

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Renata Maria Strozi Alves Meira

ANATOMIA FOLIAR E ESTUDOS MORFOLÓGICOS EM ESPÉCIES DE *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato (a)
<i>Renata Maria Strozi</i>
<i>Alves Meira</i>
e aprovada pela Comissão Julgadora.

João Semir

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título
de Doutor em Biologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. João Semir

27/4/00

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

2000

CIDADE BC
 N.º CHAMADA:
T/UNICAMP
M 478a
 V. 41403 Ex. 41403
 TITULO BC/ 41403
 PREÇO 278/00
 C. ☐ D. ☒
 PREÇO R\$ 11,00
 DATA 03-03-00
 N.º CPD

CM-00142348-5

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

M478e

Meira, Renata Maria Strozi Alves

Anatomia foliar e estudos morfológicos em espécies de *Lafoensia* Vand. (Lythraceae) nativas do Brasil/Renata Maria Strozi Alves Meira. -- Campinas, SP.[s.n.], 2000.
257f.: illus.

Orientador: João Semir
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.

I. Anatomia. 2. Folha. 3. Nectário extrafloral.
4. Taxonomia. I. Semir, João. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da Defesa: 27\04\2.000

Banca Examinadora

Titulares:

Prof. Dr. João Semir _____ *João Semir*

Profa. Dra. Maria dâs Graças Sajo _____ *L. Sajo*

Profa. Dra. Marília de Moraes Castro _____ *Marília de Moraes Castro*

Profa. Dra. Sandra Maria Carmello Guerreiro _____ *Sandra Maria Carmello Guerreiro*

Profa. Dra. Taciana Barbosa Cavalcanti _____ *Taciana Barbosa Cavalcanti*

Suplentes:

Profa. Dra. Ana Maria Goulart de Azevedo Tozzi _____

Prof. Dr. Volker Bittrich _____

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

*Com todo o meu amor, dedico
este trabalho à João Augusto,
João Henrique e Júlia*

AGRADECIMENTOS

Ao João Semir, um amigo do coração, que me apoiou em um período muito difícil da minha vida profissional, que incondicionalmente depositou toda a confiança em minha pessoa. Pela orientação segura, pela dedicação e empenho em todas as fases de execução deste trabalho. Pelo exemplo do que é ser um MESTRE.

À UNICAMP, pela oportunidade de obter formação especializada em Botânica.

Às professoras Dra. Maria das Graças Sajo, Dra. Marília de Moraes Castro e Dra. Sandra Maria C. Guerreiro, pela participação na fase de pré-banca, contribuindo com sugestões valiosas para a versão final deste trabalho.

Aos amigos Julie e João Renato, pelos materiais fixados e pelas fotos de *Lafoensia numularifolia*.

Ao professor João Augusto pela auxílio nas coletas em campo e pela elaboração dos dendrogramas.

Ao Sr. Álvaro da Silva Couto (Alvinho), pela edição das pranchas fotográficas, pela paciência e presteza em atender minhas solicitações.

Ao professor Dr. Eldo Monteiro da Silva, pela elaboração dos "Abstract".

À CAPES, pela bolsa concedida.

À todos os professores e funcionários do Departamento de Botânica da UNICAMP, pela acolhida e apoio.

Aos professores e colegas da BIO 111 (UFV), Elza, Everaldo, João Marcos, Jorginho, Lino, Silvia e Tânia, pelo convívio, apoio e incentivo para conclusão deste trabalho e principalmente, pelos ensinamentos de como é trabalhar numa "disciplina de massa" e o que é trabalho em equipe.

Aos professores e funcionários do Departamento de Biologia Geral da Universidade Federal de Viçosa pela acolhida e pelo apoio.

À todos os amigos do DBG – UFV, em especial, professor Lúcio, Rosângela, Cléa, Zé Estavão, Marli, Rose, Maristela.

Aos professores e funcionários do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa, pela acolhida e pelo apoio.

À todos os responsáveis pelo laboratório de Anatomia Vegetal, que não mediram esforços para atender todas as minhas solicitações e necessidades, tanto logísticas quanto materiais, que foram fundamentais para a execução deste trabalho.

À Rosane e Zildinha, pelo auxílio e amizade.

Aos professores Aristeia, Eldo, Fernandinho e Wagner, amigos e colegas de trabalho no setor de Anatomia Vegetal, pelo convívio agradabilíssimo, pelo apoio, auxílio, estímulo, atenção e fundamentalmente, pela torcida.

À grande amiga Marisinha, pelo incentivo, pela confiança depositada e pelos ensinamentos sobre o que é amar a profissão e a Instituição, incondicionalmente.

Aos pós-graduandos da UFV, pelo convívio.

À Luzimar, Deusângela, Alexandre e Letícia, amigos e companheiros de laboratório.

À Dio, pela amizade, acolhida, incentivo e pela disposição em ajudar sempre, e sempre.

À Maria Cecília (mãe) e Álvaro (pai) pelo incentivo, pelo exemplo de boa conduta e por tentar entender, por duas vezes, o que é fazer uma tese: começar, terminar e defender (mestrado e doutorado).

Aos amigos Aristeia e Gilmar, Alex e Lú, Mércia e Serrão, Eliza e Mailson, Marisia e Jorge, Elza e Deja e Rosana, tios adotivos dos meus filhos, cujo convívio torna muito mais saudável a nossa vida em Viçosa.

Aos colegas de pós-graduação da UNICAMP, que torceram e acreditaram que eu ia terminar, pelas mensagens de incentivo, especialmente, Dio, Biriguas e Fátima e Carmela.

E finalmente, não pela ordem de importância, aos meus amados João Augusto, João Henrique e Júlia, a existência de vocês na minha vida já seria o suficiente para agradecer. Além disso, obrigado pelo amor, incentivo, paciência, compreensão e auxílio e por tentar entender a famosa frase “depois que eu terminar a tese a gente faz.....”, enfim, por acreditar que eu ia conseguir.

ÍNDICE

ANATOMIA FOLIAR E ESTUDOS MORFOLÓGICOS EM ESPÉCIES DE <i>Lafoensia</i> VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL.....	01
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
OBJETIVOS GERAIS DO TRABALHO.....	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	12
 CAPÍTULO 1: ANATOMIA FOLIAR E CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DAS ESPÉCIES DE <i>Lafoensia</i> VAND.(LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL.....	17
INTRODUÇÃO	17
MATERIAL E MÉTODOS.....	21
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	24
1. Observações de campo e identificação dos materiais	24
1.1. <i>Lafoensia numularifolia</i> A. St-Hil.....	26
1. 2. <i>Lafoensia densiflora</i> Pohl.....	27
1. 3. <i>Lafoensia glyptocarpa</i> Kohene.....	30
1.4. <i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil. ssp. <i>petiolata</i> Kohene...32	
1.5. <i>Lafoensia replicata</i> Cham.et.Schlecht.....	35
1.6. <i>Lafoensia vandelliana</i> Cham. et.Schlecht.....	38
2.Caracterização anatômica.....	40
2.1.Lâmina foliar.....	40
2.1.1. Epiderme.....	40
2.1.2 Mesofilo.....	47
2.1.3. Feixes vasculares.....	50
2.2 Pecíolo.....	51
2.3 Caracteres xeromórficos.....	52
3. Análise de agrupamento considerando os caracteres anatômicos das folhas de espécies de <i>Lafoensia</i> estudadas.....	58
4. Chave para a identificação das espécies de <i>Lafoensia</i> estudadas, utilizando os caracteres anatômicos descritos.....	61

CONCLUSÕES.....	62
RESUMO.....	65
ABSTRACT.....	67
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	69
TABELA, GRÁFICOS E FIGURAS.....	77

CAPÍTULO 2: CARACTERIZAÇÃO ESTRUTURAL DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DE *Lafoensia vandelliana* DC. (LYTHRACEAE)

INTRODUÇÃO	129
MATERIAL E MÉTODOS.....	133
1. Microscopia de luz.....	134
2. Análise química do exsudato.....	136
3. Microscopia eletrônica de varredura.....	137
RESULTADOS.....	138
1. Região meristemática apical.....	138
2. Ápices foliares diafanizados em seis estádios de desenvolvimento	139
3. Cortes histológicos.....	140
3.1. Estádio I.....	140
3.2. Estádio II e III.....	140
3.3. Estádio IV.....	141
3.4. Estádio V e VI.....	142
4. Microscopia eletrônica de varredura	143
5. Análise cromatográfica do exsudato.....	143
DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	145
RESUMO.....	156
ABSTRACT.....	158
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	160
FIGURAS.....	167

CAPÍTULO 3: ANATOMIA DA GLÂNDULA FOLIAR DE ESPÉCIES DE <i>Lafoensia</i> VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL.....	217
INTRODUÇÃO	217
MATERIAL E MÉTODOS.....	220
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	222
CONCLUSÕES.....	234
RESUMO.....	236
ABSTRACT.....	237
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	238
FIGURAS.....	245

ANATOMIA FOLIAR E ESTUDOS MORFOLÓGICOS EM ESPÉCIES DE *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL

INTRODUÇÃO GERAL

A família Lythraceae é considerada como natural, sendo um dos membros mais representativos das Myrtales. Estudos recentes, envolvendo morfologia e dados moleculares, têm indicado e confirmado que as Myrtales são monofiléticas (APG, 1998; BREMER *et al.*, 1999; JUDD *et al.*, 1999).

De acordo com JUDD *et al.* (1999), a ordem pode ser caracterizada por sinapomorfias morfológicas, entre as quais, destaca-se: a presença de pontoações guarnecidas nos elementos de vaso, a presença de floema interno no xilema secundário e flores com hipanto. Este autor, utilizando as informações contidas nos trabalhos recentes de JOHNSON & BRIGGS (1984), CHASE *et al.* (1993) e CONTI *et al.* (1997), considerou para a ordem doze famílias e cerca de nove mil espécies.

A reavaliação da delimitação atual da família Lythraceae foi feita com base nas informações registradas na literatura sobre a morfologia, palinologia, número cromossômico, anatomia da madeira, anatomia floral e dados moleculares. Nas propostas recentes, os gêneros *Duabanga*, *Sonneratia* (Sonneratiaceae) e *Punica* (Punicaceae) são incluídos na família Lythraceae, além de terem sido descritos novos gêneros para a família (DAHLGREN & THORNE, 1984; THORNE, 1992; GRAHAN *et al.*, 1993 b). Mais recentemente, com o aprimoramento dos estudos moleculares nas análises filogenéticas, a circunscrição da família também inclui o gênero *Trapa*, anteriormente colocado na família Trapaceae (GRAHAN *et al.*, 1993 a; CONTI *et al.*, 1997; JUDD *et al.*, 1999). A família Lythraceae é considerada altamente diversificada, incluindo trinta e um gêneros, dos

quais dezenove (61%) são monotípicos ou ditípicos, com aproximadamente seiscentas espécies (GRAHAM *et al.*, 1993 b, JUDD *et al.*, 1999).

Para o Brasil, a última revisão para a família como um todo foi a de KOEHNE (1877). Nesse trabalho, são relacionados os gêneros: *Adenaria* H. B. K., *Ammannia* Housston, *Cuphea* P. Browne, *Diplusodon* Pohl., *Dodecas* Linn., *Heimia* Link et Otto, *Lafoensia* Vandelli, *Lythrum* Linn., *Physocalymma* Pohl., *Pleurophora* Don. e *Rotala* Linn., sendo os mais importantes em número de espécies *Cuphea*, *Diplusodon* e *Lafoensia*.

As espécies do gênero *Lafoensia* Vand. são neotropicais, ocorrendo desde a América Central (México) até o sul da América do Sul, com limite sul no Brasil, em Santa Catarina (LOURTEIG, 1986). Existem duas revisões a respeito deste táxon. A primeira foi realizada por KOEHNE (1877), para a "Flora Brasiliensis" e a mais recente, de LOURTEIG (1986), que justificou a necessidade desta revisão pela dificuldade encontrada para identificar os materiais coletados em regiões recentemente exploradas, os quais não se enquadravam nas chaves de determinação nem nas descrições apresentadas por KOEHNE (1877).

No estudo realizado por KOEHNE (1877) são apresentadas 10 espécies de *Lafoensia*, subdivididas em dois subgêneros. O subgênero *Ptychodon* com apenas *L. numularifolia* A. St- Hil. e o subgênero *Calypsectus*, onde se encontram incluídas as espécies brasileiras: *L. densiflora* Pohl. (com duas variedades), *L. emarginata* Kohene, *L. glyptocarpa* Kohene, *L. pacari* A. St-Hil. (com três subespécies, duas variedades e cinco formas), *L. replicata* Pohl. (com duas subespécies e duas formas) e *L. vandellinana* DC; além de outras não brasileiras: *L. acuminata* DC., *L. puniceifolia* DC. e *L. speciosa* (H. B. K.) DC.

LOURTEIG (1986), concordou com a subdivisão genérica e reconheceu seis das dez espécies estabelecidas por KOEHNE (1877):

Lafoensia numularifolia (subgênero *Ptychodon*) ; *L. acuminata*, *L. densiflora*, *L. pacari*, *L. punicaefolia* e *L. vandelliana* (subgênero *Lafoensia*). A autora considerou apenas para *L. vandelliana* duas subespécies [*L. vandelliana* ssp *vandelliana* e *L. vandelliana* ssp *replicata* (Pohl.) Lourt.]. As demais espécies, subespécies, variedades e formas não foram consideradas como válidas sendo sinomizadas por ela. Das seis espécies reconhecidas, nesta revisão, quatro são endêmicas do Brasil e ocorrem em cerrados e regiões úmidas.

Na publicação de LOURTEIG (1986) é apresentado o estudo palinológico efetuado por LARRIVAL (1986), cujos dados fornecem subsídios que corroboram com a manutenção da subdivisão genérica, além de sugerir para *Lafoensia pacari* um posicionamento intermediário entre os dois subgêneros; as outras espécies são semelhantes palinologicamente.

Todos os membros das Lythraceae exibem várias características especializadas descritas para a ordem Myrtales: floema intraxilemático, feixes bicolaterais, pontoações guarnecidas nos elementos de vaso, estípulas axilares diminutas e divididas, folhas normalmente opostas, cruzadas, inteiras, simples, venação foliar broquidódroma com nervura fimbrial (coletora), tecidos ricos em ácidos elárgicos, hipanto presente na flor e um conjunto de características embriológicas (DAHLGGREN & THORNE, 1984; JOHNSON & BRIGGS, 1984; BREMER *et al.*, 1999; JUDD *et al.*, 1999). As informações registradas na literatura sobre anatomia para *Lafoensia* são restritas aos trabalhos que descrevem a família como um todo, mencionando o gênero para algumas características. Em *Lafoensia*, as folhas são descritas como dorsiventrais, hipoestomáticas, com uma a três camadas de parênquima paliçádico, sendo comum a ocorrência de idioblastos cristalíferos no parênquima fundamental e de algumas células

mucilaginosas na epiderme (SOLEREDER, 1908; METCALFE & CHALK, 1950; KEATING, 1984).

Uma característica morfológica muito importante é a presença de uma glândula subapical nas folhas de *Lafoensia*. Em uma das espécies, esta estrutura é pouco desenvolvida, tanto que KOHENE (1877), equivocadamente, em sua chave de identificação apresenta uma entrada para glândulas subapicais ausentes (*L. acuminata* DC.). Por ocorrer em todas as espécies, este caráter poderia ter um valor diagnóstico para ser utilizado na identificação do gênero apenas com base em materiais estéreis, podendo-se distingui-lo dos outros gêneros de Lythraceae (*sensu* CRONQUIST, 1981). Entretanto, a presença de glândulas no ápice da folha não é exclusiva de *Lafoensia*, pois foram observadas em outros gêneros de Lythraceae (*Caporonia* e *Galpinia*) bem como nos representantes de Sonneratiaceae e Punicaceae, famílias incluídas recentemente nas Lythraceae (GRAHAM *et al.*, 1993 b). Em relação à *Trapa* (Trapaceae) que recentemente também foi incluída nas Lythraceae, (GRAHAM *et al.*, 1993 a; CONTI *et al.*, 1997; JUDD *et al.*, 1999), não se encontrou registro quanto à presença de glândulas em suas folhas.

A ocorrência desta estrutura no ápice das folhas de *Lafoensia* foi mencionada por diversos autores, citando-as como glândulas (SAINT-HILAIRE, 1833; BENTHAM & HOOKER, 1867; KOEHNE, 1877) sem contudo especificar a sua caracterização. Estas estruturas foram investigadas, pela primeira vez, por ROSS & SUESSENGUTH (1926), que constataram que nelas os estômatos estavam ausentes e que o tecido vascular consistia principalmente de xilema. O teste usando a solução de Fehling aplicado na secreção de uma espécie mostrou-se negativo para a

verificação da presença de açúcares reduzidos o que levou os autores a concluir que estas glândulas eram hidatódios.

TURNER & LERSTEN (1983), estudando a glândula presente no ápice da lâmina foliar de *Punica granatum* L. (Punicaceae, atualmente incluída na família Lythraceae), caracterizaram-na como nectário extrafloral e chamaram a atenção para uma possível homologia entre estas glândulas e as observadas em *Lafoensia*. Os autores sugeriram, assim, que os nectários de *Punica granatum* poderiam ser interpretados como tendo sido derivados de hidatódios similares àqueles encontrados em *Lafoensia*. Em *Sonneratia* (Sonneratiaceae) as glândulas foram classificadas como hidatódios, contudo, o exsudato não foi analisado (RAO & CHAKRABORTI, 1982). Em um estudo cladístico de Lythraceae (incluindo as famílias Sonneratiaceae e Punicaceae), GRAHAM *et al.* (1993 b) mencionaram que glândulas apicais estão presentes nas folhas de *Lafoensia*, *Punica*, *Sonneratia*, *Galpinia* e *Caporonia*. Entretanto, este caráter não foi utilizado pelos autores, sendo excluído da matriz de dados porque, segundo argumentação apresentada, a homologia entre estas glândulas não está clara nestes diferentes gêneros analisados.

As inflorescências de *Lafoensia* são terminais em ramos racemiformes ou tirsoides, folhosos ou não, multifloros ou com poucas flores. As flores são sempre pediceladas, actinomorfas, hermafroditas, 8-16 meras, com hipanto turbinado ou campanulado, com nectário floral presente abaixo da inserção dos estames e com pétalas brancas ou amareladas. O androceu é diplostêmone com estames exsertos, inseridos aproximadamente na região mediana do hipanto. O ovário pode estar sobre um ginóforo longo ou curto (maior ou menor que o comprimento do ovário), sendo globoso ou turbinado, liso ou sulcado na região equatorial, com dois carpelos unilocular e insipientemente bilocular, com placentação basal,

estilete muito longo e estigma captado (LOURTEIG, 1986). Nas Lythraceae, predominam os tipos de frutos deiscentes, e apenas em *Adenaria* o tipo bacóide. Em *Lafoensia*, o fruto é ovóide, de parede lenhosa, com ápice agudo a levemente constrito, e a parede se rompe irregularmente durante a deiscência (BARROSO *et al.*, 1999)

Não existe consenso quanto a adoção do termo hipanto, tubo floral ou cálice nas descrições taxonômicas. Para CRONQUIST (1981) e DAHLGREN & THORNE (1984) os representantes de Lythraceae apresentam tubo floral ou hipanto, cuja forma, comprimento e grau de adnação aos estames é muito variável nos diferentes gêneros considerados. Já, LOURTEIG (1986) preferiu adotar a denominação de cálice o que, segundo ela, está de acordo com a terminologia empregada por SAINT-HILAIRE (1833) e KOHENE (1877). Em *Diplusodon* e *Lafoensia*, os estames estão adnatos à base do hipanto, enquanto em *Cuphea* essa adnação pode prolongar-se até o terço superior dessa estrutura (CAVALCANTI, 1988). Segundo CAVALCANTI (1995), o tubo floral em Lythraceae é constituído por três partes: a região do hipanto, a região do tubo do perianto e a região do cálice, epicálice e corola no ápice do tubo, sendo o epicálice ausente em alguns gêneros da família, entre eles, *Lafoensia*. Em relação a este hipanto, nada foi averiguado quanto a sua origem, havendo necessidade de estudos futuros para resolver se os mesmos são de origem apendicular ou receptacular.

O nectário floral de *Lafoensia* está localizado na parede interna do hipanto, na forma de uma faixa contínua que ocupa toda a porção abaixo da inserção dos estames. Este tecido secreta néctar em grande quantidade, o qual permanece acumulado no interior da flor, sendo de grande importância para a polinização da espécie. Nectários florais não estão presentes em todos os membros da família Lythraceae. De acordo com GRAHAM *et al.*

(1993 b), em estudo cladístico de *Lythraceae lato sensu*, a perda dos nectários florais ocorreu em cinco momentos diferentes. Com base na distribuição desta característica nos cladogramas, esses pesquisadores sugeriram que a perda dos nectários florais possa estar relacionada com a especialização aos polinizadores em gêneros que dependem predominantemente de polinização cruzada. Naqueles gêneros que perderam primariamente os nectários, as flores são grandes, vistosas e mais ou menos solitárias, com estames numerosos e exsertos, sendo o pólen a recompensa oferecida ao polinizador, o qual é mais abundante que o néctar. A ausência de nectários observada em *Pemphis* é associada à modificação na estratégia de polinização cruzada para autopolinização. *Lafoensia*, *Duabanga* e *Sonneratia* são exceções na família *Lythraceae lato sensu*, pois possuem flores grandes, vistosas, mais ou menos solitárias, muitos estames e tecido nectarífero desenvolvido (GRAHAM *et al.*, 1993 b), sendo os três gêneros descritos como quiropterófilos (DOBAT & PEIKERT-HOLLE, 1985).

Com base em características florais e na constatação de marcas de garras no hipanto da flor de *L. punicaefolia* e *L. pacari*, VOGEL (1958, 1968) sugeriu que estas espécies fossem polinizadas por morcegos. Posteriormente, em um estudo comparado sobre a polinização de três espécies de *Lafoensia*, SILBERBAUER-GOTTSBERGER & GOTTSBERGER (1975) observaram, documentaram e constataram que *Lafoensia densiflora* Pohl, estudada no cerrado de Botucatu (São Paulo), era polinizada tanto por morcegos quanto por esfingídeos (quiropterófila e esfingófila concomitantemente); *Lafoensia replicata* Pohl, também no Estado de São Paulo, era polinizada por morcegos e *L. pacari*, observada e pesquisada em plantas ocorrentes no cerrado da Serra do Roncador (Mato Grosso), era polinizada por esfingídeos. SILBERBAUER-GOTTSBERGER &

GOTTSBERGER (1988) relacionam *L. densiflora* como um exemplo de espécie que apresenta flores com características de síndrome de quiropterofilia onde esfingídeos podem ser polinizadores adicionais. Concomitantemente, SAZIMA & SAZIMA (1975) demonstraram que *Lafoensia pacari* é visitada e polinizada por morcegos e que seus atributos florais concordam com a “síndrome de quiropterofilia”. Posteriormente, SAZIMA & SAZIMA (1977) observaram a polinização de *Lafoensia glyptocarpa* e constataram que a espécie também é quiropterófila.

Quanto aos dados citogenéticos, considera-se $x=8$ como número cromossômico básico original para as Lythraceae *stricto sensu* (TOBE *et al.*, 1986), sendo este número determinado a partir de estudos efetuados em 12 gêneros e 13 espécies e nos dados registrados na literatura. Assim, dos 22 gêneros na família, para os quais o número cromossômico é conhecido, 13 gêneros inquestionavelmente têm $x=8$. Este dado confirma sugestões anteriormente propostas de que o número cromossômico básico das Lythraceae *stricto sensu* é $x=8$ (RAVEN, 1975; DAHLGREN & THORNE, 1984). Quanto à *Lafoensia*, DAHLGREEN & THORNE (1984) citaram $n=10$ e TOBE *et al.* (1986) $n=8$, ca. 10, não havendo porém nenhuma menção quanto as espécies analisadas. Entretanto, GRAHAM *et al.* (1987), em um estudo sobre a palinologia do grupo, comentou que no trabalho de TOBE *et al.* (1986) o número cromossômico de $2n=16$ se referiu à *L. numularifolia*. O número cromossômico de *L. vandelliana* Cham. & Schlecht. é $n=8$ (MOORE, 1977; GOLDBLATT, 1981) e em *L. densiflora* Pohl $n=16+1-2B$ (GOLDBLATT & DALE, 1991). MEIRA NETO (comun. pessoal) determinou $n=8$ como o número cromossômico para *L. glyptocarpa* Koehne.

Segundo RAVEN (1975) $x=8$ é o número cromossômico básico para as Lythraceae. Apesar dessa indicação, de acordo com GOLDBLATT (1976), existem gêneros onde isto não ocorre como seria o caso de

Lafoensia (n = ca. 10). Dados a respeito do número cromossômico fornecem evidências sobre as relações filogenéticas do grupo taxonômico estudado (GRAHAM *et al.*, 1993 b).

As espécies de *Lafoensia* são úteis para a extração de corantes amarelo-enzofre, a partir de sua madeira e folha como citado para *L. densiflora* Pohl e *L. pacari* A. St.-Hil (PIO CORRÊA, 1931; POTT & POTT, 1994). Sua madeira é considerada de boa qualidade (PIO CORRÊA, 1931; Silveira Mello 1938 *apud* CAVALCANTI, 1988), sendo utilizada na produção comercial de vigas (BAAS & ZWEYPFENNING, 1979). São plantas cultivadas para a arborização de ruas de cidades e para a ornamentação de parques e jardins (PIO CORRÊA, 1931; LOURTEIG, 1986; SOARES, 1990; LORENZI, 1992; POTT & POTT, 1994).

Algumas espécies de *Lafoensia* são usadas na medicina popular, destacando-se a utilização da casca para curar úlceras gastro-intestinais e para lavar feridas; a casca destas plantas pode conter taninos e flavonóides; a raiz é considerada tônica e febrífuga e nas folhas foi registrada a presença de esteróides/triterpenóides (POTT & POTT, 1994). Apesar da constatação da presença destes compostos, a sua possível utilização comercial, ainda não foi avaliada.

Os óleos produzidos por sementes de plantas são de importância econômica e têm utilidade na indústria. Somente nove espécies produzem aproximadamente 90% dos óleos vegetais utilizados no mundo (DUFFUS & SLAUGHTER, 1980), o que demonstra que muito pouco se conhece sobre a potencialidade de exploração de espécies vegetais, principalmente aquelas das regiões mais quentes da Terra. Neste sentido, a família Lythraceae vêm recebendo especial atenção dos pesquisadores que investigam a composição dos lipídios das sementes de seus representantes (HIRSINGER, 1980, 1985; GRAHAM *et al.*, 1981; HIRSINGER &

KNOWLES, 1984). Muitas espécies estudadas da família Lythraceae são ricas em ácidos graxos insaturados, principalmente representantes dos gêneros *Cuphea* e *Diplusodon* (GRAHAM *et al.*, 1981; GRAHAM & KLEIMAN, 1987). As sementes dos representantes arbóreos de *Lafoensia* e de *Largerstroemia* são aladas e grandes em relação as espécies de outros gêneros da família. Para as sementes de *Lafoensia numularifolia* é citada a presença de ácido linolêico como ácido graxo predominante e ácido olêico e palmítico como ácidos graxos de segunda importância (GRAHAM & KLEIMAN, 1987). Para a família Lythraceae, destaca-se *Lawsonia alba* Lam., cujas folhas são utilizadas para a extração do corante hena, utilizado para colorir cabelos (METCALFE & CHALK, 1950).

OBJETIVOS GERAIS DO TRABALHO

No presente trabalho foi realizado um estudo morfo-anatômico das espécies de *Lafoensia* nativas do Brasil, visando elucidar quanto aos caracteres morfológicos utilizados na delimitação das espécies, descrever e investigar os caracteres anatômicos que possam subsidiar a resolução de problemas taxonômicos, considerando algumas homologias e analogias. Os dados obtidos serão utilizados para traçar alguns comentários sobre a taxonomia do gênero. Um outro aspecto investigado se refere a caracterização das glândulas apicais da folha das espécies de *Lafoensia*, visando esclarecer a sua descrição como nectário extrafloral ou hidatódio.

Para tanto, o trabalho foi dividido em três capítulos, onde foi abordado a anatomia da folha de seis espécies de *Lafoensia* nativas do Brasil; a avaliação do desenvolvimento ontogenético e histoquímico da glândula subapical de *Lafoensia vandelliana*, bem como a análise química do exsudato desta glândula e a caracterização estrutural da glândula subapical da folha das outras espécies estudadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG. 1998. An ordinal classification for the families for flowering plants. **Ann. Miss. Bot. Gard.** **85**: 531-553.
- BAAS, P. & ZWEYPFENNING, R.C.V.J. 1979. Wood anatomy of the Lythraceae. **Acta. Bot. Neel.** **28**: 117-155.
- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C. L. F. 1999. **Frutos e sementes. Morfologia aplicada à sistemática de Dicotiledôneas**. Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais.
- BENTHAM, G. & HOOKER, J. D. 1867. **Genera Plantarum**. v.1, Reeve & Co., Londres.
- BREMER, K.; BREMER, B. & THULIN, M. 1999. **Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants**. 5^{ed} Department of Systematic Botany, Evolutionary Biology Centre. Uppsala University.
- CAVALCANTI, T.B. 1988. **A família Lythraceae na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil**. Tese de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CAVALCANTI, T.B. 1995. **Revisão de *Diplusodon* Pohl (Lythraceae)**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CHASE, M. W. *et al.* 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. **Ann. Miss. Bot. Gard.** **80**: 528-580.
- CRONQUIST, A. 1981. **An system of classification of flowering plants**. Columbia University Press, New York.
- CONTI, E.; LITT, A.; WILSON, P. G.; GRAHAM, S. A.; BRIGGS, B. G.; JOHNSON, A. S. & SYTSMA, K. J. 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. **Syst. Bot.** **22**: 629-647.
- DAHLGREN, R. & THORNE, R.F. 1984. The Myrtales: circumscription, variation, and relationships. **Ann. MO. Bot. Gard.** **71**: 633-699.

- DOBAT K. & PEIKERT-HOLLE, T. 1985. **Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie).** Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.
- DUFFUX, C. M. & SLAUGHTER, J. C. 1980. **Seeds and Their Uses.** Wiley, New York.
- GOLDBLATT, P. 1976. New or noteworthy chromosome records in the angiosperms. **Ann. MO. Bot. Gard.** **63**: 889-895.
- GOLDBLATT, P. 1981. **Index to plant chromosome numbers 1975-1978.** Monographs in systematic botany from Missouri Botanical Garden. Saint Louis, Missouri Botanical Garden.
- GOLDBLATT, P. & DALE, E.J. 1991. **Index to plant chromosome numbers 1988-1989.** Monographs in systematic botany from Missouri Botanical Garden. Saint Louis, Missouri Botanical Garden.
- GRAHAM, S. A.; HIRSINGER, F. & ROBBELEN, G. 1981. Fatty acids of *Cuphea* (Lythraceae) seed lipids and their systematic significance. **Amer. J. Bot.** **68**:908-917.
- GRAHAM, S. A. & KLEIMAN, R. 1987. Seed lipids of the Lythraceae. **Biochem. System Ecol.** **15**:433-439.
- GRAHAM, A.; NOWICKE, J. W.; SKVARLA, J. J.; GRAHAM, S.A.; PATEL, V. & LEE, S. 1987. Palynology and systematic of the Lythraceae. II. Genera *Haitia* through *Peplis*. **Amer. J. Bot.** **74**: 829-850.
- GRAHAM, S.; CONTI, E. & SYTSMA, K. 1993 a. Phylogenetic analysis of the Lythraceae based on rbcL sequence divergence. **Amer. J. Bot. Suppl.** **80**: 150.
- GRAHAM, S. A.; CRISCI, J. V. & HOCH, P. C. 1993 b. Cladistic analysis of the Lythraceae *lato sensu* based on morphological characters. **Bot. J. Linn. Soc.** **113**:1-33.
- HIRSINGER, F. 1980. Studies to estimative the performance of a new medium chain triglyceride oil crop. *Cuphea* (Lythraceae): 1. Natural variability in taxonomic traits of *Cuphea* ssp. **Argen. Bot.** **54**:157-178.
- HIRSINGER, F. 1985. Agronomic potencial and seed composition of *Cuphea*, an annual crop for lauric and capric seed oils. **J. Am. Oil Chem.** **62**:76-80.

- HIRSINGER, F. & KNOWLES, P.F. 1984. Morphological and agronomic description of selected *Cuphea* germplasm. **Econ. Bot.** **38**:439-451.
- JOHNSON, L.A.S. & BRIGGS, B.G. 1984. Myrtales and Myrtaceae - a phylogenetic analysis. **Ann. MO. Bot. Gard.** **71**: 700-756.
- JUDD, W. S. ; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A. & STEVENS, P. F. 1999. **Plant systematics. A phylogenetic approach.** Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, USA.
- KEATING, R.C. 1984. Leaf anatomy histology and its contributions of relationships in the Myrtales. **Ann. MO. Bot. Gard.** **71**: 801-823.
- KOEHNE, E. 1877. Lythraceae. In: Flora brasiliensis. (C.F. Von Martins & Eichler eds.), v.13, part II.
- LARRIVAL, M.T.C. 1986. Palinologia. In: Revision del genero *Lafoensia* Vandelli (Lythraceae), (by A. Lourteig). **Mem. Soc. Ciên. Nat. La Salle** **45**: 121-126.
- LORENZI, H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil.** Editora Plantarum Ltda. Nova Odessa, SP.
- LOURTEIG, A. 1986. Revision del genero *Lafoensia* Vandelli (Lithraceas). **Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle** **45**: 115-158.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1950. **Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses.** v. 2, Clarendon Press, Oxford.
- MOORE, R.J. 1977. Index to plant chromosome numbers for 1973-74. **Regnum Veg.** **96**:1-257.
- PIO CORRÊA, M. 1931. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas.** v. 2, Imprensa Nacional. Rio de Janeiro.
- POTT, A. & POTT, V. J. 1994. **Plantas do pantanal.** Embrapa. Brasília, DF.
- RAO, T. A. & CHAKRAORTI, S. 1982. A little looked at attribute of the leaves of *Sonneratia caseolaris* (L.). **Curren. Scien.** **51**: 303-305.
- RAVEN, P.H. 1975. The bases of the Angiosperm phylogeny: cytology. **Ann. MO. Bot. Gard.** **62**: 724-764.

- ROSS, Von H. & SUESSENGUTH, K. 1926. Das Apikalortgan der Blätter von *Lafoensia*. **Flora** **120**: 1-18.
- SAINT-HILAIRE, A. 1833. **Flora brasileira meridionalis**. v.3. Paris.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1977. Solitary and group foraging: Two flower-visiting patterns of the lesser spear-nosed bat *Physsosomus discolor*. **Biotropica** **9**: 213-215.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Ciê. e Cult.** **27**: 405-416.
- SILBERBAUER-GOSTBERGER, I. & GOTSBERGER, G. 1975. Über sphingophile angiosperm brasiliens. **Plant. Syst. Evol.** **123**: 157-184.
- SILBERBAUER-GOSTBERGER, I. & GOTSBERGER, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. **Revta. brasil. Biol.** **48**: 651-663.
- SOARES, C. B. L. V. 1990. **Árvores nativas do Brasil**. Salamandra, Rio de Janeiro, RJ.
- SOLEREDER, H. 1908. **Systematic anatomy of the Dicotyledons. A handbook for laboratories of pure and applied Botany**. Translated by L. A. Boodle & F.G. Fritsch, v. 1, Clarendon Press, Oxford.
- THORNE, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. **Bot. Rev.** **58**: 225-348.
- TOBE, H.; RAVEN, P.H. & GRAHAM, S.A. 1986. Chromosome counts for some Lythraceae *sens. str.* (Myrtales), and the base of the family. **Taxon** **35**: 13-20.
- TURNER, G.W. & LERSTEN, N. R. 1983. Apical foliar nectary of Pomegrate (*Punica granatum*: Punicaceae). **Amer. J. Bot.** **70**: 475-480.
- VOGEL, St. 1958. Fledermausblumen in Südamerika. **Österr. Bot. Zt.** **104**: 491-530.
- VOGEL, St. 1968. Chiropterophilie in der Neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. **Flora Abt. B**, **157**: 562-602

CAPÍTULO 1

ANATOMIA FOLIAR E CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DAS ESPÉCIES DE *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL

INTRODUÇÃO

O gênero *Lafoensia* é neotropical, ocorrendo desde a América Central até a América do Sul. Algumas espécies são endêmicas do Brasil, sendo bem representadas nas comunidades vegetais brasileiras, principalmente nos cerrados e formações de transição entre cerrado e a vegetação da margem de rios e riachos, matas ciliares e de galeria e entre campo sujo, cerrado e campo rupestre. Trabalhos de análise da estrutura arbórea de vegetação de cerrado amostraram *L. densiflora* e *L. pacari* entre as espécies de maior índice de valor de importância em vegetação de cerrado nos Estados do Pará e Mato Grosso, respectivamente (MIRANDA, 1993; GUARIM-NETO *et al.*, 1994).

KOEHNE (1877) realizou a primeira revisão das Lythraceae brasileiras onde tratou o gênero *Lafoensia*. Nessa, o autor estabeleceu duas novas espécies e relacionou as demais descritas até esta época. Neste são apresentadas 10 espécies de *Lafoensia*, subdivididas em dois subgêneros. O subgênero *Ptychodon* com apenas *L. numularifolia* A. St- Hil. e o subgênero *Calypsectus*, onde se encontram incluídas as espécies brasileiras: *L. densiflora* Pohl. (com duas variedades), *L. emarginata* Kohene, *L. glyptocarpa* Kohene, *L. pacari* A. St-Hil. (com três subespécies, duas variedades e cinco formas), *L. replicata* Pohl. (com duas subespécies e duas formas) e *L. vandelliana* DC; além de outras não brasileiras: *L.*

acuminata DC., *L. puniceifolia* DC. e *L. speciosa* (H. B. K.) DC.

Em revisão mais recente, LOURTEIG (1986), concordou com a subdivisão genérica, mantendo a subdivisão genérica, conservando o subgênero *Ptychodon* com a mesma delimitação. Entretanto substituiu o subgênero *Calypsectus* pelo subgênero *Lafoensia*, argumentando que a espécie tipo, no seu estabelecimento, estava contida neste subgênero. Desta forma, foram reconhecidas apenas seis das dez espécies estabelecidas por KOEHNE (1877): *Lafoensia numularifolia* (subgênero *Ptychodon*); *L. acuminata*, *L. densiflora*, *L. pacari*, *L. puniceifolia* e *L. vandelliana* (subgênero *Lafoensia*). A autora considerou apenas para *L. vandelliana* duas subespécies [*L. vandelliana* ssp *vandelliana* e *L. vandelliana* ssp *replicata* (Pohl.) Lourt.]. As demais espécies, subespécies, variedades e formas não foram consideradas como válidas sendo sinonimizadas por ela. Das seis espécies reconhecidas, nesta revisão, quatro são endêmicas do Brasil e ocorrem em cerrados e regiões úmidas.

A revisão apresentada por LOURTEIG (1986) foi embasada em estudos de taxonomia clássica, relacionando os trabalhos registrados em literatura, como os dados apresentados sobre anatomia por SOLEREDER (1908) e METCALFE e CHALK (1950). Na publicação de LOURTEIG (1986), é apresentado o estudo palinológico das espécies de *Lafoensia* executado por LARRIVAL (1986), cujos resultados foram úteis para reforçar a conservação dos dois subgêneros. Além disso, foi sugerido um posicionamento intermediário para *Lafoensia pacari* entre os dois subgêneros, sendo as outras espécies consideradas muito semelhantes palinologicamente.

A classificação taxonômica apresentada por LOURTEIG (1986) não resolveu todos os problemas de identificação das espécies de *Lafoensia*. Alguns dos materiais, coletados em populações nativas do Brasil, não

encontram entradas satisfatórias na chave de identificação apresentada.

Os estudos de morfologia e anatomia foliar são, reconhecidamente, ferramentas para a taxonomia (METCALFE & CHALK, 1979; 1983). As características anatômicas, principalmente quanto aos caracteres foliares, em muitos casos são de utilidade para elucidar problemas taxonômicos em diversas famílias de plantas, como se verifica nos recentes trabalhos efetuados em Asteraceae (LERSTEN & CURTIS, 1994; SAJO & MENEZES, 1994; ARIAS, 1995; CASTRO *et al.*, 1997), Eriocaulaceae (CASTRO & MENEZES, 1995; SCATENA *et al.*, 1999), Lauraceae (MORAES & PAOLI, 1999), Leguminosae (LERSTEN & CURTIS, 1994; MENDES & PAVIANI, 1997), Orchidaceae (HOLTZMEIER *et al.*, 1998), Simaroubaceae (FRANCESCHINELLI & YAMAMOTO, 1993), Solanaceae (REIS, 1998), Sterculiaceae (HUSSIN & SANI, 1998), Xyridaceae (SAJO *et al.*, 1995), entre outros.

As informações disponíveis sobre a anatomia do gênero *Lafoensia* são restritas aos trabalhos de SOLEREDER (1908), METCALFE & CHALK (1950) e KEATING (1984). Estes trabalhos fazem uma abordagem geral da Ordem Myrtales, descrevendo a família Lythraceae, algumas vezes fazendo menção ao gênero *Lafoensia*.

Este trabalho tem como objetivos:

- estabelecer comparação entre os caracteres taxonômicos utilizados por KOEHNE (1877) e por LOURTEIG (1986), visando compreender as diferenças na delimitação das entidades taxonômicas propostas;
- descrever a anatomia foliar de seis espécies de *Lafoensia* nativas do Brasil, visando contribuir com dados que possam subsidiar estudos taxonômicos, e resolver alguns problemas.
- elaborar uma chave de identificação para as espécies estudadas utilizando os dados anatômicos analisados.
- estabelecer comparação entre as espécies considerando os caracteres da anatomia foliar, através da análise de agrupamentos.

MATERIAL E MÉTODOS

Neste trabalho foram estudadas as seguintes espécies:

Lafoensia Subgênero *Ptychodon*:

1. *L. numularifolia* A. St-Hil. (UEC 066000)

Lafoensia subgênero *Lafoensia*:

2. *L. densiflora* Pohl (VIC 20354, VIC 20356)
3. *L. glyptocarpa* Koehne (VIC 20559)
4. *L. pacari* A. St-Hil. ssp *petiolata* (UEC 9573; UEC 9568, VIC 9069)
5. *L. replicata* Pohl (VIC 20352)
6. *L. vandelliana* (VIC 20353; VIC 20345; VIC 20344)

Os exemplares listados são provenientes de diferentes localidades e se referem aos materiais testemunho das amostras fixadas e estão depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC) e no Herbário de Universidade Federal de Viçosa (VIC).

Adotou-se, com algumas restrições, os dois sistemas taxonômicos existentes para o gênero o de KOEHNE (1877) e o de LOURTEIG (1986). Contudo, não se considerou a maioria das categorias infra-específicas bem como algumas sinonimizações propostas por LOURTEIG (1986).

Folhas totalmente expandidas foram fixadas em FAA 50 (JOHANSEN, 1940). As amostras foram mantidas em dissecador, para estabelecimento de vácuo e após a fixação os materiais foram estocados em álcool etílico 70%.

Parte dos materiais avaliados foi obtida de exsiccatas. As amostras foram retiradas de folhas selecionadas conforme o seu bom estado de preservação, as quais foram fervidas em água destilada até completa submersão. Posteriormente foram tratadas com hidróxido de potássio 2%

em temperatura ambiente (SMITH & SMITH, 1942), desidratados em série etílica e estocadas em álcool etílico 70%. Cortes à mão livre foram obtidos da nervura mediana e da margem na região mediana da folha. Os cortes foram corados com fucsina básica e azul de astra e as lâminas montadas em glicerina (JOHANSEN, 1940). Parte das amostras foi submetida à técnica de diafanização para descrição das características epidérmicas.

Para descrever os caracteres de superfície, peças inteiras foram diafanizadas utilizando-se solução de ácido clorídrico e peróxido de hidrogênio (1:1), hidróxido de sódio 10% e cloral hidratado 25%, intercalados por sucessivas lavagens em água destilada (JOHANSEN, 1940, modificado). Os materiais foram corados com safranina (1% solução aquosa) e azul de astra (GERLACH, 1969), desidratados e montados em resina sintética Permout.

Das plantas que foram coletadas no campo e fixadas, isolou-se a porção mediana do pecíolo e a região mediana da folha (nervura mediana e margem). Estas amostras foram desidratadas em série etílica, até o álcool etílico 95% e incluídas em historesina glicol-metacrilato da marca HISTORESIN LEICA (GERRITS & ZUIDEVELD, 1983), ou desidratadas em série butílica e incluídas em parafina (JOHANSEN, 1940). Os blocos foram cortados em micrótomo rotativo de avanço automático, utilizando-se navalha de vidro para os blocos de historesina e de aço para os blocos de parafina, obtendo-se cortes transversais e longitudinais paradérmicos com 2 a 4µm de espessura para os materiais incluídos em historesina e 8µm para aqueles incluídos em parafina. Parte dos cortes obtidos foi corada com safranina (1% solução aquosa) e azul de astra. Na etapa de coloração com azul de astra as lâminas contendo materiais incluídos em historesina foram mantidas em estufa a 34°C (GERLACH, 1969, modificado). O restante dos cortes foi submetido à técnica histoquímica PAS e corada com vermelho de

rutênio para identificação de polissacarídeos (JENSEN, 1962). As lâminas foram montadas em resina sintética Permout.

Cortes a mão livre foram feitos e montados sem coloração ou submetidos ao sudan III glicerinado para evidênciação de lipídeos (JENSEN, 1962) ou para confirmação de algumas informações.

A análise do laminário e a documentação fotográfica foram feitas em um fotomicroscópio DOCUVAL e em um Olympus AX70, equipado com sistema fotográfico U-PHOTO. Para a evidênciação de cristais e detalhamento dos feixes vasculares da nervura mediana e pecíolo utilizou-se o recurso da luz polarizada.

A descrição morfológica das folhas foi feita segundo a caracterização sugerida por HICKEY (1979) e, para isso, foram utilizadas as exsicatas das espécies depositadas nos herbários e os materiais coletados e fixados.

Para definir os padrões de casca externa das espécies estudadas utilizou-se a terminologia proposta por TORRES *et al.* (1994). O termo casca tem sido utilizado para descrever todos os tecidos externos ao câmbio vascular ou ao xilema (CUTTER, 1971; ESAU, 1977; METCALFE, 1979; FAHN, 1989; RAVEN *et al.*, 1999).

Foi feita uma análise comparativa dos caracteres anatômicos das folhas de *Lafoensia* estudadas. Os caracteres foliares foram considerados conforme a sua presença ou ausência em cada espécie comparada. A interpretação das relações entre as espécies foi feita por método de agrupamentos utilizando os algoritmos de médias não ponderadas (UPGMA), ligação simples e ligação completa (SNEATH & SKAL, 1973).

Foram construídos dendrogramas que expressam graficamente o número de caracteres analisados que são comuns entre as espécies.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. Observações de campo e identificação dos materiais

O gênero é representado por espécies arbustivas até arvoretas, principalmente aquelas que ocorrem em campos sujos, cerrados e campos rupestres; algumas vezes podem atingir porte arbóreo, como em *L. glyptocarpa* e *L. vandelliana*, as quais ocorrem em mata. O tronco pode apresentar casca externa lisa (*L. densiflora*), escamosa com fissuras pouco profundas (*L. glyptocarpa*), papirácea esfoliante (*L. pacari* ssp. *petiolata*), profundamente fissurada (*L. replicata* e *L. vandelliana*). As observações sobre o padrão da casca externa foram avaliadas pela primeira vez para as espécies de *Lafoensia*. Um outra característica verificada em campo é que somente *L. glyptocarpa* é perenifolias, as outras espécie são decíduas.

Os ramos jovens são cilíndricos ou quadrangulares até alados, sendo estes caracteres as vezes utilizados como bons indicadores taxonômicos. Entretanto, as observações de materiais no campo e a análise de exicatas de herbários, revelam que estes caracteres devem ser avaliados com prudência. Em *L. replicata*, observada na Serra do Caraça, em um mesmo indivíduo, alguns ramos jovens eram quadrangulares e outros cilíndricos.

As folhas são opostas, simples, simétricas, sésseis ou pecioladas, glabras e a venação é do tipo pinado, broquidódromo, com nervura fimbrial (coletora) evidente. Na região subapical está presente uma glândula que será objeto de estudo do próximo capítulo, uma vez que não existe consenso quanto a sua caracterização como hidatódio ou nectário extrafloral (ROSS & SUESSENGUTH, 1926; TURNER & LERSTEN, 1983).

As inflorescências são racemos, ou tirsos, terminais ou axilares com pedúnculos grossos, rígidos, curtos ou longos, cilíndricos, achatados até quadrangulares.

As flores de *Lafoensia* são pediceladas com pedicelo cilíndrico, achatado ou quadrangular, actinomorfas, 8-16 meras, com hipanto grosso em forma de taça, cálice com prefloração franzida e valvar, sem calículo, pétalas glabras, geralmente brancas amassadas e imbricadas, obovada e unguiculada. O androceu é diplostêmone, 16-32 estames exsertos, dobrados e encurvados no botão antes da antese, que é noturna. O nectário floral está presente na parede interna do hipanto, formando um anel largo na parede do hipanto, desde a base até a altura onde se inserem os estames (figuras 40 a 45). O ginóforo pode ser curto ou alongado. O ovário é globoso ou turbinado, liso ou sulcado, 2-carpelar, unilocular ou aparentemente bilocular pela formação de um septo incompleto na altura do estilete, os óvulos são anátropos, numerosos, em placentação basal, o estigma é capitado.

Os frutos são do tipo cápsula, com pericarpo atrofusco, lenhoso, duro, liso ou sulcado, com depressões localizadas em um círculo próximo ao ápice. KOHENE (1877) e LOURTEIG (1986) utilizaram a presença ou ausência de depressão na parede do fruto como um caracter para separar espécies de *Lafoensia*. Entretanto, conforme verificou-se neste trabalho, para algumas espécies esta característica é variável dentro de uma mesma população (figuras 24, 25, 27), portanto este caráter deve ser considerado com parcimônia. A deiscência é irregular (figuras 4, 10, 26, 27) e as sementes são numerosas, grandes, rígidas e aladas. Segundo BARROSO *et al.* (1999), os frutos de *Lafoensia* representam cápsulas rúpteis, como na maioria das Lythraceae, tendo formato ovóide, parede lenhosa, com ápice agudo a levemente constricto. Para liberar as sementes, que são numerosas, a parede do fruto se rompe irregularmente. De acordo com GRAHAN & KLEIMAN (1987), as sementes na família Lythraceae são caracteristicamente numerosas; em muitas espécies elas são pequenas,

sendo as maiores e aladas referidas para os membros arbóreos de *Lafoensia* e *Lagerstromia*.

1.1. *Lafoensia numularifolia* A. St.-Hil.

A espécie está bem delimitada nas duas chaves de identificação e em ambas encontra-se incluída no subgênero *Ptychodon*.

São plantas arbustivas 1 a 1,5m de altura, possuem folhas sésseis ou subsésseis, lâmina foliar com 10 a 22 mm de comprimento, ovada (figuras 1 a 4), venação broquidódroma com nervuras laterais pouco visíveis e glândula apical pequena. As inflorescências são racemosas, com poucas flores (figuras 2, 3) e as bractéolas são persistentes após a antese. As pétalas são brancas (figuras 2, 3) e o ginóforo é longo, atingindo a metade ou ultrapassando o comprimento do ovário (figura 40). Frutos (figura 4) com 10 a 12 mm de comprimento, com sulcos bem marcados na região apical.

Esta espécie é facilmente distinta das demais pelo tipo de hábito e pelas características morfológicas descritas. Devido ao porte arbustivo e principalmente pelas bractéolas (denominadas profilos por KOEHNE, 1877), persistentes após a antese da flor *L. numularifolia* foi isolada no subgênero *Ptychodon*. Todas as outras espécies de *Lafoensia* incluídas no subgênero *Lafoensia* são arvoretas a árvores (algumas chegando a atingir até mais de 20 metros de altura) e apresentam bractéolas caducas após a antese. Recentemente, foi constatado e coletadas na Serra do Cipó e Diamantina (Minas Gerais), plantas que apresentam todas as características morfológicas descritas para o subgênero *Lafoensia*, entretanto, as mesmas apresentam bractéolas persistentes após a antese. Já na região das caatingas, em Pernambuco, município de Triunfo, foi coletada uma planta identificada como *Lafoensia*, que apresenta porte arbustivo, folhas

pequenas e bractéolas caducas antes da antese. Aparentemente, estas espécies são novas para a ciência, e estão em estudos para a confirmação desta suposição.

