁN, J. 1987. Effects of defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. **Journal of Ecology** **75**: 545-554.
- MILLARD, P. & PROE, M. F. 1991. Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. **New Phytologist** **117**:587-596.
- MORELLATO, L. P. C. 1991. **Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste de Brasil.** Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

- MORROW, P. A. 1984. Assessing the effects of herbivory. *In*: E. Medina, H. A. Mooney & C. Vázquez-Yanes (Eds). **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers, New York. p. 225-231.
- NASCIMENTO, M. T. & HAY, J. D. V. 1989. Taxa de herbivoria foliar em jovens de *Metrodorea pubescens* St. Hil. & Tul. (Rutaceae) da mata do Ribeirão do Gama - D.F. *In*: L. M. Barbosa (Coord.). Simpósio sobre mata ciliar. **Anais. Fundação Cargill, Campinas**. P. 299-319.
- _____. 1993. Intraspecific variation in herbivory on *Metrodorea pubescens* (Rutaceae) in two forest types in Central Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** 53: 143-153.
- NIKLAS, K. J. 1988. Biophysical limitations on plant form and evolution. *In*: L. D. Gottlieb & S. K. Jain (Eds.). **Plant evolutionary biology**. Chapman and Hall, London. p. 185-220.
- _____. 1993. Testing 'economy in design' in plants: are the petioles and rachises of leaves 'designed' according to the principle of uniform strength? **Annals of Botany** 71: 33-41.
- NORMAN, J. M. & CAMPBELL, G. S. 1989. Canopy Structure. *In* R. W. Pearcy, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney & P. W. Rundel (Eds.) **Plant physiological ecology, field methods and instrumentation**. Ed. Chapman and Hall, London. P. 301-326.
- OLIVEIRA, J. B. 1980. **Características morfológicas, analíticas, limitações e aptidão agrícola dos solos da quadrícula de Campinas**. Circular Técnica nº 109. Instituto Agronômico, Campinas.
- OYAMA, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. **Journal of Ecology** 78 : 648-663.
- _____. & MENDOZA, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. **Biotropica** 22:119-123.
- PARKHURST, D. F. & LOUCKS, O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. **Journal of Ecology** 60: 505-537.

- PAULILO, M. T. S. & FELIPPE, G. M. 1992. Crescimento de folhas de árvores de *Qualea grandiflora* Mart. **Revista Brasileira de Botânica** 15: 85-93.
- PIÑERO, D.; MARTINEZ-RAMOS, M. & SARUKHÁN, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. **Journal of Ecology** 72: 977-991.
- PORTER, J. R. 1989. Modules, models and meristems in plant architecture. *In*: G. Russell, B. Marshall & P. G. Jarvis (Eds). **Plant canopies: their growth, form and function**. Cambridge University Press, Cambridge. P. 143-159.
- ROSS, J. 1981. **The radiation regime and architecture of plant stands**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- ROTH, I. 1984. **Stratification of tropical forests as seen in leaf structure**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- SARUKHÁN, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. *In*: O. T. Solbrig (Ed.). **Demography and evolution in plant populations**. Blackwell, Oxford. P. 161-188.
- SILVA, D. M. 1992. **Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no município de Campinas, SP**. Tese de Mestrado. UNICAMP, Campinas.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1980. **Statistical methods**. The Iowa State University Press, Ames.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1969. **Biometry**. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
- SOLBRIG, O. T. & SOLBRIG, D. J. 1984. Size inequalities and fitness in plant populations. *In*: R. Dawkins & M. Ridley (Eds.). **Oxford Surveys in Evolutionary Biology**. Vol. 1. Oxford. P. 141-159.
- THOMAS, H. & STODDART, J. L.. 1980. Leaf senescence. **Annual Review of Plant Physiology** 31: 83-111.
- THORNWHAITE, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. **Geographical Review** 38: 55-94.

- TOMLINSON, P. B. 1961. *Palmae*. Vol. II. *In*: C. R. Metcalfe (Ed.). **Anatomy of the Monocotyledons**. Clarendon Press, Oxford.
- _____. 1979. Systematics and ecology of the *Palmae*. **Annual Review of Ecology and Systematics** 10: 85-107.
- UHL, N. W. & DRANSFIELD, J. 1987. **Genera Palmarum**. Allen Press, Lawrence.
- VAN VALEN, L. 1975. Life, death, and energy of a tree. **Biotropica** 7: 260-269.
- VÁSQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, Mexico. **Revista de Biología Tropical** 35: 85-96.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE.
- WALTER, H. 1971. **Ecology of tropical and subtropical vegetation**. Oliver & Boyd, Edinburgh. P. 51-57.
- WEINER, J. & SOLBRIG, O. T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. **Oecologia** 61: 334-336.
- WERNER, P. A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). **Oecologia** 20: 197-201.
- WHITE, J. 1979. The plant as a metapopulation. **Annual Review of Ecology and Systematics** 10:109-45.
- WILKINSON, L. 1990. **Systat: The System for Statisticians**. Evanston, SYSTAT Inc.
- ZAR, H. 1984. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall International Editions, London, England.