Tais observações, aliadas aos estudos palinológicos (LARRIVAL, 1986), permitem a interpretação de que *Lafoensia* é um grupo natural, porém, a separação em dois subgêneros parece ser artificial.

L. numularifolia é uma espécie endêmica do Brasil ocorrendo nos estados do sul e, no sudeste, somente no sul de São Paulo. Ocorre, preferencialmente, em vegetação de campo aberto (figura 3), campo sujo e de campo cerrado.

Espécimes examinados:

BRASIL:

São Paulo: Itararé, rodovia Itararé – Bom Sucesso, beira da estrada. 26/I/1996. V. C. Souza, V. R. Scalon, A. Astorino 10503 (UEC).

Paraná: Jaguariaíva, Serrinha. 18/XII/1976, G. Hatschbach 39242 (UEC).
Jaguaraíva, Rio das Mortes. 2/II/1995. J. R. Stehmann 2168 & J. Semir (UEC). **Sengés**, estrada Sengés – Ponta Grossa, Rio das Mortes, campo arenoso. 03XII/1993, J. R. Stehmann, J. H. A. Dutith & A. Sciamarelli (UEC 66000).

1.2. *Lafoensia densiflora* Pohl

Esta espécie é representada por arvoretas (figura 5) ou árvores de 1,5 m a 5 m de altura. Tronco com a casca externa lisa (figura 6) e ramos jovens cilíndricos. As folhas são curtamente pecioladas, pecíolo com cerca de 5 mm de comprimento, engrossado; lâmina medindo 50 a 100 mm de comprimento, coriáceas, geralmente oblongas, com venação broquidródoma, nervuras laterais reunidas em duas nervuras fimbriais conspicuas e glândula subapical proeminente. As inflorescências são terminais em racemos decusados, multifloros, folhosos (figuras 8, 9), que se

destacam visualmente na planta (figura 7). As flores apresentam hipanto glabro, amarelo a creme-esverdeado com manchas vináceas (figuras 8), o ginóforo é longo (figura 41), atingindo a metade ou ultrapassando o comprimento do ovário. Os frutos, com 50 a 70 mm de comprimento, são turbinados, com ápice agudo a acuminado de paredes lisas e sulcos ausentes (figuras 10, 11).

É uma espécie endêmica do Brasil, ocorrendo em vegetação de cerrado e regiões de transição entre cerrado e mata ciliar e cerrado e campos rupestres.

Os materiais coletados na reserva mineral da Companhia do Vale do Rio Doce, município de Santa Bárbara, Minas Gerais, localizado na face sul da Serra do Caraça, foram identificados como *L. densiflora*. Esta população foi observada em região de baixa altitude, próxima a um afloramento de minério de ferro, em ambiente úmido beirando um pequeno córrego (figura 5).

De acordo com o trabalho de KOEHNE (1877), o caráter distintivo para esta espécie é o comprimento do ginóforo, que pode ser igual a metade ou maior que o comprimento do ovário. LOURTEIG (1986) utilizou os caracteres: folhas grandes (160 mm), elíptica a oblongas, brácteas caducas quando as flores se abrem, ginóforo menor que o ovário, cálice subsférico a campanulado, ovário liso, caule jovem 4 subangulados, folhas subsésseis a sésseis, pecíolos engrossados, curtíssimos, pedicelos achatados raro marginados.

A espécie apresenta semelhança com a maioria das outras espécies pelas folhas amplas sempre maior que 2 cm, com forma elíptica a oblonga, venação broquidódroma, nervura fimbrial conspícua e as brácteas e bractéolas caducas antes da antese das flores.

Comparando-se as chaves de identificação de KOEHNE (1877) e de

LOURTEIG (1986), percebe-se que elas são complementares em algumas características. Porém, de acordo com a análise dos materiais em campo e pela exsicatas depositadas em herbário, o comprimento do ginóforo (comprimento igual ou maior que a metade do ovário), as brácteas maiores persistentes na inflorescência jovem (figura 8), e o pedicelo da inflorescência achatado (figura 9) são as características mais marcantes para reconhecimento de *L. densiflora*, pelo menos como definido por KOEHNE (1877). Nesta análise, a caracterização proposta por KOEHNE (1877) gera menos confusões, principalmente porque LOURTEIG (1986) descreveu a espécie como tendo ginóforo curto (metade ou menor que o ovário). Esta é a principal discordância entre esses dois sistemas de classificação. Se for considerado o comprimento do ginóforo menor que o comprimento do ovário, o exemplar seria identificado como *L. punicaefolia*, espécie que não ocorre no Brasil. Na relação de materiais examinados por LOURTEIG (1986), estão listados materiais provenientes de Goiás, do Distrito Federal, e de Minas Gerais. Em Minas Gerais, as coletas são provenientes da Serra do Cipó, da Serra do Espinhaço e nos municípios de Jaboticatubas, Três Lagoas, Barabacena e Belo Horizonte. A pesquisadora, portanto, não examinou exemplares da região de Santa Bárbara - Mariana.

Espécimes examinados:

BRASIL:

Bahia: Piatã – Abaíra, estrada para Catolés. 06/IV/1977. I. Koch 706, et al.(UEC).

Distrito Federal: Parque do Gama, 45Km S de Brasília. 12/VII/1976. P. H. Davis 60189 (UEC).

Minas Gerais: Santa Bárbara, estrada Santa Bárbara – Mariana, 26 Km da entrada do Caraça, entroncamento da estrada próximo à entrada da CVRD – SUMIN, reserva mineral da CVRD, beira da estrada próximo ao cerrado. 18/07/1993. R. M. S. A. Meira 76 & J. A. A. Meira Neto (UEC). **Santa Bárbara**, estrada Santa Bárbara – Mariana, 26Km da entrada do Caraça, entroncamento da estrada próximo à entrada da

CVRD – SUMIN, reserva mineral da CVRD, beira da estrada próximo ao cerrado. 18/07/1993. R. M. S. A. Meira 77 & J. A. A. Meira Neto (VIC). **Santa Bárbara**, reserva mineral CVRD, Fazendão, estrada Santa Bárbara – Mariana, beira de trilha. 25/04/1998, R. M. S. A. Meira 109 (VIC). **Santa Bárbara**, estrada Santa Bárbara – Mariana, 26 Km da entrada do Caraça, entroncamento da estrada próximo à entrada da CVRD – SUMIN, reserva mineral da CVRD, beira da estrada próximo ao cerrado. 24/04/1998. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20356). **Santa Bárbara**, estrada Santa Bárbara – Mariana, 26 Km da entrada do Caraça, entroncamento da estrada próximo à entrada da CVRD – SUMIN, reserva mineral da CVRD, beira da estrada próximo ao cerrado. 25/04/1998. R. M. S. A. Meira 110 & J. A. A. Meira Neto (VIC).

São Paulo: Rio Claro, cultivado no Campus da UNESP. 3/1/1984. A. Furlan 146 (UEC).

1.3. *Lafoensia glyptocarpa* Koehne

A espécie *L. glyptocarpa* é representada por árvores (figura 12) frondosas (entre 15 e 25 m de altura) que ocorrem em ambientes úmidos, em florestas pluviais da costa atlântica (LORENZI, 1992). Os ramos jovens são cilíndricos e a casca externa é escamosa, com fissuras pouco profundas, longitudinais e transversais, irregulares, que formam placas ou escamas (figuras 14, 15). Os ramos são finos e delicados. As folhas são membranáceas, elípticas, pecioladas, pecíolo delgado, 5 a 10 mm de comprimento, lâmina 30 a 70 mm de comprimento, venação broquidódroma, com ápice acuminado e glândula subapical conspicua. As flores estão reunidas em inflorescências racemosas terminais, com poucas flores, que se destacam da planta (figura 13). As flores apresentam ovário turbinado e ginóforo curto (figura 42). Os frutos sempre apresentam depressões nas paredes.

Os materiais estudados de *L. glyptocarpa* foram coletado nos indivíduos cultivados nas ruas da cidade de Campinas, São Paulo (figura

12) e em exsicatas de herbários, provenientes de regiões típicas de ocorrência da espécie.

Esta espécie foi sinonimizada sob *L. vandelliana* ssp *vandelliana*, por LOURTEIG (1986). A autora considerou que sob *L. vandelliana* havia dois morfos distintos compreendendo uma ampla variação entre estes dois extremos morfológicos. Aparentemente, a separação destas espécies foi baseada na distribuição fitogeográfica, uma vez que, *L. vandelliana* ssp *vandelliana* é citada como uma espécie de maior distribuição geográfica ocorrendo no Brasil, Bolívia e Paraguai e *L. vandelliana* ssp *replicata*, como endêmica do Brasil. Entretanto, não existe clareza neste trabalho quanto a esse fato. A presença de depressões na zona equatorial da parede dos frutos foi considerada como uma característica distintiva para separação de *L. vandelliana* (*sensu* LOURTEIG, 1986) das demais. Os caracteres analisados de *L. glyptocarpa*, tanto na análise das exsicatas quanto nas observações de plantas cultivadas, demonstram que esta é uma espécie bem delimitada, e portanto essa sinonimização deve ser reavaliada. A espécie tem hábito arbóreo, ocorrendo em matas, os ramos floríferos são finos e delicados, as folhas são menores 20 a 55 mm de comprimento e membranáceas com pecíolo fino e alongado. Estas características foram constantes nos materiais examinados, não se verificando variações intermediárias em um contínuo entre esta e *L. replicata* e *L. vandelliana* (conforme delimitação de KOHENE, 1877). Trata-se, portanto, de plantas distintas de *L. vandelliana* e de *L. replicata*. Com relação ao fruto, a depressão mencionada por LOURTEIG (1986) foi observada estar sempre presente em *L. glyptocarpa* já, em *L. vandelliana* ela está ausente, enquanto em *L. replicata*, esta característica pode ou não estar presente, conforme observado em diferentes indivíduos de uma mesma população. Portanto, parece não ser um bom caráter taxonômico porque permite gerar

confusão na identificação das espécies.

Lafoensia glyptocarpa é endêmica do Brasil e sua ocorrência é restrita e fragmentada, tendo sido coletada desde o Estado da Bahia (o material tipo de *L. glyptocarpa* é oriundo da Serra Jacobina) até São Paulo, sendo, particularmente, freqüente no sul da Bahia e norte do Espírito Santo (LORENZI, 1992).

Espécimes examinados:

Brasil:

São Paulo: **Rio Claro**, cultivada no Campus da UNESP. 07/IV/1984. F. Cavalheiro (UEC 85106). **Rio Claro**, cultivada no Campus da UNESP. 06/VII/1984. L. A. Grecioli (UEC 85108). **Rio Claro**, cultivada no Campus da UNESP. 22/VI/1990. O. Cezar (UEC 85109). **Caraguatatuba**, condomínio Lork Imperial. 27/V/1994. M. Sazima & I. Sazima (UEC 65698). **Caraguatatuba**, condomínio Lork Imperial. 21/VI/1995. M. Sazima & I. Sazima (UEC 86542). **Caraguatatuba**, condomínio Lork Imperial. 04/VIII/1995. M. Sazima & I. Sazima (UEC 86546). **Ubatuba**, Picinguaba, Mangue doce, ao lado do rio Picinguaba. 19/IV/1989. J. E. L. S. Ribeiro *et al.* (UEC 87397). **Campinas**, avenida em frente ao Parque Taquaral. 15/XII/1992. R. M. S. A. Meira (VIC 20559).

1.4. *Lafoensia pacari* A. St-Hil. ssp. *petiolata* Koehne

As plantas de *L. pacari* ssp. *petiolata* são representadas por arvoretas até árvores de pequeno porte (figura 16), 2 a 5 m de altura. Um caráter importante para o reconhecimento deste táxon é o seu padrão de escamação dos caules e ramos. A casca externa é papirácea esfoliante, com lâminas ou placas que se destacam (figura 17, 18). É a primeira vez que tal característica é mencionada, sendo um caráter adicional a ser considerado na separação desta espécie dentre as demais do gênero. As folhas são subsésseis a pecioladas, coriáceas, medindo 50 a 100 mm de comprimento, com venação broquidódroma e nervura fimbrial e glândula

subapical evidente. As flores estão dispostas em inflorescências racemosas e o ginóforo é longo, metade ou maior que o comprimento do ovário (figura 43). São plantas endêmicas do Brasil, ocorrendo em vegetação de cerrado ou em ecótonos de cerrado (figura 16) e campo rupestre.

Esta subespécie foi descrita por KOEHNE (1977), baseado em manuscrito de Klotzsch, como *L. petiolata* e sob esta descreveu duas variedades. LOURTEIG (1986), por sua vez, colocou todos estes táxons como sinônimos de *L. vandelliana* ssp *vandelliana*. Conforme discutido anteriormente, estes posicionamentos de LOURTEIG (1986), bem como a interpretação taxonômica sobre *L. vandelliana* ssp *vandelliana*, no que se refere a sinonimização da presente espécie e de *L. glyptocarpa* sob *L. vandelliana* ssp *vandelliana* apresenta uma série de confusões de difícil aceitação.

Lafoensia pacari ssp *petiolata* apresenta semelhanças com *L. vandelliana*, bem como com as demais espécies do subgênero *Lafoensia*, tais como: folhas amplas, glabras, padrão de venação broquidródomo, nervuras fimbriais e glândulas subapicais conspicuas, bractéolas caducas antes da antese. Entretanto, em uma série de características se distingue das demais espécies.

São arvoretas até árvores pequenas que, praticamente, ocorrem sempre em vegetação de cerrado e cerradão, cujos troncos são esfoliantes, os pecíolos geralmente são alongados e o ginóforo é longo (medindo metade ou maior que o comprimento do ovário).

De acordo com as observações de exsicatas depositadas em herbários, grande parte das plantas que apresentam folhas grandes, pecíolos muito curtos e engrossados, venação broquidródoma e glândula conspicua, normalmente estão identificadas como *L. pacari* A. St.-Hil.. Verifica-se, pois, que existem problemas taxonômicos que geram certa

confusão no reconhecimento desta espécie. LOURTEIG (1986) reconheceu com sinônimo de *L. pacari* as espécies: *L. pacari* ssp *pacari* forma *alata* Koehne, *L. pacari* ssp *cuneifolia* (Klotzsch) Koehne forma *lucida* Klotzsch ex Koehne e separa esta espécie das demais, principalmente pela presença de ramos, pedúnculos e pedicelos 4-alados e pela parede dos frutos ser lisa, sem depressões. A figura 3 do trabalho de LOURTEIG (1986) é uma reprodução da prancha 191 de SAINT-HILAIRE (1833), que corresponde a descrição e ilustração original desta espécie. Nesta figura, as porções caulinares são tetragonais e aladas e, nos materiais analisados e identificados como *L. pacari* ssp *petiolata*, essas características não são observadas. Tal fato, aliado as características da casca esfoliante dos caules e ramos, sugerem que *L. pacari* ssp *petiolata* é uma espécie distinta das verdadeiras *L. pacari*, podendo, provavelmente, tratar-se de uma espécie nova. Cabe ressaltar que, as características anatômicas das folhas desta espécie, que serão descritas na seqüência deste trabalho, corroboram com esta proposição.

Espécimes examinados:

BRASIL:

Mato Grosso: Barra do Garça-Cuiabá rodovia 37 Km Barra do Garça. 22/04/1978. G. J. Shepherd, *et al.* (UEC 9574). **Rodovia Presidente Prudente-Campo Grande**, Km 56 (MT). 08/06/1976. H. F. Leitão Filho, *et al.* (UEC 9568). **Rodovia Cuiabá-Chapada dos Guimarães.** 27/05/82. M. B. Vasconcellos & C. N. Cunha (UEC 28446). **Santo Antônio de Leverger**, Fazenda Experimental UFMT, cerrado. 04/06/1996. H. B. N. Borges (UEC 95056).

Mato Grosso do Sul: Selvíria, Fazenda de Ensino Pesquisa da UNESP, Campus Ilha Solteira, cerrado. 26/VI/ 1986. J. L. M. Diniz (UEC 98589). **Selvília**, Fazenda de Ensino Pesquisa da UNESP, Campus Ilha Solteira, cerradão. 19/VI/1986. C. A. Tabarele (UEC 98592). **Selvília**, Fazenda de Ensino Pesquisa da UNESP, Campus Ilha Solteira, cerrado. 30/VIII/90. O. Furlan & M. Paiva (UEC 54687). **Selvília**, próximo Barragem Três Irmãos. 07/09/1992. H. F. Leitão Filho *et al.* (UEC 71148). **Selvília**, Fazenda de Ensino Pesquisa da

- UNESP, Campus Ilha Solteira, cerrado. 09/VI/1988. D. C. Modesto & J. Santos (UEC 98504). **Três Lagoas**, Palmito, cerrado. 29/IV/1993. A. D. Caliente (UEC 98590). **Três Lagoas**, Barra do Moeda, campo. 23/IV/1993. A. D. Caliente (UEC 98591). **Três Lagoas**, Palmito. 2/VI/1993. P. J. Nascimento (UEC 698588). **Três Lagoas**, Barra do Moeda, cerrado. 27/IV/1994. A. D. Caliente (UEC 69858). **Três Lagoas**, Arapuá, cerrado. 13/IV/1994. P. T. Nascimento (UEC 98586). **Três Lagoas – Rio Verde**, cerrado. 19/V/1993. L. D. Caliente (UEC 8593).
- Minas Gerais: Alpinópolis**, Furnas Fazenda Salto, cerrado. 5/04/1975. F. R. Martins 164 (UEC). **Estrada entre Puimhi e Araxá**, 17 Km de Puimbi. 21/02/1978. G. J. Shepherd, *et al.* (UEC 9573). **85 km N, Corinto**, Serra do Cabral, estrada para Joaquim Felício, cerrado. 13/05/1977. P. E. Gibbs, *et al.* (UEC 9571). **Paraopeba**, EFEX. 10/04/1983. M. C. S. Junior & A. F. da Silva 531 (VIC 9069). **Santana do Riacho**, Serra do Cipó, cerrado. 06/05/1994. J. Semir & E. Martins (UEC 97097). **Santana do Riacho**, Serra do Cipó, cerrado. 06/05/1994. J. Semir & E. Martins (UEC 98013).
- São Paulo: Corumbataí**, cerrado. 30/03/1983. J. J. O. Campos (UEC 85110). **Pirassununga**, Campus USP, cerrado. 25/06/90. R. Monteiro *et al.* (UEC 85107).

1.5. *Lafoensia replicata* Cham. *et* Schlecht.

Os indivíduos de *L. replicata* são arbóreos ou arvoretas, decídias, com 3 a 7 metros de altura, tronco com a casca externa profundamente fissurada longitudinalmente e transversalmente, formando placas evidentes (figuras 30, 31), ramos jovens cilíndricos, quadrangulares até alados. As folhas são obovadas, ápice obtuso, 60 a 120 mm de comprimento, coriáceas, subsésseis à pecioladas, venação broquidódroma com nervura coletora evidente e glândula apical conspícua. As flores estão reunidas em inflorescências terminais que se destacam da planta (figura 20), o ovário pode ser liso ou sulcado e o ginóforo é curto, menor ou do mesmo tamanho que o ovário (figura 44). Os frutos apresentam tamanho e formato variado (figura 23, 25), mais ou menos esféricos ou apiculado, a parte apical

arredondada, obtusa até aguda, com depressões na parede do fruto evidentes (figura 24) ou paredes sem depressões (figuras 26, 27).

KOEHNE (1877) considerou duas subespécies sob *L. replicata*, separadas por pedicelos dorsalmente comprimido em *L. replicata* ssp *replicata* e pedicelo tetragonal até alado em *L. replicata* ssp *adenophylla* Koehne. Por sua vez, LOURTEIG (1986) reduziu a espécie a categoria de subespécie de *L. vandelliana* considerando como um caráter forte a presença de depressões na região equatorial da parede dos frutos. A análise da população da Serra do Caraça, bem como o exame de várias exsicatas depositadas em herbário demonstram que este caráter deve ser utilizado com cuidado, uma vez que verificou-se variação no tamanho, na forma e na presença de depressões nos frutos dos exemplares da espécie, com evidentes gradações entre formas extremas. Na população do Caraça foram observados indivíduos tanto com ramos e pedúnculos da inflorescência cilíndricos como quadrangulares e, em alguns casos, essa variação podia ser verificada em um mesmo indivíduo. Assim, essas diferenças entre as secções dos ramos, pedúnculos da inflorescência e pedicelos, não parece ser um bom caráter taxonômico.

A utilização das características descritas acima para descrever as espécies sinonimizadas com *L. vandelliana* por LOURTEIG (1986), gera as principais confusões nesse sistema de classificação proposto.

As coletas de *L. replicata* foram efetuadas na população que ocorre no Parque do Caraça na Serra do Caraça (município de Santa Bárbara, MG). Nesta localidade, vários indivíduos foram observados em vegetação de cerrado, cerradão e próximos a córregos (figura 19), mata baixa de solo pedregoso delimitada por afloramentos rochosos. O pico de floração da população se dá nos meses de novembro e dezembro (figuras 20, 22). Nos meses de janeiro e fevereiro, indivíduos com frutos podem ser observados

(figura 21). Após o período de frutificação, as folhas assumem coloração avermelhada e caem no final dos meses de julho e agosto (figuras 28, 29).

Espécimes examinados:

BRASIL:

Minas Gerais: Belo Horizonte, campo de minério de ferro. 18/XI/1989. P. M. Andrade (UEC 56078). **Camanducaia**. 15/II/1976. H. F. Leitão Filho 1865 (UEC). **Ibiá**. 2/III/1989. B. M. T. Walter, *et al.* (UEC 52172). **Lavras**, Reserva Biológica Poço Bonito, próximo mata ciliar. 11/XII/1980. H. F. Leitão Filho, *et al.* (UEC 22920). **Poços de Caldas**, Campo do Saco. 5/XI/1980. A. C. Gabrielli, *et al.* (UEC 19986). **Poços de Caldas**, Campo de Santa Rosalia. 17/XI/1980. G. J. Shepherd (UEC 22506). **Poços de Caldas**, Campo do Saco. 02/XII/1981. L. A. F. Mathes *et al.* (UEC 23139). **Poços de Caldas**, Campo do Saco. 4/II/1981. H. F. Leitão Filho, *et al.* (UEC 23756). **Poços de Caldas**, Campo do Saco. 30/X/1981. H. F. Leitão Filho, *et al.* (UEC 25658). **Poços de Caldas**, Campo do Saco. 02/XII/1982. H. F. Leitão Filho, *et al.* (UEC 29717). **Pratinha**. 2/III/1989. B. M. T. Walter, *et al.* (UEC 52178). **Serra do Cabral**, Rodovia Joaquim Felício – Pirapora. 28/VII/1976. P. Davis, *et al.* (UEC 9557). **Serra do Cabral**, Rodovia Joaquim Felício – Pirapora. 28/VII/1976. P. Davis, *et al.* (UEC 9558). **Serra do Cabral**, Rodovia Joaquim Felício – Pirapora. 17/IV/1981. L. Rossi, *et al.* (UEC 28218). **Serra do Caraça**, trilha para Cascatinha. 17/XI/1977. N. D. da Cruz, *et al.* (UEC 9564). **Serra do Caraça**, trilha para Cascatinha. 10/I/1982. N. Hensold, *et al.* (UEC 27651). **Colégio do Caraça**, 120 km Belo Horizonte. 10/12/1986. M. F. Vieira, *et al.* (VIC 9901). **Serra do Caraça**, trilha da Cascatinha. 14/III/1990. W. Marcondes-Ferreira, *et al.* (UEC 57901). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 01/08/1992. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20339). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 24/04/1993. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20346). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha, cerrado. 24/04/1993. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20347). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 24/04/1993. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20348). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 24/04/1993. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20349). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 24/04/1993. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20350). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 24/04/1993. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20352). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da

Cascatinha. 25/04/1998. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20359). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 25/04/1998. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20360). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 25/04/1998. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20361). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 25/04/1998. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20362). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 25/04/1998. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20363). **Santa Bárbara**, Parque do Caraça, trilha da Cascatinha. 25/04/1998. R. M. S. A. Meira & J. A. A. Meira Neto (VIC 20364).

São Paulo: Campos do Jordão, Parque Estadual próximo a estrada para Itajubá. 15/XII/1994. Sazima M. & Sazima I. (UEC 69199). **Campos do Jordão**, Parque Estadual próximo a estrada para Itajubá. 1/II/1995. Sazima M. & Sazima I. (UEC 86594). **Campos do Jordão**, Parque Estadual próximo a estrada para Itajubá. 10/II/1995. Sazima M. & Sazima I. (UEC 86593).

Paraná: estrada Ponta Grossa-Itararé, K203. 5/XI/1977. G. J. Shepherd & J. B. de Andrade (UEC 9565). **Ipiranga**, próximo mata de galeria. 9/III/1977. G. Hatschbach 9786 (UEC).

1.6. *Lafoensia vandelliana* Cham. et Schlecht.

São plantas arbóreas (figuras 32, 36, 37), decíduas, aproximadamente 20m de altura, com fuste apresentando casca externa profundamente fissurada (figuras 38, 39) e ramos jovens cilíndricos (figuras 33, 35). Folhas subsésseis, com pecíolo curto, ligeiramente engrossado, lâmina subcoriáceas, obovada, 100 a 150mm de comprimento, com ápice obtuso, venação broquidódroma com nervura coletora e glândula apical conspicua (figuras 34, 35). As flores estão reunidas em inflorescências terminais, racemiformes, decussadas, parcialmente folhosas (figuras 33 a 35), o hipanto das flores é creme esverdeado, com ápice (cálice) vináceo, cujo ginóforo é curto, menor que o comprimento do ovário (figura 45).

Como já discutido anteriormente, a espécie é bem próxima de *L. replicata*, tanto no que se refere às características morfológicas quanto o

tipo de vegetação onde ocorrem. Os estudos taxonômicos futuros, com o propósito de uma revisão do gênero, poderão levar a fusão das duas espécies em uma única, sob a denominação de *L. vandelliana*, que tem prioridade sobre *L. replicata*, já que é a espécie tipo de *Lafoensia*. Apesar desta proposta ser possível, constata-se que existem diferenças anatômicas entre elas, como será apresentado na seqüência. A fusão de *L. vandelliana* com *L. replicata* pode ser justificada pela grande semelhança morfológica entre elas. Ambas apresentam tronco profundamente sulcado e fissurado, folhas grandes, subsésseis, com pecíolo engrossado, glândula subapical conspicua, padrão de venação broquidródomo, inflorescências decusadas, hipanto campanulado e ginóforo curto. A variação observada quanto a presença ou ausência de depressões na parede dos frutos destas duas espécies demonstra que as diferenças entre elas são tênues. Apesar disso, deve ser registrado que pelo menos *L. glyptocarpa* e *L. pacari* ssp *petiolata* devem ser mantidas como válidas, e não como sinônimos de *L. vandelliana* ssp *vandelliana*, como proposto por LOURTEIG (1986).

Espécimes examinados:

BRASIL: Minas Gerais: Viçosa, Silvicultura. 05/01/1983. L. S. Moura & M. F. Vieira (VIC 7758). **Viçosa**, Jardim da Silvicultura. R. M. S. A. Meira & J. A.. A. Meira Neto. 15/12/1992. (VIC 20345). **Viçosa**, Campus UFV, Horto Botânico. 15/12/1992. R. M. S. A. Meira (VIC 20344). **Viçosa**, Campus UFV, Horto Botânico. 29/04/1993. R. M. S. A. Meira (VIC 20353).

2.Caracterização anatômica

2.1.Lâmina foliar

2.1.1. Epiderme

Em vista frontal, tanto da face adaxial quanto da abaxial, as células epidérmicas comuns apresentam parede de contorno reto a levemente ondulado nas espécies *L. numularifolia* (figuras 46, 47), *L. densiflora* (figuras 48, 49), *L. pacari* (figuras 50, 51) e *L. replicata* (figuras 52, 53). Já, o contorno das paredes das células epidérmicas é sinuoso em *L. glyptocarpa* (figuras 54, 55) e *L. vandelliana* (figuras 56, 57). Esta característica é de utilidade taxonômica para o gênero, pois separa dois grupos de espécies (Tabela 1) e pode ser útil na delimitação entre *L. replicata* e *L. vandelliana*, que são morfologicamente muito semelhantes e foram sinonimizadas e mantidas como subespécies de *L. vandelliana* por LOURTEIG (1986). Estes resultados corroboram com as interpretações relatadas anteriormente sobre a taxonomia de *Lafoensia*, principalmente com base na morfologia externa. São poucos os estudos anatômicos que discutem o contorno das células epidérmicas em outras espécies de Lythraceae. Para *Koehneria madagascariensis* e *Lourteila resinosa*, espécies descritas em gêneros monotípicos de Lythraceae, respectivamente, por GRAHAM *et al.* (1986; 1987), foi registrado que as paredes das células epidérmicas são retas ou levemente curvadas.

O contorno das células epidérmicas em vista frontal tem sido útil para caracterizar e diferenciar espécies de outras famílias de plantas. Em estudo morfoanatômico foliar de duas espécies vicariantes de *Plathymania* (Leguminosae – Mimosoideae), MENDES & PAVIANI (1997) registram o

contorno das paredes das células epidérmicas da face adaxial e abaxial sinuosas em *P. foliolosa* e retas em *P. reticulata*. HUSSIN & SANI (1998), comparando a anatomia foliar de doze espécies de *Sterculia* (Sterculiaceae), constataram que apenas *S. rubiginosa* Vent. apresenta contorno sinuoso das paredes das células epidérmicas; nas demais espécies este é reto ou levemente ondulado. Este é, portanto, um caráter adicional para diferenciar as espécies. Em um trabalho sobre a epiderme e o padrão de venação foliar de espécies de Lauraceae, foi registrado que a presença de células epidérmicas com paredes retas é caráter preponderante nos diferentes gêneros da família; entretanto, na face adaxial de algumas espécies podem ocorrer células epidérmicas com paredes onduladas. Esta característica é importante para fins de identificação e sistemáticos, uma vez que a sua ocorrência é constante nas Lauraceae (MORAES & PAOLI, 1999).

Segundo, PYYKKÖ (1979), que estudou as plantas arbóreas de uma floresta tropical úmida na Venezuela, é possível existir uma correlação entre o grau de sinuosidade da parede das células epidérmicas e o grau de intensidade luminosa a qual a planta está submetida; desta forma, paredes retas ou fortemente onduladas são observadas, respectivamente, em indivíduos dos estratos superiores ou inferiores da floresta. Em *Lafoensia* esta correlação não parece ser verdadeira pois, apesar de *L. replicata* e *L. vandelliana* apresentarem porte semelhante, ocorrerem em cerrado, sob condição de intensidade luminosidade parecida, a primeira apresenta contorno das células epidérmicas reto a levemente ondulado (figuras 52, 53) e na segunda o contorno é sinuoso (figuras 56, 57). *L. glyptocarpa* também apresenta células epidérmicas com paredes sinuosas (figuras 54, 55), mas é uma espécie arbórea dos estratos superiores de matas; por outro lado, *L. numularifolia* possui contorno das células epidérmicas reto a

levemente ondulado (figura 46, 47) e é uma planta arbustiva de ambientes campestres. A correlação sugerida por PYYKKÖ (1979), também não foi observada nas espécies de Lauraceae estudadas por MORAES e PAOLI (1999).

Como visualizada nos cortes transversais, a cutícula e a parede externa das células epidérmicas são espessas em *L. numularifolia* (figura 58), *L. densiflora* (figura 59), *L. pacari* (figura 61), *L. replicata* (figura 62) e *L. vandelliana* (figura 63). Somente em *L. glyptocarpa* (Tabela 1) elas são delgadas (figura 60). A espessura da parede e cutícula podem estar associadas as condições do ambiente em que estas plantas vivem, uma vez que as espécies que apresentam cutícula e parede espessas, ocorrem em cerrados ou na transição entre cerrado e mata e possuem folhas coriáceas ou subcoriáceas. Já a espécie com parede e cutícula delgadas (*L. glyptocarpa*) ocorre em ambientes úmidos, vivendo em florestas pluviais da costa atlântica e apresentando folhas membranáceas (LORENZI, 1992).

Em corte transversal, observa-se, em todas as espécies investigadas, a presença de idioblastos mucilaginosos tanto na epiderme adaxial quanto na abaxial (figuras 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70). A secreção contida nestas células foi identificada como polissacarídeo (provavelmente mucilagem) em função da reação positiva ao teste histoquímico PAS aplicado (figura 64), bem como a coloração com vermelho de rutênio em alguns materiais (figuras 66, 67). A reação PAS e corante vermelho de rutênio são testes recomendados para a verificação da presença de polissacarídeos (JENSEN, 1962; GREGORY & BAAS, 1989).

Em algumas espécies de *Lafoensia*, as células epidérmicas secretoras podem se dividir periclinamente uma ou duas vezes, divisões estas, evidenciadas pela concordância entre as paredes periclinais internas de células subjacentes (figura 70), formando dois, as vezes, três estratos de

células. Quando há divisão periclinal, a secreção fica contida na célula voltada para o mesofilo - célula basal - que, normalmente, é maior que aquela voltada para o exterior – célula apical (figuras 58, 59, 62, 70). Em *L. densiflora* (figura 65), *L. glyptocarpa* (figura 66) e *L. pacari* (figura 67) a epiderme é constituída por uma única camada de células, tanto na face adaxial quanto na abaxial e os idioblastos mucilaginosos são pouco numerosos. Já, em *L. replicata* (figura 68) e *L. vandelliana* (figura 69, 70), na face adaxial as células epidérmicas são, predominantemente, divididas e os idioblastos mucilaginosos são numerosos, enquanto na face abaxial, predominantemente não divididas. Em *L. numularifolia*, as células epidérmicas são, predominantemente, divididas tanto na face adaxial quanto na face abaxial (figura 64). A ocorrência de idioblastos mucilaginosos na epiderme permite separar as espécies *L. replicata* e *L. vandelliana* cujas células epidérmicas são preferencialmente divididas na epiderme adaxial, *L. numularifolia* que contém células epidérmicas divididas tanto na epiderme adaxial quanto na abaxial e *L. densiflora*, *L. glyptocarpa* e *L. pacari* cujas células epidérmicas são preferencialmente não divididas (Tabela 1).

A presença de idioblastos mucilaginosos na epiderme de representantes de Lythraceae, com menção à *Lafoensia* foi relatada por SOLEREDER (1908 – que descreve as características de *Lafoensia punicaefolia*) e METCALFE & CHALK (1950), entretanto, nestes trabalhos não existe referência quanto a aplicação de teste para evidenciar este composto. Os resultados apresentados para as espécies de *Lafoensia* comprovam a presença de polissacarídeos (provavelmente mucilagem) nas células epidérmicas, por meio de testes histoquímicos, e confirmam os dados registrados na literatura, sobre a presença destas células em *Lafoensia*. A possível função dos idioblastos mucilaginosos será discutida

com mais detalhe num tópico mais adiante.

De acordo com BASS & GREGORY (1985) e GREGORY & BAAS (1989), em um levantamento da presença de células oleíferas e mucilaginosas nas dicotiledôneas, células secretoras de mucilagem podem ocorrer em todas as partes da planta. Nas folhas, estas células são mais freqüentemente observadas na epiderme da face superior e, raramente, na epiderme da face inferior, no mesofilo e no tecido fundamental da nervura mediana.

Em outros gêneros de Lythraceae idioblastos mucilaginosos foram observadas na epiderme. GRAHAM *et al.* (1986, 1987) registraram em *Koehneria madagascariensis* e *Lourtellia resinosa* a ocorrência de células epidérmicas mucilaginosas cujas paredes periclinais externas são convexas. Segundo esses autores, algumas vezes as células epidérmicas se dividem e originam células filhas, que armazenam mucilagem. Entretanto não existe confirmação histoquímica para a natureza da secreção. Em *Diplusodon* (Lythraceae), Eberlein (1904 *apud* CAVALCANTI, 1995) citou a ocorrência de uma a duas camadas de células epidérmicas mucilaginosas nas dez espécies por ele estudadas. CAVALCANTI (1995), ao realizar a revisão do gênero *Diplusodon*, observou células mucilaginosas na epiderme de algumas das espécies estudadas, porém não concorda com a possibilidade da ocorrência de duas camadas de células epidérmicas. Apesar desta afirmação, ao se analisar as figuras 12 E, F ilustradas no trabalho de CAVALCANTI (1995), é possível visualizar que algumas células epidérmicas encontram-se divididas e que há concordância entre as paredes periclinais de células adjacentes. Talvez, a dificuldade de interpretação possa ser atribuída à espessura dos cortes analisados e ilustrados. Cabe ressaltar que em *Diplusodon marginatousi* (figuras 12 C, J) é possível que ocorra cavidades secretoras, entretanto a autora não atenta

para esse detalhe.

Idioblastos mucilaginosos na epiderme também foram descritos para representantes de outras famílias. Em *Malpighia glabra* (Malpighiaceae), a presença de epiderme estratificada foi relatada por SOARES *et al.* (1997), que as consideraram como "glândulas epidérmicas bicelulares". HUSSIN & SANI (1998) relataram para algumas espécies de *Sterculia* (Sterculiaceae) a ocorrência de células epidérmicas longitudinalmente divididas. Cabe ressaltar que nestes dois trabalhos, a secreção contida foi caracterizada como mucilagem, apesar de não haver menção quanto a aplicação de teste histoquímico para tal afirmação.

Em um estudo sobre anatomia comparativa das Crypteroniaceae *lato sensu* (*Alzatea*, *Axinandra*, *Crypteronia*, *Dactylocladus* e *Rhynchocalyx*), Van VLIET & BAAS (1975) comentaram que a ocorrência comum de células epidérmicas mucilaginosas nas Lythraceae pode ser considerada como um caráter anatômico adicional na distinção de *Alzatea*, podendo auxiliar na manutenção deste gênero em família separada das Lythraceae.

KEATING (1984) mencionou que *Lafoensia speciosa* (sinônimo de *L. acuminata*, de acordo com LOURTEIG, 1986) apresenta algumas células epidérmicas contendo grupos radiados de estruturas birrefringentes semelhantes a cristais. Nos materiais examinados, estas estruturas não foram observadas. Entretanto, a secreção contida nas células epidérmicas pode aparecer com porções hialinas e porções mais densamente coradas (figura 68), sugerindo que talvez essa interpretação deva ser reavaliada.

As folhas de *L. densiflora* (figuras 48, 49, 65), *L. glyptocarpa* (figuras 54, 55, 66), *L. replicata* (figuras 52, 53, 68) e *L. vandelliana* (figuras 56, 57, 69) são hipostomáticas (Tabela 1), o que está de acordo com os registros da literatura que citam como padrão típico para o gênero a ocorrência de estômatos somente na epiderme inferior (METCALFE & CHALK 1950;

KEATING, 1984).

Já, a folha é anfiestomática (Tabela 1) em *L. numularifolia* (figuras 46, 47, 64) e *L. pacari* ssp *petiolata* (figuras 50, 51, 67). Em ambas, visualmente, os estômatos são mais numerosos na face abaxial (figuras 46, 50) do que na face adaxial (figura 47, 51). A ocorrência de estômatos nas duas faces foliares é registro inédito para o gênero e esta característica poderia ser usada, juntamente com o hábito arbustivo e brácteas persistentes após a antese, para reforçar a separação de *L. numularifolia* no subgênero *Ptychodon* (ao qual pertence), distinto do subgênero *Lafoensia* (onde estão incluídas as demais espécies). Entretanto, folhas anfiestomáticas também foram observadas em *L. pacari* ssp *petiolata*, que apresenta porte arbustivo até arvoreta, folhas grandes, coriáceas e brácteas caducas antes da antese, que são caracteres diferenciais do subgênero *Lafoensia*. A ocorrência de folhas anfiestomáticas aproxima essas duas espécies que pertencem à subgêneros distintos. Essa análise demonstra que a separação subgenérica em *Lafoensia* é artificial. Quanto a morfologia dos grãos de pólen, LARRIVAL (1986) concluiu que as diferenças morfológicas dos grãos de pólen entre as espécies de *Lafoensia* reforçam a separação de *L. numularifolia* em subgênero distinto das demais e posiciona *L. pacari* em condição intermediária entre *L. numularifolia* (subgênero *Ptychodon*) e as outras espécies incluídas no subgênero *Lafoensia*. Outros gêneros de Lythraceae apresentam estômatos em ambas as epidermes, conforme citado por GRAHAM *et al.* (1986) para *Pemphis*, *Adenaris* e *Pehria* e por CAVALCANTI (1995), para algumas espécies de *Diplusodon*.

A ocorrência de estômatos na epiderme adaxial, ou na epiderme abaxial ou em ambas, tem sido considerada como um bom caráter taxonômico, uma vez que em alguns táxons, este caráter é constante, determinado geneticamente e não se verifica variações conforme as

condições ambientais. Na vegetação dos campos rupestres do Brasil, os estudos de anatomia foliar efetuados em diversas famílias de Angiospermas registram a ocorrência de folhas hipoestomáticas e de folhas anfiestomáticas, e em alguns casos esse caráter foi considerado de importância taxonômica. Na família Velloziaceae, as folhas de *Vellozia* são hipoestomáticas, enquanto as de *Xerophyta* são anfiestomáticas (MENEZES, 1984), em Eriocaulaceae as folhas são hipoestomáticas (MONTEIRO *et al.* 1984, 1985; CASTRO, 1986; SCATENA, 1990); o mesmo acontece com a maioria das espécies de *Lychnophora* (Asteraceae), com exceção de *Lychnophora velutina* que apresenta folhas anfiestomáticas (ARIAS, 1995).

Na família Solanaceae, entre outras características, a distribuição dos estômatos permitiu separar dois grupos de espécies de *Calibrachoa*: espécies com folhas anfiestomáticas e espécies com folhas hipoestomáticas (REIS, 1998).

Os estômatos de *Lafoensia* são do tipo anomocítico (figuras 46 a 57), conforme classificação proposta por WILKINSON (1979) e BARANOVA (1987). METCALFE & CHALK (1950) citaram a ocorrência de estômatos anomocíticos como o tipo característico da família Lythraceae.

Tricomas estão ausentes em ambas as superfícies epidérmicas e este caráter configura o gênero *Lafoensia* como exceção dentro da família Lythraceae, cujos representantes apresentam indumento bastante variável, o qual tem sido de utilidade para a taxonomia (GRAHAM *et al.*, 1986; 1987; CAVALCANTI, 1988).

2.1.2. Mesofilo

O mesofilo é isobilateral apenas em *L. pacari* ssp *petiolata* (figura 67) e dorsiventral nas outras espécies estudadas (figuras 64, 65, 66, 68, 69). O

mesofilo isobilateral observado somente em *L. pacari* ssp *petiolata* pode diferenciá-la das demais espécies e juntamente com a ocorrência de folhas anfiestomática e dos caracteres palinológicos apresentados por LARRIVAL (1986) reforça a sua posição intermediária entre os dois subgêneros. A presença de mesofilo isobilateral nesta subespécie é registro inédito para o gênero pois, de acordo com METCALFE & CHALK (1950), o mesofilo das Lythraceae é tipicamente dorsiventral. Além do mesofilo isobilateral cujas as células são arranjadas compactamente, *L. pacari* ssp *petiolata* apresenta padrão esfoliante na casca dos troncos e ramos e é uma planta típica de cerrado, ou cerradão. Tais características podem ser interpretadas como xeromórficas. PYYKKÖ (1966) ao estudar a anatomia foliar de plantas xeromórficas do leste da Patagônia descreveu *Pleurophora patagonica* Sperg. (Lythraceae) como apresentando mesofilo compacto, composto de 3 a 5 camadas de parênquima paliçádico voltadas para a ambas as superfícies e na porção mediana uma pequena quantidade de parênquima lacunoso, cujas células são muito pequenas. Cabe ressaltar que GRAHAM *et al.* (1987), registraram para *Lourtellia resinosa* a ocorrência de “mesofilo fracamente isobilateral, quase dorsiventral”, não havendo neste trabalho nenhuma ilustração que esclareça a denominação “mesofilo fracamente isobilateral, quase dorsiventral”.

Nas espécies *L. numularifolia* (figura 64), *L. densiflora* (figura 65), *L. replicata* (figura 68) e *L. vandelliana* (figura 69) verifica-se, que em todas as regiões da lâmina foliar analisadas, o parênquima paliçádico ocupa 1/2 a 1/3 da espessura do mesofilo; ele é formado por 1 a 2 camadas de células justapostas, de paredes uniformemente espessadas, sendo interrompido apenas na região da nervura mediana e pelas extensões de bainha das nervuras laterais. Já, em *L. glyptocarpa* o parênquima paliçádico ocupa, aproximadamente, 1/4 da espessura do mesofilo e é formado por uma única

camada de células (figura 66). O mesofilo frouxamente arranjado e a cutícula delgada podem ser caracteres correlacionados ao ambiente úmido em que essa espécie vive e também podem estar determinando a consistência membranácea das suas folhas. Um outro aspecto a ser considerado, é que esses caracteres foliares são distintivos para a espécie, tratando-se de mais uma evidência na interpretação de que *L. glyptocarpa* é uma espécie válida e não deve ser sinonimizada com *L. vandelliana* conforme proposto por LOURTEIG (1986).

Idioblastos mucilaginosos estão presentes no parênquima fundamental da nervura mediana (figuras 71, 72, 73, 74) e na extremidade da margem (figuras 75, 76, 77), sendo estes locais de ocorrência considerados menos freqüentes. Nas margens de *L. densiflora* (figura 78), *L. glyptocarpa* (figura 79) e *L. pacari* (figura 80), os idioblastos mucilaginosos são raros. Segundo GREGORY & BAAS (1989), idioblastos mucilaginosos são raros na superfície foliar inferior, no mesofilo e no tecido fundamental da nervura mediana em representantes da família Lythraceae. METCALFE & CHALK (1950) citaram a ocorrência de idioblastos mucilaginosos na epiderme de *Lafoensia*, entre outros gêneros, e em outras partes da lâmina foliar em espécies de *Diplusodon*, *Largestroemia*, *Pemphis*.

A possível função dos idioblastos mucilaginosos será discutida com mais detalhes num tópico específico deste capítulo.

Idioblastos cristalíferos estão presentes no mesofilo (figura 81, 82, 83) e no parênquima fundamental nervura mediana (figura 84) de todas as espécies estudadas. Seguindo-se a classificação para os tipos de cristais proposta por FRANCESCHI & HORNER Jr. (1980), *L. numularifolia* (figura 81), *L. glyptocarpa* (figura 82) e *L. pacari* ssp *petiolata* (figura 83) apresentam cristais do tipo prismático. Nas outras espécies os cristais são

do tipo drusa (figura 84). A forma e a localização dos idioblastos cristalíferos dentro de um dado táxon, freqüentemente, é muito específica, podendo ser útil para a taxonomia (FRANCESCHI & HORNER Jr, 1980). METCALFE & CHALK (1950) citaram a ocorrência de cristais pequenos, em forma de bastão, de agulha ou em grânulos para gêneros da família Lythraceae, incluindo *Lafoensia*. Segundo KEATING (1984), drusas são comuns no mesofilo e no tecido fundamental da nervura mediana das Lythraceae e em *Lafoensia* ocasionalmente são observados cristais prismáticos. Em *Koehneria resinosa* drusas ocorrem na vizinhança dos feixes vasculares (GRAHAM *et al.*, 1986) e em *Lourtellia madagascariensis* (GRAHAM *et al.*, 1987) estão presentes cristais do tipo drusa ou formando aglomerados no floema e no tecido fundamental do pecíolo, nervura mediana. Mais raramente, esses cristais podem ter formato irregular, serem aproximadamente romboidais, ou formar drusas de grande tamanho encontradas no parênquima lacunoso de *Lourtellia madagascariensis* (GRAHAM *et al.*, 1987).

2.1.3. Feixes vasculares

Os feixes vasculares das nervuras mediana são bicolaterais em todas as espécies estudadas (figuras 71, 72, 73, 74). Segundo SOLEREDER (1908), a ordem Myrtales, onde a família Lythraceae está incluída, é distinguida pela estrutura bicolateral dos feixes vasculares. Além desse caráter, as pontuações guarnecidas e a presença de hipanto são consideradas sinapomorfias para a ordem (JUDD *et al.*, 1999).

Lafoensia numularifolia apresenta uma banda proeminente de fibras periflóica voltada para a face abaxial (figura 71, 84). Nas outras espécies, esta banda é menos proeminente, podendo formar uma calota contínua (figuras 72, 73, 74).

Em *Lafoensia speciosa* (sinonimizada com *L. acuminata* por LOURTEIG, 1986), as fibras dos feixes vasculares estão restritas a face abaxial (KEATING, 1984) e não formam uma calota contínua como no caso de *L. numularifolia*.

Colênquima está presente na nervura mediana, ocorrendo em maior proporção na face abaxial do que na adaxial em todas as espécies estudadas (figura 71).

As nervuras laterais de maior calibre são colaterais em *L. numularifolia* (figura 85) e *L. densiflora* (figura 86). São bicolaterais em *L. glyptocarpa* (figura 87), *L. pacari* ssp *petiolata* (figura 88), *L. replicata* (figura 89) e em *L. vandelliana* (figura 90). De acordo com KEATING (1984), na família Lythraceae as nervuras laterais geralmente são colaterais. O registro de nervuras laterais bicolaterais em parte das espécies de *Lafoensia*, pode ser de utilidade taxonômica, uma vez que separa dois grupos de espécies (Tabela 1).

A margem foliar é constituída, na sua porção terminal, por células parenquimáticas e por idioblastos mucilaginosos em todas as espécies estudadas (figuras 75 a 80), não constituindo nenhuma diferença aparente entre as espécies estudadas.

2.2 Pecíolo

As folhas de *L. numularifolia* são sésseis à subsésseis, assim a análise do pecíolo foi feita na porção basal da lâmina foliar na inserção da folha ao caule. A epiderme é unisseriada, formada por células pequenas de paredes e cutícula espessas.

As folhas das outras espécies são pecioladas e, assim como nas nervuras medianas da lâmina foliar, os feixes vasculares são bicolaterais

(figuras 91, 92) em todas as espécies estudadas. Os feixes formam um arco aberto (figura 92, 93) e não portam traços na nervura central, conforme classificação sugerida por HAWARD (1979). O padrão descrito para o pecíolo é o mesmo observado na nervura mediana da lâmina foliar (figura 94), com exceção de *L. glyptocarpa* (figura 72) que na nervura mediana da lâmina foliar, apresenta feixe vascular em forma de arco fechado. De acordo com HAWARD (1979), em sistemas abertos os feixes vasculares, vistos em corte transversal, formam arcos que podem variar de aberto a fechado em diferentes regiões do pecíolo e lâmina foliar.

O padrão vascular dos pecíolos de *Lafoensia*, está de acordo com a descrição apresentada por METCALFE & CHALK (1950), que registraram feixes solitários, bicolaterais, altamente curvados, algumas vezes acompanhados por pequenos feixes circulares acessórios para representantes das Lythraceae.

Idioblastos cristalíferos estão presentes no parênquima cortical (figura 93) em todas as espécies estudadas.

Em *L. densiflora*, *L. glyptocarpa* e *L. replicata* foram evidenciados, conforme reação positiva ao PAS, alguns idioblastos secretores de polissacarídeos (provavelmente mucilagem) no parênquima cortical (figura 91).

2.3. Caracteres xeromórficos

FERRI (1955) demonstrou que a vegetação permanentemente arbórea e arbustiva dos cerrados brasileiros, apesar de acentuadamente xeromorfa, não é fisiologicamente adaptada para reduzir a transpiração. Já na flora das caatingas, ambiente evidentemente seco, as características xeromórficas são pouco pronunciadas mas as plantas são bem adaptadas

ao estresse hídrico.

De acordo com SEDDON (1974), xerófitas são plantas que vivem em ambientes secos, que são capazes de reduzir a razão de transpiração a uma quantidade mínima, quando em situação de estresse hídrico. Estas plantas podem ou não exibir caracteres xeromórficos, uma vez que a adaptação pode ser fisiológica ou morfológica. No mesmo sentido, a presença de caracteres xeromórficos numa planta não obrigatoriamente a qualifica como uma xerófita.

No caso da vegetação dos cerrados, admite-se que as plantas apresentem características mais escleromórficas do que xeromórficas, uma vez que nestes ambientes o estresse hídrico não é tão evidente, pelo menos para as espécies que desenvolvem sistemas radiculares profundos. Desta forma, tais características são resultantes de vários fatores que de alguma forma interferiram no balanço entre carboidratos produzidos e consumidos pela planta, levando a um acúmulo destas macromoléculas. Este carboidrato produzido em excesso e não sendo eliminado, é armazenado na forma de paredes celulares e cutículas espessas, grande quantidade de esclerênquima, etc. (ARENS, 1963; FERRI, 1963).

ARENS (1963) apresentou a hipótese de que a vegetação do cerrado está submetida à oligotrofia mineral, limitando o uso dos produtos da fotossíntese, acarretando seu acúmulo e consequentemente desenvolvendo caracteres xeromórficos. A flora dos campos cerrados é exposta ao máximo de iluminação, que determina condições ótimas para o processo fotossintético; porém a deficiência mineral de Ca, P, S e N nos solos destas vegetações limita o crescimento das plantas e promove o acúmulo de carboidratos, que são utilizados na produção de paredes celulares e cutículas espessas, de grande quantidade de esclerênquima e de depósitos de amido na casca dos troncos, entre outros. Segundo o autor, as

estruturas escleromórficas das plantas de cerrado são geneticamente fixadas.

Quando a quantidade de nutrientes no solo é pequena, o excesso de carboidrato é acumulado durante o tempo necessário para a planta absorver fósforo suficiente para a produção de frutos. Assim, o excesso de nutrientes é convertido em material de parede e então os frutos formados tornam-se grandes e rígidos enquanto as sementes se desenvolvem (SEDDON, 1974).

De acordo com HANDRO *et al.* (1970), as espécies dos campos rupestres brasileiros apresentam caracteres foliares xeromorfos bastante acentuados. Dentre estas, destaca-se mesofilo compacto, grande espessura da parede externa das células epidérmicas, secreções no mesofilo ou epiderme, abundância de esclerênquima e isolateralidade. Estas características foram verificadas nas espécies de *Lafoensia* que ocorrem nos cerrados ou em regiões de transição de cerrado para campos rupestres (*L. numularifolia*, *L. densiflora*, *L. pacari* ssp *petiolata*, *L. replicata* e *L. vandelliana*). Somente *L. glyptocarpa*, que é descrita para ambientes úmidos, não apresenta os caracteres listados como xeromórficos.

Um caráter considerado fortemente xeromórfico é a grande espessura das paredes e da cutícula das células epidérmicas, estando correlacionadas à sobrevivência da planta em ambientes secos, e que pode proteger contra a perda excessiva de água na forma de transpiração, além de funcionar como suporte mecânico contra a ação de ventos (PYYKKÖ, 1966). Nos campos rupestres, este caráter pode ser considerado comum, pois foi evidenciado em folhas de espécies de Asteraceae (HANDRO *et al.*, 1970; SAJO, 1982; SAJO & MENEZES, 1994; ARIAS, 1995), Velloziaceae (MENEZES, 1984), Iridaceae (CHUEIRI, 1977), Eriocaulaceae (MONTEIRO *et al.*, 1985; CASTRO, 1986; SCATENA, 1990) e Xiridaceae (SAJO, 1989).

BOEGER *et al.* (1997) relacionaram as características morfo-

anatomicas das folhas de 8 espécies arbóreas em um trecho de Floresta Pluvial Atlântica, correlacionando-as com esclerofilia. Tais características são consideradas como adaptação ao solo oligotrófico da vegetação. As espécies estudadas (*Clethra scabra*, *Clusia criuva*, *Gomidesia schaueriana*, *Hieronyma alchorneoides*, *Nectandra oppositifolia*, *Protium kleinii*, *Temstroemia brasiliensis* e *Virola oleifera*) pertencem a diferentes famílias, apresentam distribuição ampla e são heliófitas, o que sugere que a esclerofilia pode estar associada à estratégia de colonização e sobrevivência em ambientes com condições adversas. Entre os caracteres anatômicos observados destaca-se: epiderme múltipla, cutícula e folha espessas, extensão de bainha do feixe vascular evidente, presença de esclereídeos e parênquima paliçádico formado por várias camadas. Entretanto, cabe ressaltar que esses caracteres não ocorrem simultaneamente em nenhuma das espécies.

No presente trabalho foram evidenciadas algumas características listadas como escleromórfas ou xeromórficas na literatura - como células epidérmicas mucilaginosas, cutícula e/ou parede das células epidérmicas espessa, folhas anfiestomáticas, mesofilo isobilateral, abundância de tecido esclerenquimático, principalmente associado aos tecidos vasculares, ou na forma de extensões de bainha dos feixes das nervuras laterais.

Idioblastos mucilaginosos foram observadas na epiderme adaxial e abaxial, no parênquima fundamental da nervura mediana, nas extensões de bainha das nervuras laterais e no parênquima cortical do pecíolo das espécies de *Lafoensia* estudadas. Em determinadas espécies, os idioblastos mucilaginosos, tanto da epiderme adaxial quanto abaxial da lâmina foliar, podem se dividir uma ou mais vezes, dando origem a células secretoras filhas voltadas para o mesofilo, as quais acumulam a secreção.

A ocorrência de células secretoras de mucilagem na epiderme de

espécies de Lythraceae já foi registrada em diversos trabalhos (SOLEREDER, 1908; METCALFE & CHALK, 1950; KEATING, 1984; GRAHAM *et al.*, 1986, 1987; FAHN, 1989; GREGORY & BASS, 1989).

Mucilagens são polissacarídeos complexos, solúveis em água e de peso molecular alto, sendo comumente encontradas em plantas superiores (FAHN, 1979). A função fisiológica desse componente celular, em muitos casos, não é clara. Quanto a função das células mucilaginosas duas hipóteses são postuladas, atribuindo a função de estoque de água ou de estoque de carboidratos.

Uma idéia bastante antiga discute que a função das células mucilaginosas internas seria a de estocar água e desta forma, seria uma adaptação para sobrevivência em ambientes secos. Este conceito é contra argumentado, porque em experimentos onde a plantas são submetidas a estresse hídrico, as células vizinhas às células mucilaginosas, morrem antes que água contida na mucilagem seja liberada por estas células. Numa interpretação alternativa, foi sugerido que as células epidérmicas mucilaginosas provavelmente atuem na redução da transpiração por meio da formação de uma camada semelhante a uma gelatina sobre uma superfície hidratada (GREGORY & BAAS, 1989). Estas suposições não são suportadas por dados experimentais, mas estão relacionadas a ocorrência conjunta com outros caracteres xeromórficos e também pelo fato de variações fenotípicas indicarem a supressão de células epidérmicas mucilaginosas em condições de maior disponibilidade de água e o aumento no número destas células em condições xéricas (PYYKKÖ, 1966; GREGORY & BAAS, 1989).

DISTELBARTH & KULL (1985), ao estudar as variações sazonais no conteúdo de mucilagem da folha de duas espécies de coníferas vivendo em clima temperado, sugeriram que a presença de células e idioblastos

mucilaginosos pode aumentar a resistência dessas plantas ao frio, uma vez que a mucilagem pode desempenhar uma papel importante no bombeamento de água para dentro da célula e assim estabilizar as relações hídricas da planta.

A idéia que células mucilaginosas internas primariamente funcionem como estoque de carboidratos foi rejeitada por diversos autores. Apesar disto, alguns estudos de variações sazonais e ontogenéticas no conteúdo de células mucilaginosas sugerem que a mucilagem possa ser reabsorvida e metabolizada pela planta, como ocorre com a mucilagem do endosperma das sementes (GREGORY & BASS, 1989).

Para ROTH (1995), a ocorrência de células epidérmicas mucilaginosas formando uma camada contínua pode assegurar uma iluminação mais ou menos homogênea no tecido fotossintetizante.

No caso das espécies de *Lafoensia* é possível que exista alguma correlação entre a abundância de células epidérmicas mucilaginosas e o ambiente típico da espécie.

Lafoensia numularifolia, *L. replicata* e *L. vandelliana* apresentam epiderme adaxial preferencialmente constituída por células epidérmicas mucilaginosas divididas, formando uma camada subepidérmica quase contínua. Todas elas ocorrem em regiões de campos, cerrado ou em regiões de transição entre cerrado e mata, onde a intensidade luminosa é elevada. Sendo assim, é possível que as células epidérmicas mucilaginosas possam estar atuando como uma camada protetora contra a elevada incidência luminosa, já que as folhas de *Lafoensia* são glabras.

Em *Lafoensia pacari* ssp. *petiolata*, as células epidérmicas mucilaginosas não são tão numerosas apesar desta espécie ser característica da vegetação de cerrado e apresentar casca externa papirácea esfoliantes nos tronco e ramos de aspecto retorcido. Porém, suas

folhas são anfiestomáticas e o mesofilo é isobilateral, o que poderia ser considerado como uma estratégia alternativa para a sua sobrevivência neste habitat. A casca externa pode proteger as árvores contra o superaquecimento provocado pelo fogo de ocorrência comum nos cerrados brasileiros ou pela radiação solar que atinge o tronco (NICOLAI, 1986).

Por outro lado, *L. glyptocarpa*, uma espécie citada como de ocorrência comum e adaptada à ambientes úmidos de matas da encosta atlântica apresenta epiderme constituída por células relativamente pequenas com paredes e cutículas delgadas, poucos idioblastos mucilaginosos, folhas hipoestomáticas e o mesofilo dorsiventral pouco compacto. Esses dados são conflitantes com aqueles apresentados por BOEGER *et al.* (1997), que descreveu oito espécies arbóreas de mata atlântica e evidenciou caracteres escleromórficos nas mesmas. Apesar disto, os autores salientaram que tais resultados não permitem generalizações sobre a Floresta Atlântica quanto à esclerofilia, uma vez que a análise foi restrita a um pequeno número de espécies, todas elas heliófilas.

3. Análise de agrupamento considerando os caracteres anatômicos das folhas das espécies de *Lafoensia* estudadas.

As análises de agrupamento foram efetuadas com base nos dados listados na tabela 1. Os dendrogramas gerados desta análise estão relacionados nos gráficos 1 a 4.

Em todos os dendrogramas gerados, verifica-se nível de ligação alto entre as espécies *Lafoensia replicata* e *L. vandelliana*. Estas espécies são morfologicamente muito semelhantes, tanto que LOURTEIG (1986)

sinonimizou as duas espécies, mantendo a separação em nível de subespécie. Entretanto, anatomicamente as duas espécies podem ser facilmente diferenciadas pela forma das células epidérmicas em vista frontal.

Verifica-se um nível de ligação um pouco menor entre *L. numularifolia* e *L. densiflora* (gráficos 1 a 4). Anatomicamente, *L. numularifolia* e *L. densiflora* são distintas principalmente pelas folhas anfiestomáticas em *L. numularifolia* e hipoestomáticas em *L. densiflora*. Morfologicamente elas se assemelham pela ocorrência de ginóforo longo. *L. numularifolia* é a única espécie arbustiva do gênero e está posicionada em subgênero distinto das demais espécies.

A espécie *L. glyptocarpa* aparece em todos os dendrogramas gerados com o nível de ligação mais distante entre as espécies (gráficos 1 a 4). Essa espécie é característica de vegetação florestal das matas da encosta brasileira. São representadas por árvores frondosas que possuem folhas membranáceas, de pecíolo longo e delgado, lâmina foliar elíptica com ápice acuminado onde está presente uma glândula conspícua. Anatomicamente, essa espécie se assemelha às demais incluídas no subgênero *Lafoensia*, por apresentar folhas hipoestomáticas e mesofilo dorsiventral, entretanto, na epiderme os idioblastos mucilaginosos são pouco evidentes, as células epidérmicas são pequenas e de paredes e cutícula delgadas, o mesofilo tem arranjo frouxo e o feixe vascular fechado na nervura mediana. Estes aspectos corroboraram com o proposto anteriormente sobre a necessidade da realização de uma revisão taxonômica do gênero, podendo-se sugerir esta espécie seja revalidada, uma vez que, na revisão taxonômica mais recente efetuada no gênero, LOURTEIG (1986), sinonimizou *Lafoensia glyptocarpa* sob *L. vandelliana* ssp. *vandelliana*.

Quanto as outras espécies analisadas, os dendrogramas demonstram

numericamente diferentes níveis de ligação entre elas (gráficos 1 a 4). Quanto ao ambiente de ocorrência todas elas são citadas para vegetação de cerrado ou áreas de transição entre cerrados e campos, e matas e vegetação ripária. Morfologicamente, algumas características listadas no presente trabalho podem ser de importância taxonômica para a delimitação de *Lafoensia densiflora* e que devem ser consideradas numa revisão taxonômica do gênero. *L. densiflora* apresenta o ginóforo mais longo que o comprimento do ovário e a casca externa do tronco é lisa; enquanto que, *L. vandelliana*, possui ginóforo curto e a casca externa do tronco é larga e profundamente fissurada.

Já, *L. pacari* ssp *petiolata* (subgênero *Lafoensia*) aparece separada em 3 dendrogramas (gráficos 1, 3, 4), considerando o algoritmo de médias não ponderadas, ligação simples e ligação completa. Anatomicamente a espécie se caracteriza pela ocorrência de folhas anfiestomáticas e mesófilo isobilateral. Os dados anatômicos e a demonstração numérica dos dendrogramas, podem ser úteis para sugerir a inclusão desta espécie em um táxon subgenérico, distinto das demais espécies.

4. Chave para a identificação das espécies de *Lafoensia* estudadas, utilizando os caracteres anatômicos descritos

- 1. folha anfiestomática..... 2
- 1.' folha hipoestomática 3
- 2. mesofilo dorsiventral..... *L. numularifolia*
- 2'. mesofilo isobilateral..... *L. pacari* ssp
petiolata
- 3. contorno das células epidérmicas sinuoso em
vista frontal 4
- 3'. contorno das células epidérmicas reto a levemente
ondulado em vista frontal..... 5
- 4. feixe vascular da nervura mediana fechado,
parênquima paliçádico ocupando 1/4 do volume
do mesofilo e constituído por uma única camada
de células..... *L. glyptocarpa*
- 4'. feixe vascular da nervura mediana aberto,
parênquima paliçádico ocupando 1/3 do volume
do mesofilo e constituído por 2 a 3 camadas de
células..... *L. vandelliana*
- 5. epiderme adaxial preferencialmente constituída
por idioblastos mucilaginosos divididos..... *L. replicata*
- 5'. epiderme adaxial preferencialmente unisseriada *L. densiflora*

CONCLUSÕES

No presente trabalho foi feita a análise da anatomia foliar de seis espécies de *Lafoensia* nativas do Brasil: subgênero *Ptychodon* – *L. numularifolia*; subgênero *Lafoensia* – *L. densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari* ssp *petiolata*, *L. replicata*, *L. vandelliana*. Os dados apresentados permitem concluir que:

1. *L. numularifolia* é uma espécie taxonomicamente bem delimitada, apresentando caracteres morfológicos e anatômicos que sustentam a sua separação em subgênero distinto das demais espécies. Anatomicamente, o caráter mais marcante é a presença de estômatos tanto na face abaxial quanto na adaxial, sendo este registro inédito para o gênero; o mesofilo é dorsiventral.

2. Os caracteres taxonômicos utilizados para a identificação de *L. pacari* ssp. *petiolata* são confusos, sobrepondo-se com algumas características de *L. densiflora*, *L. replicata* e *L. vandelliana*. Anatomicamente a espécie é facilmente distinta das outras por apresentar mesofilo isobilateral e folha anfiestomática. Estes caracteres colocam a espécie numa posição intermediária entre os dois subgêneros de *Lafoensia* (*Lafoensia* subgênero *Ptychodon* e *Lafoensia* subgênero *Lafoensia*). Esta espécie é *suigeneris* se forem considerados seus caracteres morfológicos, anatômicos e palinológicos. Os indivíduos desta espécie apresentam forma e venação foliar semelhantes as demais espécies de *Lafoensia* subgênero *Lafoensia*; entretanto, são exclusivamente encontradas em vegetação de cerrados abertos e campos cerrados, apresentando hábito típico destas formações. São arbustos ou arvoretas de aspecto tortuoso, apresentando sempre casca

externa papirácea esfoliante. Por outro lado, as demais espécies deste subgênero chegam a constituir árvores grandes e podem ocupar vegetação de mata, como por exemplo acontece com *L. glyptocarpa*. Algumas das características observadas em *L. pacari* são semelhantes às de *L. numularifolia*, por exemplo, ambas habitam vegetação de cerrado ou campo cerrado, e apresentam folhas anfiestomáticas. Estas semelhanças poderiam subsidiar o deslocamento de *L. pacari* para o subgênero *Ptychodon*, juntamente com *L. numularifolia*. Entretanto, caracteres de morfológicos da folha e da inflorescência de *L. pacari* são comuns às espécies de *Lafoensia* subgênero *Lafoensia*. Uma alternativa mais cômoda seria o estabelecimento de um outro subgênero para o posicionamento de *L. pacari*, o que seria prematuro e temerário, no momento. Este problema somente poderá ser definitivamente resolvido por uma revisão de *Lafoensia*, levando-se em conta os dados registrados neste trabalho, bem como enriquecendo-os com estudos macromoleculares.

3. Os caracteres anatômicos observados em *L. glyptocarpa* podem contribuir para a revalidação da espécie. Trata-se de uma espécie característica de vegetação florestal, que apresenta caracteres anatômicos de plantas que ocupam ambientes mais úmidos, como por exemplo: folhas membranáceas e hipoestomáticas, revestidas por epiderme unisseriada, cujas células são pequenas e possuem parede e cutícula delgadas, mesofilo constituído por parênquima paliçádico pouco desenvolvido e parênquima lacunoso proeminente, com grandes espaços intercelulares.

4. *Lafoensia densiflora*, *L. replicata* e *L. vandelliana* anatomicamente são muito parecidas. *L. densiflora* e *L. replicata* possuem, em vista frontal, o contorno das paredes das células epidérmicas é reto, já em *L. vandelliana*

ele é sinuoso. O que diferencia *L. densiflora* e *L. replicata* é a presença de epiderme adaxial constituída preferencialmente por células que se dividem periclinalmente em *L. replicata*. Porém, morfologicamente, *L. densiflora* apresenta o ginóforo longo, (maior que a metade do comprimento do ovário) e a casca externa é lisa. Desta forma, é necessário que seja feita uma reavaliação dos caracteres taxonômicos que causem menos confusões no reconhecimento desta espécie.

5. *Lafoensia replicata* e *L. vandelliana* são muito semelhantes anatomicamente e taxonomicamente. LOURTEIG (1986) colocou estas espécies como subespécies de *L. vandelliana* (*L. vandelliana* ssp. *vandelliana* e *L. vandelliana* ssp. *replicata*). Apesar disto, a delimitação entre as duas subespécies e entre esta espécie e as demais espécies do subgênero *Lafoensia* não é clara o suficiente para a identificação segura destes táxons. O caráter anatômico que diferencia estas duas espécies é a contorno da parede das células epidérmicas em vista frontal. *L. vandelliana* apresenta o contorno sinuoso, enquanto *L. replicata* apresenta contorno reto.

6. Os dados apresentados neste trabalho reforçam a necessidade de uma revisão taxonômica para as espécies de *Lafoensia* nativas para o Brasil, principalmente no que se refere a reavaliação dos caracteres taxonômicos utilizados para separar as espécies *L. densiflora*, *L. pacari*, *L. replicata* e *L. vandelliana*.

7. As características morfológicas da casca externa do tronco podem ser de utilidade na identificação de algumas espécies, como em *L. pacari* ssp. *petiolata*, cuja casca externa do tronco é papirácea esfoliante.

RESUMO / CAPÍTULO 1

ANATOMIA FOLIAR E CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DAS ESPÉCIES DE *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL.

O gênero *Lafoensia* (Lythraceae) foi taxonômicamente estudado pela primeira vez por KOEHNE (1877), sendo reconhecidas 10 espécies distribuídas entre 2 subgêneros, incluindo 5 subespécies e nove formas. LOURTEIG (1986) realizou a revisão do gênero e reconheceu 6 espécies mantendo a subdivisão genérica e 2 subespécies. O tratamento apresentado por LOURTEIG (1986) é artificial, sendo baseado apenas em materiais de herbário, apresentando sinonimizações que discordam do sistema anterior. Os problemas taxonômicos deste táxon não foram bem solucionados, necessitando de informações complementares, principalmente de campo. Os estudos de morfologia e anatomia foliar são reconhecidamente ferramentas para a taxonomia sendo escassas informações disponíveis sobre a anatomia de *Lafoensia*. Os objetivos deste trabalho são: estabelecer comparação entre os caracteres taxonômicos utilizados por KOEHNE (1877) e por LOURTEIG (1986), visando compreender as diferenças na delimitação das entidades taxonômicas propostas; descrever a anatomia foliar de espécies de *Lafoensia*, visando contribuir com dados que possam subsidiar estudos taxonômicos; elaborar uma chave de identificação para as espécies estudadas utilizando os dados anatômicos analisados. Para tanto plantas das seguintes espécies de *Lafoensia* foram coletadas: *L. numularifolia* (subgênero *Ptychodon*); *L. densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari*, *L. replicata* e *L. vandelliana* (subgênero *Lafoensia*). Amostras de folhas totalmente expandidas foram selecionadas, fixadas em FAA 50 e estocadas em etanol 70. Procedeu-se a diafanização e inclusão dos materiais de acordo com metodologia usual. Os cortes foram

corados com safranina e azul de astra e parte deles foi submetida à reação PAS. As lâminas foram montadas em resina sintética. *L. pacari* é a única espécie que apresenta mesofilo isobilateral. *L. pacari* e *L. numularifolia* apresentam folhas anfiestomáticas. Estes caracteres anatômicos corroboram a colocação de *L. numularifolia* em subgênero distinto das demais espécies e confirmam a posição intermediária entre os dois subgêneros ocupada por *L. pacari*. *L. glyptocarpa* apresenta folhas membranáceas, mesofilo constituído por 1 a 2 camadas de células no parênquima paliçádico que ocupa aproximadamente 1/4 do volume do mesofilo. As outras espécies são anatomicamente semelhantes. Destaca-se a diferença na forma da parede das células epidérmicas em vista frontal que é sinuosa em *L. vandelliana* e reta em *L. densiflora* e *L. replicata*. Os dados anatômicos apresentados permitiram a elaboração de uma chave de identificação para as seis espécies estudadas e reforçam a necessidade de uma revisão taxonômica no gênero visando melhor delimitação nas suas espécies.

ABSTRACT / CHAPTER 1

LEAVES ANATOMY AND MORFOLOGICAL CHARACTERIZATION OF THE *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE) NATIVE SPECIES OF BRAZIL.

The *Lafoensia* genus (Lythraceae) was studied for the first time by KOEHNE (1877), being recognized 10 species, distributed between 2 subgenera, 5 subspecies and nine forms. LOURTEIG (1986) revisited the genus and recognized 6 species, keeping the generic subdivision and 2 subspecies. The paper presented by LOURTEIG (1986) is artificial and based on herbarium specimens. Some of the materials collected in native populations of Brazil, do not find entered satisfactory in the identification key presented. The histological investigation can contrIBUTE to taxonomy as on additional criteria to solve taxonomic problems. The available information on the anatomy of the *Lafoensia* is scarce. The objectives of this work are: to compare the taxonomic characters used by KOEHNE (1877) and LOURTEIG (1986); to describe the leaf anatomy of *Lafoensia* species with the propose of find features that can subsidize studies; to elaborate a identification key for the studied species using the analyzed anatomical data. For leaves of the following species of *Lafoensia* were collected: *L. numularifolia*, *L. pacari*, *L. densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. vandelliana*. and *L. replicata*. The samples were fixed in FAA 50% and stoked in etanol 70%. Samples were diafanized and processed as usual methodology of inclusion in historesin. The cuts were stained with safranina and astra blue and PAS reactive (shiff acid periodic). The blades had been assembled in synthetic resin. *L. pacari* is the only species that presents mesophyll isobilateral. *L. numularifolia* and *L. pacari* are amphistomatic. These anatomical characters corroborate the rank of *L. numularifolia* in a distinct subgenus and confirm the *L. pacari* intermediate position between two

subgenera. *L. glyptocarpa* presents thinny leaves, mesophyll with 1 - 2 layers palisade parenchymatous cells that occupie approximately 1/4 of the mesofilo. The other species are similar in leaf anatomy but differ in the shape of the epidermis cell wall in frontal vew that is sinuosum in *L. vandelliana* and rights in *L. densiflora* and *L. replicata*. Using the analyzed anatomical data it was possible to elaborate an identification key for the six studied species.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARENS, KARL. 1963. As plantas lenhosas dos campos cerrados como flora adaptada às deficiências minerais do solo. In: Simpósio sobre o cerrado. (Coord. M. G. Ferri), Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- ARIAS, R. L. 1995. **Estudo morfoanatômico em espécies de *Lychnophora* Mart. (Asteraceae) dos campos rupestres do Brasil.** Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BAAS, P. & GREGORY, M. 1985. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells. **Israel Journ. of Bot.** **34**: 167-186.
- BARANOVA, M. A. 1987. Historical development of the present classification of morphological types of stomata. **Bot. Rev.** **53**: 53-79
- BARROSO, G. M.; MOIM, M. P. ; PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C. L. F. 1999. **Frutos e sementes. Morfologia aplicada à sistemática de Dicotiledôneas.** Editora UFV, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil.
- BOEGER, M. R. T.; ALVES DE BRITO, C. J. F. & NEGRELLE, R. R. B. 1997. Relação entre características morfo-anatômicas foliares e esclerofilia em oito espécies arbóreas de um trecho de Floresta Atlântica. **Arq. Biol. Tecnol.** **40**: 493-503.
- CASTRO, M. M.; LEITÃO FILHO, H. F. & MONTEIRO, W. R. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. **Revta. brasil. Bot.** **20**: 163-174.
- CASTRO, N. M. & MENEZES, N. L. 1995. Aspectos da anatomia foliar de algumas espécies de *Paepalanthus* Kunth, Eriocaulaceae da Serra do Cipó – MG. **Acta bot. bras.** **9**: 213-229.
- CASTRO, N. M. 1986. **Estudos morfológicos dos órgãos vegetativos de espécies de *Paepalanthus* Kunth (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó (Minas Gerais).** Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

- CAVALCANTI, T.B. 1988. **A família Lythraceae na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil.** Tese de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CAVALCANTI, T.B. 1995. **Revisão de *Diplusodon* Pohl (Lythraceae).** Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CHUEIRI, I. A. 1977. **Estudos morfo-anatômicos de espécies de *Trimezia* Salich ex. Herb. (Iridaceae) com especial referência ao sistema subterrâneo.** Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.
- CUTTER, E. G. 1971. **Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part 2. Organs.** William Clowes & Sons, Limited, London.
- DISTELBARTH, H. & KULL, U. 1985. Physiological investigation of leaf mucilages II. The mucilage of *Taxus baccata* L. and of *Thuja occidentalis* L. **Israel J. Bot.** 34:113-128.
- ESAU, K. 1977. **Anatomy of seed plants.** 2ª edition. John Wiley & Sons, New York.
- FAHN, A. 1979. **Secretory tissues in plants.** Academic Press Inc., London.
- FAHN, A. 1989. **Plant Anatomy.** 4ª ed. Pergamon Press, London.
- FERRI, M. G. 1955. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação. **Bol. Fc. Fil., Ciên., Letr.** 195. **Botânica** 12: 1-170.
- FERRI, M. G. 1963. Evolução do conceito de xerofitismo. **Bol. Fc. Fil., Ciên., Letr.** 267. **Botânica** 19:101-114.
- FRANCESCHI, V. R. & HORNER, T. H. Jr. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. **Bot. Rev.** 46: 361-427.
- FRANCESCHINELLI, E. V. & YAMAMOTO, K. 1993. Taxonomic use of leaf anatomical characters in the genus *Simarouba* Aublet (Simaroubaceae). **Flora** 188: 117-124.
- GERLACH, G. 1969. **Botanische Mikrotechnik, eine Einführung.** Gorg Thieme, Stuttgart.
- GERRITS, P.O. & ZUIDEVELD, R. 1983. The influence of dehydration

- media and catalyst systems upon the enzyme activity of tissues embedded in 2-hydroxyethyl methacrylate: an evaluation of three dehydration media and two catalyst systems. **Mykroskopie** **40**: 321-328.
- GRAHAM, S. A. & KLEIMAN, R. 1987. Seed lipids of the Lythraceae. **Biochem. System Ecol.** **15**:433-439.
- GRAHAM, S. A.; BAAS, P. & TOBE, H. 1987. *Lourtellia*, a new genus of Lythraceae from Peru. **System. Bot.** **12**: 519-533.
- GRAHAM, S. A.; TOBE, H. & BAAS, P. 1986. *Koehneria*, a new genus of Lythraceae from Madagascar. **Ann. MO Bot. Gard.** **73**: 788-809.
- GREGORY, M. & BAAS, P. 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the Dicotyledons. **Israel Journ. of Bot.** **38**: 125-174.
- GUARIM-NETO, G.; GUARIM, V. L. M. S. & PRANCE, G. T. 1994. Structure and floristic of the trees of an area of cerrado near Cuiaba, Mato Grosso, Brazil. **Kew Bull.** **49**: 499-509.
- HANDRO, W. ; CAMPOS, J. F. B. DE M.; OLIVEIRA, Z. M. DE. 1970. Sobre a anatomia foliar de algumas compostas dos campos rupestres. **Ciê. e Cult.** **22**: 107-126.
- HICKEY, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of Dicotyledons. In: *Anatomy of the Dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject* (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). v. 1, Clarendon Press, Oxford.
- HOLTZMEIER, M. A. STERN, W. L. & JUDD, W. 1998. Comparative anatomy and systematics of Senghas's cushion species of *Maxillaria* (Orchidaceae). **Bot. J. Linn. Soc.** **127**: 43-82.
- HOWARD, R. A. 1979. The petiole. In: *Anatomy of the Dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject* (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). v. 1, Clarendon Press, Oxford.
- HUSSIN, K. H. & SANI, Z. M. 1998. Comparative leaf anatomical studies of some *Sterculia* L. species (Sterculiaceae). **Bot. J. Linn. Soc.** **127**: 159-174.
- JENSEN, W. A. 1962. **Botanical histochemistry: principles and practice.** W.H. Freeman and Co. San Francisco.

- JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York.
- JUDD, W. S. ; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A. & STEVENS, P. F. 1999. **Plant systematics. A phylogenetic approach**. Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, USA.
- KEATING, R.C. 1984. Leaf anatomy histology and its contributions of relationships in the Myrtales. **Ann. MO Bot. Gard.** **71**: 801-823.
- KOEHNE, E. 1877. Lythraceae. In: Flora brasiliensis. (C. F. Von Martins & Eichler eds.). v. 13, parte II.
- LARRIVAL, M.T.C. 1986. Palinologia. In: Revision del genero *Lafoensia* Vandelli (Lythraceae), (by A. Lourteig). **Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle** **45**: 121-126.
- LERSTEN, N. R. & CURTIS, J. D. 1994. Leaf anatomy in *Caesalpinia* and *Hoffmannseggia* (Leguminosae, Caesalpinioideae) with emphasis on secretory structures. **Pl. Syst. Evol.** **192**: 231-255.
- LORENZI, H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. Editora Plantarum Ltda. Nova Odessa, SP.
- LOURTEIG, A. 1986. Revision del genero *Lafoensia* Vandelli (Lithraceas). **Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle** **45**: 115-158.
- MENDES, I. DA C. A. & PAVIANI, T. I. 1997. Morfo-antomia comparada das folhas do par vicariante *Plathymenia foliolosa* Benth. e *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae - Mimosoideae). **Revta. brasil. Bot.** **20**: 185-195.
- MENEZES, N. L. 1984. **Características anatômicas e filogenia na família Velloziaceae**. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociência. Universidade de São Paulo, SP.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1950. **Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stem and wood interrelation to taxonomy with notes on economic uses**, v.2, Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1979. **Anatomy of the Dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject** (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). v. 1, Clarendon Press, Oxford.

- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1983. **Anatomy of the Dicotyledons: Wood structure and conclusion of the general introduction** (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.), v. 2, Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C.R. 1979. The stem. In: **Anatomy of the Dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject** (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.), v. 1, Clarendon Press, Oxford.
- MIRANDA, I. S. 1993. The structure of the arboreal stratum of the Amazonian savanna at Alter-do-Chao, Para, Brazil. **Revta. brasil. Bot.** 16: 143-150.
- MONTEIRO, W. R.; GIULIETTI, A. M. & CASTRO, M. M. 1984. Aspects of leaf structure of some species of *Eriocalon* L. (Eriocaulaceae) from Serra do Cipó (Minas Gerais, Brazil). **Revta Bras. Bot.** 7: 137-147.
- MONTEIRO, W. R.; CASTRO, M. M. & GIULIETTI, A. M. 1985. Aspects of leaf structure of some species *Leiotrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) from Serra do Cipó (Minas Gerais, Brazil). **Revta bras. Bot.** 8: 109-125.
- MORAES, P. L. R. & PAOLI, A. A. S. 1999. Epiderme e padrão de venação foliar de espécies de Lauraceae. **Acta bot. Bras.** 13: 87-97.
- PYYKKÖ, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. **Annales Botanici Fennici** 3: 453-622.
- PYYKKÖ, M. 1979. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. **Acta Botanica Fennica** 112: 1-41.
- RAVEN, P. H. ; RAY, F. E. & EICHHORN, S. 1999. **Biology of plants**. 6ª edition, W. H Freeman and Company Worth Publishers, New York.
- REIS, C. DOS. 1998. **Estrutura anatômica dos limbos foliares de *Petunia* Juss. e *Calibrachoa* Llav. & Lex. (Solanaceae), e sua importância na taxonomia destes gêneros**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, São Paulo.
- ROSS, H. & SUENSSEGUTH, K. 1926. Das Apikalorgan der Blätter von *Lafoneisa*. **Flora** 120:1-18.
- ROTH, I. 1995. Leaf structure: montane regions of Venezuela With na excursion into Argentina. In: **Encyclopedia of plant anatomy**. Gebrüder

Borntraeger, Berlin, Stuttgart.

SAINT-HILAIRE, A. 1833. **Flora brasileira meridionalis**. v.3. Paris.

SAJO, M. G. 1982. **Estudo dos órgãos vegetativos de espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae) da Serra do Cipó (Minas Gerais)**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

SAJO, M. G. 1989. **Estudo morfo-anatômico em espécies de *Xiris* L. (Xiridaceae) dos campos rupestres do Brasil**. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

SAJO, M. G. & MENEZES, N. L.. 1994. Considerações sobre a anatomia foliar de espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. **Naturalia** 19: 173-183.

SAJO, J. G.; WANDERLEY, M. G. L. & CARVALHO, L. M. 1995. Caracterização anatômica foliar para 14 espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae) da Serra do Cipó, MG, Brasil. **Acta. bot. bras.** 9: 101-114.

SCATENA, V. L. 1990. **Morfoanatomia de espécies de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae) dos campos rupestres do Brasil**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

SCATENA, V. L., CARDOSO, V. A. & GIULIETTI, A. M. 1999. Morfoanatomia de espécies de *Blastocaulon* Ruhland (Eriocaulaceae). **Acta. bot. bras.** 13: 29-41.

SEDDON, G. 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. **Biol. J. Linn. Soc.** 6: 65-87.

SMITH, F. H. & SMITH, E. C. 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **Amer. J. Bot.** 29: 464-471.

SNEATH, P. H. & SOKAL, R. R. 1973. **Numerical taxonomy**. W. H. Freeman and Company, São Francisco.

SOARES, M. K. M.; SERVÍN, L. F. V. & APPEZZADO-DA-GLÓRIA, B. 1997. Anatomia foliar de *Malpighia glabra* L. (Malpighiaceae). **Arq. Biol. Technol.** 40: 738-746.

- SOLEREDER, H. 1908. **Systematic anatomy of the Dicotyledons. A handbook for laboratories of pure and applied Botany.** Translated by L. A. Boodle & F.G. Fritsch, v. 1, Clarendon Press, Oxford.
- TORRES, R. B. ; KINOSHITA, L. S. & MARTINS, F. R. 1994. Aplicação de padrões de casca na identificação de árvores da Estação Ecológica de Angatuba, SP. **Revta. brasil. Bot.** 17: 119-127.
- TURNER, G. W. & LERSTEN, N. R. 1983. Apical foliar nectary of Pomegrate (*Punica granatum*: Punicaceae). **Amer. J. Bot.** 70: 475-480.
- VAN VLIET, G. J. C. M. & BAAS, P. 1975. Comparative anatomy of the Crypteroniaceae *sensu lato*. **Blumea** 22: 175-195.
- WILKINSON, H. P. 1979. The plant surfaces (mainly leaf). In: Anatomy of the Dicotyledons: . systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). v. 1, Clarendon Press, Oxford.

TABELA

GRÁFICOS

FIGURAS

Tabela 1. Caracteres anatômicos das espécies de *Lafoensia* estudadas

Característica	1. <i>L. numularifolia</i>	2. <i>L. densiflora</i>	3. <i>L. glyptocarpa</i>	4. <i>L. pacari</i>	5. <i>L. replicata</i>	6. <i>L. vandelliana</i>
Contorno de célula epidérmica sinuoso em vista frontal	-	-	+	-	-	+
Contorno de célula epidérmica reto a levemente ondulado em vista frontal	+	+	-	+	+	-
Células da epiderme adaxial predominantemente constituída por células divididas longitudinalmente	+	-	-	-	+	+
Epiderme adaxial predominantemente unisseriada	-	+	+	+	-	-
Estômatos em ambas as faces foliares	+	-	-	+	-	-
Estômatos somente na face abaxial da folha	-	+	+	-	+	+
Cutícula espessa na lâmina foliar	+	+	-	+	+	+
Cutícula delgada na lâmina foliar	-	-	+	-	-	-
Mesofilo dorsiventral	+	+	+	-	+	+
Mesofilo isobilateral	-	-	-	+	-	-
Parênquima paliádico ocupa 1/2 a 1/3 da espessura do mesofilo	+	+	-	+	+	+
Parênquima paliádico ocupa 1/4 da espessura do mesofilo	-	-	+	-	-	-
Feixe da nervura mediana aberto	+	+	-	+	+	+
Feixe da nervura mediana fechado	-	-	+	-	-	-
Feixes das nervuras laterais colaterais	+	+	-	-	-	-
Feixes das nervuras laterais bicolaterais	-	-	+	+	+	+

Legenda: 1. *L. numularifolia* (*Lafoensia* subgênero *Ptychodon*). 2 a 6, *Lafoensia* subgênero *Lafoensia*. 2. *L. densiflora*.

3. *L. glyptocarpa* Koehne. 4. *L. pacari* A. St-Hil. ssp. *petiolata*. 5. *L. replicata*. 6. *L. vandelliana*.

-; característica ausente; +; característica presente.

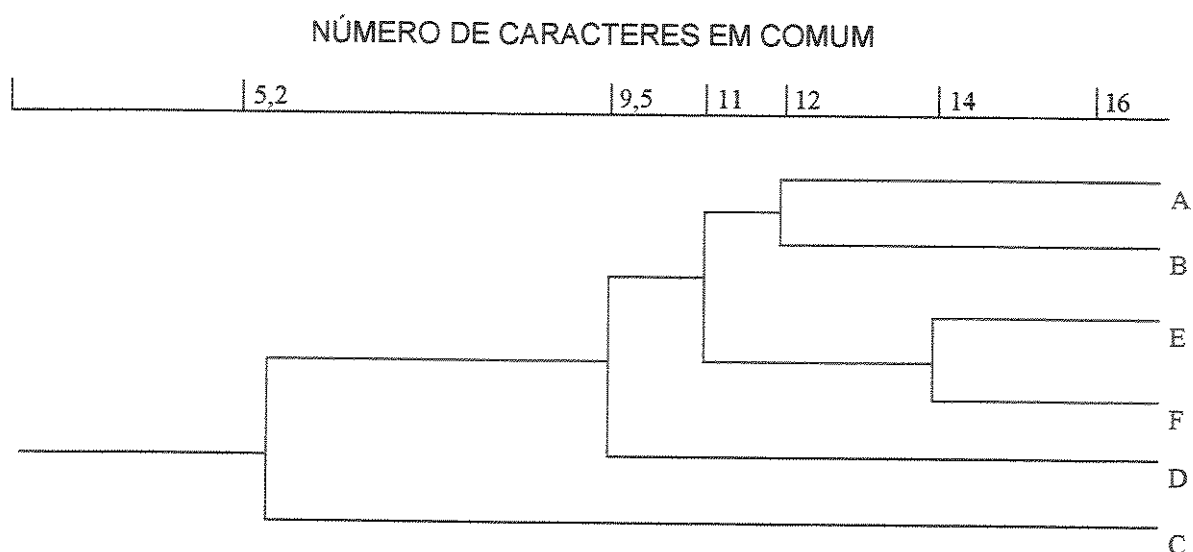


GRÁFICO 1- Dendrograma gerado pelo algoritmo de análise de agrupamento por médias não ponderadas (UPGMA). A- *Lafoensia numularifolia*, B- *L. densiflora*, C- *L. glyptocarpa*, D- *L. pacari*, E- *L. replicata*, F- *L. vandelliana*.

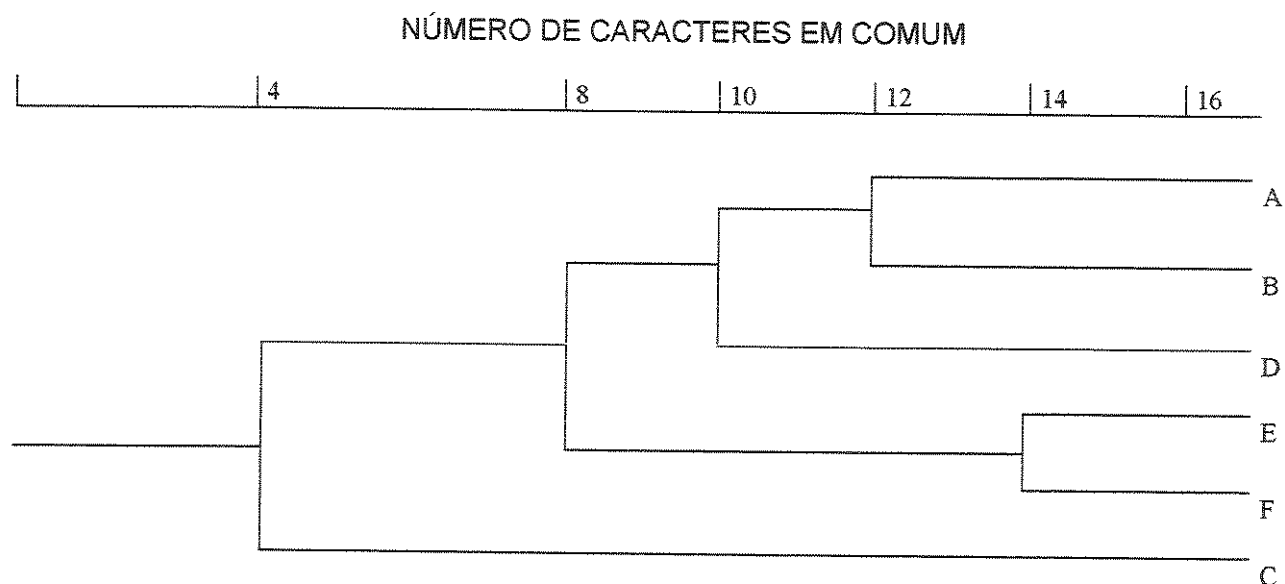


GRÁFICO 2- Um de dois possíveis dendrogramas gerados pelo algoritmo de análise de agrupamento por ligação completa. A- *Lafoensia numularifolia*, B- *L. densiflora*, C- *L. glyptocarpa*, D- *L. pacari*, E- *L. replicata*, F- *L. vandelliana*.

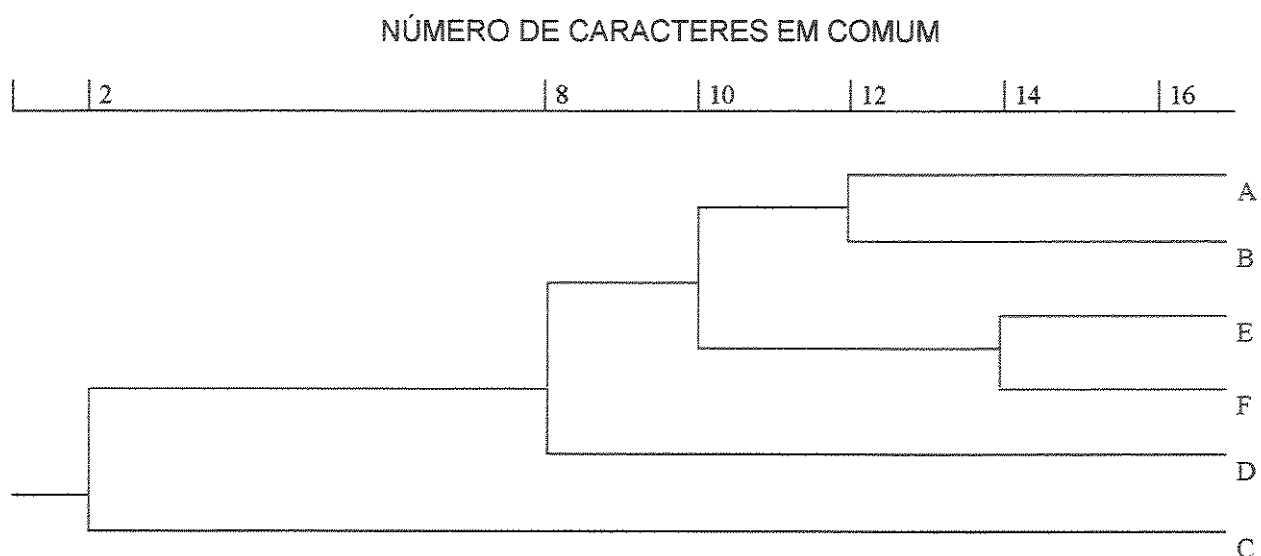


GRÁFICO 3- Um de dois possíveis dendrogramas gerados pelo algoritmo de análise de agrupamento por ligação completa. A- *Lafoensia numularifolia*, B- *L. densiflora*, C- *L. glyptocarpa*, D- *L. pacari*, E- *L. replicata*, F- *L. vandelliana*.

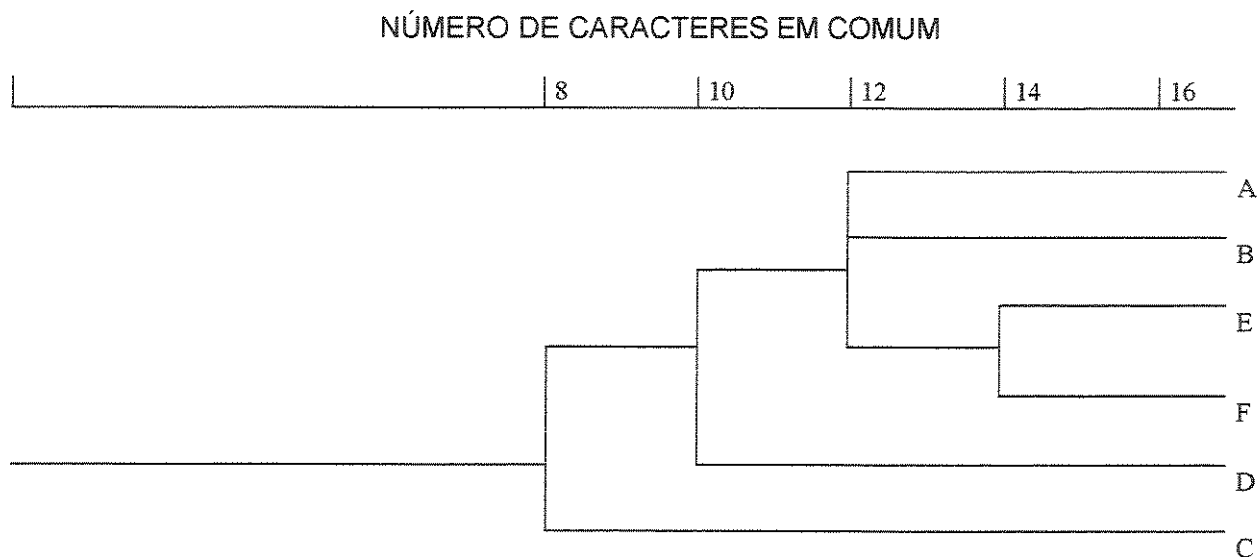
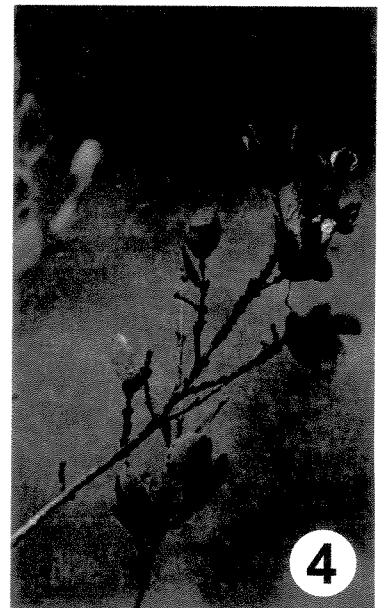
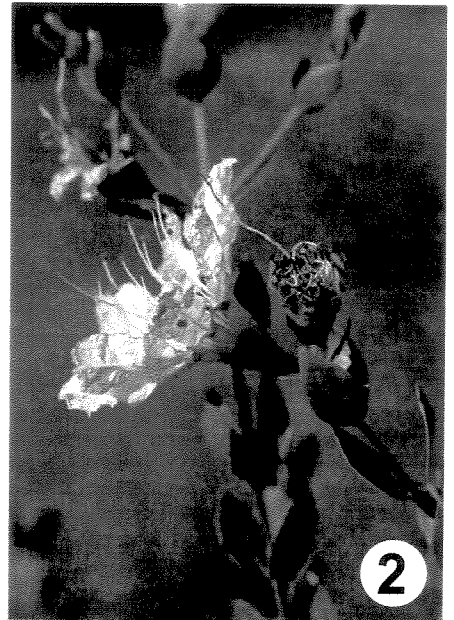
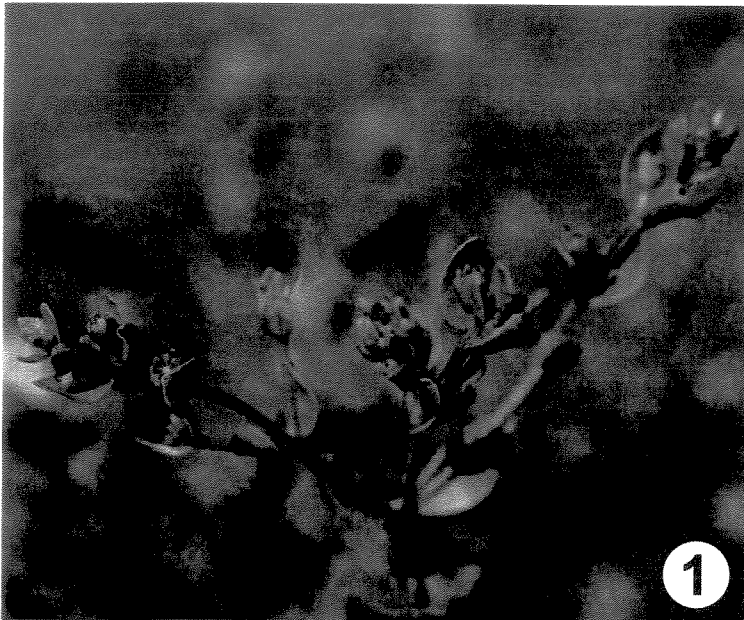


GRÁFICO 4- Dendrograma gerado pelo algoritmo de análise de agrupamento por ligação simples. A- *Lafoensia numularifolia*, B- *L. densiflora*, C- *L. glyptocarpa*, D- *L. pacari*, E- *L. replicata*, F- *L. vandelliana*.

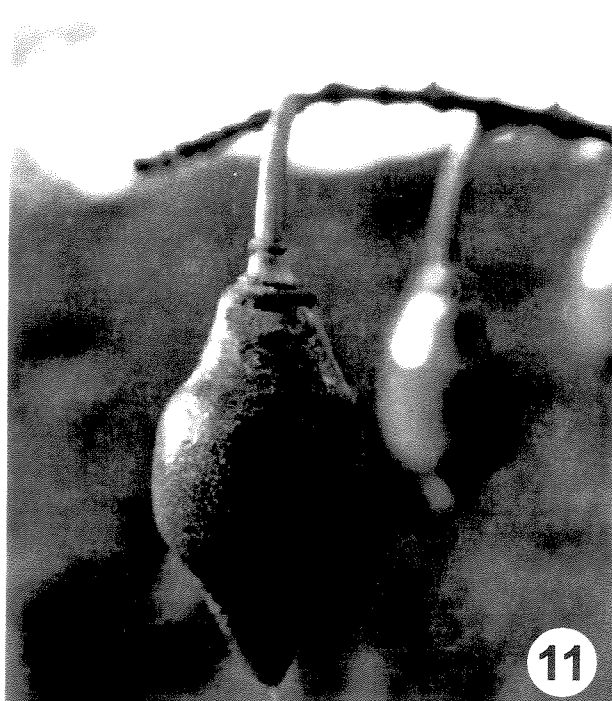
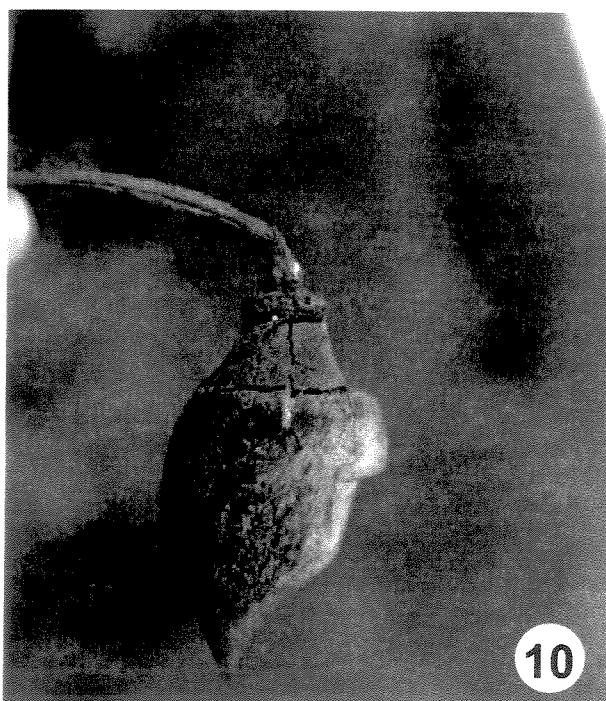
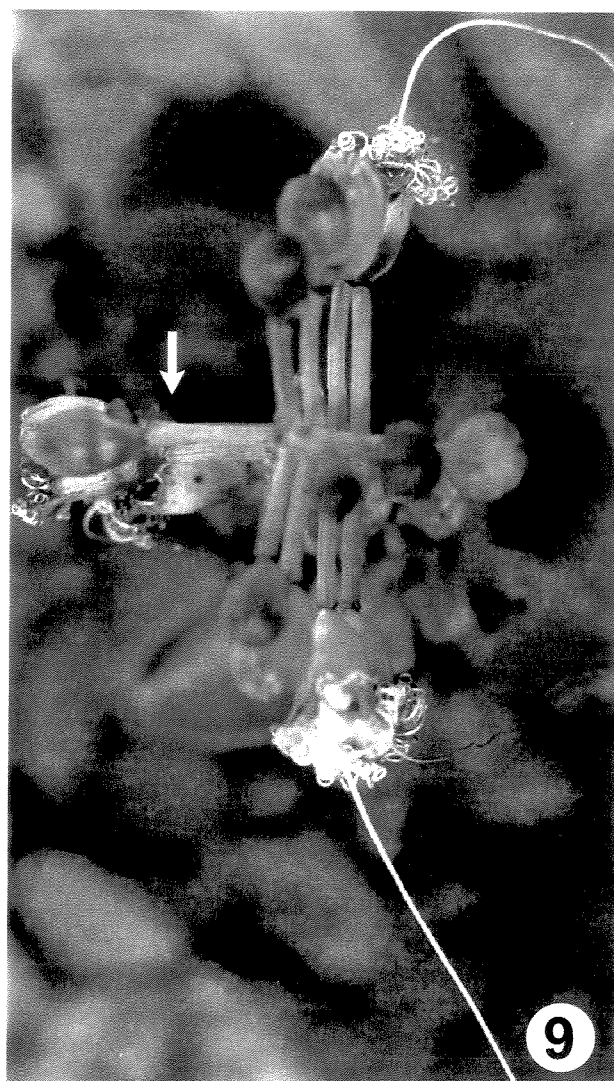
Figuras 1 a 4. *Lafoensia numularifolia*. 1. Botões florais. 2. Detalhe da flor.
3. Aspecto da planta no campo. 4. Detalhe de um ramo com
frutos maduros.



Figuras 5 a 7. *Lafoensia densiflora*. 5. Vista geral do ambiente. 6. Detalhe do tronco com casca externa lisa. 7. Detalhe dos ramos apicais. Seta, inflorescências.



Figuras 8 a 11. *Lafoensia densiflora*. 8, 9. Inflorescência. 10, 11. Frutos.
Seta branca, pedicelo da inflorescência achatado.

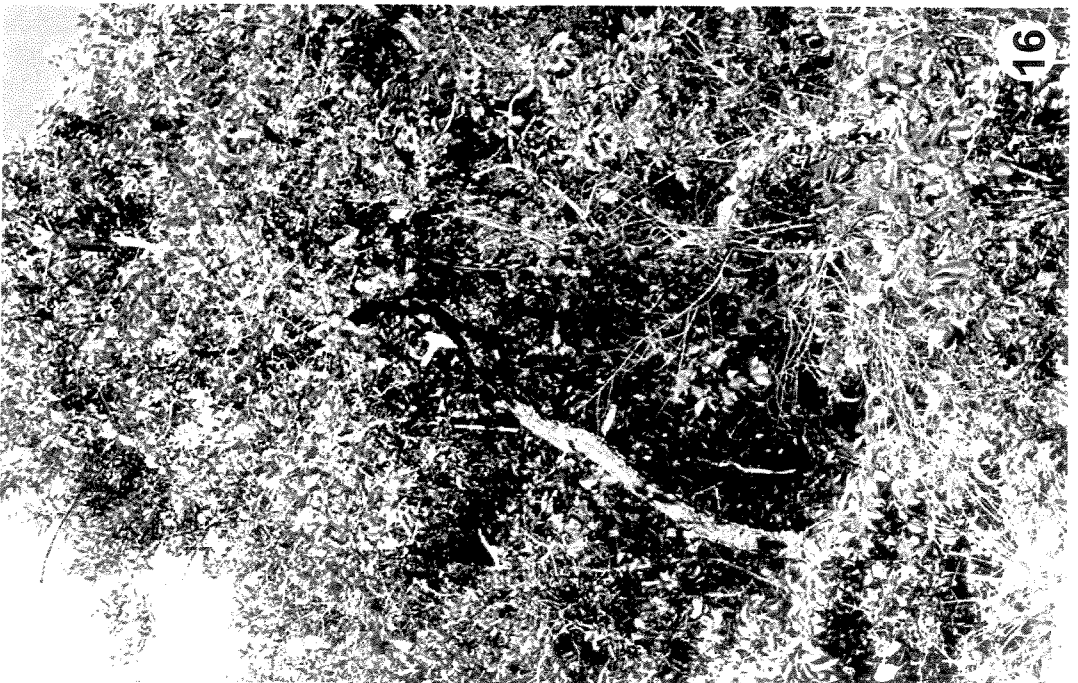
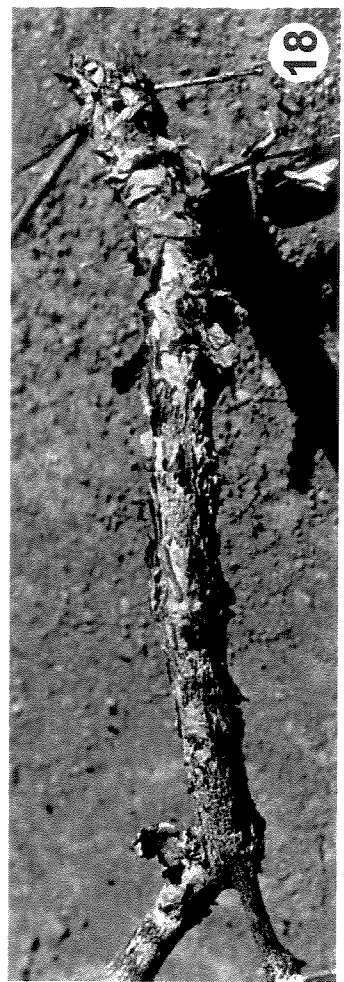


Figuras 12 a 15. *Lafoensia glyptocarpa*. 12. Vista geral da planta. 13. Ramos com inflorescências jovens. 14, 15. Detalhe do tronco destacando o aspecto da casca externa escamosa, com fissuras longitudinais e transversais que forma placas ou escamas.



Figura 16 a 18. *Lafoensia pacari* ssp. *petiolata*. 16. aspecto da planta no campo.

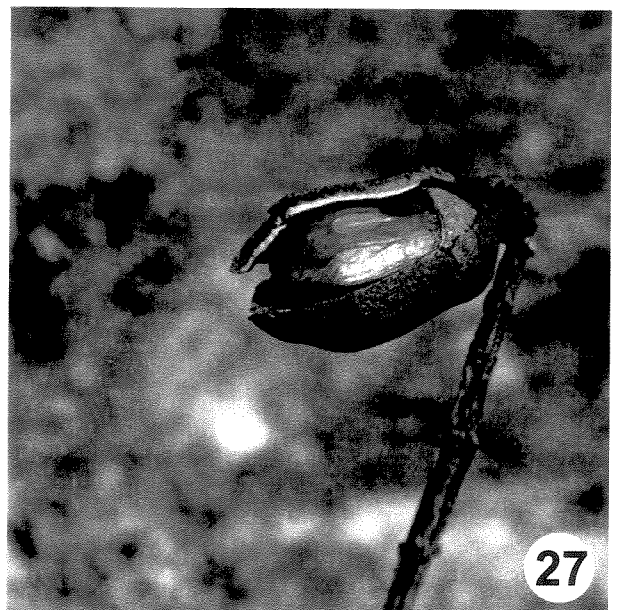
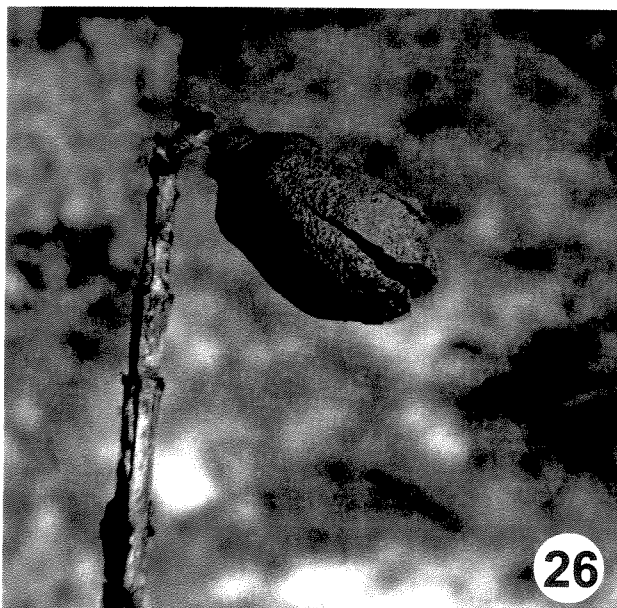
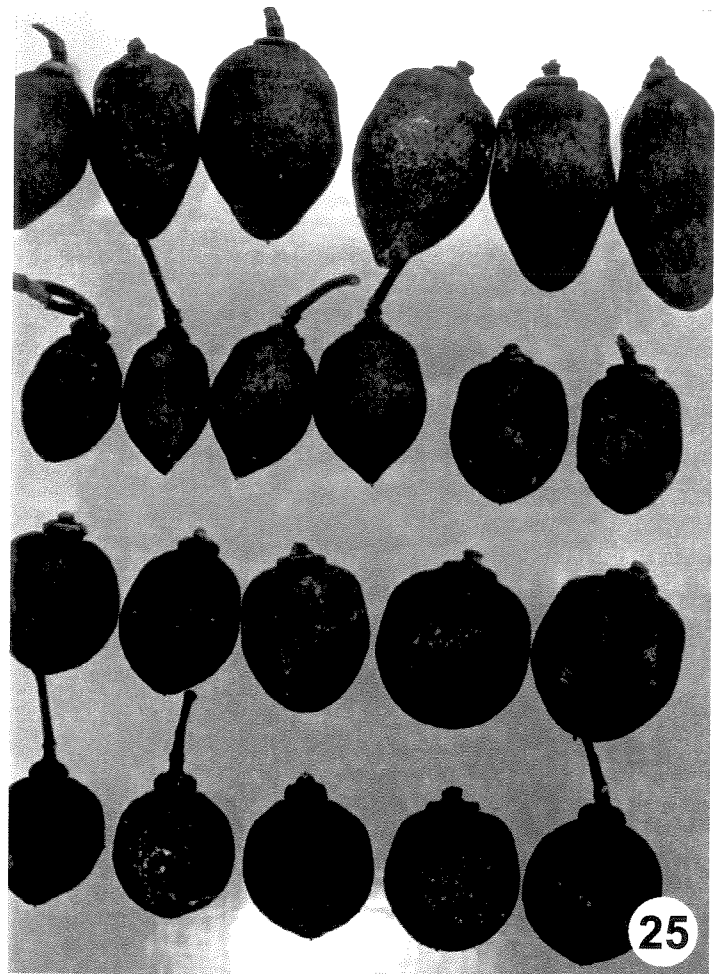
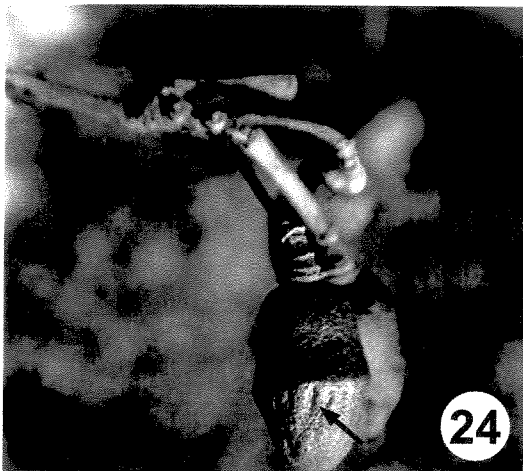
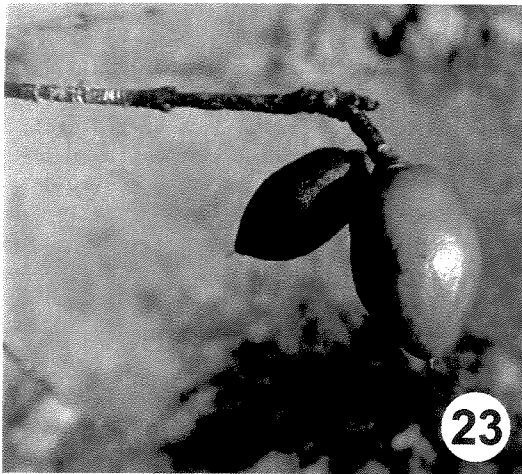
17, 18. detalhe dos ramos com casca externa papirácea esfoliante, apresentando lâminas ou placas que se destacam.



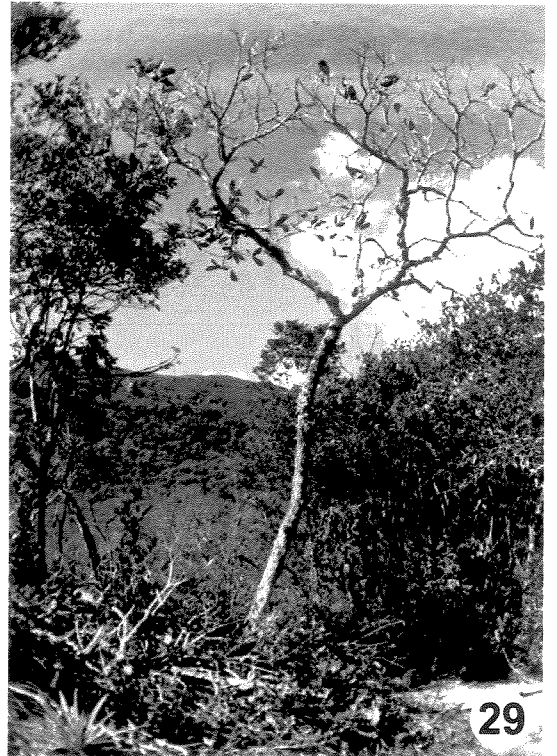
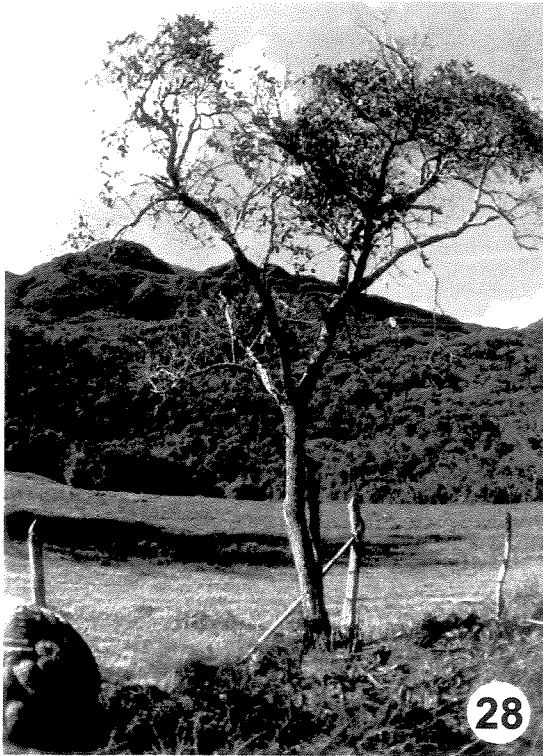
Figuras 19 a 22. ***Lafoensia replicata***. 19. Vista geral do ambiente. 20. Ramos apicais floridos. 21. Ramos com frutos. 22 Ramos com inflorescências. Seta, inflorescências.



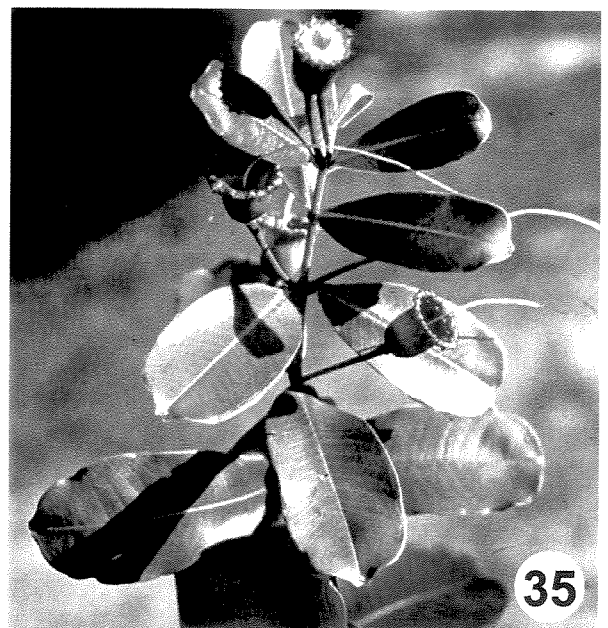
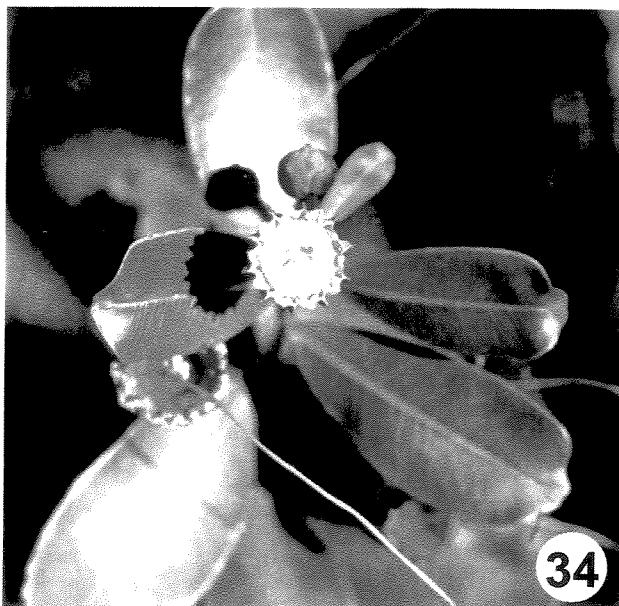
Figuras 23 a 27. ***Lafoensia replicata***. 23. Fruto imaturo. 24. Fruto maduro. 25. Detalhe da variação da forma e tamanho dos frutos na população. 26, 27. Frutos abertos. Seta, depressão na parede do fruto.



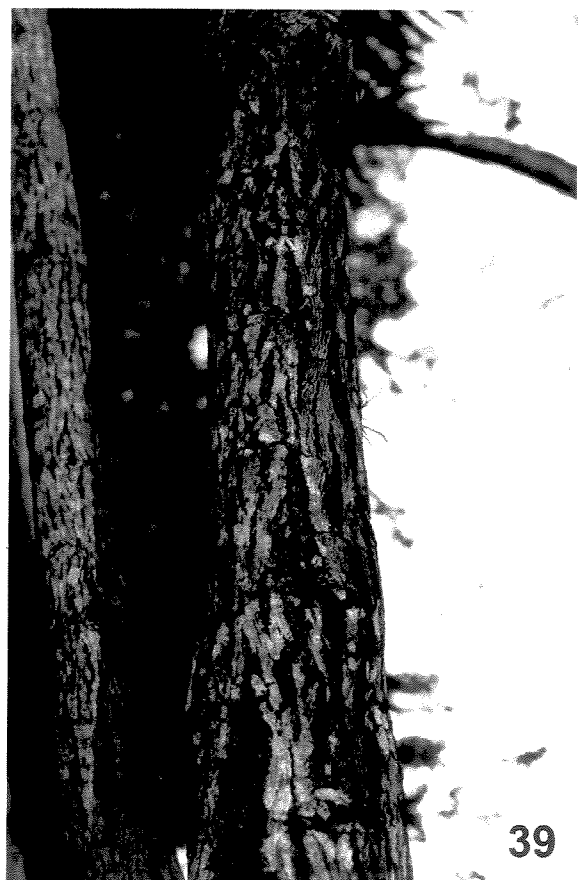
Figuras 28 a 31. ***Lafoensia replicata***. 28, 29. Plantas no período após a produção dos frutos. 30, 31. Detalhe do tronco com casca externa larga e profundamente fissurada, com sulcos ou fissuras longitudinais amplas, formando relevos e depressões que resultam em ornamentações na forma aproximada de losangos.



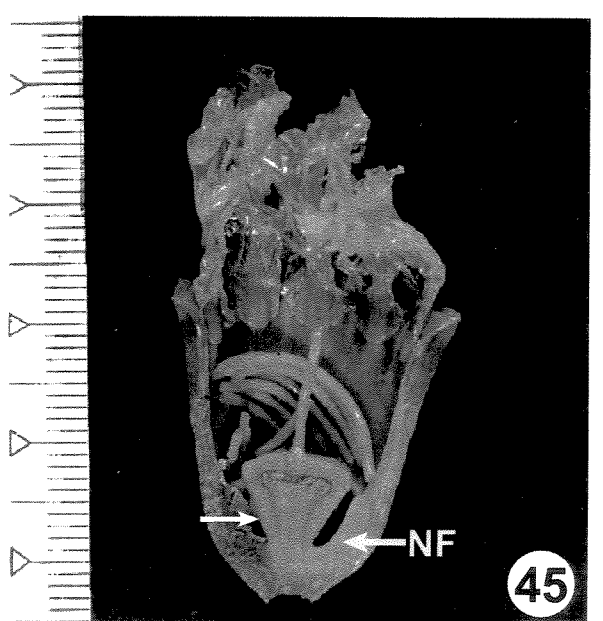
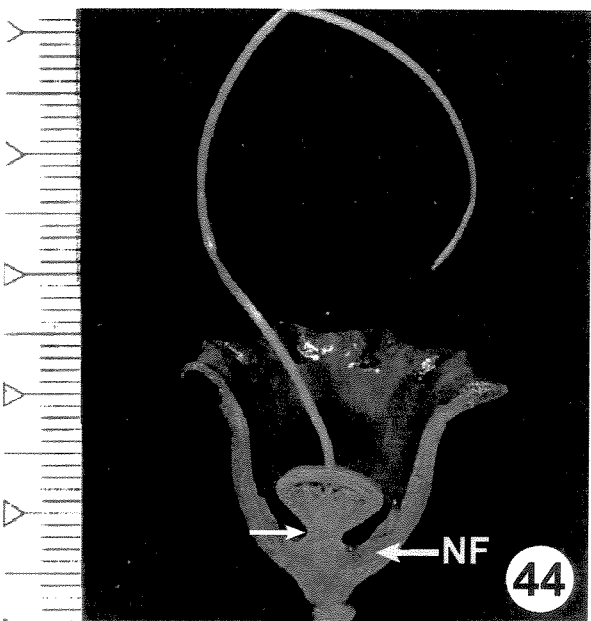
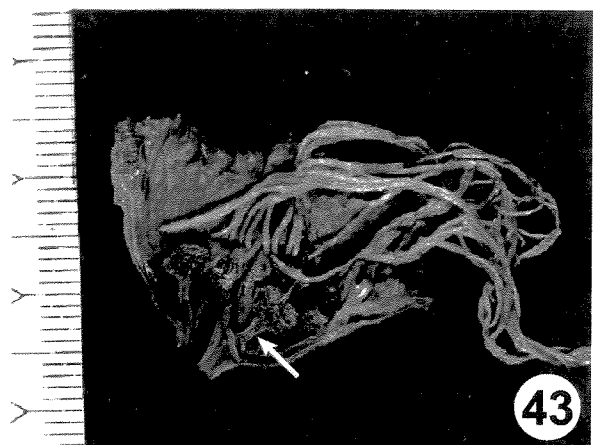
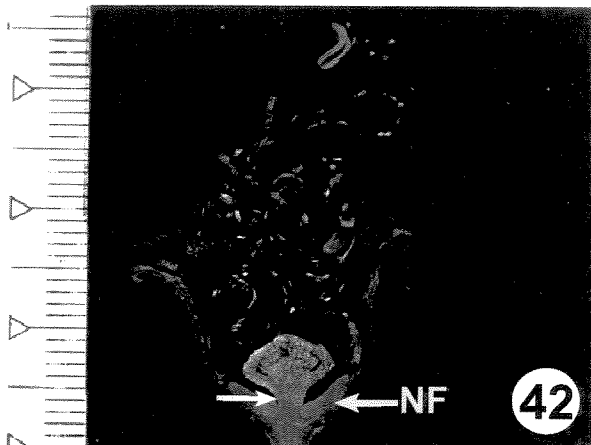
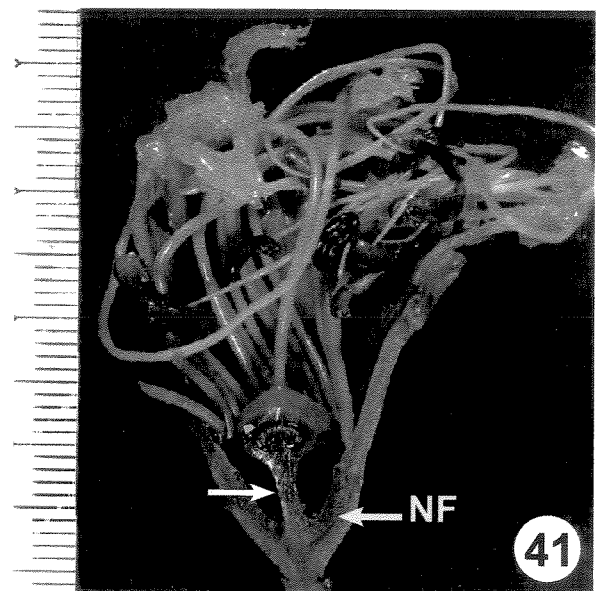
Figuras 32 a 35. *Lafoensia vandelliana*. 32. Vista da planta. 33, 34, 35. Detalhe da inflorescência. Seta, base do tronco da planta.



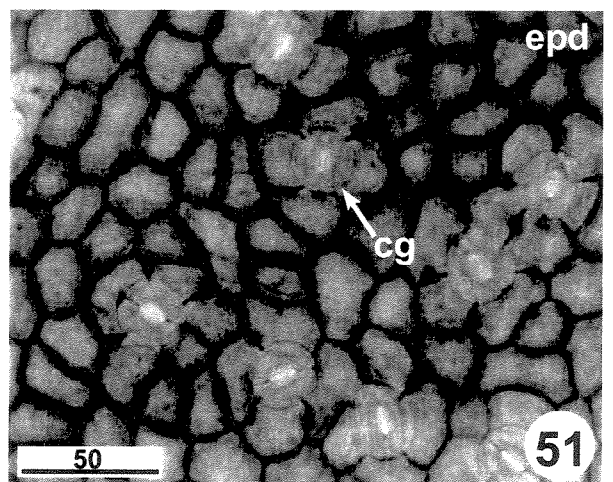
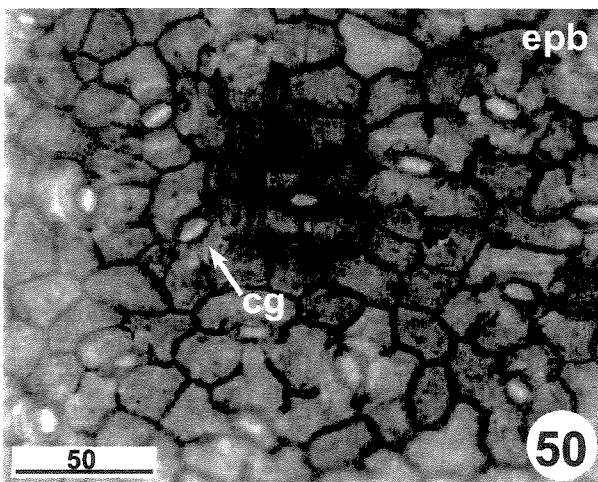
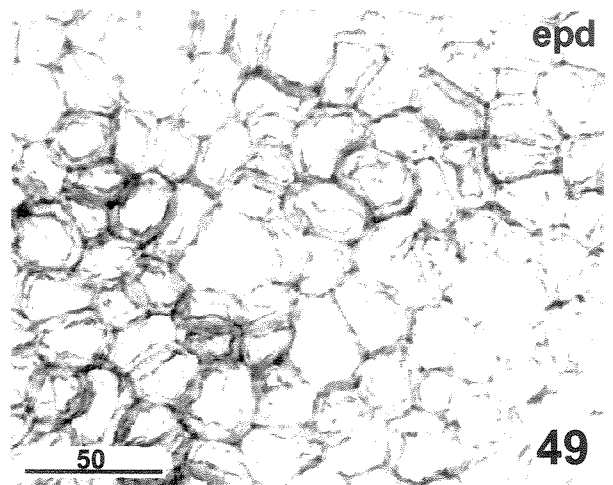
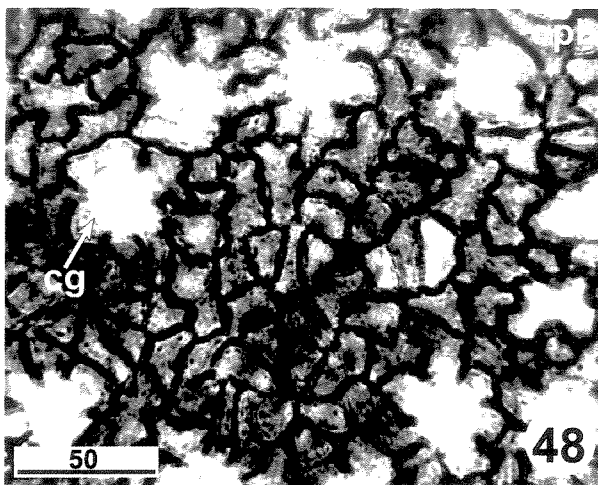
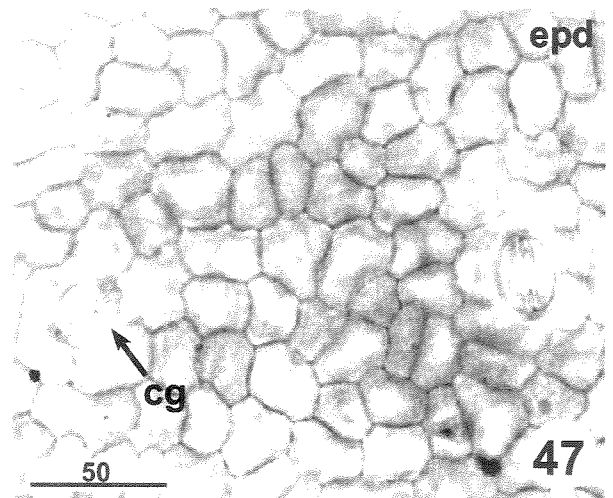
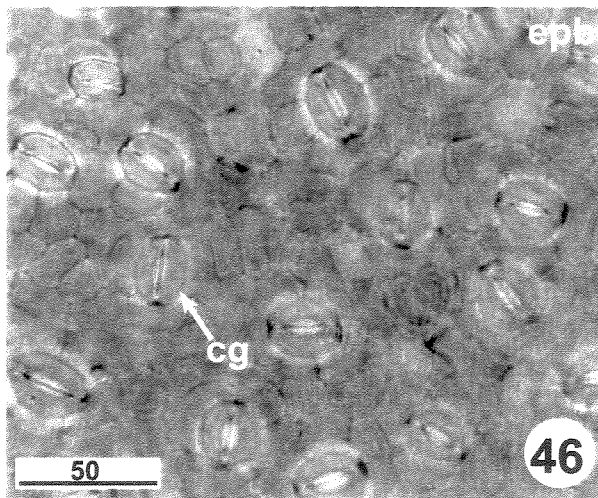
Figuras 36 a 39. *Lafoensia vandelliana*. 36, 37. Detalhe do indivíduo plantado no Horto Botânico da UFV. 38, 39. Detalhe do tronco com a casca externa larga e profundamente fissurada, com sulcos ou fissuras longitudinais amplas, formando relevos e depressões que resultam em ornamentações na forma aproximada de losangos.



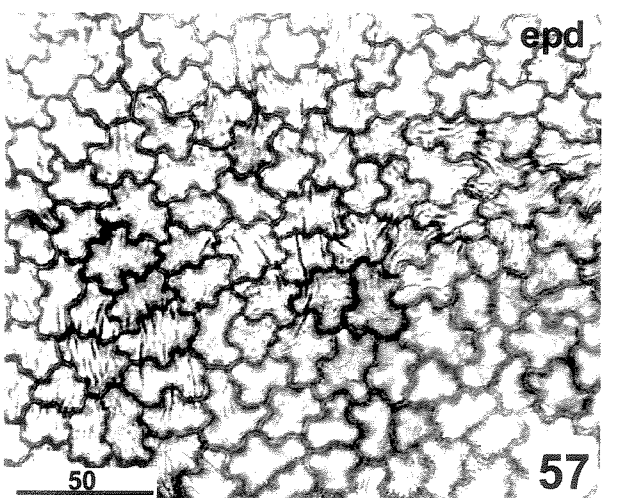
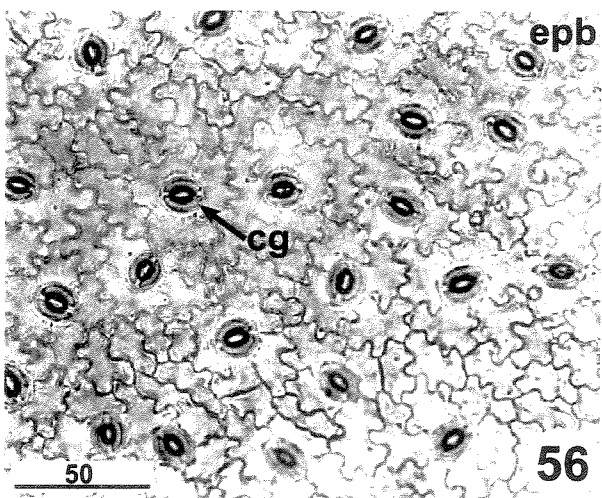
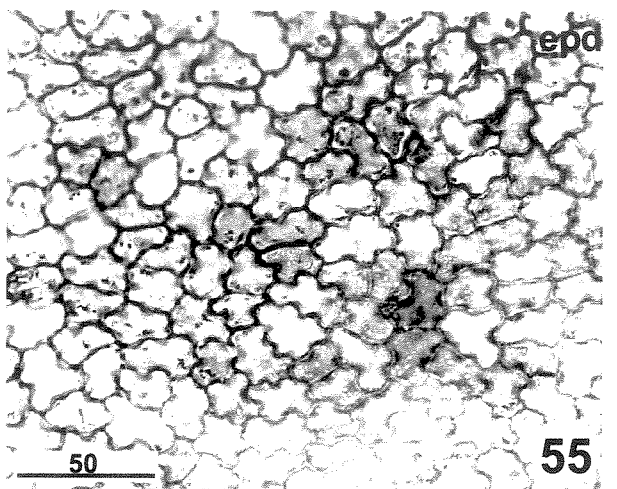
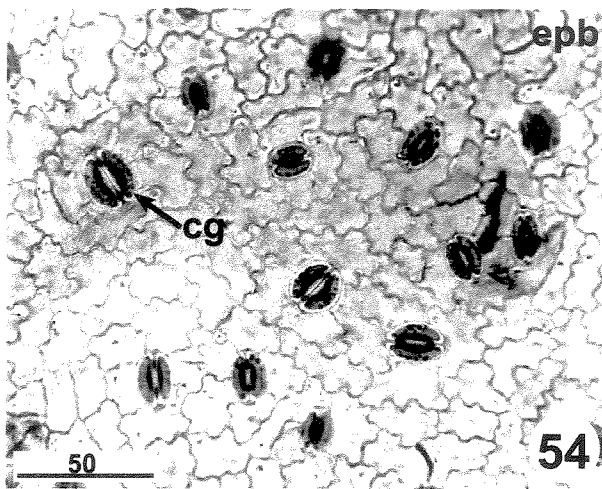
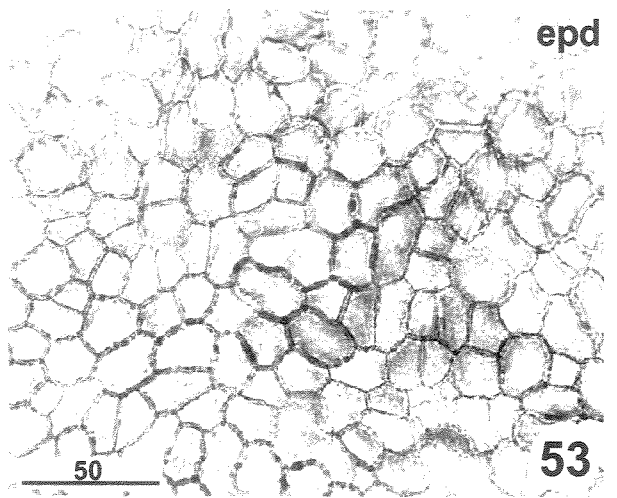
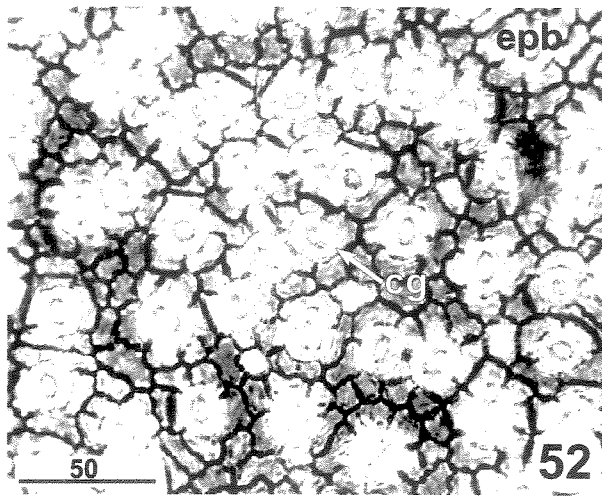
Figuras 40 a 45. Detalhe da flor de espécies de *Lafoensia*. 40. *L. numuralifolia*. 41. *L. densiflora*. 42. *L. glyptocarpa*. 43. *L. pacari ssp. petiolata*. 44. *L. replicata*. 45. *L. vandelliana*. NF, nectário floral. Seta, ginóforo.



Figuras 46 a 51. Folhas diafanizadas. 46, 47. *Lafoensia numularifolia*.
48, 49. *L. densiflora*. 50, 51. *L. pacari ssp petiolata*.
Abreviações: cg - células guarda do estômato; epb -
epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial.
Escala em micrômetros.

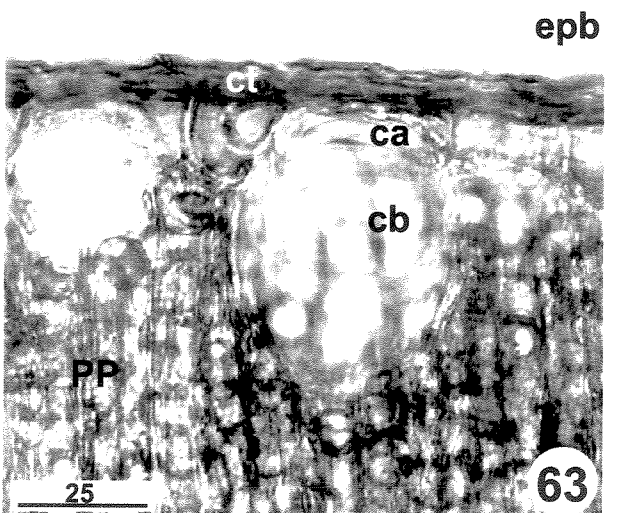
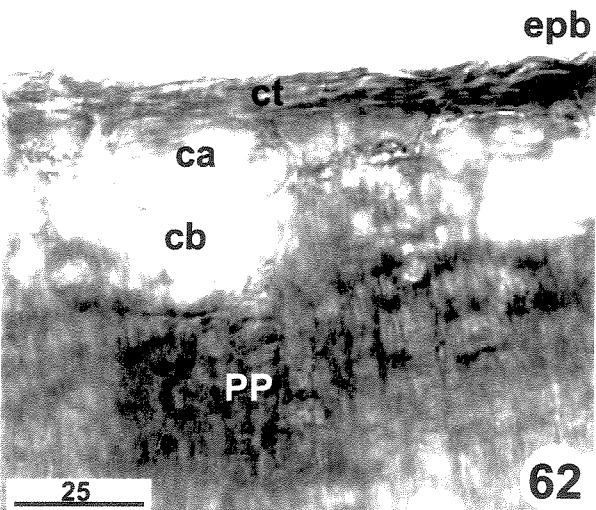
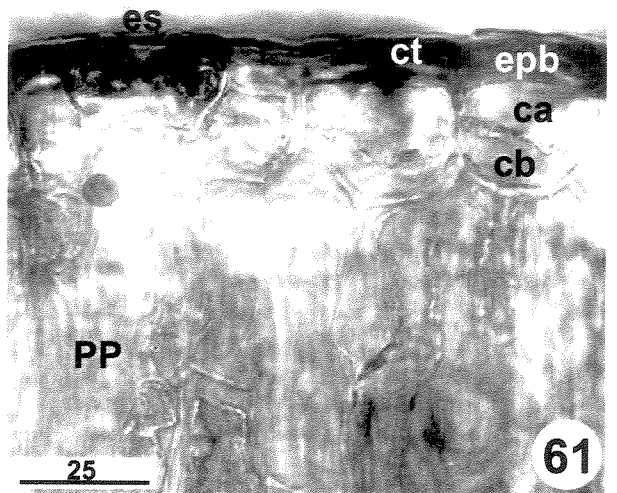
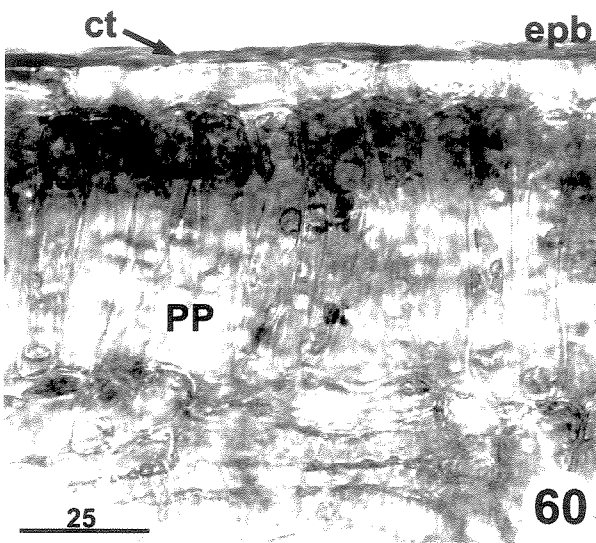
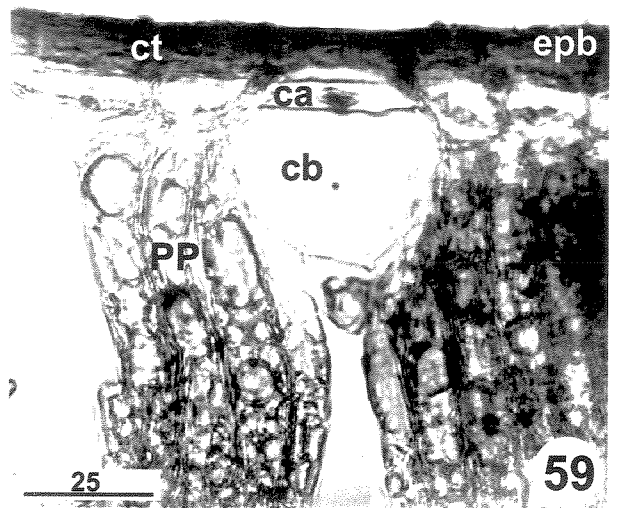
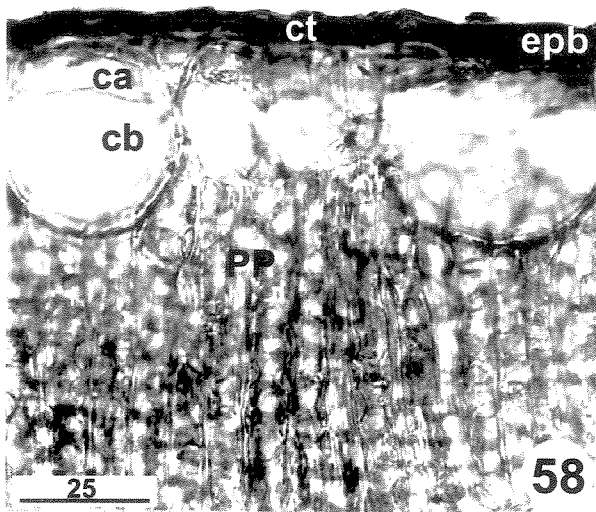


Figuras 52 a 57. Folhas diafanizadas. 52, 53. *Lafoensia replicata*. 54, 55. *L. glyptocarpa*. 56, 57. *L. vandelliana*. Abreviações: cg - células guarda do estômato; epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial. Escala em micrômetros.



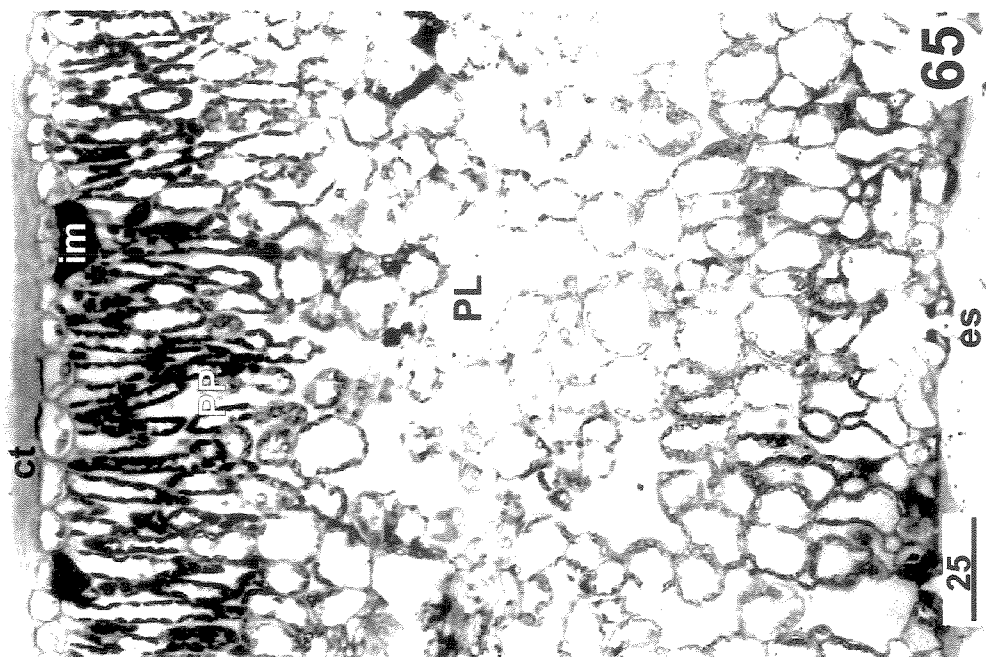
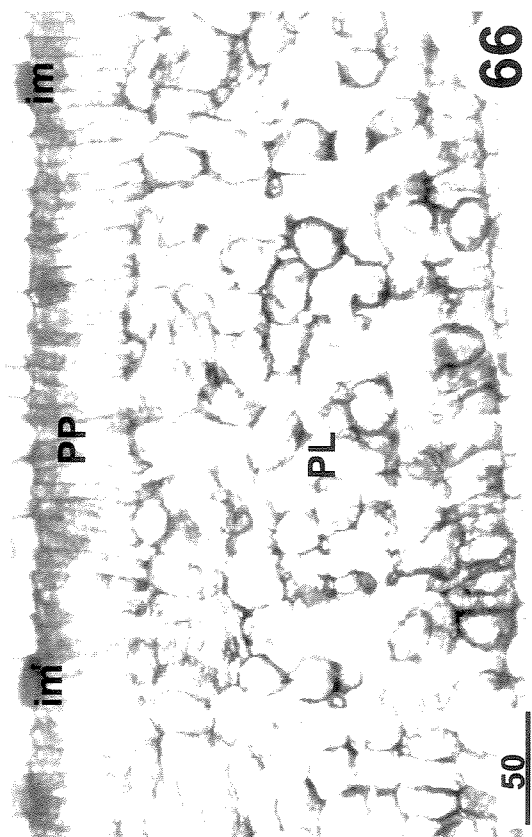
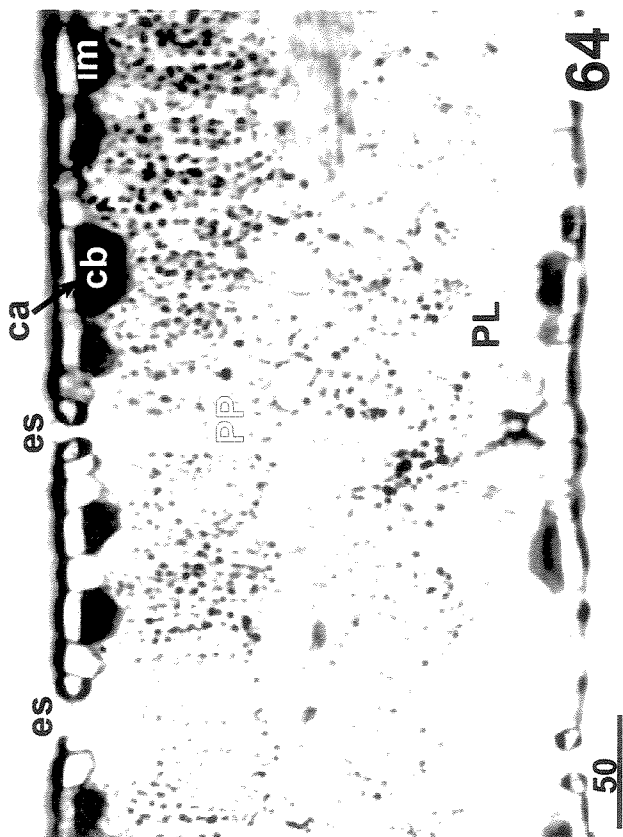
Figuras 58 a 63. Cortes transversais da folha corados com Sudan III glicerinado. 58. *Lafoensia numularifolia*. 59. *L. densiflora*. 60. *L. glyptocarpa*. 61. *L. pacari ssp petiolata*. 62. *L. replicata*. 63. *L. vandelliana*. Abreviações: ca - célula apical; cb - célula basal; ct - parede externa e cutícula; epd - epiderme adaxial; es - estômato; PP - parênquima paliçádico.

Escala em micrômetros.

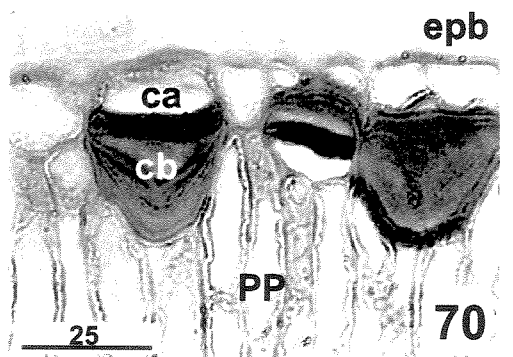
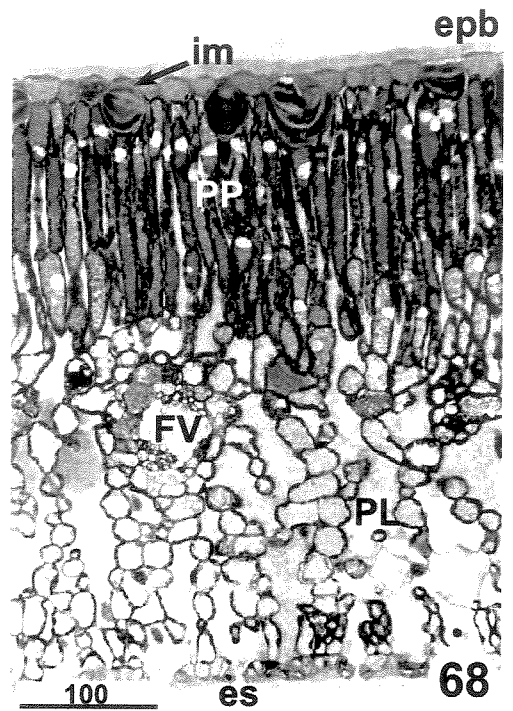
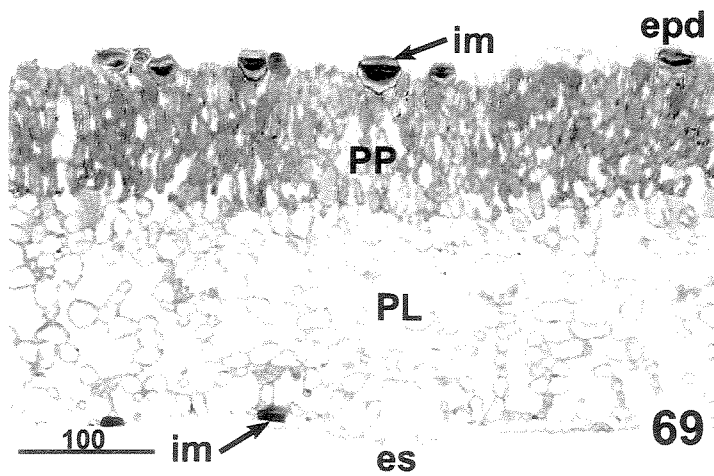
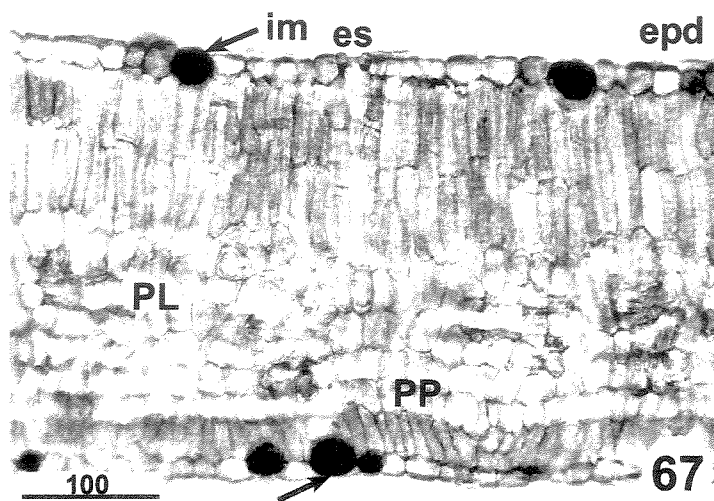


Figuras 64 a 66. Cortes transversais da folha. 64. *L. numularifolia*, submetido ao PAS. 65. *L. densiflora*, corado com safranina e azul de astra. 66. *L. glyptocarpa*, corado com vermelho de rutênio. Abreviações: ca - célula epidérmica apical; cb - célula epidérmica basal; ct - cutícula; es - estômatos; im - idioblasto mucilaginoso; PL - parênquima lacunoso; PP - parênquima paliçádico.

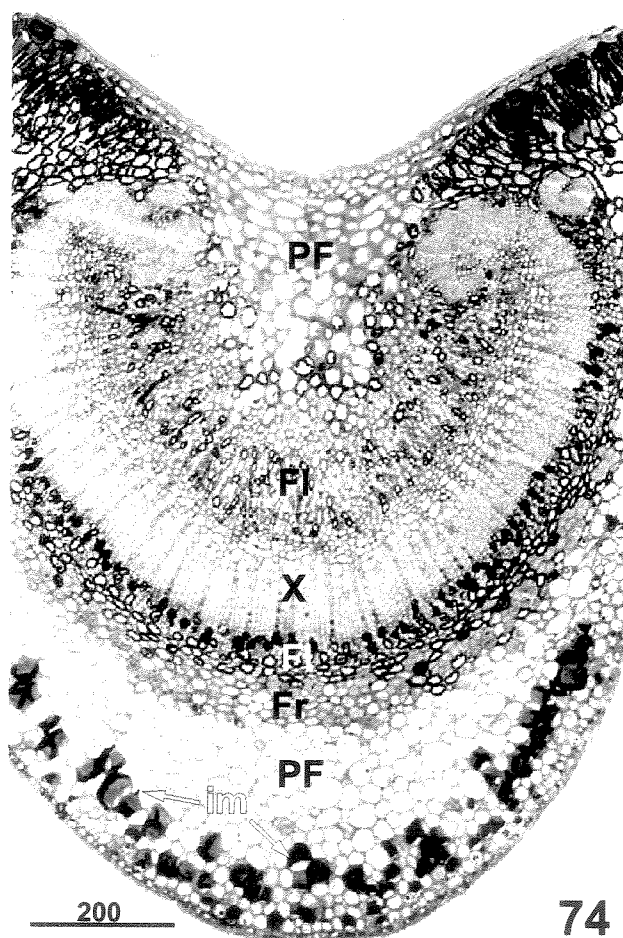
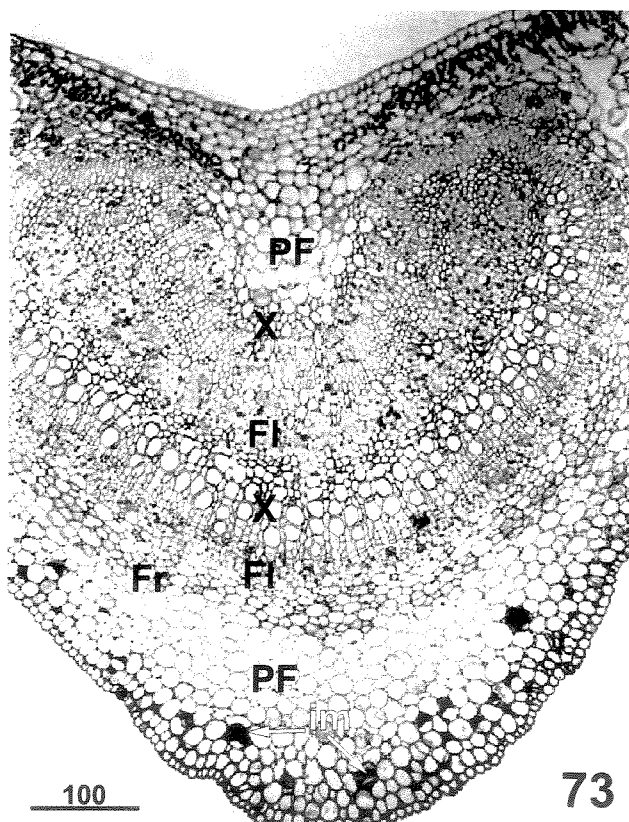
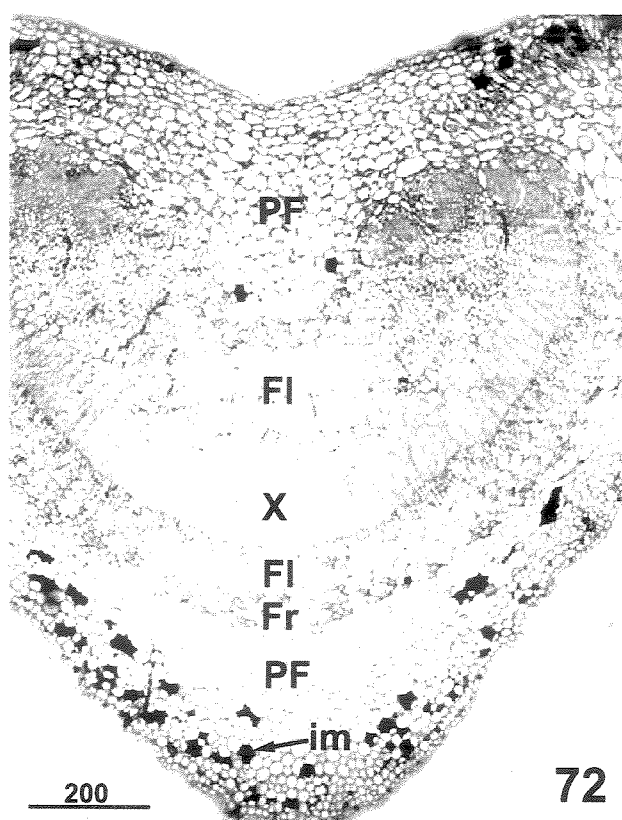
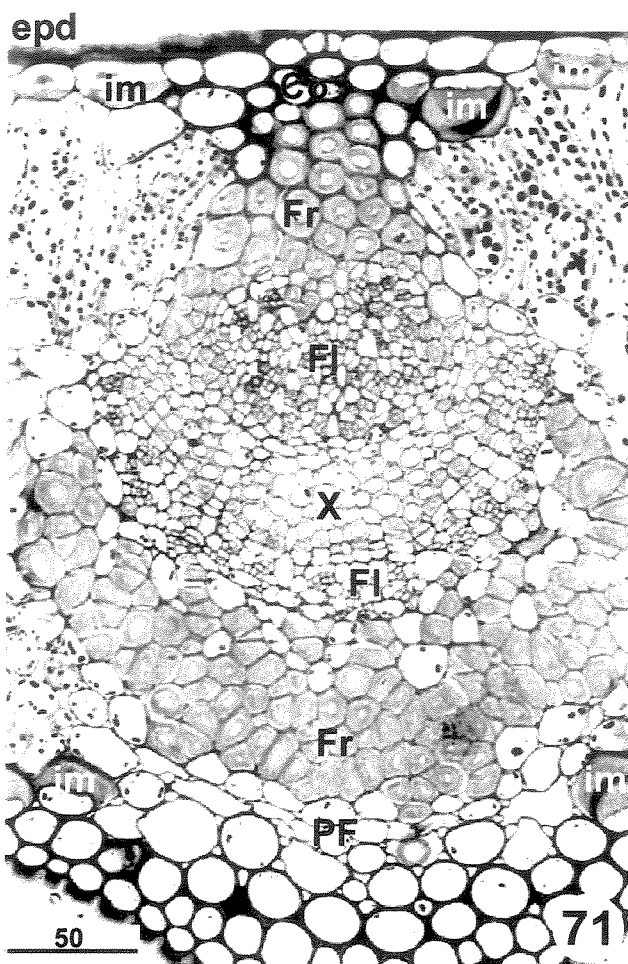
Escala em micrômetros.



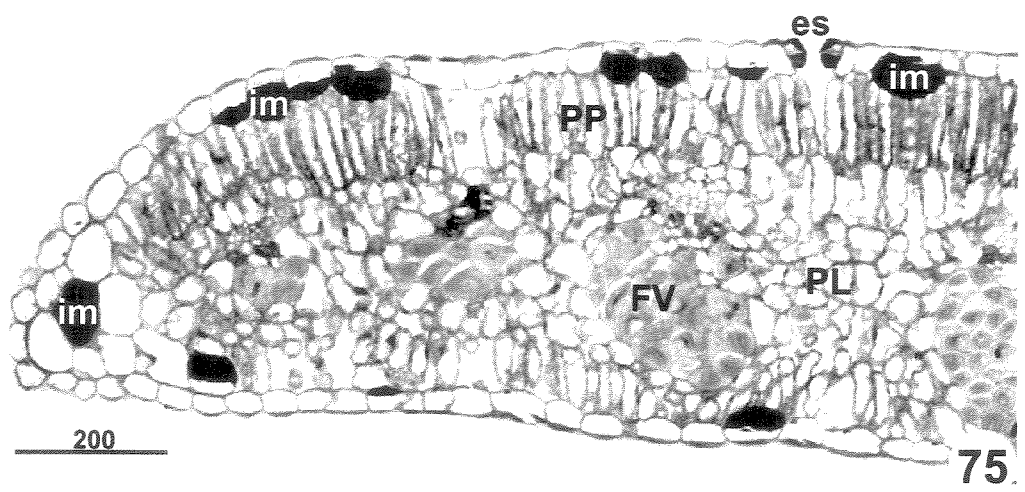
Figuras 67 a 70. Cortes transversais da folha. 67. *L. pacari ssp petiolata*, corado com vermelho de rutênio. 68. *L. replicata*, corado com safranina e azul de astra. 69, 70. *L. vandelliana*, corado com safranina e azul de astra. Abreviações: ca - célula epidérmica apical; cb - célula epidérmica basal; epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial; es - estômatos; FV - feixe vascular; im - idioblasto mucilaginoso; PL - parênquima lacunoso; PP - parênquima paliçádico. Escala em micrômetros.



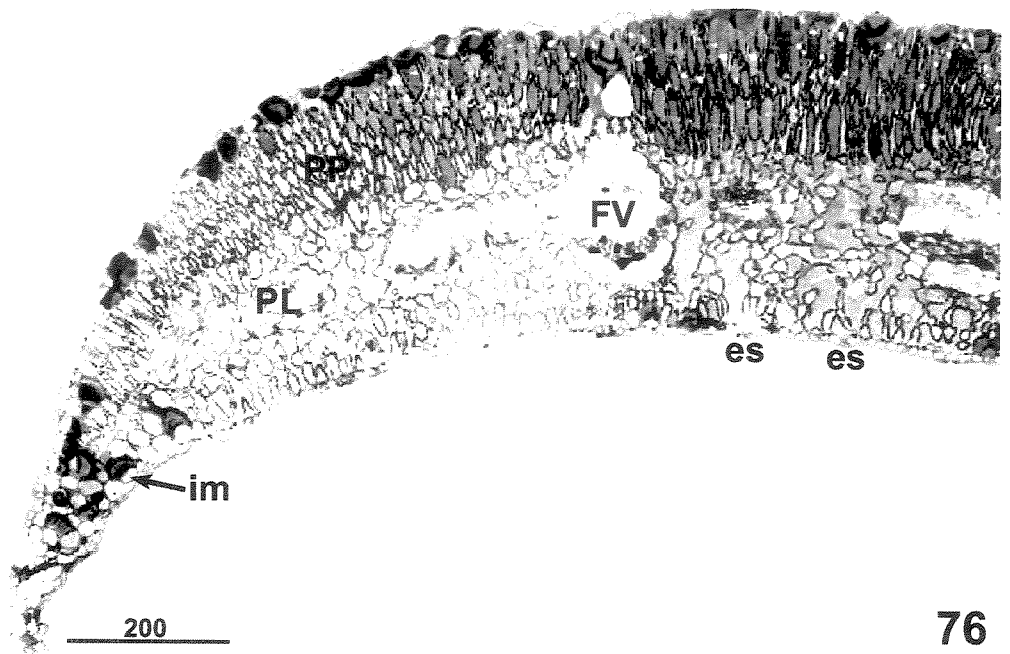
Figuras 71 a 74. Cortes transversais da nervura mediana da folha. 71. ***Lafoensia numularifolia***, submetido ao PAS. 72. ***L. densiflora***, corado com safranina e azul de astra. 73. ***L. glyptocarpa***, corado com safranina e azul de astra. 74. ***L. replicata***, corado com safranina e azul de astra. Abreviações: Co – colênquima; epd - epiderme adaxial; Fl – floema; Fr – fibras; im - idioblasto mucilaginoso; PF - parênquima fundamental; X - xilema. Escala em micrômetros.



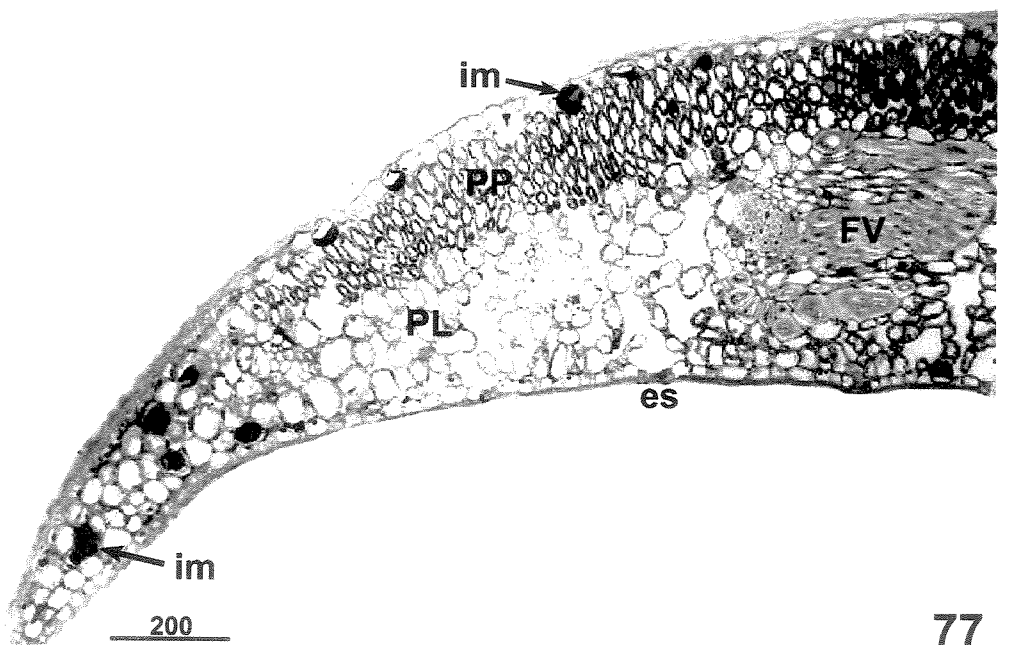
Figuras 75 a 77. Cortes transversais da margem da folha corados com safranina e azul de astra. 75. *Lafoensia numularifolia*. 76. *L. replicata*. 77. *L. vandelliana*. Abreviações: es – estômato; FV - feixe vascular; im - idioblasto mucilaginoso; PL - parênquima lacunoso; PP - parênquima paliçádico. Escala em micrômetros.



75



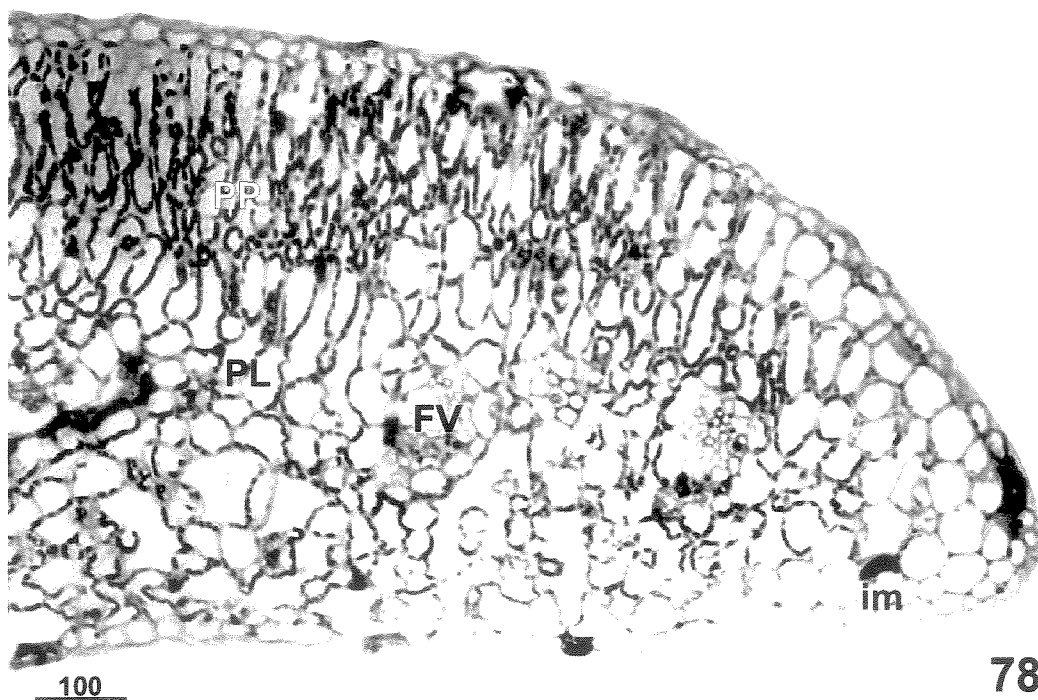
76



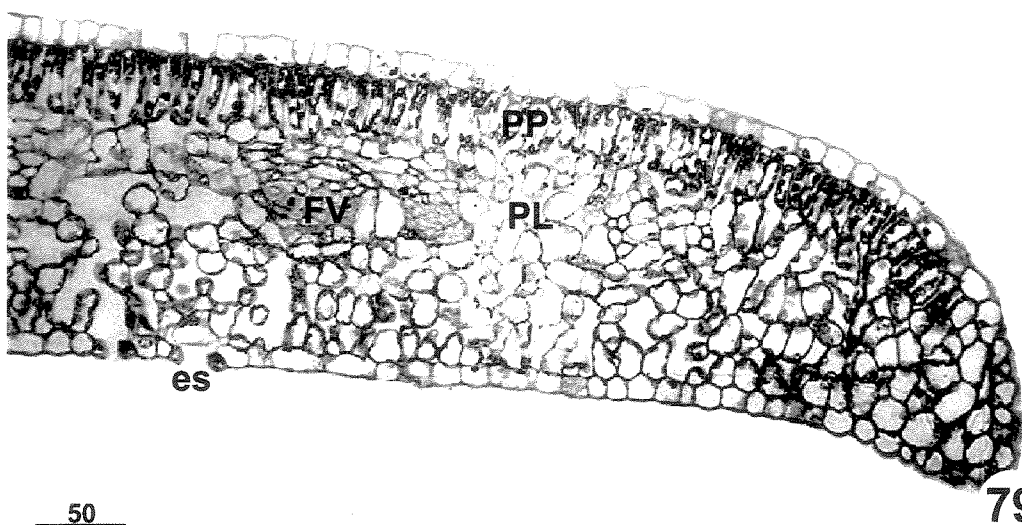
77

Figuras 78 a 80. Cortes transversais da margem da folha corados com safranina e azul de astra. 78. *Lafoensia densiflora*. 79. *L. glyptocarpa*. 80. *L. pacari ssp petiolata*. Abreviações: es – estômato; im – idioblasto mucilaginoso; FI – floema; FV - feixe vascular; PL - parênquima lacunoso; PP - parênquima paliçádico; X - xilema.

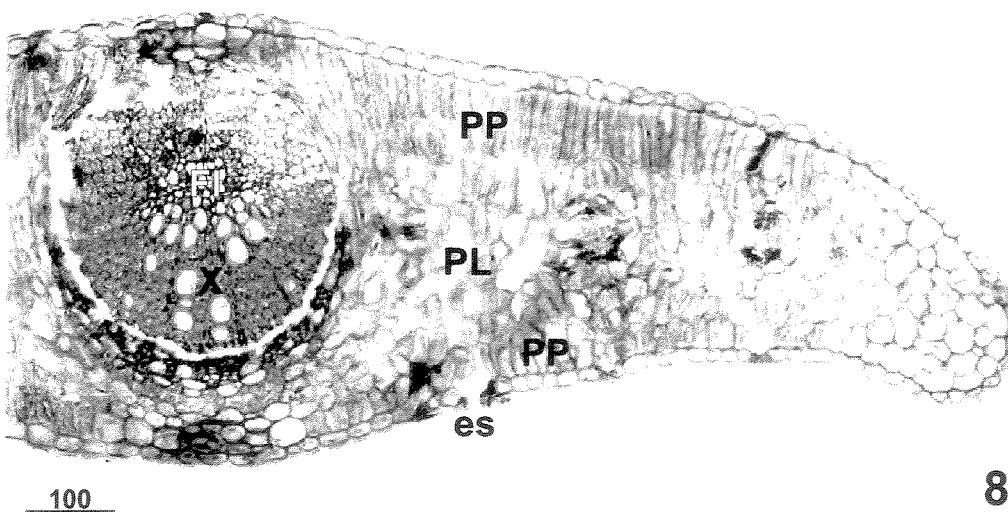
Escala em micrômetros.



78



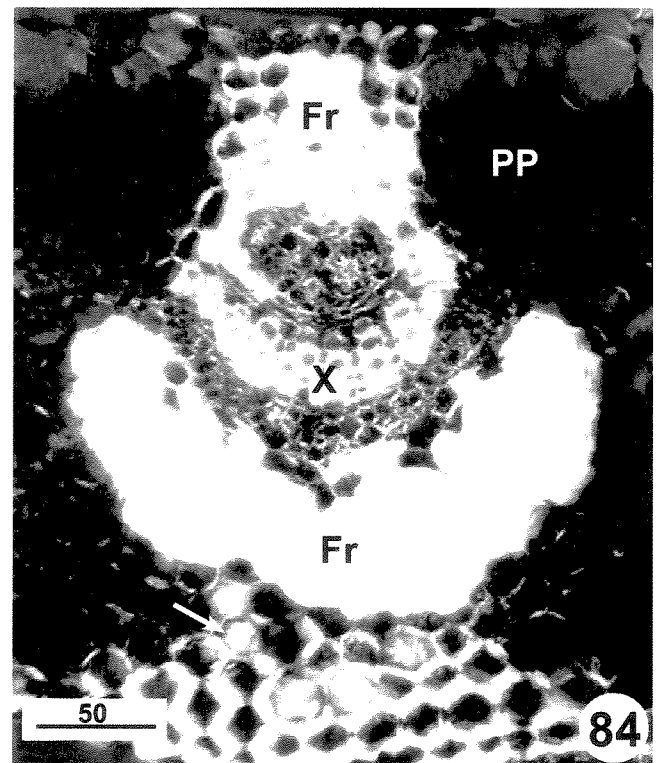
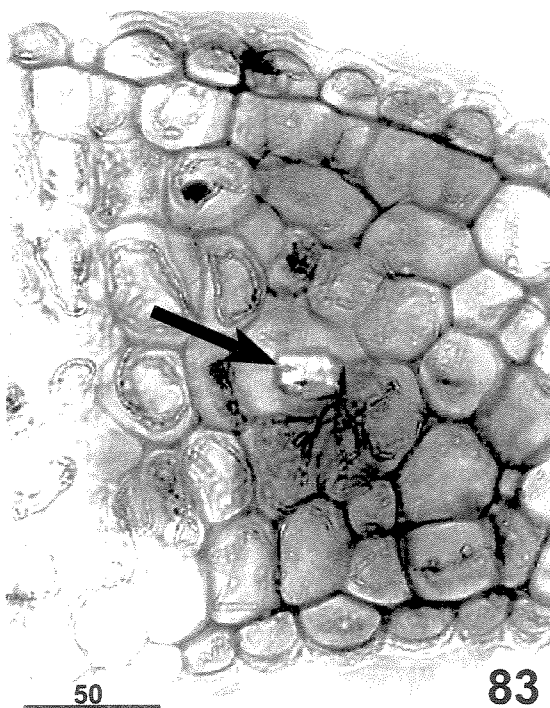
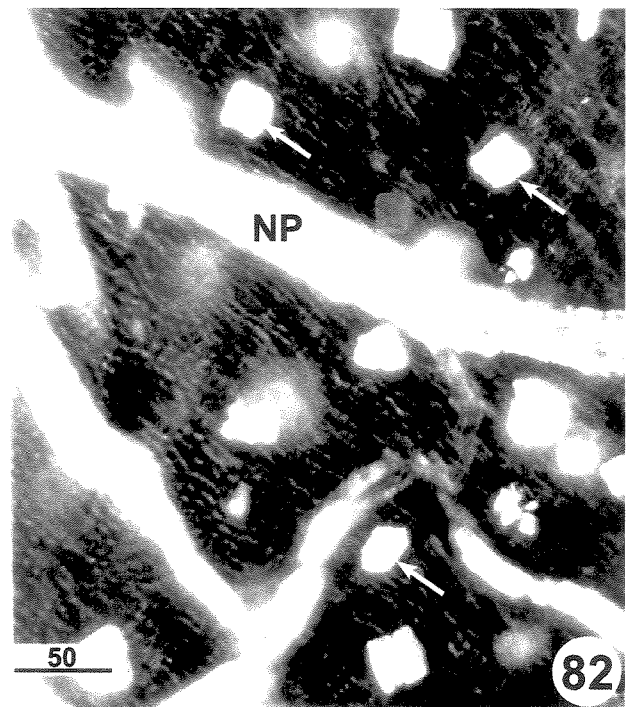
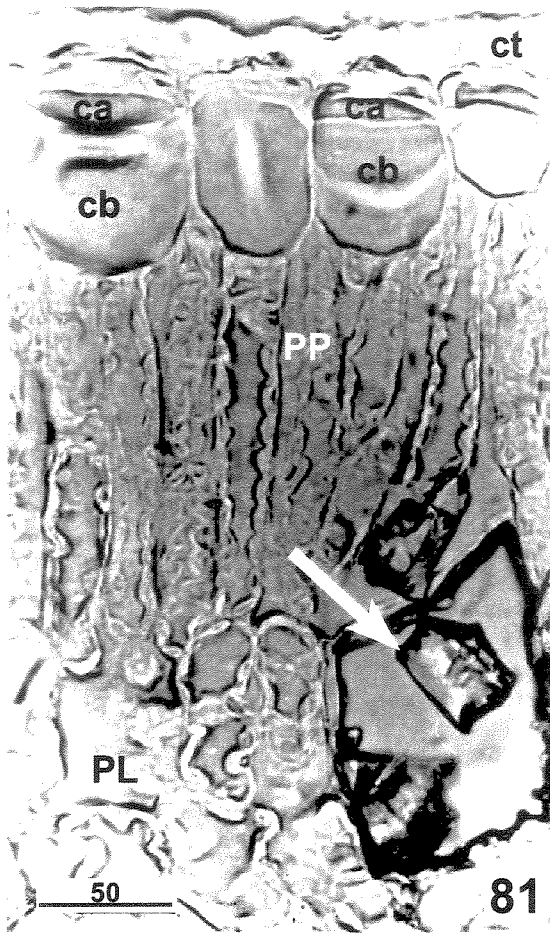
79



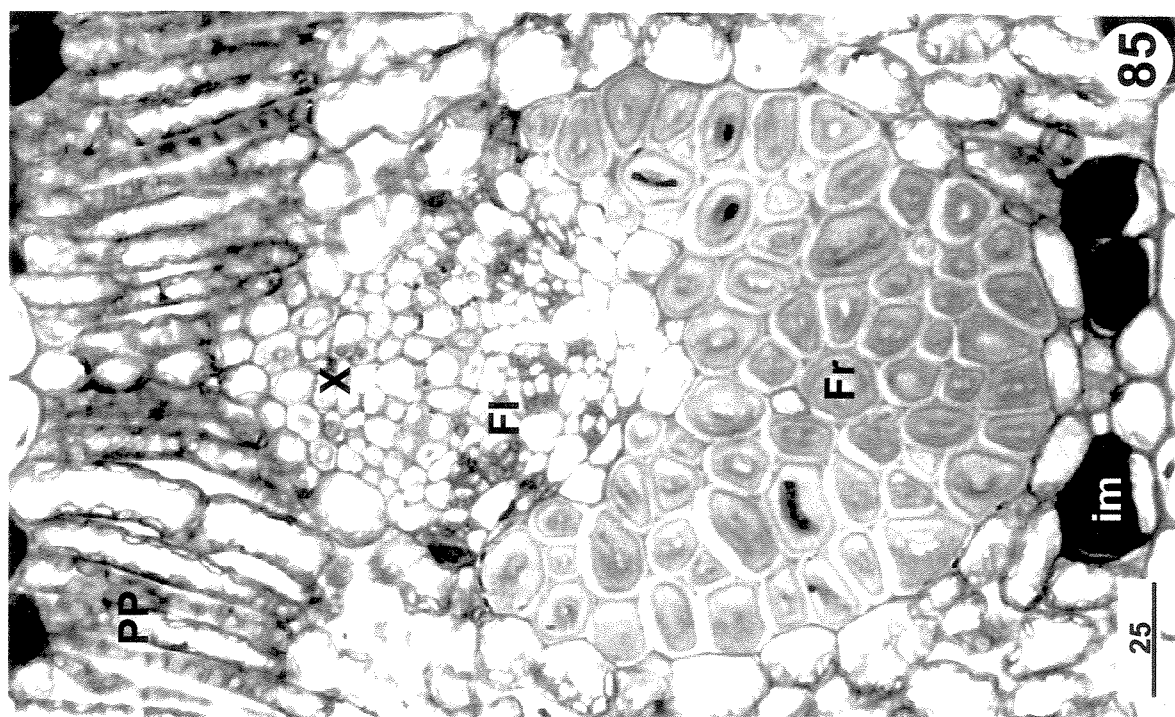
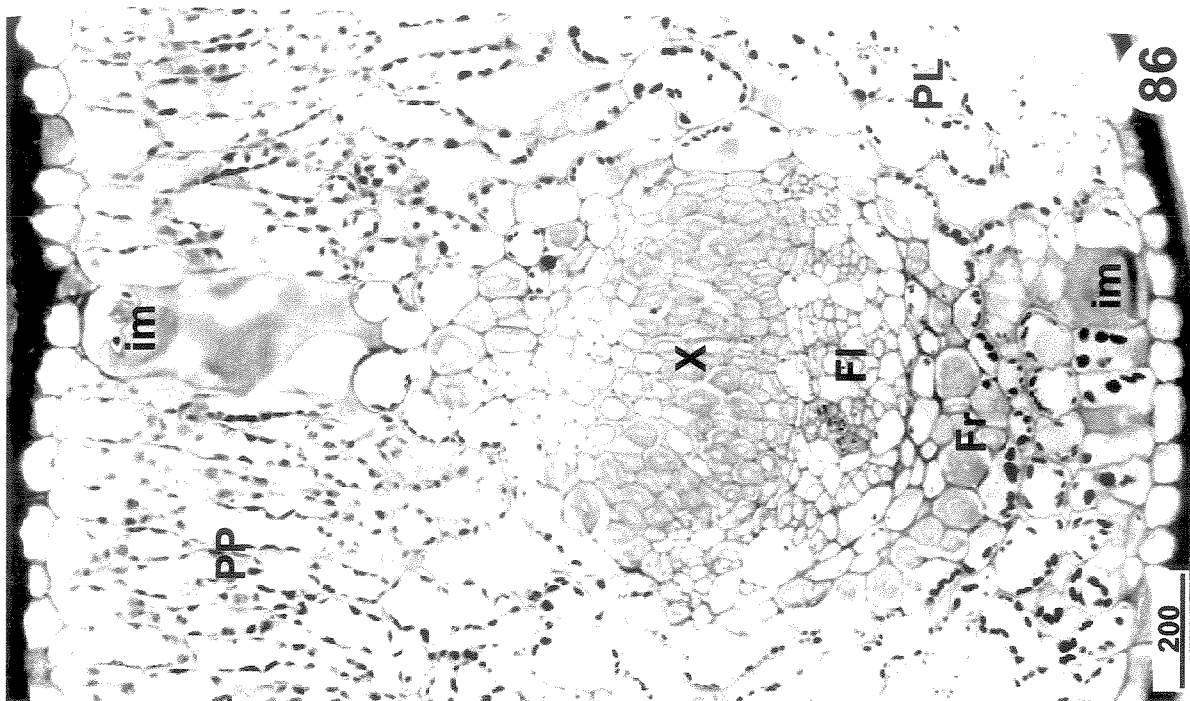
80

Figuras 81 a 84. Preparações anatômicas da folha de *Lafoensia*. 81, 84. *L. numularifolia*. 81. Corte montado sem coloração. 84. Corte da nervura mediana visto sob luz polarizada. 82. Folha diafanizada de *L. glyptocarpa*, visto sob luz polarizada. 83. Corte da margem de *L. pacari ssp petiolata*, corado com safranina e azul de astra. Abreviações: ca - célula epidérmica apical; cb - célula epidérmica basal; ct - cutícula + parede externa; Fr - fibra; NP - nervura mediana; PL - parênquima lacunoso; PP - parênquima paliádico; X - xilema. Seta, cristais.

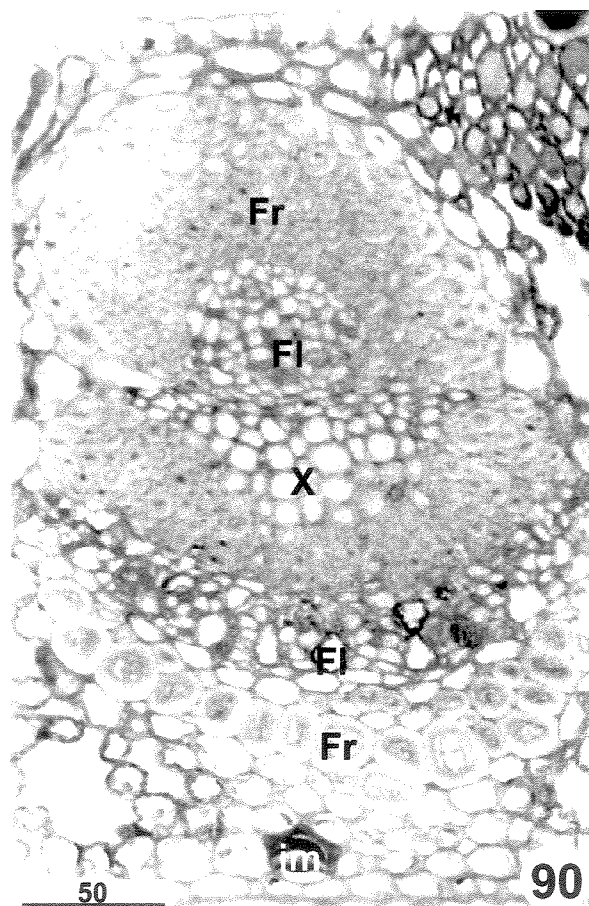
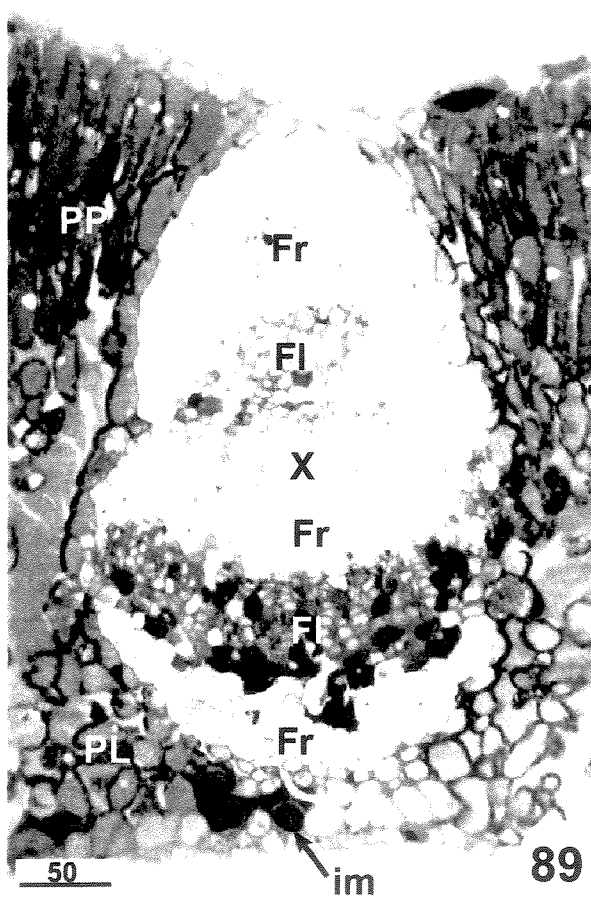
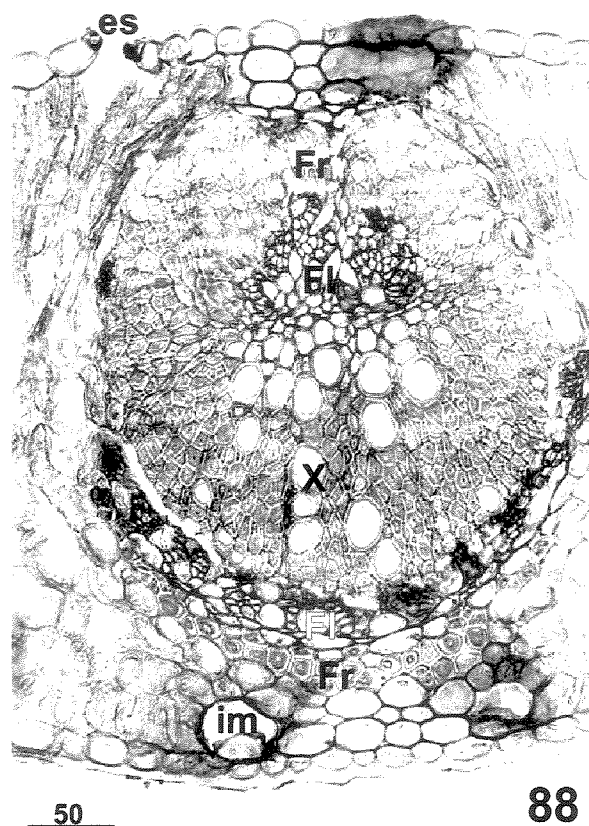
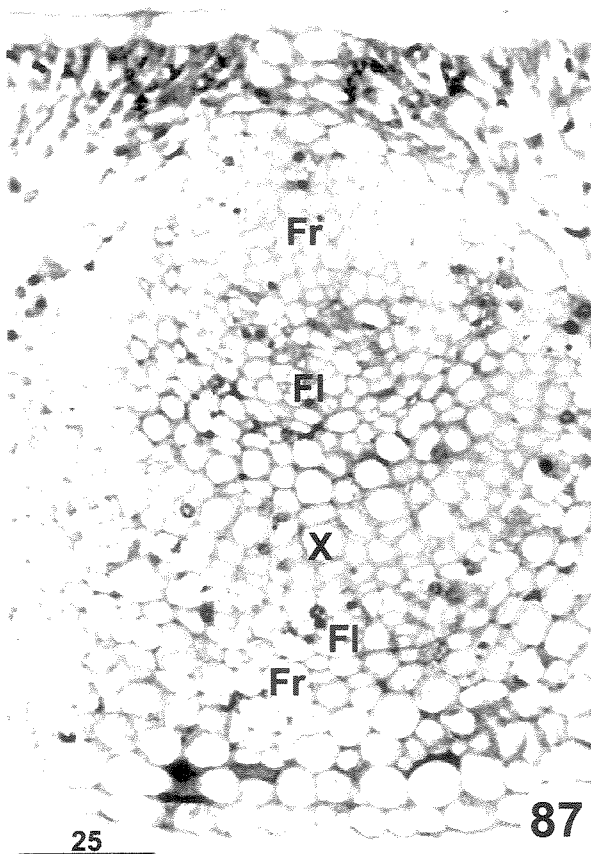
Escala em micrômetros.



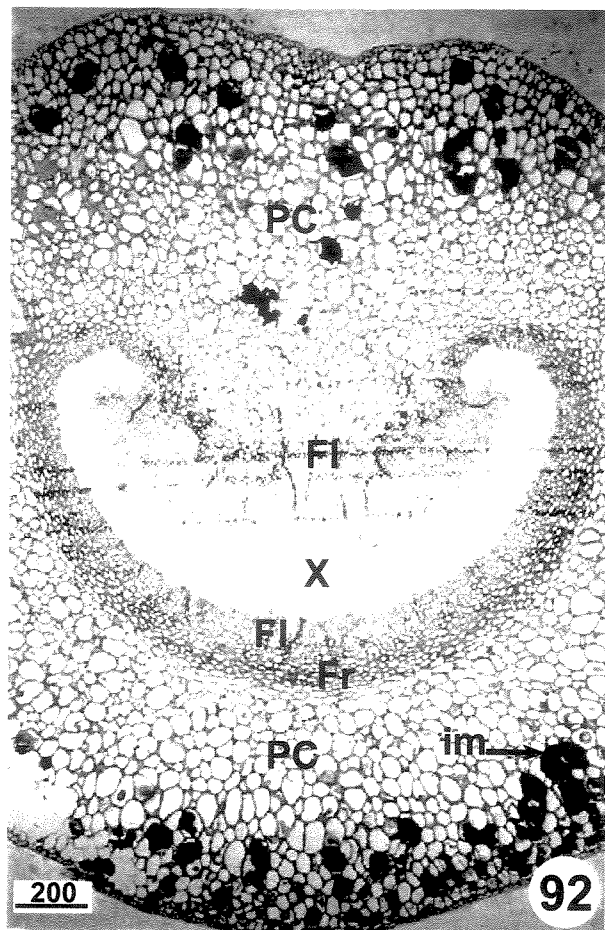
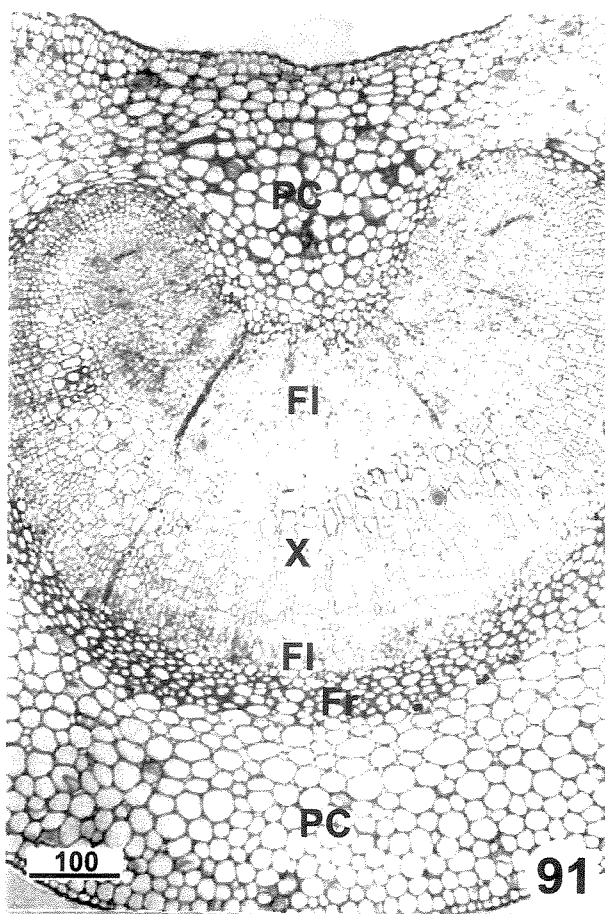
Figuras 85 a 86. Cortes transversais da nervura lateral da folha. 85. *L. numularifolia*, corado com safranina e azul de astra. 86. *L. densiflora*, submetido ao PAS. Abreviações: FI - floema; Fr – fibra; im - idioblasto mucilaginoso; PL - parênquima lacunoso; PP - parênquima paliçádico; X - xilema. Escala em micrômetros.



Figuras 87a 90. Cortes transversais da nervura lateral da folha, corados com safranina e azul de astra. 87. *L. glyptocarpa*. 88. *L. pacari ssp petiolata*. 89. *L. replicata*. 90. *L. vandelliana*. Abreviações: es – estômato; FI - floema; Fr – fibra; im - idioblasto mucilaginoso; PL - parênquima lacunoso; PP - parênquima paliçádico; X - xilema. Escala em micrômetros.



Figuras 91 a 94. Cortes transversais do pecíolo e da nervura mediana da folha. 91. *Lafoensia glyptocarpa*, submetido ao PAS. 92, 93, 94. *L. replicata*. 92. Corte corado com safranina e azul de astra. 93, 94. Corte visto sob luz polarizada. Abreviações: FI - floema; Fr - fibra; im - idioblasto mucilaginoso; PC - parênquima cortical; X - xilema. Seta, cristal. Escala em micrômetros.



CAPÍTULO 2

CARACTERIZAÇÃO ESTRUTURAL DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS DE *Lafoensia vandelliana* DC. (LYTHRACEAE)

INTRODUÇÃO

Uma característica morfológica muito importante, verificada em todas as espécies de *Lafoensia*, é a presença de uma glândula subapical nas suas folhas. Esta é bem desenvolvida na maioria das espécies, apresentando tamanho diminuto em *L. numularifolia* e em *L. acuminata* ela é pouco desenvolvida e inconspícua (KOEHNE, 1877; LOURTEIG, 1986). Estas estruturas foram referidas por diversos autores como glândulas (SAINT-HILAIRE, 1833; BENTHAM & HOOKER, 1867; KOEHNE, 1877) e investigadas, anatomicamente pela primeira vez, por ROSS & SUESSENGUTH (1926), que concluem que os órgãos apicais das folhas de *Lafoensia*, muito provavelmente, funcionem como hidatódios.

Hidatódios são estruturas que secretam água e sais minerais, são formados por uma epiderme portadora de estômatos modificados, denominados poros aquíferos, um parênquima subepidérmico constituído por células secretoras, caracterizadas por seu tamanho reduzido, pelas paredes celulósicas delgadas, pelo núcleo relativamente grande e citoplasma denso. Este tecido é denominado epitema e nele é comum a ocorrência de espaços intercelulares conspícuos e os cloroplastos estão ausentes. O epitema é vascularizado por terminações exclusivamente xilémicas (FAHN, 1979, 1988; BELIN-DEPOUX, 1989). Conforme caracterizado por ROSS & SUESSENGUTH (1926), os hidatódios de

Lafoensia são atípicos, principalmente, pela ausência de estômatos e pela vascularização não ser exclusivamente xilemática.

TURNER & LERSTEN (1983), estudando o nectário foliar de *Punica granatum* (Punicaceae), chamaram a atenção para a semelhança estrutural entre estas glândulas e as observadas em espécies de *Lafoensia*. A família Punicaceae era considerada muito próxima das Lythraceae (CRONQUIST, 1981) e as recentes propostas de circunscrição da família Lythraceae, com base nos dados morfológicos e moleculares atuais, incluem as Punicaceae nas Lythraceae (THORNE, 1976; DAHLGREN & THORNE, 1984; JOHNSON & BRIGGS, 1984; GRAHAN *et al.*, 1993; JUDD *et al.*, 1999). TURNER & LERSTEN (1983) sugerem que os nectários extraflorais de *Punica granatum* poderiam ser interpretados como tendo sido derivados de hidatódios similares a aqueles encontrados em *Lafoensia*.

São denominadas estruturas secretoras, células individualizadas ou agrupamentos celulares que secretam determinadas substâncias, não sendo incluídos, portanto, os processos de secreção comuns a qualquer célula (FAHN, 1979; ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993).

As estruturas secretoras apresentam formatos variados, podem ocupar diferentes posições no corpo do vegetal e podem secretar substâncias diversas. A investigação da composição química do material secretado por estruturas secretoras tem despertado o interesse de diferentes áreas do conhecimento, seja pela importância econômica de alguns produtos secretados (como por exemplo, látex, óleos essenciais, terpenos, etc.) seja pela compreensão do exato papel dessas estruturas secretoras para a planta (LÜTTGE, 1971; SCHNEPF, 1974; ESAU, 1977; FAHN, 1979).

Na literatura existem registros de estruturas secretoras anatomicamente semelhantes, sendo distinguidas, em alguns casos, pelo

tipo de secreção que eliminam. Elaióforos, hidatódios e coléteres, são estruturas que já foram confundidas com nectários extraflorais, e a distinção, nestes casos, foi possibilitada pela identificação do produto secretado: óleo, água e mucilagem, respectivamente (CURTIS & LERSTEN, 1974, 1978; FAHN, 1979; SCHMID, 1988; FIALA & MASCHWITZ, 1991).

Nectários são estruturas que secretam néctar, uma substância composta de monossacarídeos (os mais comuns são a glicose e a frutose) e dissacarídeos (o mais comum é a sacarose), podendo também conter outros compostos como aminoácidos, proteínas, mucilagem, ácidos orgânicos, íons minerais e alcalóides (FAHN, 1979; BENTLEY & ELIAS, 1983; BAKER & BAKER, 1983; ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993).

São muitas as funções atribuídas às estruturas secretoras e o crescente número de trabalhos, tem revelado novas funções (LÜTTGE & PITMAN, 1976). Em muitos casos, são descritos produtos de natureza mista para a secreção, envolvendo substâncias químicas diversas (WILKINSON, 1979); entretanto, existe uma alta especificidade no composto ou grupo de compostos que prevalecem no produto eliminado, o que sugere que a atividade secretora seja específica (LÜTTGE, 1971).

A complexidade morfológica exibida pelas diferentes estruturas secretoras é acompanhada por peculiaridades citológicas e fisiológicas, que determinam características especiais para o citoplasma das células componentes (LÜTTGE, 1971; SCHNEPF, 1974). Essas particularidades das células e das estruturas secretoras representam um desafio para a ciência, desta forma, cada vez mais, estudos detalhados de ontogenia, histoquímica e ultra-estrutura podem se constituir em importantes contribuições para esclarecimento das várias transformações bioquímicas e morfo-estruturais envolvidas na formação das estruturas secretoras (FAHN, 1979; MONTEIRO, 1986).

O presente trabalho, tem por objetivo caracterizar estrutural e histoquímicamente as glândulas apicais do ápice da folha de *Lafoensia vandelliana*, descrever o seu desenvolvimento e analisar quimicamente o exsudato secretado. Tais informações visam evidenciar as modificações estruturais e histoquímicas ocorridas desde o início da formação da estrutura até nos estádios finais de seu desenvolvimento, bem como a conveniência da sua caracterização como hidatódio ou nectário extrafloral.

MATERIAL E MÉTODOS

Para a realização do presente trabalho utilizou-se o indivíduo de *Lafoensia vandelliana* cultivado no Horto Botânico da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa (MG). Os materiais testemunho da planta foram depositados no Herbário da Universidade Federal de Viçosa (VIC) sob os números: VIC 20353: VIC 20344.

Amostras de ápices caulinares vegetativos e folhas em comprimentos variados, em nós sequenciais a partir do ápice, foram coletadas conforme resumido na Tabela 1. As coletas foram realizadas nos meses de outubro e novembro, entre 8 e 10 horas. Nestes meses, a planta encontra-se em fenofase vegetativa, a qual antecede o início da produção de flores. Ramos contendo ápices vegetativos e folhas em expansão foram coletados para se retirar as amostras (Tabela 1), que foram identificadas como região meristemática do ápice, estágio I, estágio II, estágio III, estágio IV, estágio V, estágio VI (figura 1).

TABELA 1. Folhas coletadas para retirar as amostras contendo os nectários em diferentes estádios de desenvolvimento.

folhas (mm) (comprimentoXlargura)		1	2	3	4	5	6	7	8
estádio									
em expansão	I	5	5	7	7	8	8	8	8
em expansão	II	15	17	17	16	17	18	15	15
em expansão	III	34x8	29x11	34x8	29x8	34x10	30x9	30x8	32x11
em expansão	IV	46x17	47x15	48x19	46x19	46x17	46x18	47x16	46x19
expandida	V	79x49	88x30	80x41	80x28	66x25	66x25	65x20	62x22
expandida	VI	96x46	99x45	110x46	100x41	109x45	110x46	110x42	109x40

1. MICROSCOPIA DE LUZ

Ápices foliares e folhas em diversos estádios de desenvolvimento foram coletados e fixados conforme a metodologia sugerida para os diferentes tratamentos e posteriormente estocados em álcool etílico 70%.

Parte deste material foi destinada para a obtenção de peças inteiras diafanizadas conforme descrito por AZEVEDO (1995). Tais amostras foram coradas com safranina (solução aquosa) e azul de astra (GERLACH, 1969) e as lâminas montadas em resina sintética Permout.

Para as observações histológicas usuais, parte das amostras fixadas em FAA 50 foi submetida às técnicas usuais de inclusão em parafina (JOHANSEN, 1940), utilizando-se a série de álcool butílico terciário para a desidratação. A infiltração foi feita em uma estufa a vácuo. Após emblocamento, os materiais foram cortados em micrótomo rotativo com 8 μm de espessura (cortes seriados transversais e cortes seriados longitudinais). Os cortes foram corados com safranina (solução aquosa) e azul de astra (GERLACH, 1969) e as lâminas montadas em resina sintética Permout.

Algumas peças foram desidratadas em série etílica até o etanol 95% e incluídas em historesina glicol-metacrilato da marca Historesin LEICA (GERRITS & ZUIDEVELD, 1983). Os blocos foram cortados em um micrótomo rotativo de avanço automático, utilizando-se navalha de vidro, obtendo-se cortes longitudinais com 2 a 4 μm . Os cortes obtidos foram corados com safranina (1% solução aquosa) e azul de astra. Na etapa de coloração com azul de astra as lâminas foram mantidas em estufa a 34°C (GERLACH, 1969, modificado). O restante dos cortes foi corado com vermelho de rutênio para evidenciar polissacarídeos (JENSEN, 1962). As lâminas foram montadas em resina sintética Permout.

Quanto aos estudos histoquímicos em materiais incluídos em parafina, as amostras foram fixadas e tratadas conforme se segue:

FIXADOR	COMPOSTO A SER EVIDENCIADO	COLORAÇÃO	REFERÊNCIA
FAA 50	polissacarídeos	PAS vermelho de rutênio	JENSEN, 1962 JENSEN, 1962
Formalina neutra tamponada	lipídios	Sudan Black B	PEARSE, 1968 BENES, 1964
Solução de sulfato ferroso em formalina	compostos fenólicos	-----	JOHANSEN, 1940

Para alguns destes testes foram desenvolvidos controles. Para polissacarídeos, na reação PAS, pela ausência do tratamento com ácido periódico (RIDING & GIFFORD, Jr. 1973); para lipídios pela extração pela piridina (JENSEN, 1962); e compostos fenólicos através da extração pelo metanol (RAMSEY & BERLIN, 1976).

Após emblocamento, utilizando-se a série de álcool butílico terciário para a desidratação, cortes seriados (transversais e longitudinais) foram obtidos em micrótomo rotativo. Após tratamento posterior conforme descrito na Tabela 1, as lâminas foram montadas em resina sintética. Aquelas destinadas à evidenciação e controle de lipídios foram montadas em gelatina glicerina (BERLYN & MIKSCHE, 1976).

As observações e a documentação fotográfica foram efetuadas em um fotomicroscópio DOCUVAL (Carl Zeiss) ou em um OLYMPUS AX70

equipado por sistema U-PHOTO e em um esteriomicroscópio OLYMPUS DF plan.

2. ANÁLISE QUÍMICA DO EXSUDATO

A análise química do exsudato foi feita na secreção das folhas do indivíduo de *Lafoensia vandelliana* cultivado no Horto Botânico da Universidade Federal de Viçosa. As coletas foram feitas por volta das 8 horas da manhã, nos meses de setembro e outubro de 1997, período em que a planta encontrava-se em início de formação das folhas, fenofase vegetativa, a qual antecede a sua floração.

A secreção presente nas folhas em diferentes estádios de desenvolvimento foi coletada diretamente em papel cromatográfico Wattman 3MM número 1 (aproximadamente 5 gotas em cada papel). Os ápices foliares que apresentavam secreção eram colocados na posição destinada à amostra e, assim, a secreção era absorvida. Foi coletada a secreção de 5 folhas diferentes para cada papel. Tais amostras foram submetidas à cromatografia de papel, monodirecional, em sequência múltipla, para a verificação da presença de açúcares, utilizando-se como padrão a sacarose, a glicose e a frutose (BLOCK *et al.*, 1958). Os solventes utilizados foram: álcool butílico normal, ácido acético glacial, água destilada (8:2:2) e acetato de etila, piridina, água destilada (6:2:2). Para revelar utilizou-se anilina difenilamina (BLOCK *et al.*, 1958; ARZOLLA & FLECHTMANN, 1962). Este procedimento foi repetido para três amostras coletadas.

A cromatografia de papel empregada neste trabalho, foi uma análise apenas qualitativa, portanto não foi possível verificar as proporções de sacarose, glicose e frutose. Outros métodos de análises químicas do exsudado não foram efetuados em função da dificuldade encontrada na

coleta das amostras. Não foi possível utilizar outros métodos de análise química mais refinados, que pudessem informar quanto a presença de outros constituintes químicos no néctar. A pequena quantidade de secreção eliminada e a sua consistência viscosa inviabilizou as tentativas de coleta, inclusive com microcapilares.

3. MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA

As amostras, com aproximadamente 50 mm², contendo os nectários, foram isoladas e fixadas por 4 horas, à temperatura ambiente, em glutaraldeído 2%, preparado em tampão fosfato 0,1 M pH 7,2 e pós-fixados por 18 horas, em tetróxido de ósmio à 1% preparado no mesmo tampão, desidratadas em série etílica e estocadas em etanol 70% (HAYAT 1981; BOZZOLA & RUSSELL, 1992). Para serem observadas ao microscópio eletrônico de varredura, as amostras foram desidratadas pela série etílica para se proceder a secagem em ponto crítico, utilizando-se o dióxido de carbono. As amostras foram recobertas com uma fina camada de ouro utilizando-se o processo de pulverização catódica em equipamento da Balzers (modelo FDU 010).

As observações e documentação fotográfica foram feitas em um microscópio eletrônico de varredura, JEOL T2000, pertencente ao departamento de Fitopatologia da Universidade Federal de Viçosa.

RESULTADOS

Os nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* estão situados na porção distal da lâmina foliar. Foram avaliados desde o meristema apical do ramo vegetativo até folhas totalmente expandidas, sendo identificados seis estádios de desenvolvimento da folha (figura 1).

Formigas foram observadas em toda a planta. Nos períodos de brotamento de folhas, após o inverno, o número de formigas era maior e algumas delas estavam visitando as glândulas presentes nas folhas mais jovens nos ápices de ramos.

1. Região meristemática apical

Na região meristemática, observa-se em corte longitudinal a presença de três primórdios foliares em nós subseqüentes, a partir do promeristema (figuras 2, 3).

No primeiro primórdio a região distal não encontra-se dilatada (figura 2). A partir do segundo primórdio foliar, pode-se verificar que a região distal onde se formará o nectário é mais dilatada. Nesta fase, a localização da glândula já pode ser identificada (figuras 2, 3). No terceiro par de primórdios foliares, verifica-se a formação de uma projeção na face adaxial e uma pequena depressão na face abaxial (figuras 2, 3).

O procâmbio, o meristema fundamental e a protoderme encontram-se em atividade, produzindo tecidos vasculares primários, tecidos fundamentais e epiderme, respectivamente, nos primórdios em expansão (figuras 2, 3).

No terceiro par de primórdio foliar, o nectário pode ser facilmente identificado. A estrutura é vascularizada pelo feixe vascular oriundo da nervura mediana, sendo, este, constituído por elementos jovens de

protoxilema e floema (figuras 4 a 6). Esta vascularização conflui para uma massa de células, que se dispõem como uma esfera na região mediana. Estas células apresentam aspecto de células secretoras com tamanho reduzido, núcleo relativamente grande e citoplasma denso. Trata-se de uma região que se cora intensamente e é denominada parênquima nectarífero. As células parenquimáticas vizinhas são mais vacuolizadas (figuras 4, 6). Na epiderme da face adaxial, as células epidérmicas se dividem anticlinalmente, para acompanhar o aumento no número de células do mesofilo desta região. A epiderme da face abaxial reveste a depressão que se forma nesta região. O parênquima nectarífero se dispõem até a epiderme abaxial da depressão (figuras 4, 6). Algumas poucas células do nectarífero voltadas para a face abaxial encontram-se colapsadas (figura 6). Quanto mais no centro do nectário, maior o número de células degeneradas (figuras 7 a 11).

2. Ápices foliares diafanizados em seis estádios de desenvolvimento

Em ápices diafanizados, observa-se que a vascularização da nervura mediana e laterais se fundem e confluem para a porção mediana do nectário. Nesta porção, observa-se elevação na face adaxial e uma depressão um pouco mais profunda na face abaxial. Nas folhas do estágio I e II, esta região mediana é menos desenvolvida que nos estádio posteriores (figuras 12 a 15).

A partir do estágio III, observa-se na face abaxial uma região mais densamente corada, delimitando uma fenda mais clara, a qual tende a aumentar de tamanho em estádios posteriores (figuras 16 a 21).

Nas folhas do estágio VI, a fenda da face abaxial do nectário encontra-se delimitada por células pequenas e lignificadas, e o centro da fenda está obliterado por braquiesclereídes (figuras 22, 23).

3. Cortes histológicos

3.1. Estádio I

As folhas do estágio I medem entre 5 e 8 mm de comprimento. A glândula é visível a vista desarmada e não se verificou presença de secreção nos nectários destas folhas.

A vascularização da nervura central conflui integralmente (xilema e floema primários) para o parênquima nectarífero que se constitui numa massa de células densamente coradas (figuras 25, 28). Algumas destas células se degeneraram na porção mediana da glândula, voltada para a face abaxial. Nesta região, a epiderme recobre integralmente a depressão que é mais profunda que nos estádios anteriores (figuras 24, 25, 28). O parênquima que delimita o parênquima nectarífero é constituído por células mais vacuolizadas, onde alguns idioblastos podem ser visualizados. O conteúdo desses idioblastos reagiu positivamente aos testes para evidenciação de polissacarídeos (figuras 24, 26) e compostos fenólicos (figuras 28 a 30) e reagiu negativamente ao teste para verificação da presença de lipídios (figuras 25, 27).

3.2. Estádio II e III

As folhas do estágio II medem entre 15 e 17 mm de comprimento e as do estágio III medem entre 29 e 34 mm de comprimento. Em ambos os estádios, o nectário é visível a vista desarmada e o néctar é evidente na face abaxial da porção mediana da glândula.

A vascularização do nectário nestes dois estádios é constituída por xilema e por floema, aproximadamente nas mesmas proporções (figuras 31, 32, 34). O parênquima nectarífero e o parênquima subjacente é mais desenvolvido que no estágio anterior, o que leva a uma maior projeção da epiderme da face adaxial (figuras 32, 38, 39). Na face abaxial da porção

mediana do nectário, a depressão é mais pronunciada, formando uma cripta. A degeneração de células do parênquima nectarífero é mais evidente, determinando a formação de uma fenda (figuras 30, 32, 35, 38). A epiderme que recobre o parênquima nectarífero, se destaca e se mantém íntegra recobrando essa região (figura 35). O parênquima que delimita o parênquima nectarífero é constituído por células menos coradas e mais vacuolizadas (figuras 31, 32, 36, 37). A principal diferença entre os nectários do estágio II e III é o aumento no número de células do parênquima nectarífero no estágio III (figuras 42 a 44), bem como um maior número de células necrosadas, aumentando o tamanho da fenda nessa região.

Os resultados dos teste histoquímicos aplicados são semelhantes nos dois estádios. Foi evidenciada a presença de polissacarídeos (provavelmente mucilagem) em alguns idioblastos secretores pela reação positiva ao PAS (figuras 39, 41, 47, 48). A reação foi negativa para os testes de compostos fenólicos (figura 38, 45) e de lipídios (figura 40, 46).

3.3. Estádio IV

As folhas do estágio IV medem entre 46 e 48 mm de comprimento. O nectário é visível a vista desarmada (figura 1), e o néctar é evidente, entretanto em quantidade menor que nos estádios anteriores.

Nos nectários deste estágio, a degeneração das células do parênquima nectarífero nas proximidades da face abaxial é mais pronunciada, determinando o aumento da fenda, sem contudo ocorrer rompimento da epiderme (figuras 50, 51, 54, 55). O parênquima que circunda o parênquima nectarífero é mais desenvolvido que no estágio anterior, aparentemente em função da modificação das células secretoras da periferia do parênquima nectarífero (figuras 52, 53, 55, 56, 58).

Quanto aos outros aspectos os nectários desse estágio se assemelham aos dos estádios III e IV, sendo vascularizados por xilema e floema (figuras 49, 58) e apresentando resultado positivo somente para o teste de polissacarídeos (figuras 58, 59) e negativo para lipídios (figura 56) e compostos fenólicos (figura 57).

3.4. Estádio V e VI

As folhas do estágio V medem entre 62 e 88 mm de comprimento e as do estágio VI medem entre 96 e 110 mm de comprimento. O nectário é bem desenvolvido (figura 21) e visível a vista desarmada, o néctar é imperceptível.

Nestes estádios o nectário apresenta a fenda ainda mais profunda e alargada no sentido longitudinal (figura 62, 69) e a epiderme se mantém íntegra (figura 62, 63, 70). A cripta atinge a profundidade máxima nestes estádios (figuras 60, 62, 65, 66, 71, 73).

A vascularização é semelhante ao descrito para os estádios anteriores, sendo a glândula vascularizada por xilema e floema (figura 61).

O parênquima nectarífero é ainda mais degenerado que nos estádios anteriores (figuras 60, 63, 68, 71, 72, 74). Nas folhas do estágio VI, as células parenquimáticas próximas da fenda começam a se lignificar e no estágio VI, elas fecham a fenda formada (figuras 23, 74). Concomitantemente, começa a ocorrer espessamento e lignificação das paredes das células do parênquima adjacente ao parênquima nectarífero.

Nas folhas velhas, a epiderme que estava recobrindo a cripta se rompe e um tecido de cicatrização se forma no limite entre as células parenquimáticas e o parênquima nectarífero, e este é eliminado. O poro que se forma é recoberto por um tecido de cicatrização e na glândula não se observa secreção.

Quanto aos testes histoquímicos aplicados, a reação foi semelhante para os estádios V e VI. Polissacarídeos foram evidenciados em alguns idioblastos (figuras 67, 72) e compostos fenólicos (figuras 65, 71) e lipídios (figuras 66, 73), não foram verificados.

4. Microscopia eletrônica de varredura

Na face abaxial das folhas do estágio III (figura 75) observa-se a cripta e nota-se placas de depósitos que talvez possa ser secreção eliminada por essa região. Entretanto, a hipótese dessas placas serem ceras epicuticulares não é descartada, uma vez que não foi feito nenhum teste para essa comprovação.

Na face abaxial das folhas do estágio IV, a quantidade de placas é menos evidente (figura 76) que no estágio anterior. Na região central da cripta, a epiderme permanece íntegra e encontra-se distendida (figura 77).

O nectário totalmente formado, conforme visualizado em folhas do estádios V e VI (figura 78, 79), se caracteriza por uma elevação da epiderme adaxial, que delimita uma pequena depressão no sentido longitudinal (figura 78), na direção da invaginação que se forma na face abaxial. Na face abaxial, a cripta não é recoberta por placas de depósitos eletrôn-opacos e a epiderme se distende, na porção central da depressão, sem contudo se romper (figura 79).

5. Análise cromatográfica do exsudato

A composição química da secreção da glândula foliar de *Lafoensia vandelliana* foi avaliada pelo método de cromatografia monodirecional de papel em sequência múltipla. A revelação do papel cromatográfico evidenciou a presença de sacarose, glicose e frutose na secreção analisada.

O néctar secretado por essas glândulas apresentava consistência viscosa, o que pode ser um indício da ocorrência de mucilagem na secreção. Outros constituintes químicos do néctar não foram testados em função da dificuldade encontrada na coleta da secreção. As mais jovens, dos estádios II, III, apresentaram maior quantidade de secreção, enquanto nas folhas de estádios posteriores a secreção decresce em quantidade e nas folhas velhas, é quase imperceptível.

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Os nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* começam a se diferenciar nos primeiros estádios de desenvolvimento da folha. No segundo par de primórdios foliares é possível identificar o início da formação da glândula, como uma região na extremidade distal da lâmina foliar, mais densamente corada e mais dilatada. A secreção foi visualizada a partir do estágio II de desenvolvimento foliar, o que sugere que a diferenciação e a atividade secretora do nectário são precoces na espécie. Nas folhas velhas, a secreção é imperceptível, aparentemente a glândula não é mais ativa neste período.

Em estruturas secretoras, a diferenciação e o início da atividade secretora são precoces. Em *Chrysanthemum morifolium* (Asteraceae), os tricomas secretores do receptáculo já estão maduros quando o primórdio da pétala está se desenvolvendo (VERMEER & PETERSON, 1979). Os canais secretores de *Xanthium pennsylvanicum* (Asteraceae) são formados cedo durante o desenvolvimento da folha, precedendo ou coincidindo com a formação do procâmbio; quando os elementos vasculares se diferenciam, as células epiteliais aparecem esmagadas e os canais obliterados (MAKSYMOWYCH & MAKSYMOWYCH, 1982).

A secreção dos nectários extraflorais é, pelo menos em alguns casos, muito ativa antes das folhas se tornarem maduras (WILKINSON, 1979). O nectário foliar de *Kigelia pinnata* DC. (Bignoniaceae) é funcionalmente ativo antes da lâmina foliar se tornar adulta (SUBRAMANIAN & INAMDAR, 1985).

Os nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* secretam néctar, conforme resultado da cromatografia de papel empregada neste trabalho, que evidenciou a presença de glicose, frutose e sacarose na secreção

testada. Este método foi uma análise apenas qualitativa, portanto não foi possível verificar as proporções destes diferentes açúcares.

ROSS & SUESSENGUTH (1926) analisaram quimicamente a secreção da glândula do ápice da folha de *Lafoensia pacari* e concluíram que a estrutura eliminava água, uma vez que o exsudato analisado não reagiu à solução de Fehling. Esses pesquisadores trabalharam com plantas jovens, de aproximadamente 40 cm de altura, e para conseguir quantidade de secreção suficiente para análise submeteram ramos jovens à pressão, para induzir a eliminação de líquidos pela glândula.

No presente trabalho, em plantas adultas de *Lafoensia vandelliana* foi constatada a presença de glicose, frutose e sacarose no exsudato coletado em folhas que apresentavam secreção espontaneamente. Provavelmente, a metodologia de coleta utilizada por ROSS & SUESSENGUTH (1926) promoveu a diluição da secreção, produzida pelas glândulas de *Lafoensia pacari*, de tal forma que o teste não foi sensível o suficiente para demonstrar a presença de açúcares na amostra.

Sacarose, glicose e frutose são os constituintes químicos mais comuns do néctar. Além desses componentes, oligosacarídeos, maltose, rafinose, melobiose, celobiose, gentiobiose, lactose, maltose, mucilagem, amino ácidos, proteínas, ácidos orgânicos, íons minerais, alcalóides, fosfatases, vitaminas, sucrases (transglusidases e transfrutósíde), hexose, oxidases e tirosíde foram relatadas para o néctar de diferentes espécies de plantas (JEFFREY *et al.*, 1970; HANNY & ELMORE, 1974; ELIAS *et al.*, 1975; BAKER *et al.*, 1978; FAHN, 1979; METCALFE & CHALK, 1979; GOTTSBERGER, *et al.* 1984; BENTLEY & ELIAS, 1983; BAKER & BAKER, 1983; GOTTSBERGER *et al.*, 1990; GALETTO & BERNARDELLO, 1992; BELMONTE *et al.*, 1994; LANZA *et al.*, 1995; PEUMANS *et al.*, 1997; KÜCHMEISTER *et al.*, 1997).

O néctar de *Lafoensia vandelliana* apresenta consistência viscosa, o que pode indicar a presença de mucilagem na secreção. A presença de outros constituintes químicos no néctar de *L. vandelliana* não foi testada por métodos de análise química mais refinados porque a quantidade de secreção produzida pelos nectários era muito pequena e apresentava consistência viscosa, dificultando a coleta das amostras.

A mucilagem pode estar associada à função de aumentar a umidade ou permitir a aderência de partículas nos tecidos onde ela é eliminada (ROSHCHINA & ROSCHCHINA, 1993; FAHN & SHIMONY, 1996), pode também atuar como lubrificante para facilitar a expansão foliar (SERRATO-VALENTI *et al.*, 1997; ASCENSÃO & PAIS, 1988). Sugere-se que, possivelmente, presença de mucilagem no néctar do nectário extrafloral de *Lafoensia* seja importante no impedimento da evaporação da água contida no néctar, permanecendo a secreção disponível na estrutura para as formigas visitantes por maior tempo.

Formigas foram observadas em toda a planta e nas proximidades da glândula de folhas jovens. Entretanto essas formigas não foram coletadas, nem identificadas e o seu comportamento não foi avaliado. A presença de formigas visitando as glândulas da folha de *Lafoensia vandelliana* é mais um indicativo que essas estruturas sejam nectários extraflorais. Outros pesquisadores também registraram a presença de formigas em plantas de *Lafoensia*. SAZIMA & SAZIMA (1975) observaram formigas do gênero *Camponotus* nas flores e botões de *Lafoensia pacari* St.-Hil., em uma das populações estudada na Serra do Cipó (MG). OLIVEIRA & LEITÃO FILHO (1987) registraram formigas visitando as glândulas da folha de *Lafoensia pacari* em vegetação de cerrado no estado de São Paulo. CAVALCANTI (1988), também na Serra do Cipó, descreve a presença de grande quantidade de formigas em todas as partes da planta, as quais

apresentavam comportamento agressivo e visitavam as glândulas foliares de *Lafoensia densiflora*, buscando a secreção cujo gosto foi classificado como adocicado. Formigas do gênero *Camponotus* são consideradas como o principal visitante de nectários extraflorais de uma ampla variedade de taxa (OLIVEIRA & BRANDÃO, 1991; MORELATO & OLIVEIRA, 1994).

A observação de formigas visitando o nectário extrafloral de espécies de *Lafoensia* sugere que esses animais poderiam atuar na defesa da planta contra ataque de herbívoros. Considerando que a secreção do néctar de *Lafoensia vandelliana* se dá nos estádios iniciais do desenvolvimento da folha, quando os tecidos estão em diferenciação, essa interação pode ser vantajosa para a planta, protegendo as folhas jovens contra o ataque de animais predadores. Essa vantagem seletiva deve ser testada experimentalmente para as espécies de *Lafoensia*.

ROSS & SUESSENGUTH (1926) analisaram dez espécies de *Lafoensia* (*L. acuminata*, *L. densiflora*, *L. emarginata*, *L. glyptocarpa*, *L. numularifolia*, *L. pacari*, *L. puniceifolia*, *L. replicata*, *L. speciosa*, e *L. vandelliana*) e concluíram que nove espécies apresentavam hidatódios no ápice da lâmina foliar, para *L. numularifolia* a perda de água foi descartada. Hidatódios e nectários extraflorais são estruturas anatomicamente semelhantes (FAHN 1979, 1988; BENTLEY & ELIAS, 1983; BELIN-DEPOUX, 1989; ELIAS, 1983) e podem ser observados em uma mesma folha, ou até mesmo, em partes de uma mesma folha, podem ocorrer estruturas intermediárias entre eles (ELIAS & GELBAND, 1977).

Os nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* são anatomicamente semelhantes aos nectários descritos para *Punica granatum*, da família Punicaceae (TURNER & LERSTEN, 1983) e para *Ailanthus glandulosa* da família Simarubaceae (CLAIR-MACZULAJTYS & BORY, 1983).

A semelhança estrutural do nectário de *Lafoensia vandelliana* com nectários de outras plantas, a detecção de açúcares na secreção eliminada pelas glândulas de *Lafoensia vandelliana* e a observação de formigas visitando estas estruturas, devem ser argumentos considerados na reavaliação da sua caracterização como hidatódios.

De acordo com ROSS & SUESSENGUTH (1926), as glândulas de *Lafoensia* consistem de uma massa de tecido densamente corado associado com esclereídes. Em nove espécies observa-se uma concavidade subepidérmica bem desenvolvida voltada para a face abaxial, sendo pouco desenvolvida em *L. acuminata*. Durante o desenvolvimento da glândula de *L. pacari*, a epiderme acima da concavidade se rompe, determinando o seu alargamento, até que, nas glândulas maduras, o tecido secretor aparece delimitando uma grande depressão. Os estômatos estão ausentes e o tecido vascular é constituído principalmente por xilema.

O relato do desenvolvimento da glândula de *Lafoensia pacari* (ROSS & SUESSENGUTH, 1926) está, em parte, de acordo com as observações relatadas neste trabalho sobre o desenvolvimento do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*. Essas estruturas se desenvolvem nos primeiros estádios de desenvolvimento da folha. Durante o desenvolvimento desta glândula, observa-se um aumento na quantidade de células do parênquima nectarífero, porém, não se verificou a presença de esclereídes associados à essas glândulas das folhas jovens (estádio I, II, III, IV). Esclereídes começam a se formar nas folhas dos estádios V e VI, a partir da modificação de algumas células do parênquima nectarífero e do parênquima circundante, pelo aumento na espessura e lignificação de suas paredes. Aparentemente, esses esclereídes surgem quando a glândula não é mais ativa para a secreção, obliterando a fenda que se forma pela degeneração das células do parênquima nectarífero nas folhas dos estádios V e VI. A

vascularização que conflui para o parênquima nectarífero é constituída por xilema e floema em proporções aproximadamente iguais. Nas folhas do estágio II, os elementos condutores xilemáticos e floemáticos encontram-se diferenciados e a secreção é evidente a partir deste estágio apresentando um decréscimo na quantidade de exsudato a partir do estágio IV; nos estádios V e VI, ela é imperceptível.

Em *Lafoensia vandelliana* a epiderme abaxial reveste integralmente a cripta e foi observada desde os estádios iniciais de desenvolvimento. A partir do estágio II, a epiderme da face abaxial na região mediana da glândula aumenta em superfície e, nos estádios posteriores, se destaca do parênquima nectarífero. A partir do estágio III, observa-se a degeneração de algumas das células do parênquima nectarífero, o que leva a formação de uma fenda. Com o desenvolvimento da glândula, a fenda aumenta de tamanho, sem contudo provocar o rompimento da epiderme como descrito por ROSS & SUESSENGUTH (1926) para *Lafoensia pacari*. Somente nas glândulas das folhas velhas, quando as glândulas definitivamente não estão mais ativas para a secreção, observou-se o rompimento da epiderme e a produção de um meristema de cicatrização.

Os nectários extraflorais localizados na base pecíolo de *Ailanthus glandulosa* da família Simarubaceae (CLAIR-MACZULAJTYS & BORY, 1983) se desenvolvem de forma semelhante ao descrito para *Lafoensia*. Nos primórdios foliares, na posição ocupada pelas estípulas, ocorre intensa atividade de divisão periclinal na hipoderme determinando um alongamento da estrutura, enquanto as divisões anticlinais e obliquas promovem o alargamento. A massa de células com características meristemáticas na porção distal tomam formato de prisma, com vértice voltado para o ápice. No final do desenvolvimento da glândula, os tecidos vasculares encontram-se desenvolvidos. Na região terminal da glândula, as células da hipoderme

não se dividem anticlinalmente nem obliquamente o que determina a formação de uma depressão nessa região (CLAIR-MACZULAJTYS & BORY, 1983). Neste relato é mencionado que um poro se forma na região da depressão, entretanto, a maneira como o poro se forma não é mencionada, nem demonstrada nas fotomicrografias.

Em *Lafoensia vandelliana*, o registro da permanência da epiderme não secretora íntegra, pela análise dos cortes histológicos e das fotomicrografias, e a observação de secreção nas folhas a partir do estágio II de desenvolvimento sugerem que outros mecanismos estejam envolvidos na liberação do néctar nos nectários extraflorais de *Lafoensia*. ROSS & SUESSENGUTH (1926) sugerem que em *Lafoensia pacari* a secreção acesse a parede e a cutícula que é muito delgada nas folhas jovens. Com o desenvolvimento da folha, a cutícula se espessa e a secreção permanece acumulada no espaço subepidérmico, o que determina uma “pressão de secreção”, assim a epiderme se eleva até que se rompa para a liberação do líquido armazenado nesta região.

Existe variação no mecanismo de eliminação do néctar por diferentes glândulas. O néctar passa pela membrana plasmática e é liberado pela parede que é facilmente permeável (ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993). Como a superfície da parede celular é recoberta por cutícula, os açúcares dissolvidos podem passar pelos poros na cutícula, se eles estiverem presentes (FAHN, 1979), ou por estômatos. Se a cutícula é espessa e não apresenta poros, o néctar é acumulado no espaço subcuticular, entre a cutícula e a parede sendo, posteriormente, eliminado pelo rompimento da cutícula. Em espécies cuja cutícula permanece íntegra onde poros estão ausentes, observa-se uma menor espessura da cutícula, na forma de regiões discretas de maior e menor eletrodensidade (Knox *et al.* 1986, *apud* ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993). Possivelmente, o néctar pode se

difundir através desses sítios semipermeáveis, formando gotas na superfície externa da glândula (ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993).

Em *Lafoensia vandelliana*, a ausência de poros ou estômatos modificados na epiderme da face abaxial do nectário extrafloral, a permanência de uma epiderme não secretora nesta região, a distensão da epiderme na porção mediana da glândula e a lise de algumas das células do parênquima nectarífero sugerem que a liberação do néctar pode se dar por meio de poros na cutícula ou pelo rompimento da mesma, entretanto cabe ressaltar que esse mecanismo tem sido considerado para epidermes secretoras, o que não é o caso de *Lafoensia*.

Em nectários, os carboidratos podem ser convertidos em néctar, cuja composição varia entre as espécies (SCHNEPF, 1974). O néctar liberado não é similar em composição ao conteúdo floemático. A comparação entre a composição do conteúdo floemático e do néctar (PATE *et al.*, 1985) mostra que o néctar contém mais açúcares e menos substâncias nitrogenadas, tais como, amino ácidos que o conteúdo floemático. Assim, o conteúdo floemático é translocado para o nectário e convertido em néctar (ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993). Ocorre uma retenção seletiva de substâncias nitrogenadas e conversão de metabólitos de açúcares (PATE *et al.*, 1985). Esse mecanismo de secreção pode ser sugerido para o néctar do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*, pois a estrutura é vascularizada por xilema e floema confluem para o parênquima nectarífero e a secreção aparentemente permanece acumulada nesta região. O néctar secretado e acumulado leva a degeneração de algumas células do parênquima nectarífero, culminando com a formação de uma fenda nesta região. Entretanto, para se ter uma noção mais precisa sobre o processo secretor e a forma como o néctar é eliminado são necessários estudos mais detalhados de microscopia eletrônica de transmissão.

A composição do produto secretado pode variar substancialmente, dependendo da posição e do tipo de nectário (FAHN, 1979; BENTLEY & ELIAS, 1983; ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993).

Os resultados dos testes histoquímicos aplicados aos nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* indicam a presença de polissacarídeos, nas folhas de todos os estádios de desenvolvimento, e de compostos fenólicos, nas folhas do estágio I, no conteúdo de alguns idioblastos secretores presentes no mesofilo e na epiderme. O teste para detecção de compostos fenólicos foi negativo para as folhas dos estádios subsequentes, assim como o teste para a detecção de lipídios para todos os estádios de desenvolvimento foliar.

O termo “fenólicos” compreende uma ampla gama de compostos do metabolismo secundário, tendo todos eles um grupo hidroxila (-OH) ligado a um anel aromático. Eles estão quase universalmente presentes nas plantas e são conhecidos por acumularem-se em todos os órgãos (raiz, caule, folha, flores e frutos). Embora eles representem o grupo de metabólitos secundários mais estudados, a função de muitos compostos fenólicos é ainda desconhecida. O tanino é provavelmente o composto fenólico mais importante no impedimento do ataque de herbívoros, pois trata-se de uma substância adstringente de gosto desagradável para vários animais. Estes compostos estão presentes em concentrações relativamente altas nas folhas de uma ampla gama de plantas arbóreas (RAVEN *et al.*, 1999). Compostos fenólicos são relacionados a função de defesa contra o ataque de patógenos (fungos e bactérias) e também associados a interações alelopáticas (ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993).

Desta forma, pode-se sugerir que a secreção de compostos fenólicos nas folhas de estágio I pode ser uma estratégia de defesa da planta contra o ataque de herbívoros, pois nesta etapa de desenvolvimento, o nectário

encontra-se no início de sua formação, e o néctar não está sendo liberado. Como as folhas novas são produzidas após o inverno (período em que a planta perdeu todas as folhas) nestes estádios iniciais de produção, a planta fica mais susceptível ao ataque de herbívoros.

A função protetora contra o ataque de insetos e animais herbívoros também pode ser atribuída ao nectário extrafloral. Eles atraem formigas que visitam a estrutura para coletar o néctar açucarado e retiram insetos predadores. Essa é a função ecológica comumente atribuída aos nectários extraflorais na medida em que determina maior sucesso reprodutivo para as plantas que apresentam tais estruturas. As formigas ou parasitas de insetos herbívoros que buscam o néctar secretado pelos nectários extraflorais apresentam comportamento agressivo contra herbívoros e fitófagos, promovendo proteção para a planta (JANZEN, 1966; BENTLEY, 1977a, b; INOUE & TAYLOR JR., 1979; KELLER, 1981; KOPTYR *et al.*, 1982; BEATTIE, 1985; PEMBERTON & LEE, 1996; FREITAS & OLIVEIRA, 1996; OLIVEIRA, 1997). Atualmente, os dados experimentais estão cada vez mais demonstrando a função protetora dos nectários extraflorais. A importância da presença de nectários extraflorais em *Lafoensia*, deve ser testada experimentalmente para se afirmar conclusivamente quanto ao seu papel no sucesso reprodutivo da espécie.

As modificações estruturais e histoquímicas descritas para os nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* demonstram que esse é um excelente material para investigações ultra-estruturais, em microscópio eletrônico de transmissão, visando compreender se essa variação é acompanhada por uma modificação dos constituintes citoplasmáticos durante a formação do nectário maduro até o estágio onde a secreção não está mais ativa.

Um aspecto que precisa ser esclarecido também com o subsídio da microscopia eletrônica de transmissão é a forma de eliminação do néctar.

Se por poros na cutícula ou por regiões mais delgadas da cutícula, que a tornam permeável ao néctar.

O nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana* aparentemente é mais ativo nos estádios II e III. Provavelmente, nas folhas velhas a glândula deixa de ser ativa para a secreção. Esta suposição só poderá ser esclarecida por estudos mais detalhados tanto envolvendo observações no campo por períodos mais prolongados bem como análise ultra-estrutural de amostras coletadas nestes períodos.

RESUMO / CAPÍTULO 2
CARACTERIZAÇÃO ESTRUTURAL DOS NECTÁRIOS EXTRAFLORAIS
DE *Lafoensia vandelliana* DC. (LYTHRACEAE)

Uma característica morfológica muito importante, verificada em todas as espécies de *Lafoensia*, é a presença em suas folhas de uma glândula subapical, caracterizadas como hidatódios. Entretanto, esses hidatódios são atípicos, principalmente pela ausência de estômatos e por não serem vascularizados por terminações exclusivamente xilemáticas. Considerando que hidatódios e nectários extraflorais são estruturalmente semelhantes, este trabalho teve por objetivo caracterizar estrutural e histoquímicamente a glândula do ápice da folha de *Lafoensia vandelliana*, descrever o seu desenvolvimento e analisar quimicamente o exsudato secretado. Para tanto amostras de folhas em seis estádios de desenvolvimento foram coletadas, fixadas e incluídas em parafina ou historesina de acordo com a metodologia usual. Cortes longitudinais e transversais seriados foram obtidos em micrótomo rotativo. Parte dos cortes foi corada com safranina e azul de astra e parte foi submetida aos testes para verificação de polissacarídeos, compostos fenólicos e lipídios. Amostras foram diafanizadas conforme metodologia usual e fixadas e preparadas por técnicas usuais para análise em microscópio eletrônico de varredura. O exsudato foi submetido à cromatografia de papel, monodirecional, em seqüência múltipla, para a verificar a presença de açúcares. Glândulas de *Lafoensia vandelliana* começam a se formar nos primeiros estádios de desenvolvimento da folha e a secreção é evidente até o estágio IV, sendo imperceptível nos estádios finais e nas folhas velhas. Com o desenvolvimento da glândula, xilema e floema confluem para o parênquima nectarífero, voltado para a face abaxial,

e as células deste parênquima se dividem, aumentando o volume do tecido. Concomitantemente, a epiderme da face adaxial se projeta para o exterior e na face abaxial se forma uma depressão que é recoberta integralmente pela epiderme, que é destituída de estômatos e se mantém íntegra nos estádios iniciais de desenvolvimento. O néctar secretado se acumula no parênquima nectarífero, determinando elevação da epiderme e degeneração de algumas das células secretoras subepidérmicas. Possivelmente, a secreção seja eliminada por poros da cutícula, uma vez que não se observa rompimento da epiderme. Entretanto, a epiderme não é secretora e essas suposições devem ser confirmadas por estudos mais detalhados de microscopia eletrônica de transmissão. A glândula da folha de *Lafoensia vandelliana* deve ser caracterizada com um nectário extrafloral porque é vascularizada por xilema e por floema em proporções aproximadamente iguais, no exsudato foi constatado a presença de glicose, frutose e sacarose e foram observadas formigas visitando essa glândulas.

ABSTRACT / CHAPTER 2
STRUCTURAL CHARACTERIZATION OF EXTRAFLORAL NECTARIES OF
***Lafoensia vandelliana* DC. (LYTHRACEAE).**

A very important morphological characteristic observed in all *Lafoensia* species, is the presence of a sub apical gland in its leaves and characterized as hydathodes. However these hydathodes are atypical mainly by the absence of stomata and not exclusively xylem vascularized. Considering that hydathodes and extrafloral nectaries are structurally similar, this research had the following objectives: to characterize structurally and histochemically the apical leaf gland of *Lafoensia vandelliana*, describe its development and chemically analyzed the secreted exsudate. To carry this on, leaf samples of six developmental stages were collected, fixed and embedded in paraffin or historesin according to standard methodology. Transversal and longitudinal sections were obtained using a rotatory microtome. One fraction of the total sections were stained with safranin and astra blue and the remaining were used to verify the presence of polysaccharides, lipids and phenolic compounds. Samples were cleared as standard methodology and fixed and prepared as usual methodology for Scanning Electron Microscope. Exsudate was submitted to paper chromatography, monodirectional, in multiple sequence to verify the presence of sugars. *Lafoensia* glands begins to form in the first leaf developmental stages and the secretion is evident up to stage IV, being imperceptible in final stages and in old leaves. With gland development, xylem and phloem converge to the nectariferous parenchyma, towards the abaxial leaf surface, and the cells of this parenchyma divide increasing the tissue volume. At the same time, the adaxial epidermis projects to the

exterior forming a depression in the abaxial surface that is entirely covered by an epidermis that lacks stomata and remains intact in the initial development stages. Secreted nectar accumulates in the nectariferous parenchyma, determining an epidermis protuberance and degrading some subepidermal secretory cells. Possibly, the secretion is eliminated through pores in the cuticle, because it was not observed ruptures on the epidermis. However, the epidermis is not a secretory structure and these suppositions should confirmed by more detailed studies using transmission electron microscopy. Leaf gland of *Lafoensia vandelliana* should be characterized as an extrafloral nectary is xylem and phloem irrigated in approximately equal proportions. In the exsudate was verified the presence of glucose, fructose and sucrose and also was observed ants visiting that gland.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARZOLLA, J. D. P. & FLECHTMANN, C. H. W. 1962. **Cromatografia de glicídeos**. Boletim Técnico-científico nº4, ESALQ – USP, Piracicaba, São Paulo.
- ASCENSÃO, L. & PAIS, M. S. 1998. The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: histochemistry, ultrastructure and secretion. **Ann. Bot.** **81**: 263-271.
- AZEVEDO, A. A. 1995. **Ação do flúor, em chuva simulada, sobre a estrutura foliar de *Glycine max* (L.) Merrill**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. 1983. Chemistry of floral nectar. In: The biology of nectaries (B. Bentley & T. Elias eds.). Columbia University Press, New York.
- BAKER, H. G.; OPLER, P. A. & BAKER, I. 1978. A comparison of the amino acid complements of floral and extrafloral nectar. **Bot. Gaz.** **139**:322-332.
- BEATTIE, A. J. 1985. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualism**. Cambridge University Press, New York.
- BELIN-DEPOUX, M. 1989. Des hydathodes aux nectaries foliaires chez les plantes tropicales. **Bull. Soc. Bot. Fr.** **136**:151-168.
- BELMONTE, E.; CARDEMIL, L. & ARROYO, M. T. K. 1994. Floral nectary structure and nectar composition in *Eccremocarpus scaber* (Bignoniaceae), a hummingbird-pollinated plant of central Chile. **Amer. J. Bot.** **81**: 493-503.
- BENES, K. 1964. Detection of lipids in the plant meristematic cell with the aid of Sudan black staining. **Biol. Plant.** **6**:142-151.
- BENTHAM, G. & HOOKER, J.D. 1867. **Genera Plantarum**. v.1, Reeve & Co., Londres.
- BENTLEY, B. & ELIAS, T. 1983. **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York.

- BENTLEY, B. L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pygmaic bodyguards. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 8:407-427.
- BENTLEY, B. L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). **J. Ecol.** 65:27-38.
- BERLYN, G. P. & MIKSCHE, J. P. 1976. **Botanical microtechnique and cytochemistry.** The Iowa State University Press, Ames.
- BLOCK, R. J.; DURRUM, E. L. & ZWEIG, G. 1958. **A manual of paper chromatography and paper electrophoresis.** New York, 2^a ed. Academic Press Inc.
- BOZZOLA, J. J. & RUSSELL, L. D. 1992. **Electron Microscopy. Principles and techniques for biologists.** Jones and Bartlett Publishers, Inc., Boston, USA.
- CAVALCANTI, T.B. 1988. **A família Lythraceae na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Tese de Mestrado.** Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CLAIR-MACZULAJTYS, K. & BORY, G. 1983. Les nectaire extraflorales pédicellés chez l'*Ailanthus glandulosa*. **Can. J. Bot.** 61: 683-691.
- CRONQUIST, A. 1981. **An system of classification of flowering plants.** Columbia University Press, New York.
- CURTIS, J. D. & LERSTEN, N. R. 1974. Morphology, seasonal variation, and function of resin gland on buds and leaves of *Populus deltoides* (Salicaceae). **Amer. J. Bot.** 61: 835-845.
- CURTIS, J. D. & LERSTEN, N. R. 1978. Heterophylly in *Populus grandidentata* (Salicaceae) with emphasis on resin glands and extrafloral nectaries. **Amer. J. Bot.** 65: 1003-1010.
- DAHLGREN, R. & THORNE, R.F. 1984. The Myrtales: circumscription, variation, and relationships. **Ann. MO Bot. Gard.** 71: 633-699.
- ELIAS, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: The biology of nectaries (B. Bentley & T. Elias eds)
- ELIAS, T. S.; ROZICH, W. R. & NEWCOMBE, L. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. **Amer. J. Bot.** 62:570-576.

- ELIAS, T.S. & GELBAND, H. 1977. Morphology, anatomy and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). **Bot. Gaz.** **138**: 206-212.
- ESAU, K. 1977. **Anatomy of seed plants**. 2^{ed}. John Wiley & Sons, New York.
- FAHN, A. & SHIMONY, C. 1996. Glandular trichomes of *Fagonia* L. (Zygophyllaceae) species: structure, development and secreted materials. **Ann. Bot.** **77**: 25-34.
- FAHN, A. 1979. **Secretory tissues in plants**. Academic Press Inc., London.
- FAHN, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytol.** **108**: 229-257.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. **Bot. J. Linn Soc.** **44**:287-305.
- FREITAS, A. V L. & OLIVEIRA, P. S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behavior of a non-myrmecophilus butterfly. **Jour. Animl. Ecol.** **65**:205-210.
- GALETTO, L. & BERNARDELLO, L. M. 1992. Extrafloral nectaries that attract ants in Bromeliaceae: structure and nectar composition. **Can. J. Bot.** **70**:1101-1106.
- GERLACH, G. 1969. **Botanische Mikrotechnik, eine Einfuhrung**. Gorg Thieme, Stuttgart.
- GERRITS, P. O. & ZUIDEVELD, R. 1983. The influence of dehydration media and catalyst systems upon the enzyme activity of tissues embedded in 2-hydroxyethyl methacrylate: an evaluation of three dehydration media and two catalyst systems. **Mykroskopie** **40**:321-328.
- GOTTSBERGER, G.; ARNOLD, T. & LINSKENS, H. F. 1990. Variation in floral nectar amino acids with aging of flowers, pollen contamination, and flower damage. **Israel J. Bot.** **39**:167-176.
- GOTTSBERGER, G.; SCHRAUWEN, J. & LINSKENS, H. F. 1984. Amino acids and sugars in nectar, and ther putative evolutionary significance. **Pl. Syst. Evol.** **145**: 55-77.

- GRAHAM, S.A.; CRISCI, J.V. & HOCH, P. C. 1993. Cladistic analysis of the Lythraceae *sensu lato* based on morphological characteres. **Bot. J. Linnean Society** 113:1-33.
- HANNY, B. W. & ELMORE, C. D. 1974. Amino acid composition of cotton nectar. **J. Agr. Food Chem.** 22: 476-478.
- HAYAT, M.A. 1981. **Principles and techniques of electron microscopy: biological applications.** E. Arnold (Publishers) Ltd. London.
- INOUE, D. W. & TAYLOR JR., O. R. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Helianthella quinquenervis*. **Ecology** 60: 1-7.
- JANZEN, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution** 20: 249-275.
- JEFFREY, D. C.; ARDITTI, J. KOOPOWITZ, H. 1970. Sugar content in floral and extrafloral exudates of orchids: pollination, myrmecology and chemotaxonomy implication. **New Phytol.** 69:187-195.
- JENSEN, W.A. 1962. **Botanical histochemistry: principles and practice.** W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique.** Mcgraw-Hill Book Co. Inc., New York.
- JOHNSON, L.A.S. & BRIGGS, B.G. 1984. Myrtales and Myrtaceae - a phylogenetic analysis. **Ann. MO Bot. Gard.** 71: 700-756.
- JUDD, W. S. ; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A. & STEVENS, P. F. 1999. **Plant systematics. A phylogenetic approach.** Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, USA.
- KELLER, K. H. 1981. A model of selection for facultative nonsymbiotic mutualism. **Am. Nat.** 118: 488-498.
- KOEHNE, E. 1877. Lythraceae. In: Flora brasiliensis. (C.F. Von Martins & Eichler eds.), v.13, parte II.
- KÜCHMEISTER, H.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. S. & GOTTSBERGER, G. 1997. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. **Pl. Syst. Evol.** 206: 71-97.

- LANZA, J.; SMITH, G. C.; SACK, S. & CASH, A. 1995. Variation in nectar volume and composition of *Impatiens capensis* at the individual, plant, and population levels. **Oecologia** **102**: 113-119.
- LOURTEIG, A. 1986. Revision del genero *Lafoensia* Vandelli (Lithraceas). **Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle** **45**: 115-158.
- LÜTTGE, U. & PITMAN, M. G. 1976. Elimination processes by glands. 5.1. General introduction. In: Encyclopedia of plant physiology, N. S. vol. 2. Transport in plants II. Part. B. Tissues and organs. (U. Lüttge & M. G. Pitman, eds.). Springer-Verlag, Berlin, New York.
- LÜTTGE, U. 1971. Structure and function of plant glands. **Annu. Rev. Pl. Physiol.** **22**:23-44.
- MAKSYMOWYCH, R. & MAKSYMOWYCH, A. B. 1982. Petiole development and xylem differentiation in *Xanthium* represented by the plastochron index. **Amr. J. Bot.** **69**: 23-30.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1979. **Anatomy of the Dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject** (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). v. 1, Clarendon Press, Oxford.
- MONTEIRO, W.R. 1986. **Estruturas secretoras da folha de *Porophyllum lanceolatum* DC** (Asteraceae): estudos morfológicos, histoquímicos e ultra-estruturais. Tese de Livre-docência. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MORELATO, L. P. C. & OLIVEIRA, P. S. 1994. Extrafloral nectaries in the tropical tree *Guarea macrophylla* (Meliaceae). **Can. J. Bot.** **72**:157-160.
- OLIVEIRA, P. S. & BRANDÃO, C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in Brazilian cerrados. In: Ant plant interactions (C. R. Huxley & D. F. Cutler, eds.). Oxford University Press, Oxford.
- OLIVEIRA, P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Funct. Ecol.** **11**: 323-330.
- OLIVEIRA, P. S. & LEITÃO FILHO, H. FREITAS. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica** **19**: 140-148.

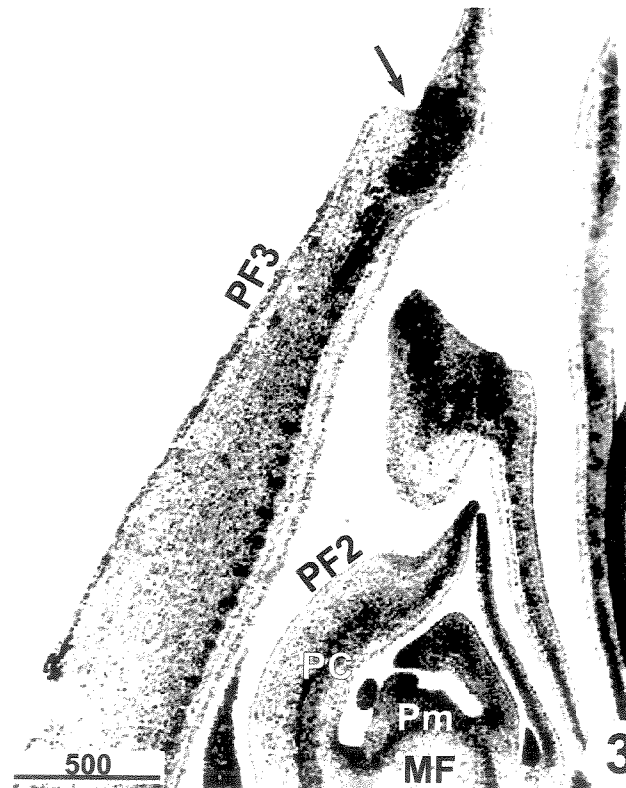
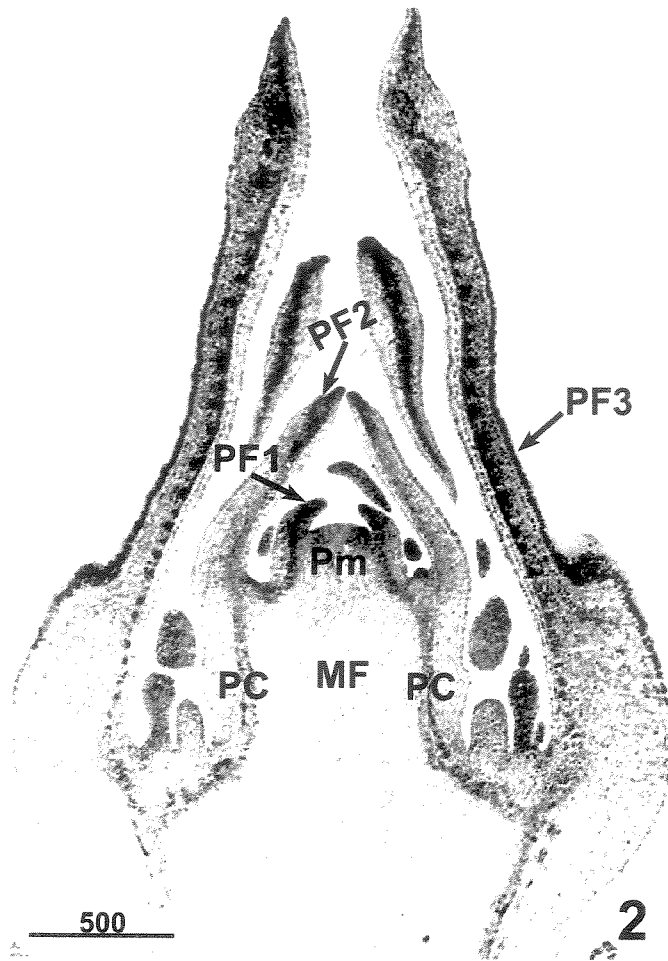
- PATE, J. S.; PEOPLE, M. B.; STORER, M. B. & ATKINS, C. A. 1985. The extrafloral nectaries of cowpe (*Vigna unguiculata* L.) walp. II. Nectar composition origin of nectar solutes and nectary functioning. **Planta** **166**: 28-38.
- PEARSE, A.G.E. 1968. **Histochemistry: theoretic and applied**. Vol. 1. Churchill Livingstone. London.
- PEMBERTON, R. W. & LEE, J. 1996. The influence of extrafloral nectaries on parasitism of an insect herbivore. **Amer. J. Bot.** **83**:1187-1194.
- PEUMANS, W. J.; SMEETS, K.; NERUM, K. V.; LEUVEN, F. V. & DAMME, E. J. M. V. 1997. Lectin and alliinase are the predominant proteins in nectar from leek (*Allium porrum* L) flowers. **Planta** **201**: 298-302.
- RAMSEY, J.C. & BERLYN, J.D. 1976. Ultrastructure of early stages of cotton fiber differentiation. **Bot. Gaz.** **137**:11-19.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 1999. **Biology of plants**. 6^{ed}. W. H. Freeman and Company. New York.
- RIDING, R.T. & GIFFORD JR., E.M. 1973. Histochemical changes occurring at the seedling shoot apex of *Pinus radiata*. **Can. J. Bot.** **51**: 501-512.
- ROSHCHINA, V. V. & ROSCHCHINA V. D. 1993. **The excretory function of higher plants**. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany.
- ROSS, Von H. & SUESSENGUTH, K. 1926. Das Apikalortgan der Blätter von *Lafoensia*. **Flora** **120**: 1-18.
- SAINT-HILAIRE, A. 1833. **Flora brasileia meridionalis**. v.3. Paris.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia Pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Ciência e Cultura**. **27**: 405-416.
- SCHNEPF, E. 1974. Gland cells. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. (A. W. Robards, ed.), McGraw-Hill Book Co. Ltda. Maidenhead.
- SCHMID, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductives nectaries – historical perspective and terminological recommendations. **Bot. Rev.** **54**: 179-232.

- SERRATO-VALENTI, G.; BISIO, A; CORNARA, L. & CIARALLO, G. 1997. Structural and histochemical investigation of the glandular trichomes of *Salvia aurea* L. leaves, and chemical analysis of the essential oil. **Ann. Bot.** **79**: 329-336.
- SUBRAMANIAN R. B. & INAMDAR, J. A. 1985. Occurrence, structure, ontogeny and biology of nectaries in *Kigelia pinnata* DC. **Bot. Mag. Tokyo** **98**: 67-73.
- THORNE, R. F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. **Evol. Biol.** **9**: 35-106.
- TURNER, G.W. & LERSTEN, N.R. 1983. Apical foliar nectary of Pomegrate (*Punica granatum*: Punicaceae). **Amer. J. Bot.** **70**: 475-480.
- VERMEER, J. & PETERSON, R. L. 1979. Glandular trichomes on the inflorescence of *Chysanthemum morifolium* cv. dramatic (Compositae). I. development and morphology. **Can. J. Bot.** **57**: 705-713.
- WILKINSON H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). Part III: extrafloral nectaries. In: Anatomy of the Dicotyledons. 2^{ed} (C. R. Metcalfe & L. Chalk eds). Clarendon Press. Oxford, New York.

FIGURAS

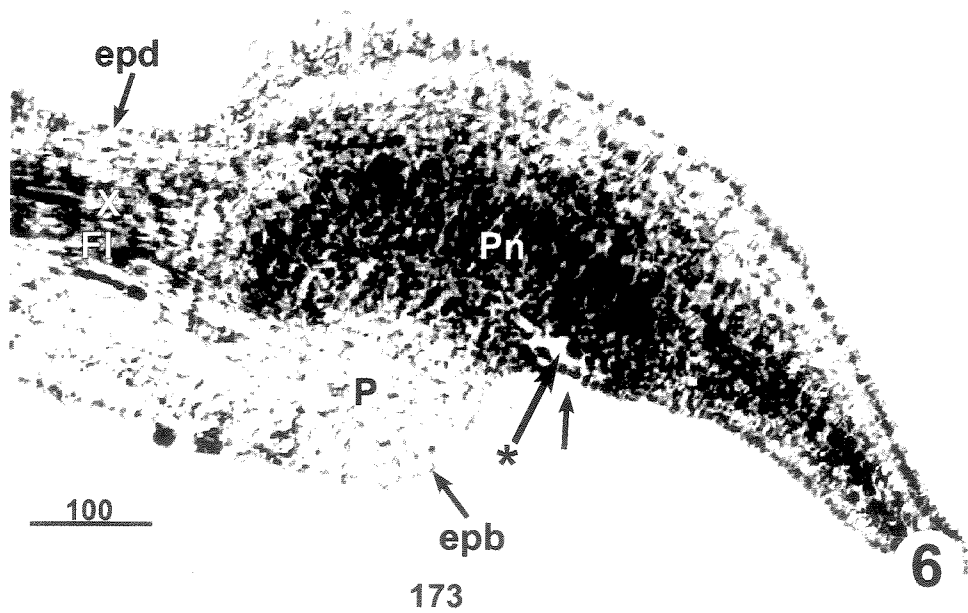
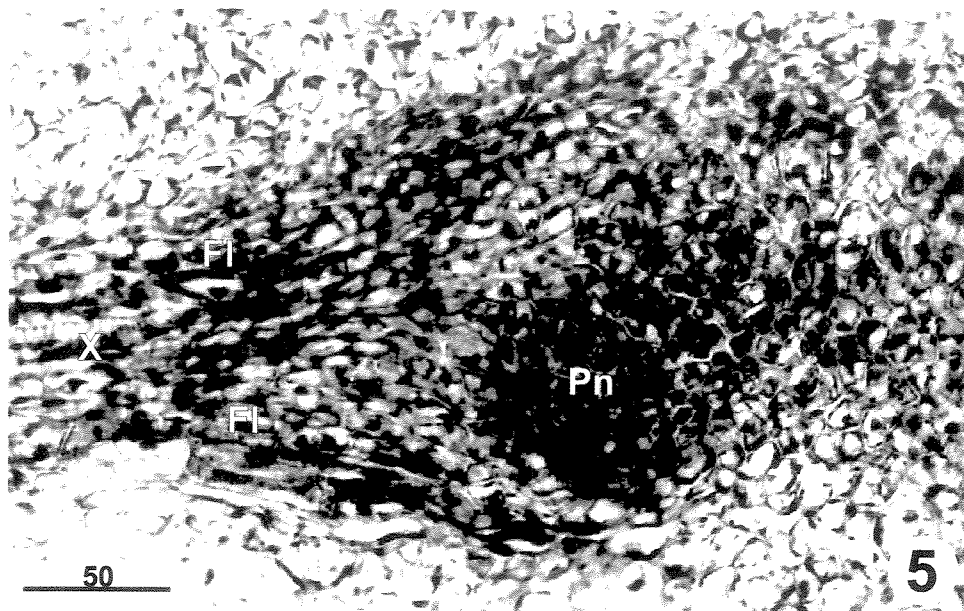
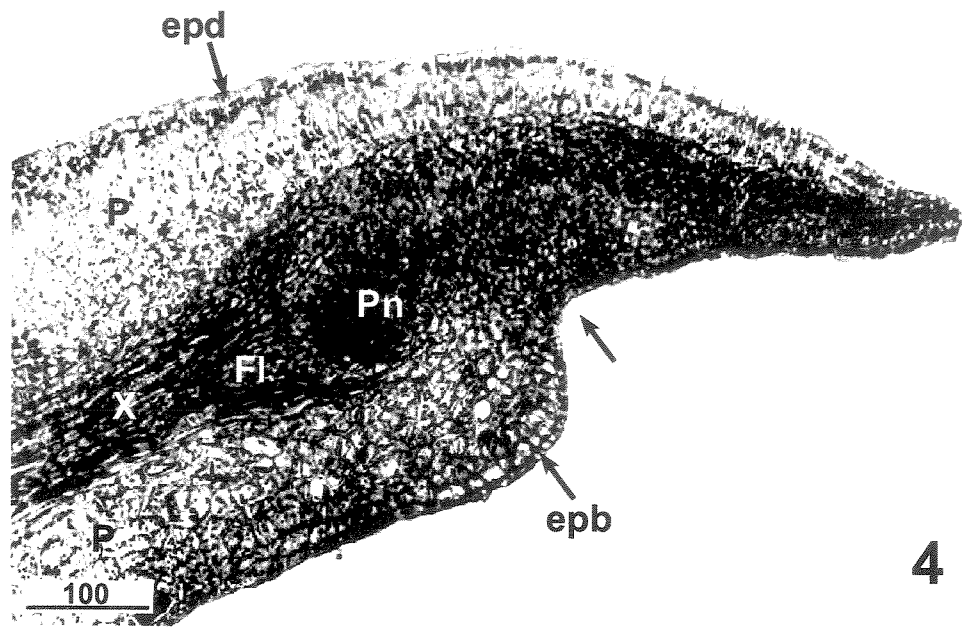
Figura 1. Aspecto do ramo vegetativo de *Lafoensia vandelliana* demonstrando região meristemática apical do caule e folhas de diferentes tamanhos e graus de expansão. Abreviações: I - folhas do estágio I; II - folhas do estágio II; III - folhas do estágio III; IV - folhas do estágio IV; V - folhas do estágio V; VI - folhas do estágio VI. Seta verde, nectário extrafloral no ápice da lâmina foliar.



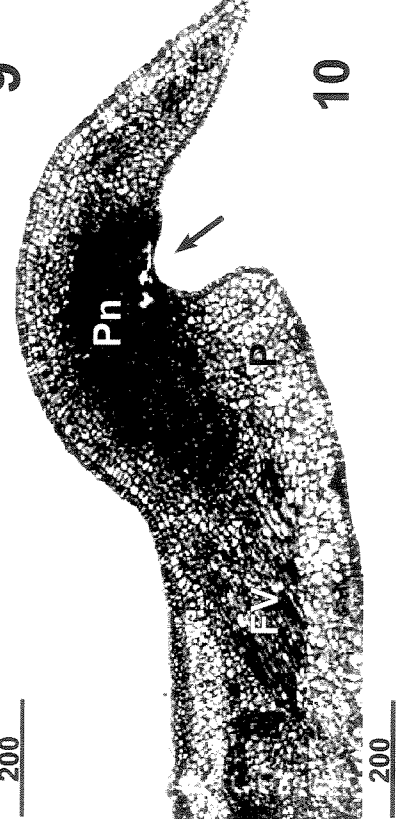
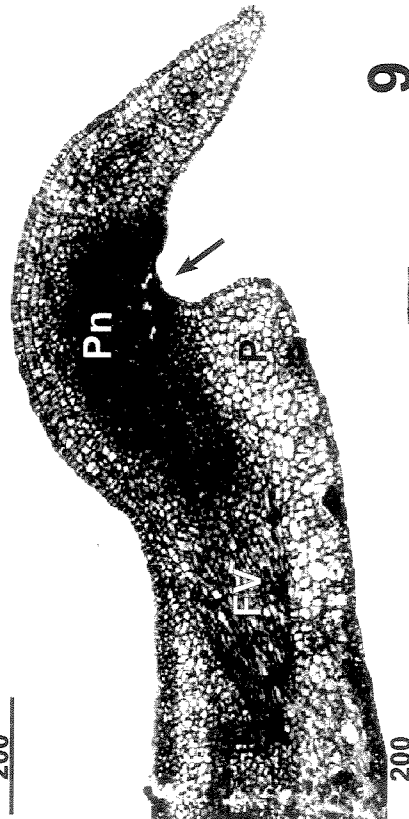
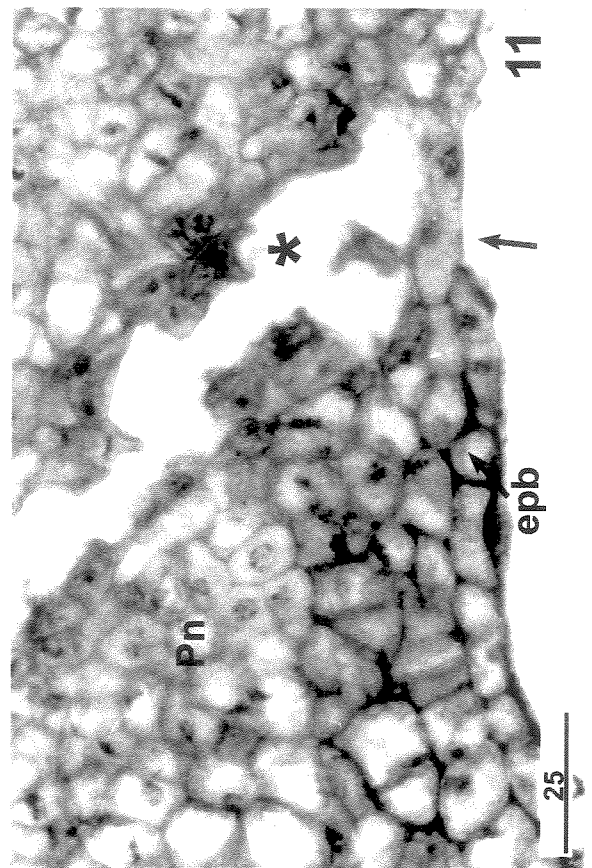
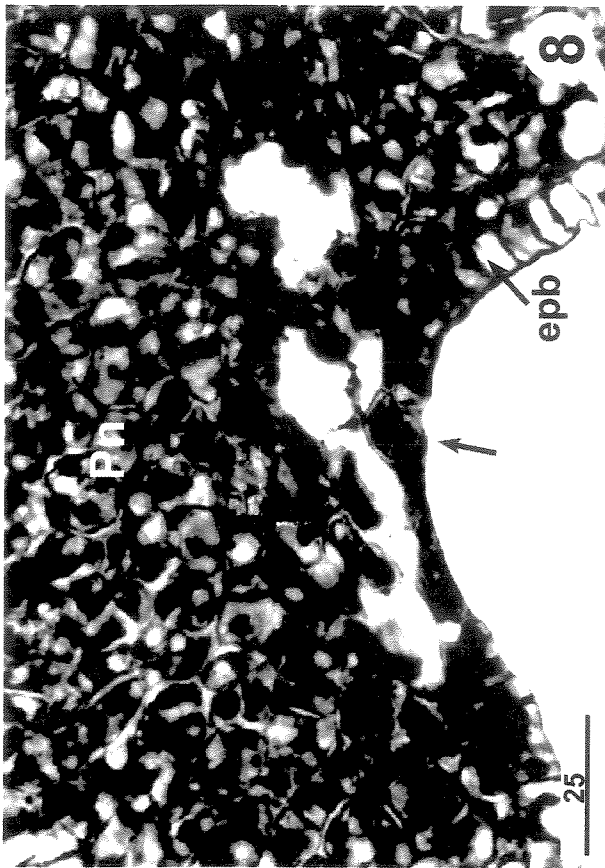


Figuras 4 a 6. Cortes longitudinais seriados do primórdio foliar do terceiro nó, na região apical da lâmina foliar de ***Lafoensia vandelliana***, corados com safranina e azul de astra. 4. Porção mediana do nectário. 5. Detalhe da foto anterior. 6. Corte seqüencial na periferia do nectário. Abreviações: epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial; FI - floema; FV - feixe vascular da nervura mediana; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero; X - xilema. Seta, região na face abaxial onde forma-se uma depressão na epiderme; *, início da formação da fenda pela lise de células do parênquima nectarífero.

Escalas em micrômetros.

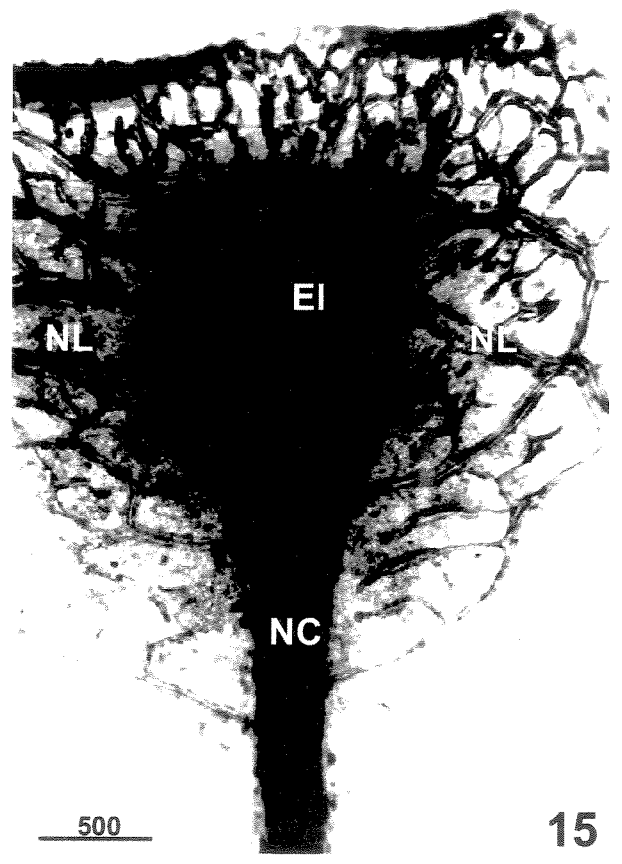
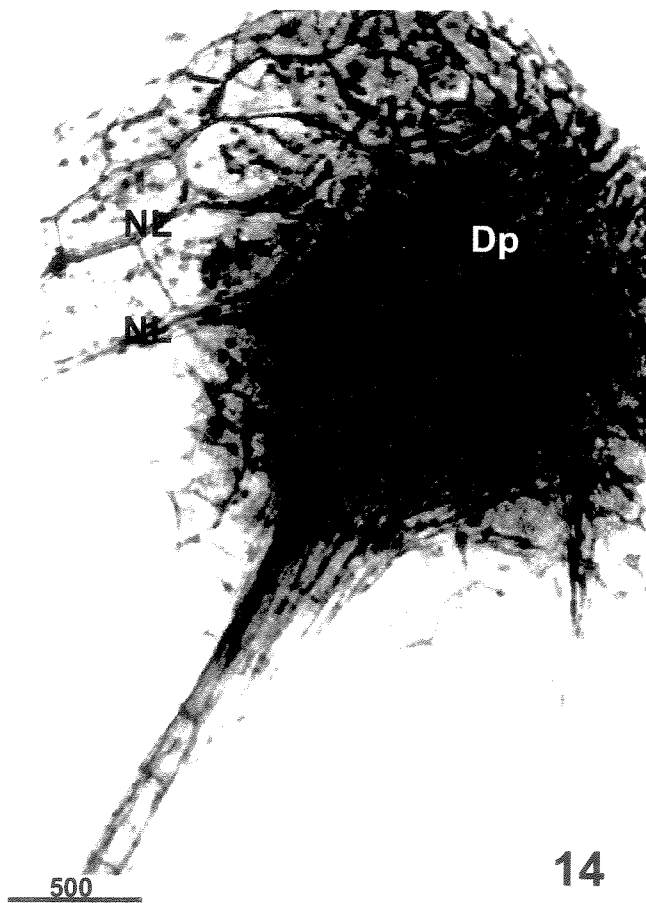
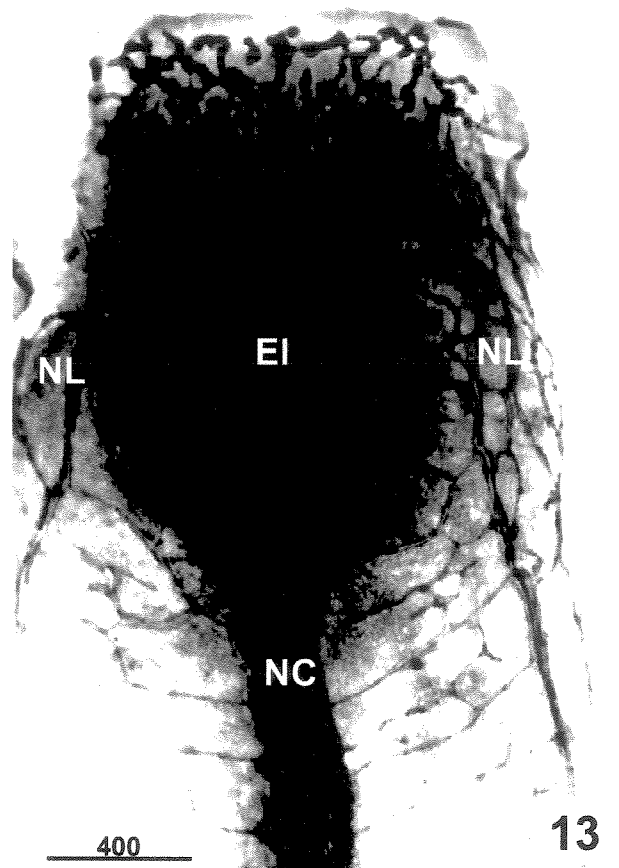
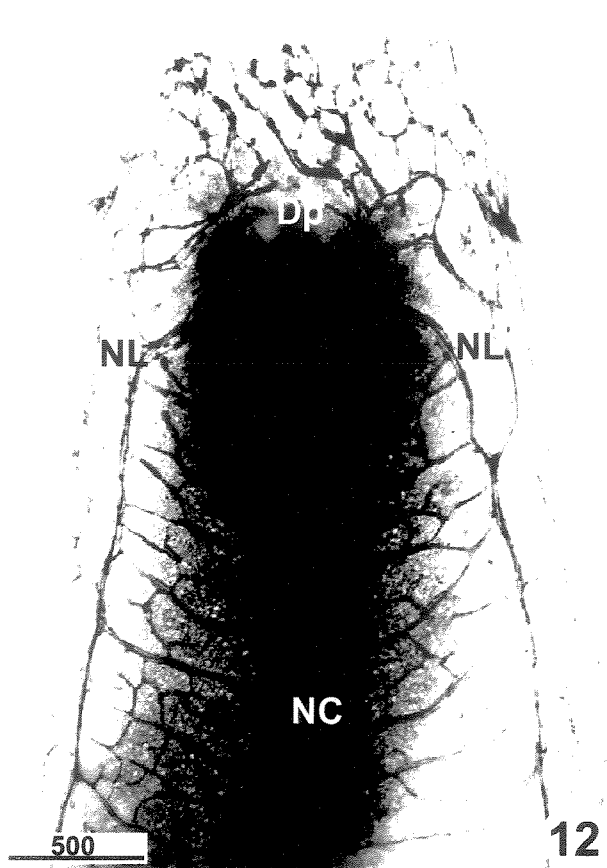


Figuras 7 a 11. Cortes longitudinais seriados da região apical da lâmina foliar de *Lafoensia vandelliana* no terceiro primórdio foliar. 7 a 9. Cortes corados com safranina e azul de astra. 11. Corte de material incluído em historesina e corado com vermelho de rutênio. 7, 9, 10. Porção mediana do nectário em cortes sequenciais. 8, 11. Detalhe da epiderme abaxial na região onde se forma a depressão da glândula. Abreviações: epb - epiderme abaxial; FV - feixe vascular da nervura mediana; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na face abaxial da glândula; *, fenda na face abaxial da glândula. Escalas em micrômetros.

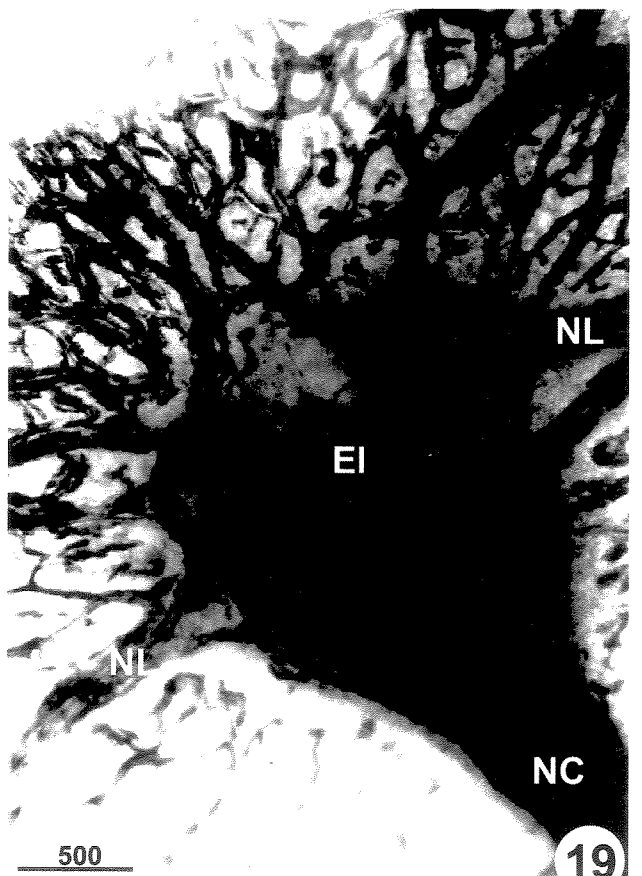
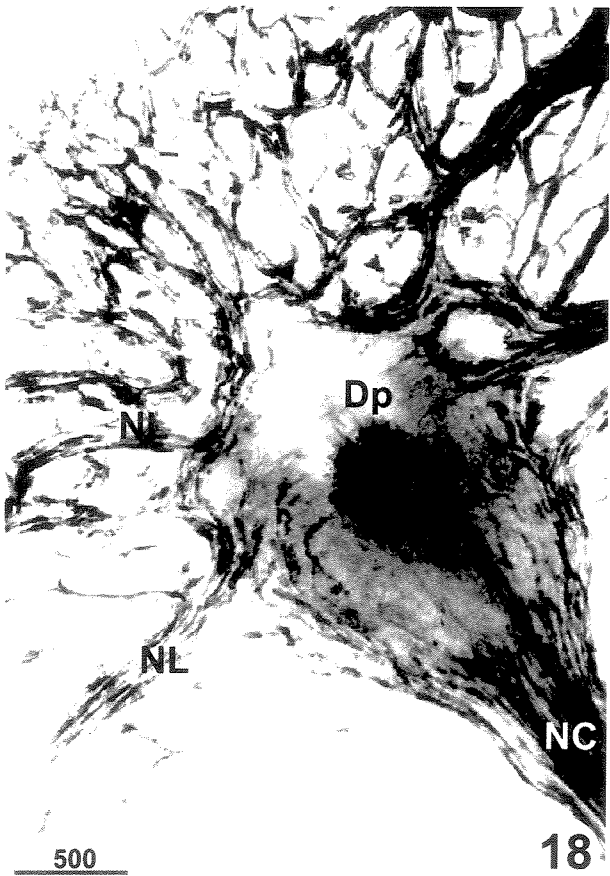
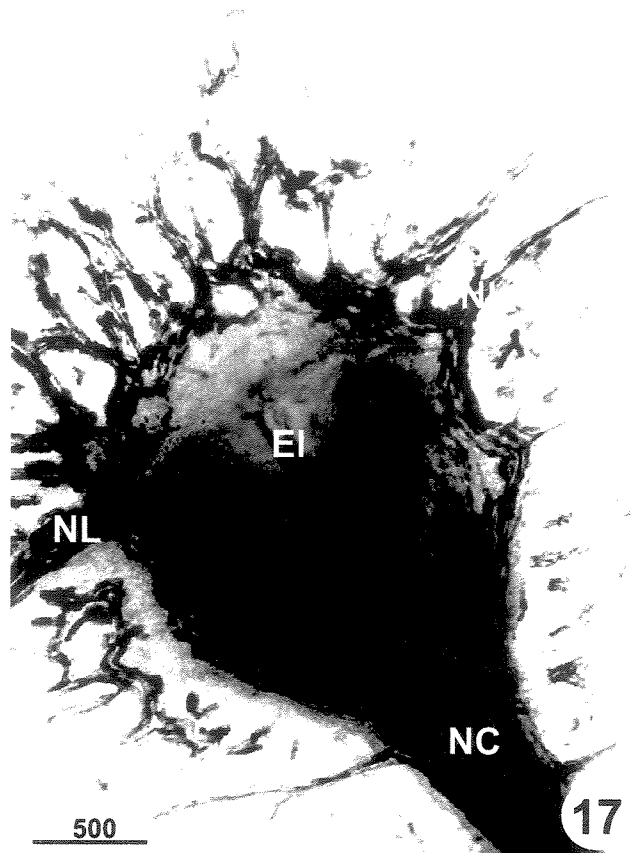
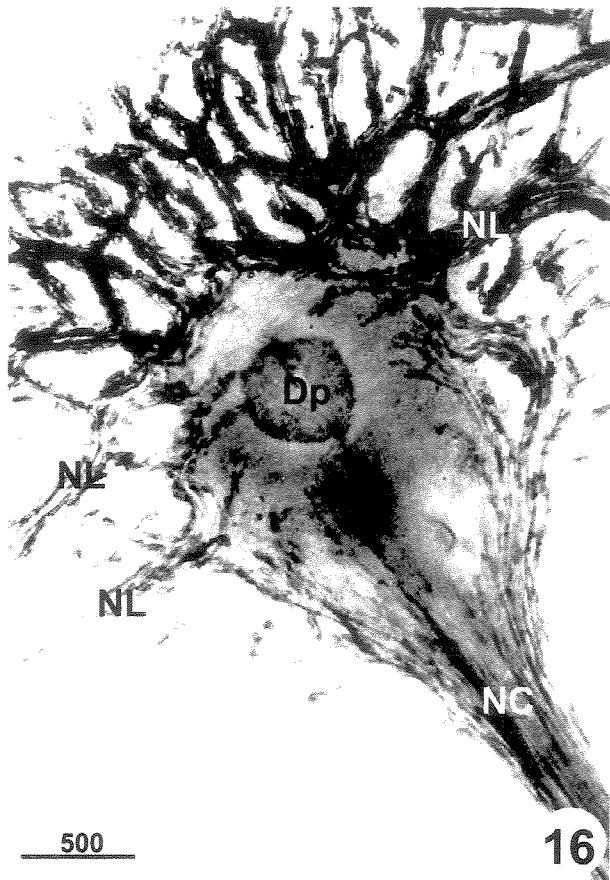


Figuras 12 a 15. Ápice da lâmina foliar de *Lafoensia vandelliana* diafanizado e corado com safranina e azul de astra. 12. Epiderme abaxial da folha de estágio I. 13. Epiderme adaxial da folha de estágio I. 14. Epiderme abaxial da folha de estágio II. 15. Epiderme adaxial da folha de estágio II. Abreviações: Dp - depressão da concavidade; El - elevação formando uma região côncava na face adaxial; NC - nervura central; NL - nervura lateral.

Escalas em micrômetros.

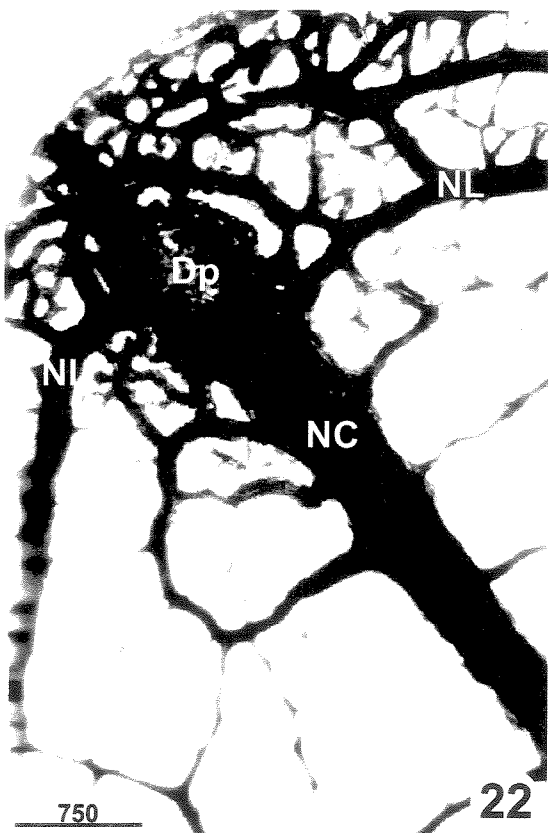
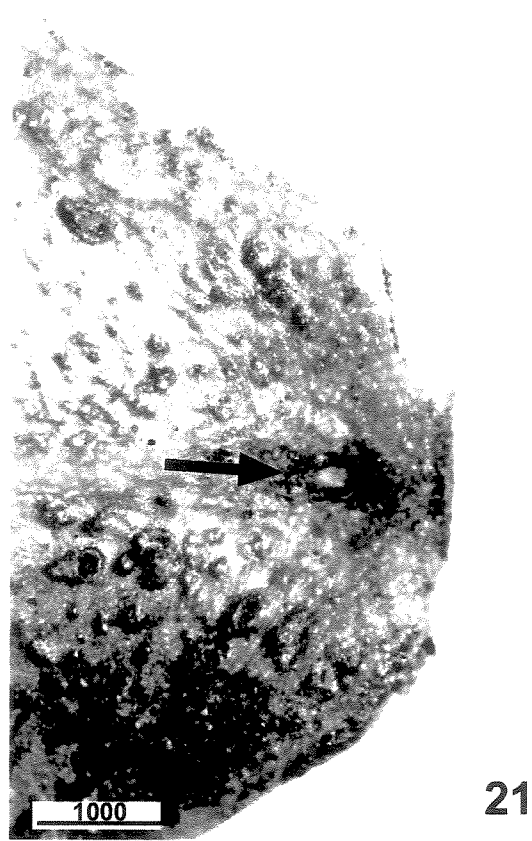
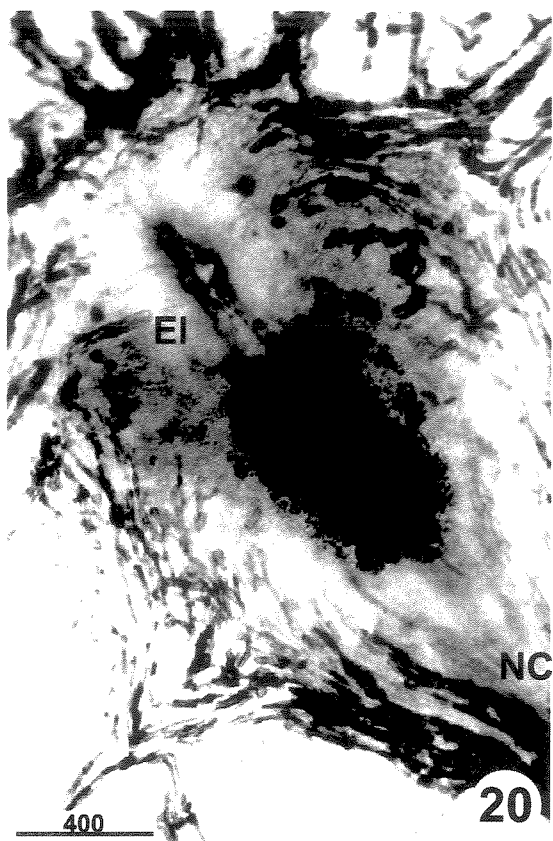


Figuras 16 a 19. Ápice da lâmina foliar de *Lafoensia vandelliana* diafanizado e corado com safranina e azul de astra. 16. Epiderme abaxial da folha de estágio III. 17. Epiderme adaxial da folha de estágio III. 18. Epiderme abaxial da folha de estágio IV. 19. Epiderme adaxial da folha de estágio IV. Abreviações: Dp - depressão da concavidade; El - elevação formando uma região côncava na face adaxial; NC - nervura central; NL - nervura lateral. Escalas em micrômetros.



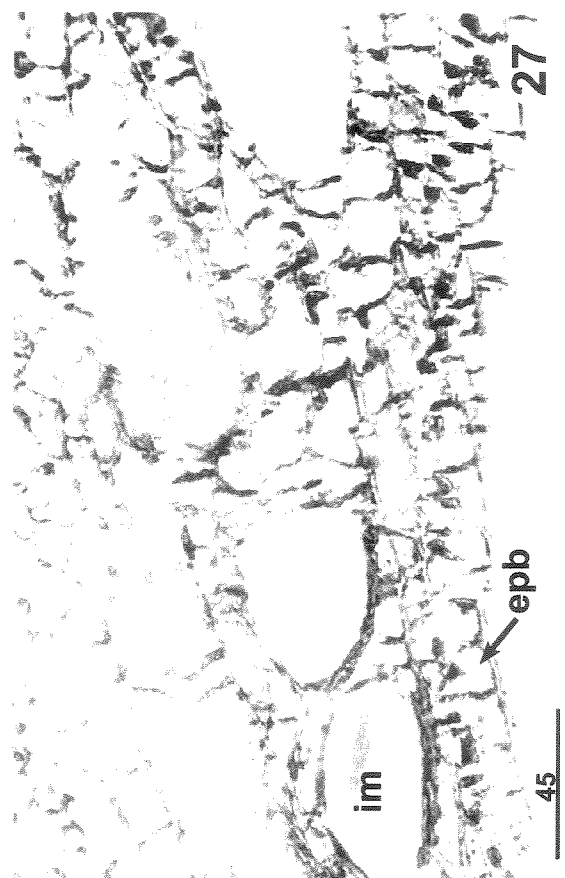
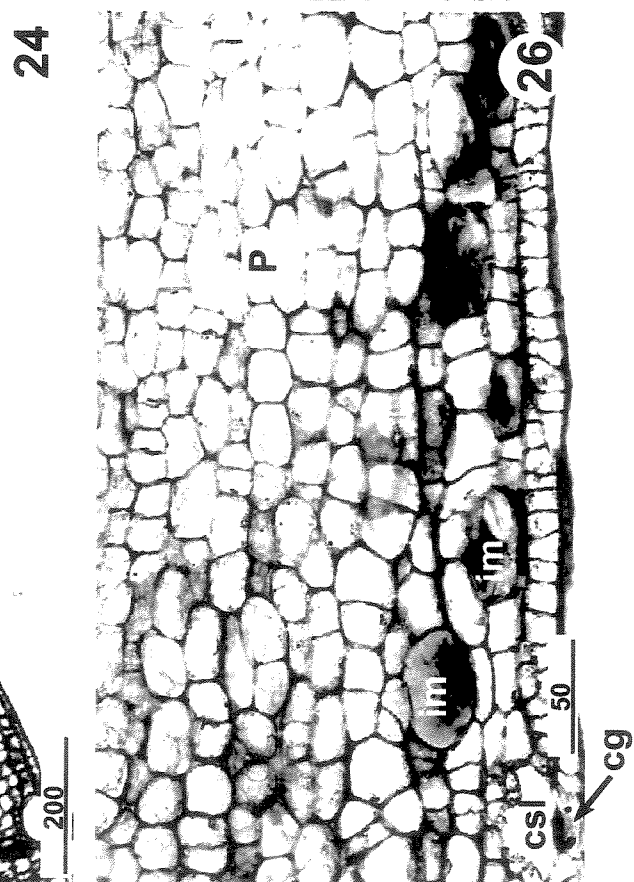
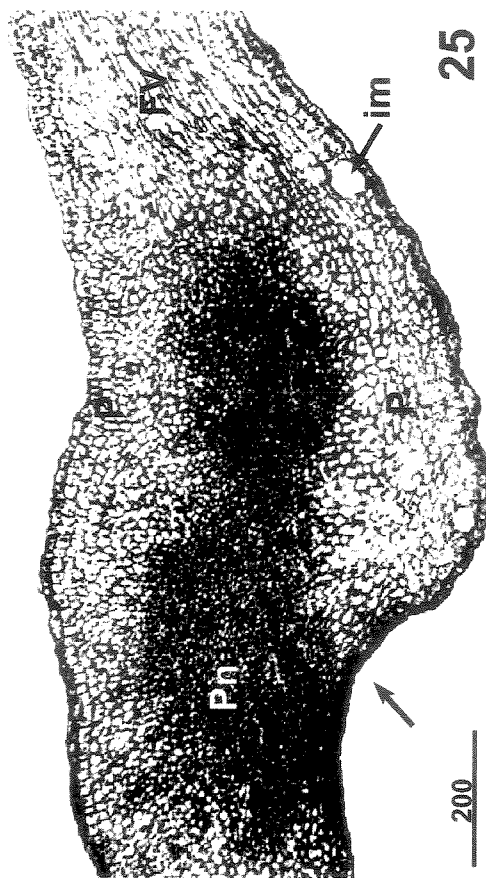
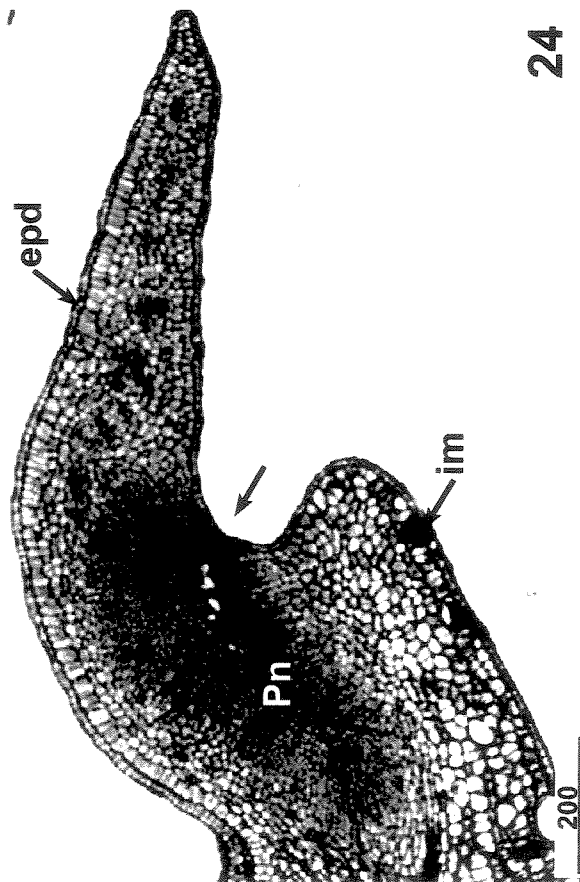
Figuras 20 a 23. Ápice da lâmina foliar de *Lafoensia vandelliana* diafanizado e corado com safranina e azul de astra e em microscópio esterioscópico. 20. Epiderme adaxial da folha de estágio V. 21. Epiderme abaxial da folha de estágio VI, em microscópio esterioscópico. 22. Epiderme abaxial da folha de estágio VI. 23. Detalhe dos esclereídes na concavidade da glândula da folha de estágio VI. Abreviações: Dp - depressão da concavidade; ec - esclereídes; EI - elevação formando uma região côncava na face adaxial; NC - nervura central; NL, nervura lateral.

Escalas em micrômetros.



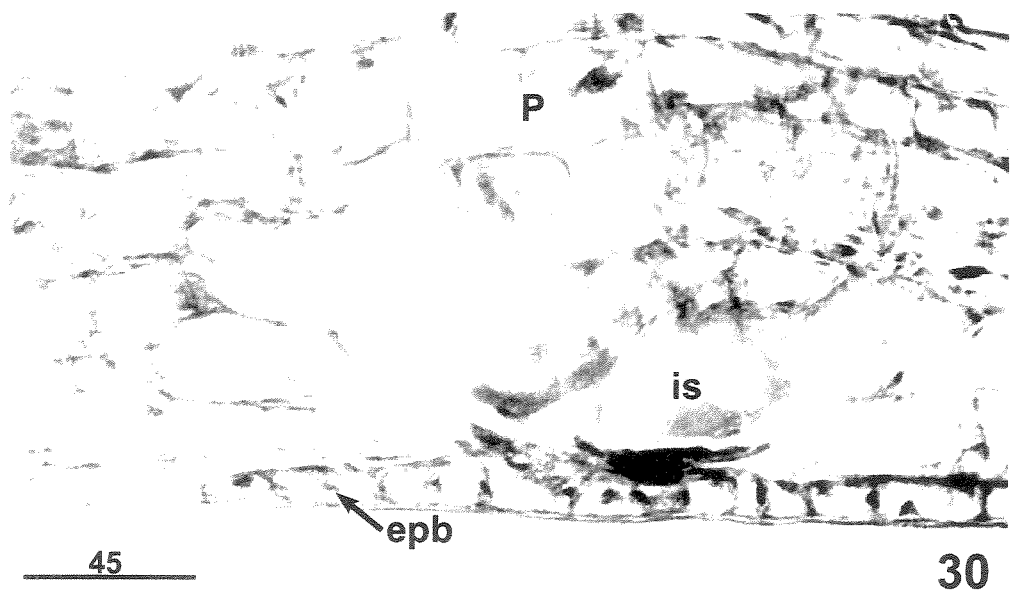
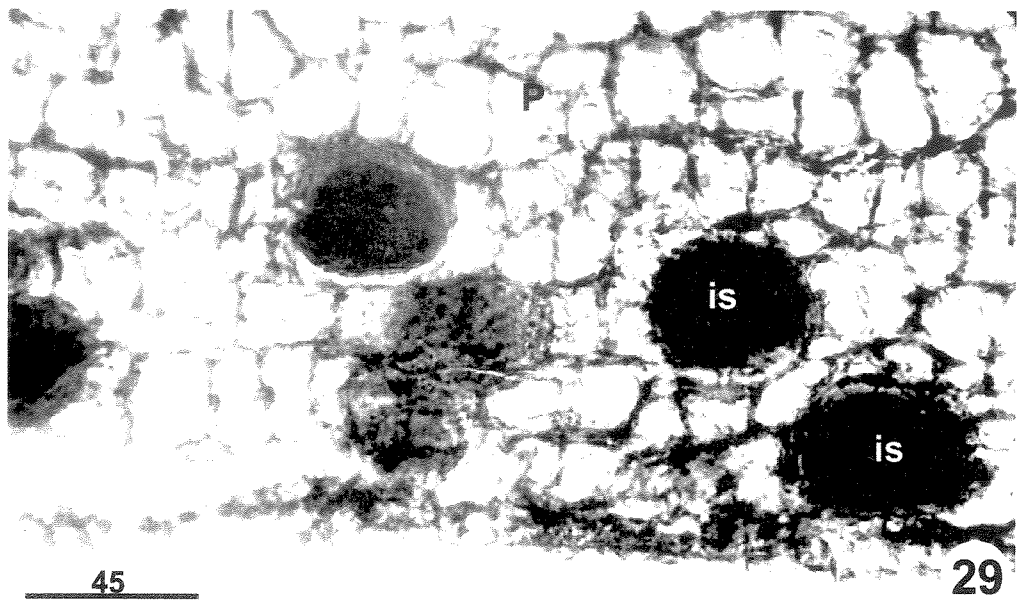
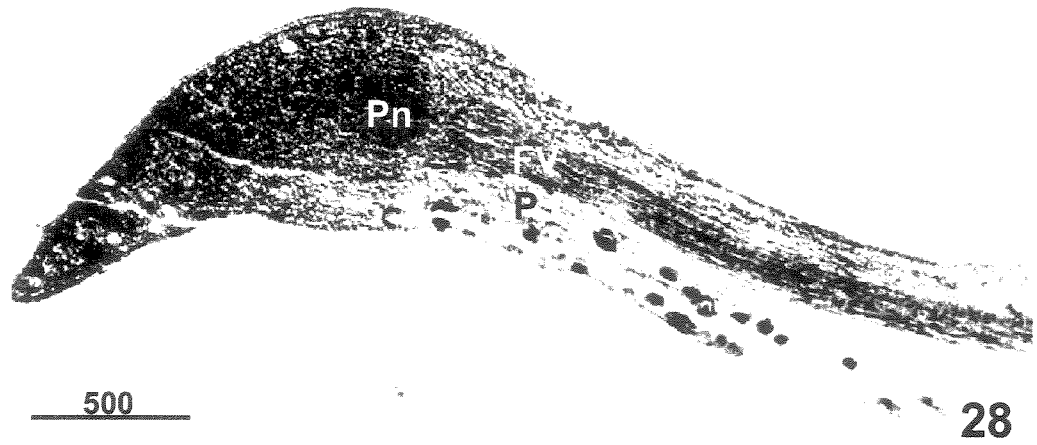
Figuras 24 a 27. Cortes longitudinais seriados dos nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* em folhas do estágio I de desenvolvimento. 24. Corte submetido ao PAS. 25, 27. Cortes submetidos ao teste de lipídio. 26. Corte corado com o vermelho de rutênio. Abreviações: cg - célula guarda do estômato; epd - epiderme adaxial; FV - feixe vascular da nervura mediana; im - idioblasto mucilaginoso; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na face abaxial da glândula.

Escalas em micrômetros.

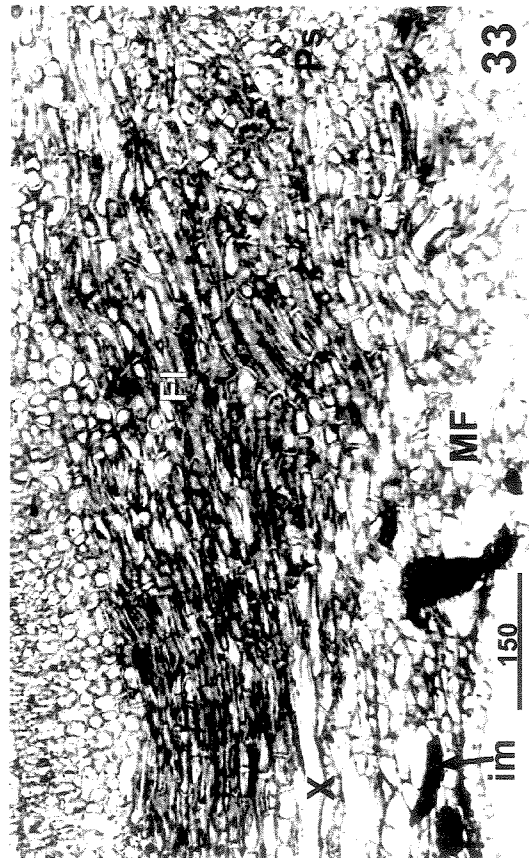
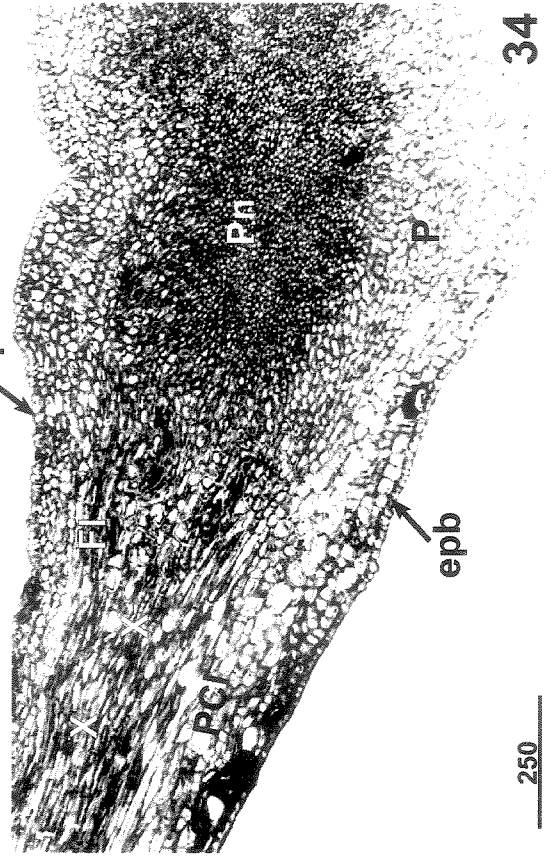
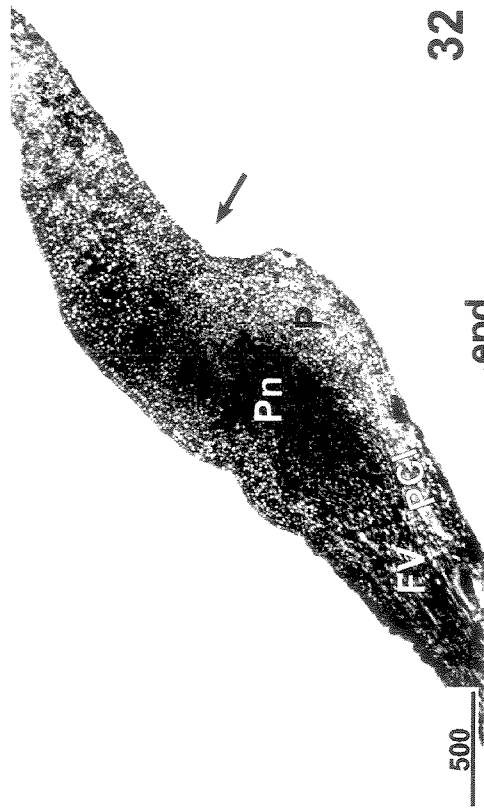


Figuras 28 a 30. Cortes longitudinais seriados dos nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* em folhas do estágio I de desenvolvimento. 28. Corte submetido ao teste de compostos fenólicos. 29. Detalhe da face abaxial da foto anterior. 30. Corte submetido ao controle para verificação de compostos fenólicos, em detalhe da face abaxial. Abreviações: epb - epiderme abaxial; FV - feixe vascular; is - idioblasto secretor de compostos fenólicos; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero.

Escala em micrômetros.

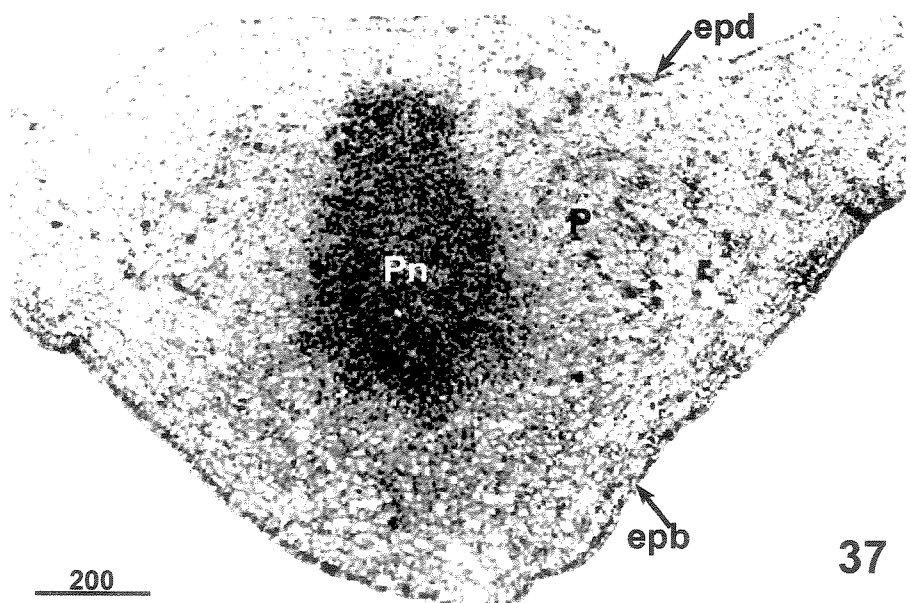
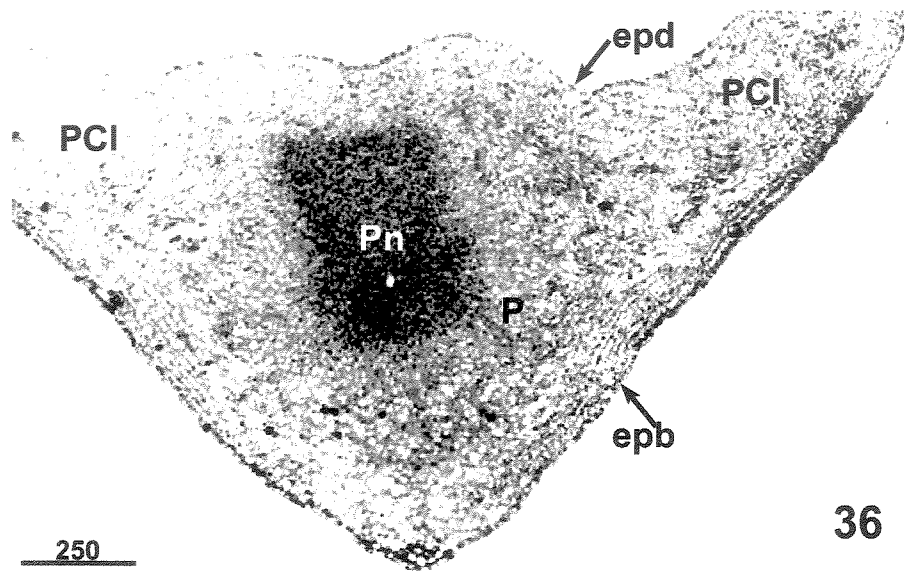
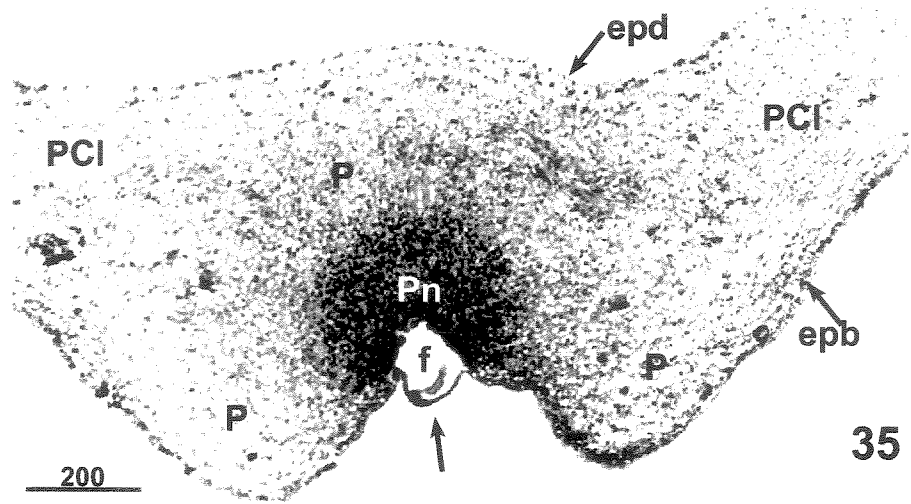


Figuras 31 a 34. Cortes longitudinais seriados dos nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* em folhas do estágio II de desenvolvimento corados com safranina e azul de astra. 31. Corte na periferia do nectário. 32. Corte mediano da glândula. 33. Detalhe da vascularização da foto 31. 34. Detalhe da vascularização e região secretora da glândula. Abreviações: epb - epiderme abaxial; epd -epiderme adaxial; FI - floema; FV - feixe vascular da nervura central; im - idioblasto mucilaginoso; P - parênquima; PCI - parênquima clorofiliano; Pn - parênquima nectarífero; X - xilema. Seta, região da depressão na face abaxial da glândula. Escalas em micrômetros.



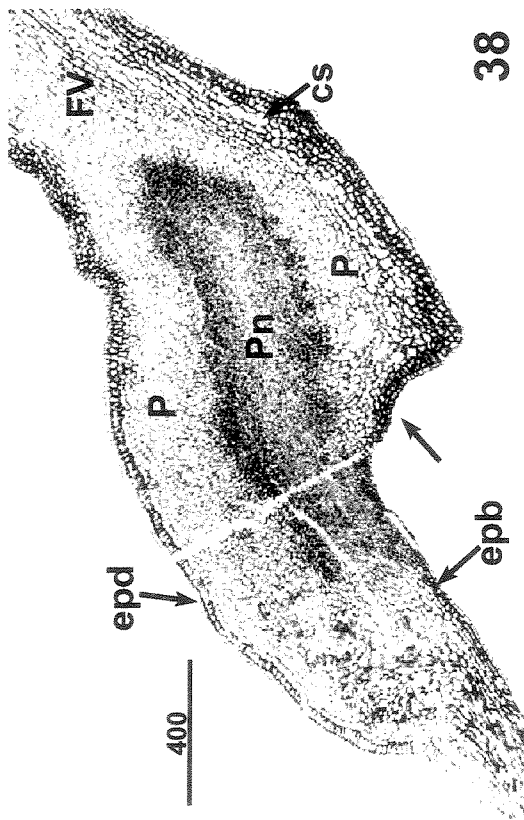
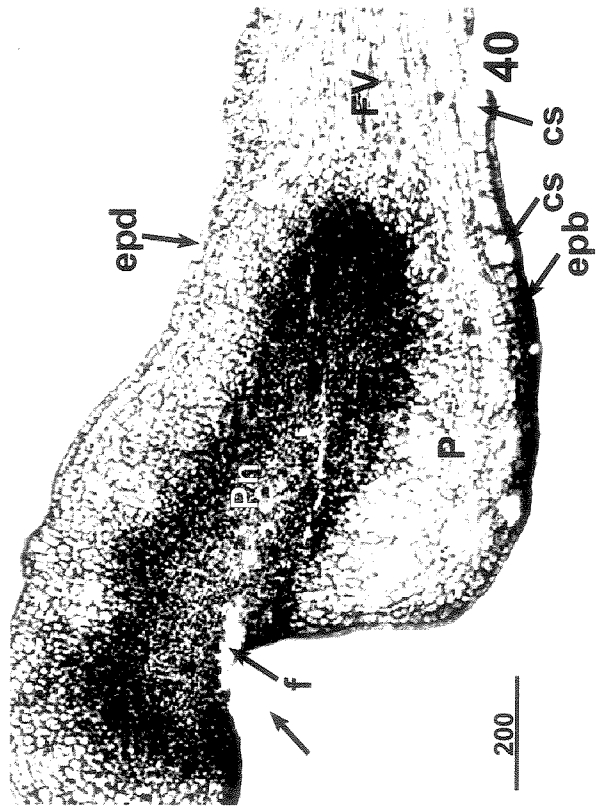
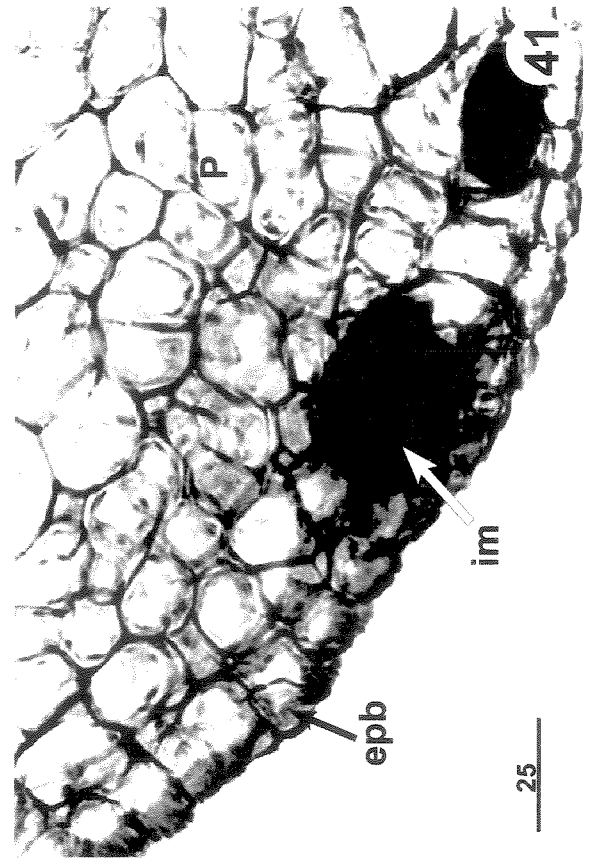
Figuras 35 a 37. Cortes transversais seriados dos nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* em folhas do estágio II de desenvolvimento corados com safranina e azul de astra. 35. Corte na região da concavidade na face abaxial do nectário. 36, 37. Cortes em seqüência do 35. Abreviações: epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial; f - fenda na face abaxial; P - parênquima; PCI - parênquima clorofiliano; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na face abaxial da glândula.

Escalas em micrômetros.

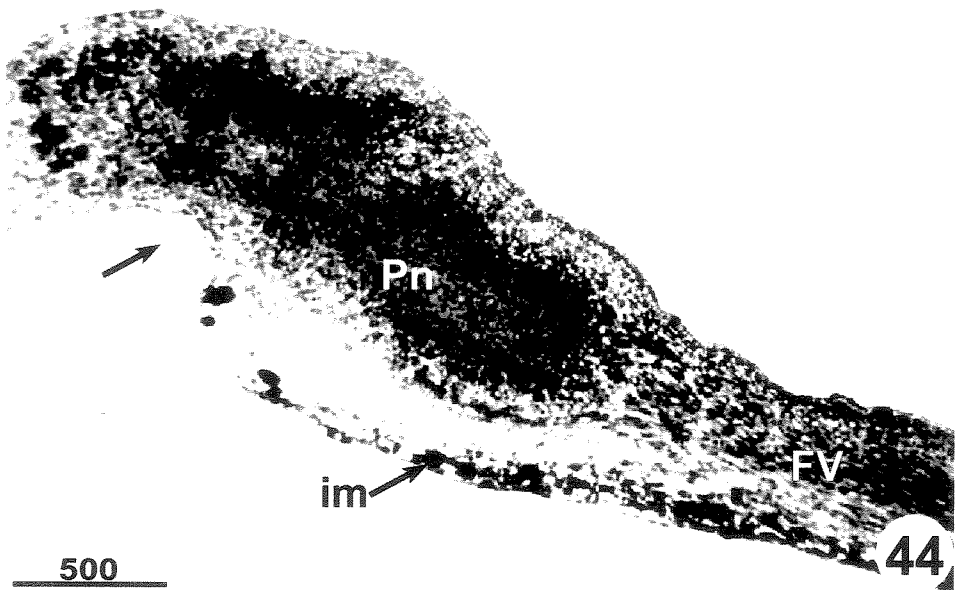
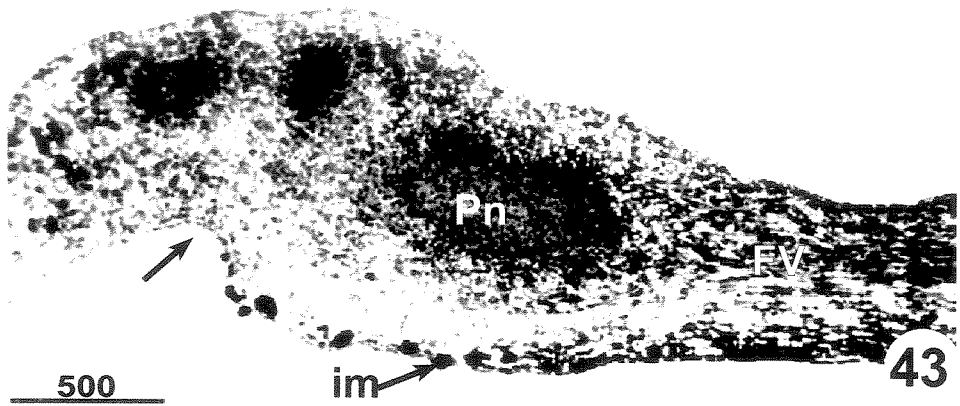
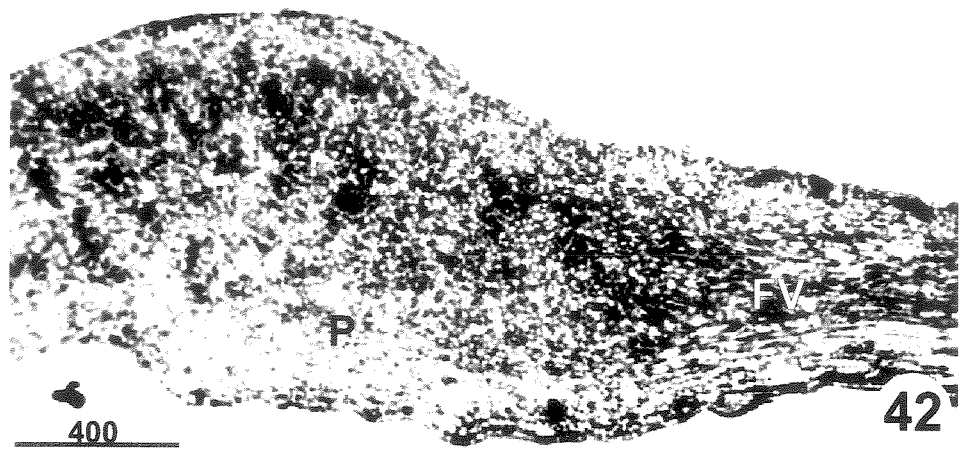


Figuras 38 a 41. Cortes longitudinais seriados do nectários extraflorais de *Lafoensia vandelliana* em folhas do estágio II de desenvolvimento. 38. Corte submetido ao teste de compostos fenólicos. 39, 41. Cortes submetidos ao PAS. 40. corte submetido ao teste para evidencição de lipídios. Abreviações: epb - epiderme abaxial; epd, epiderme adaxial; f - fenda no parênquima nectarífero; FV - feixe vascular da nervura central; im - idioblasto mucilaginoso; P - parênquima; PCI - parênquima clorofiliano; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na epiderme abaxial do nectário.

Escalas em micrômetros.

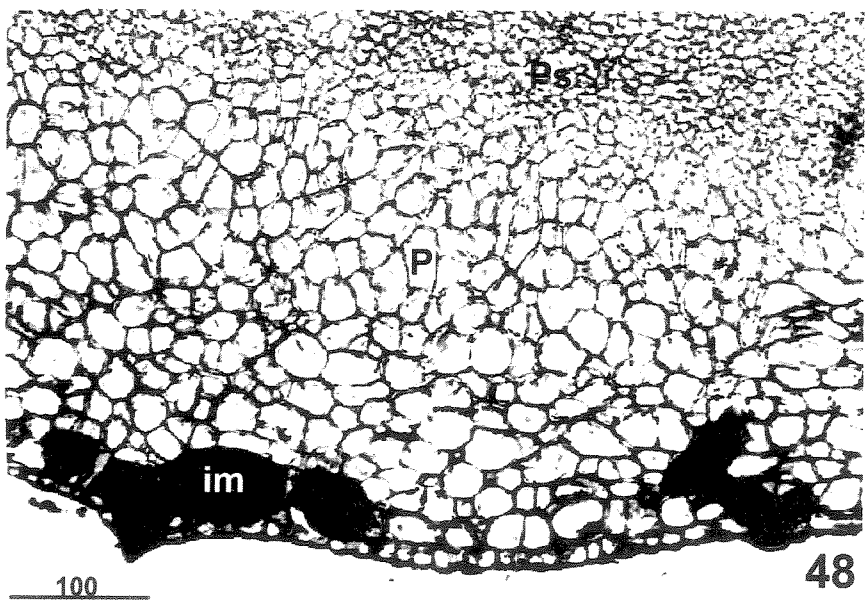
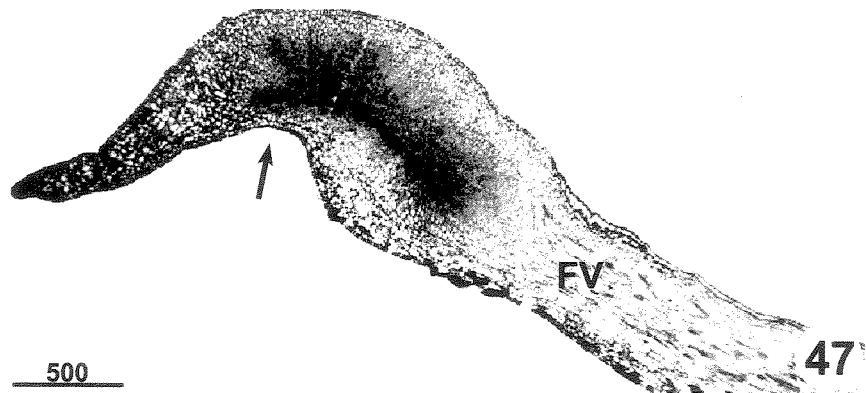
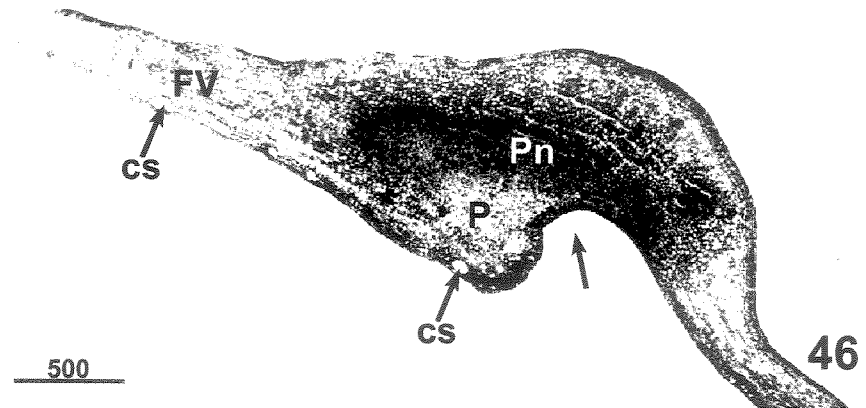
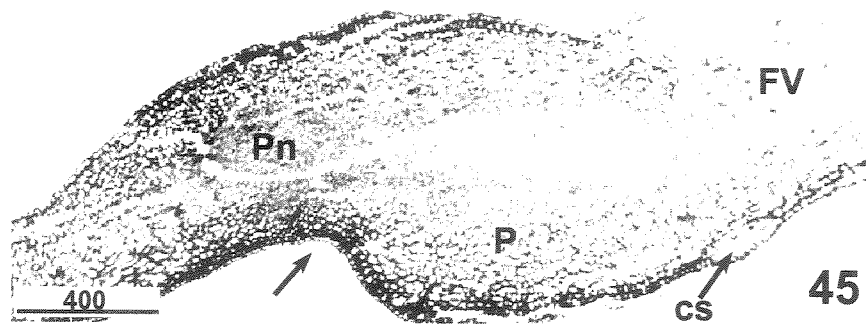


Figuras 42 a 44. Cortes longitudinais seriados em seqüência da periferia para a porção mediana do nectário extrafloral de ***Lafoensia vandelliana***, em folhas do estágio III de desenvolvimento, corados com safranina e azul de astra. Abreviações: FV - feixe vascular da nervura central; im – idioblasto mucilaginoso; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da concavidade na face abaxial do nectário. Escalas em micrômetros.

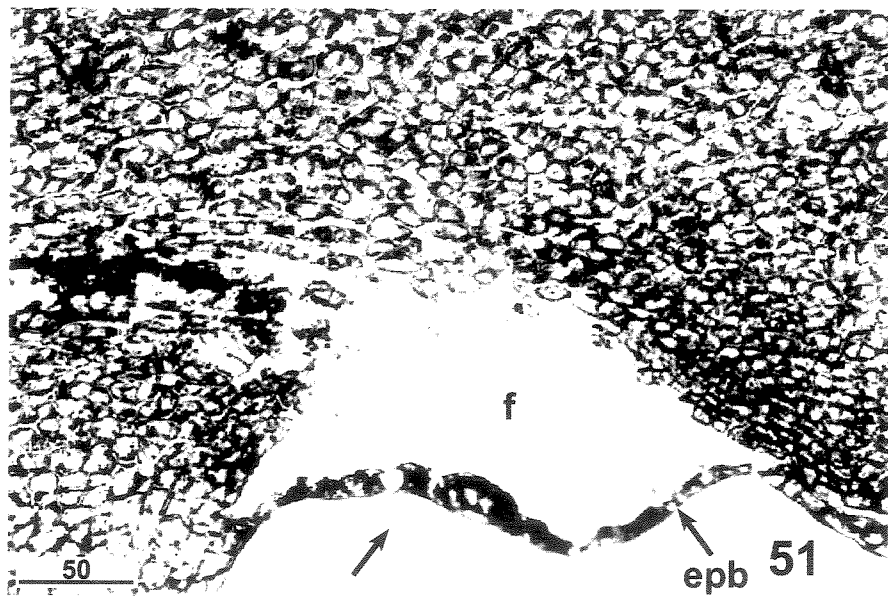
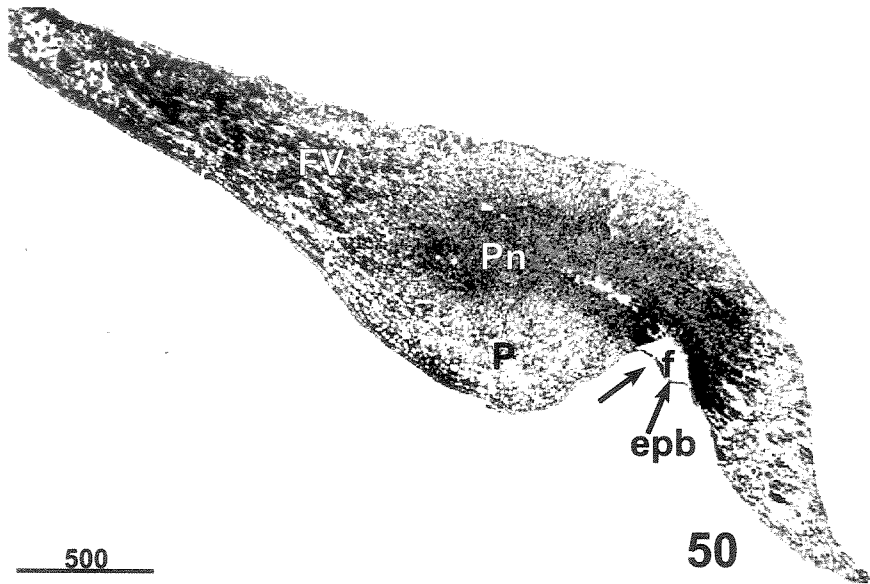
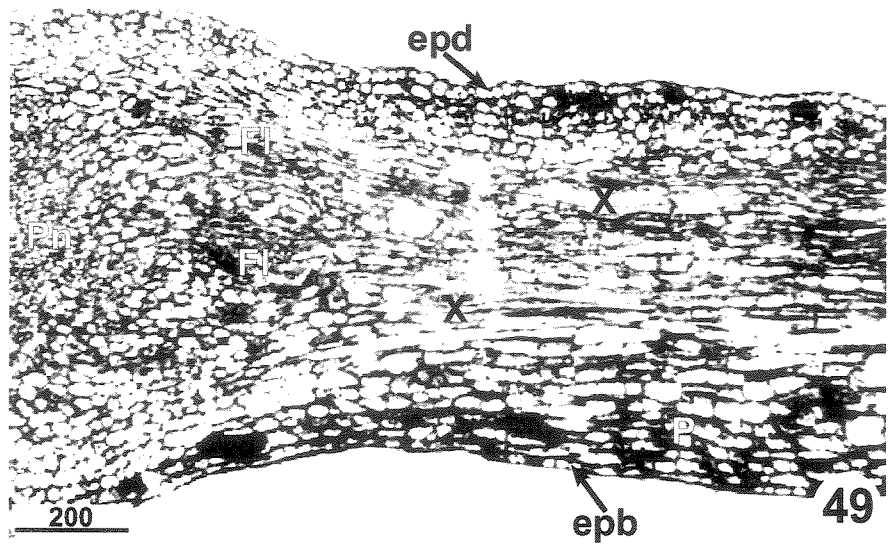


Figuras 45 a 48. Cortes longitudinais seriados do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*, em folhas do estágio III de desenvolvimento. 45. Corte submetido ao teste de compostos fenólicos. 46. Corte submetido ao teste para evidencição de lipídios. 47, 48. Cortes submetidos ao PAS. Abreviações: FV - feixe vascular; im - idioblasto mucilaginoso; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da concavidade na face abaxial do nectário.

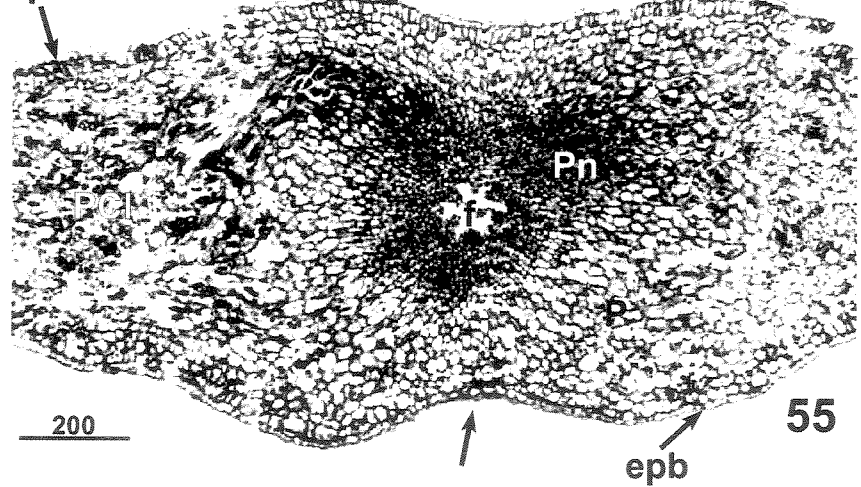
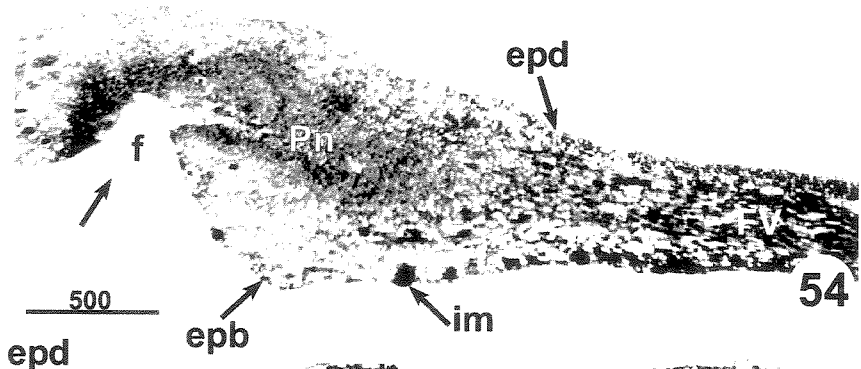
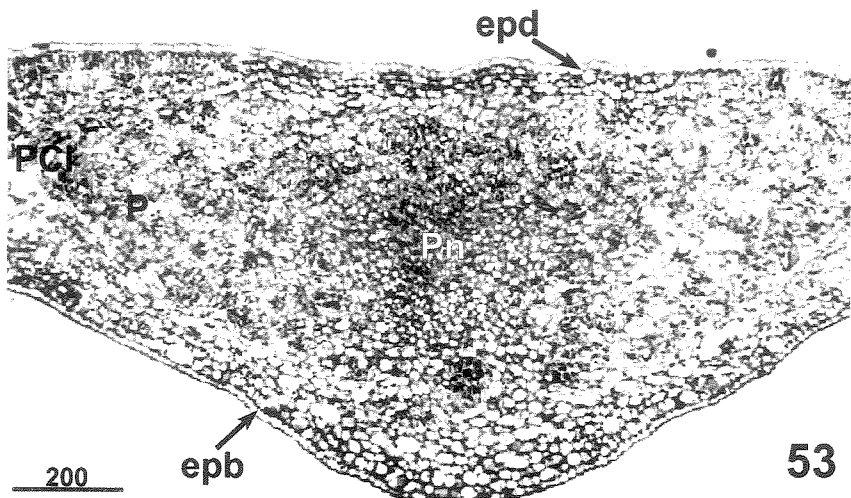
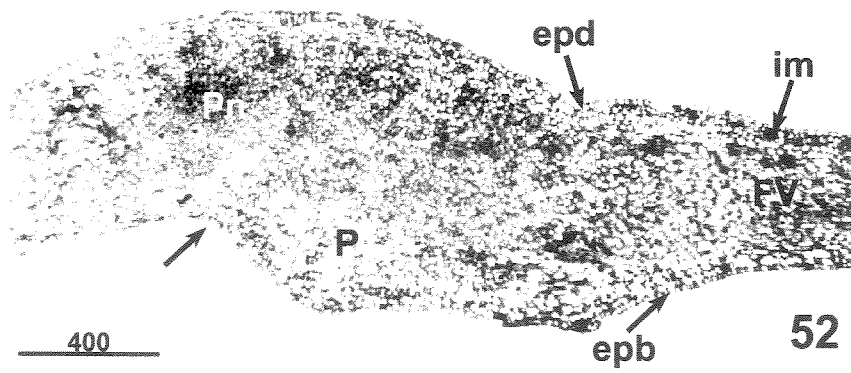
Escalas em micrômetros.



Figuras 49 a 51. Cortes longitudinais seriados do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana* em folhas do estágio IV de desenvolvimento, corados com safranina e azul de astra. 49. Detalhe da vascularização e do parênquima secretor subepidérmico. 50. Vista geral do nectário na porção mediana. 51. Detalhe da fenda na região subepidérmica da face abaxial do nectário. Abreviações: epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial; f - fenda no parênquima nectarífero; FI - floema; FV - feixe vascular da nervura mediana; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero; X - xilema. Seta, região da depressão na epiderme abaxial do nectário. Escalas em micrômetros.

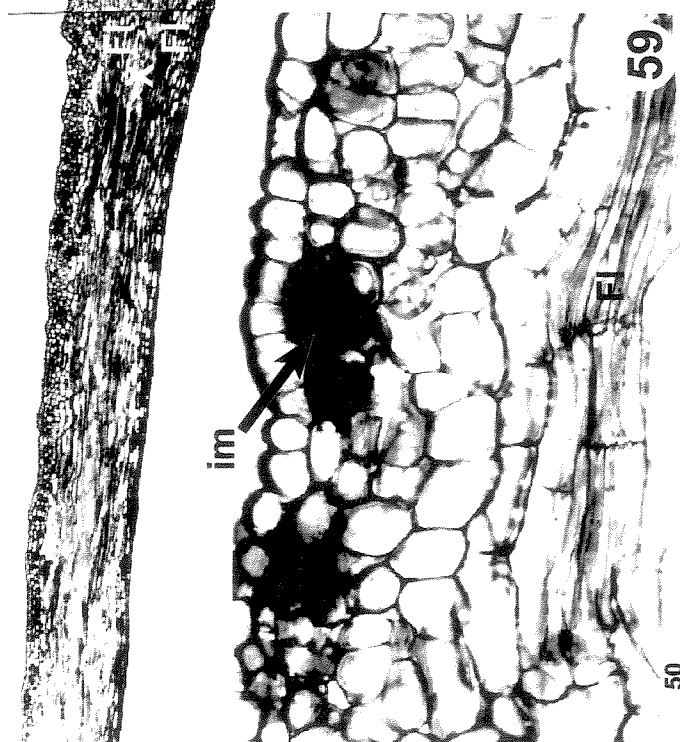
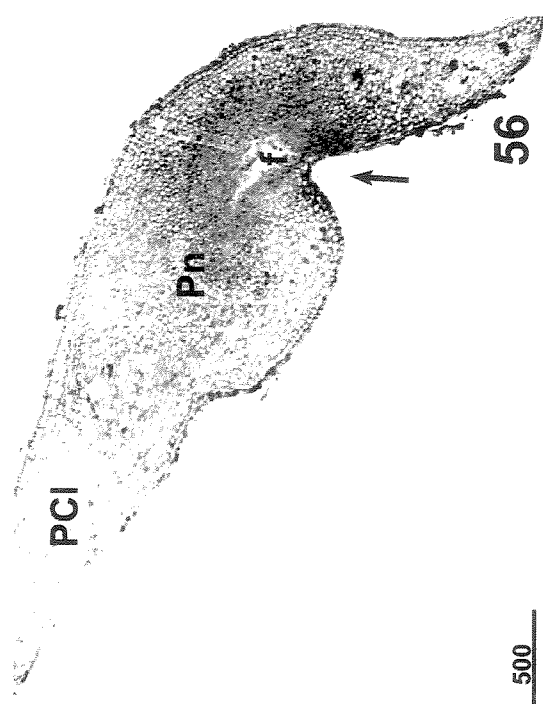
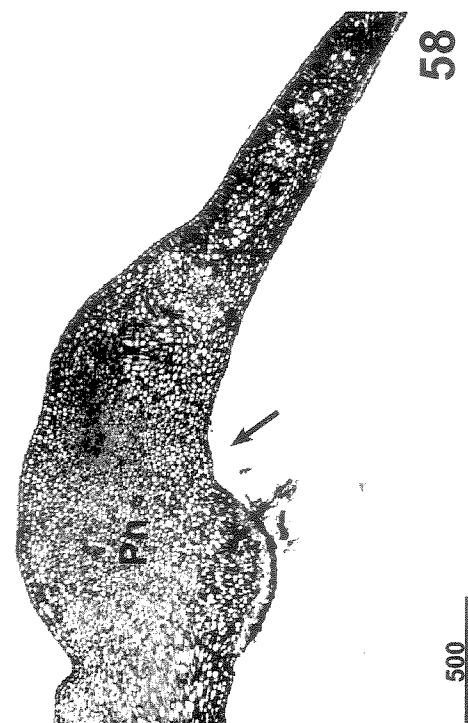
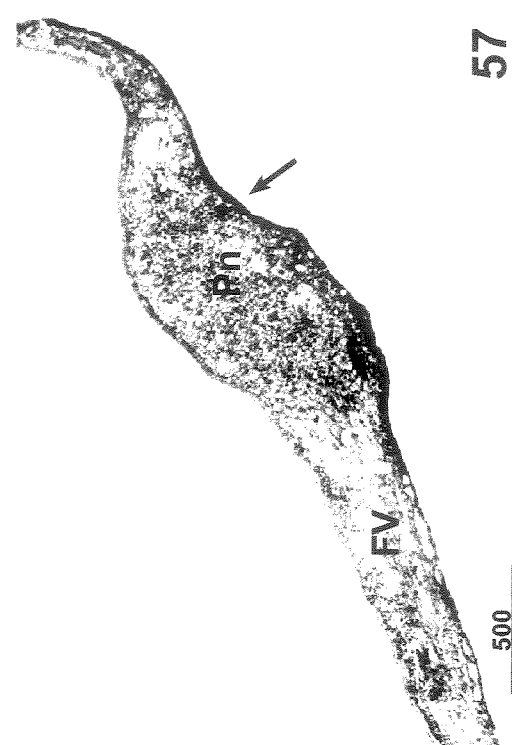


Figuras 52 a 55. Cortes do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*, em folhas do estágio IV de desenvolvimento, corados com safranina e azul de astra. 52, 54. Cortes longitudinais. 53, 55. Cortes transversais. Abreviações: epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial; f - fenda no parênquima nectarífero; FV - feixe vascular da nervura central; im – idioblasto mucilaginoso; P - parênquima; PCI - parênquima clorofiliano; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na epiderme abaxial do nectário. Escalas em micrômetros.



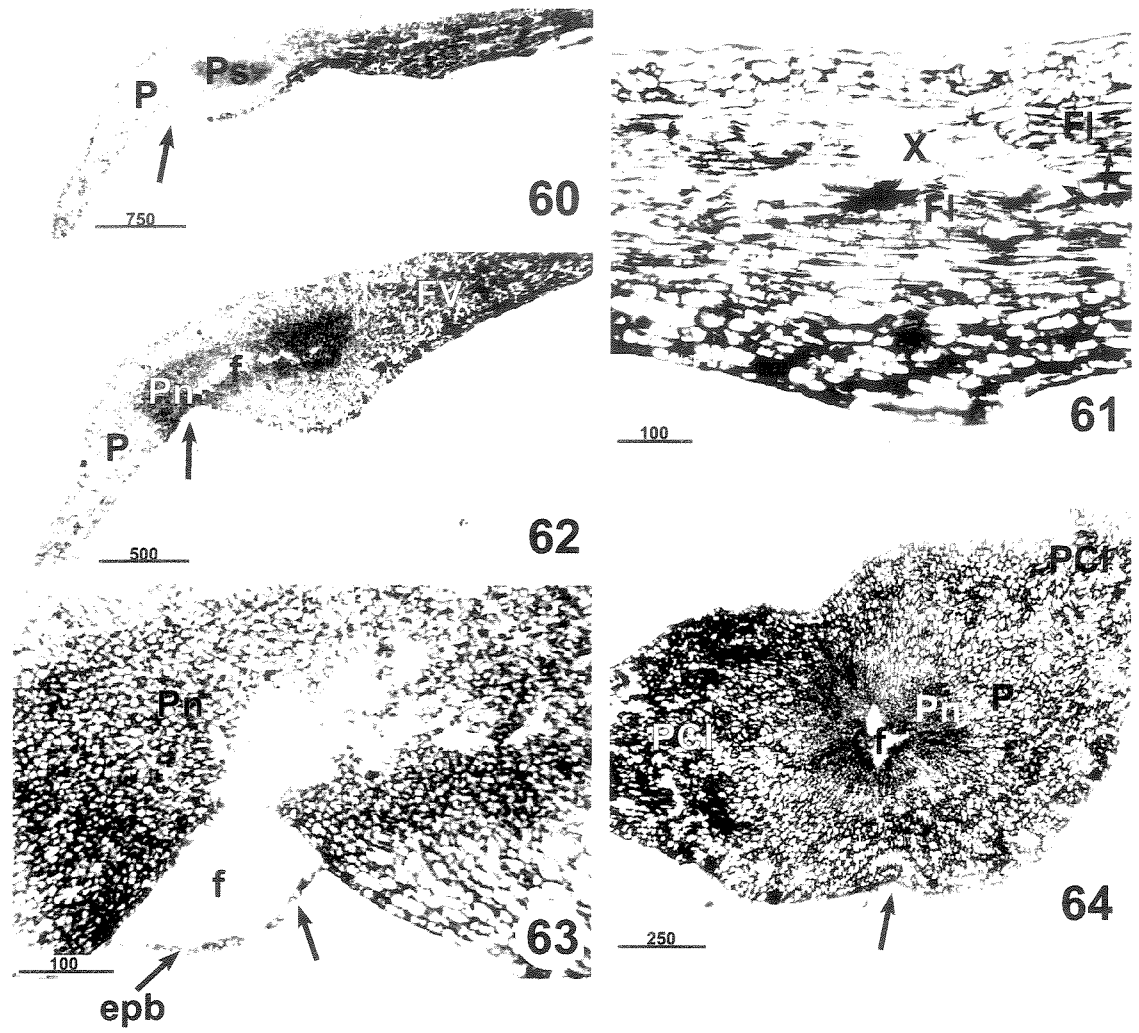
Figuras 56 a 59. Cortes longitudinais seriados do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*, em folhas do estágio IV de desenvolvimento. 56. Corte submetido ao teste para evidenciação de lipídios. 57. Corte submetido ao teste de compostos fenólicos. 58, 59. Cortes submetidos ao PAS. Abreviações: f - fenda; FI - floema; FV - feixe vascular da nervura central; im - idioblasto mucilaginoso; PCI - parênquima clorofiliano; Pn - parênquima nectarífero; X - xilema. Seta, região da depressão na face abaxial do nectário.

Escalas em micrômetros.

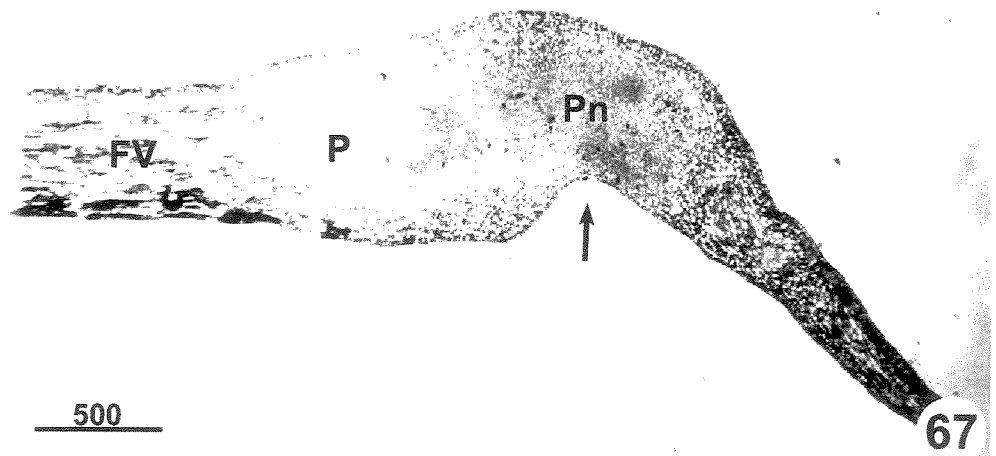
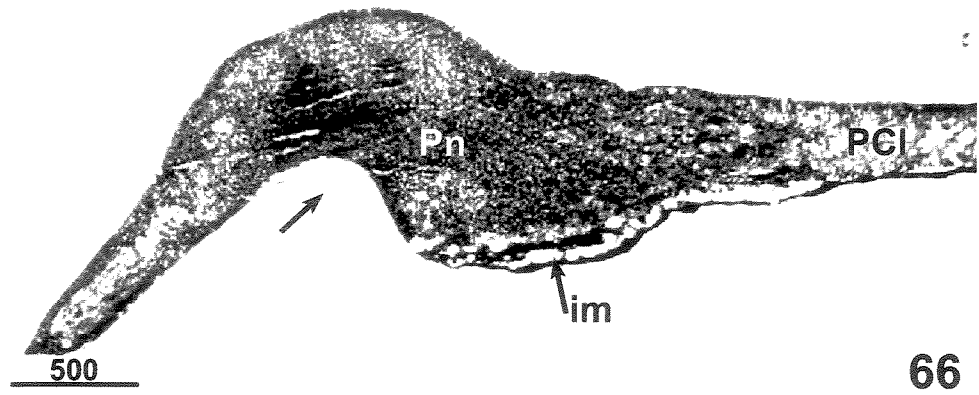


Figuras 60 a 64. Cortes seriados do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana* em folhas do estágio V de desenvolvimento, corados com safranina e azul de astra. 60 a 63. Cortes longitudinais. 64. Corte transversal. Abreviações: epb - epiderme abaxial; f - fenda no parênquima nectarífero; FI - floema; FV - feixe vascular da nervura mediana; P - parênquima; PCI - parênquima clorofiliano; Pn - parênquima nectarífero; X - xilema. Seta, região da depressão na epiderme abaxial do nectário.

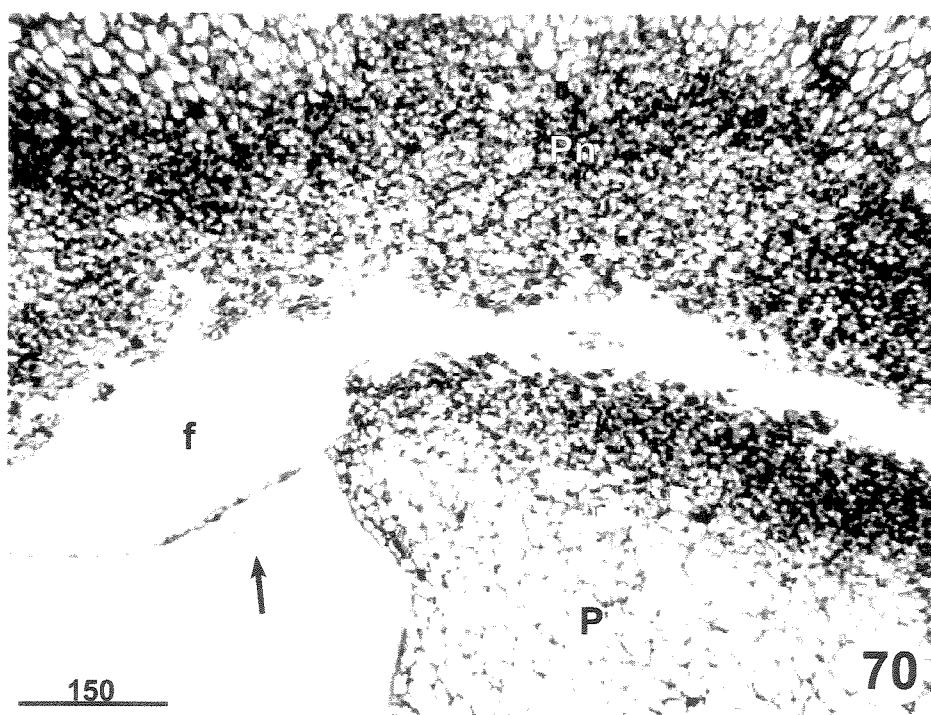
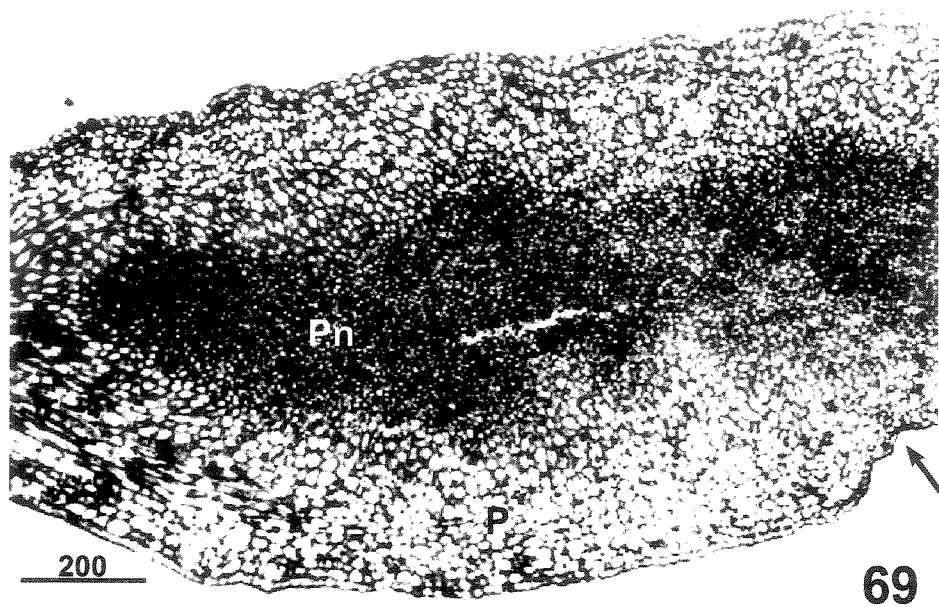
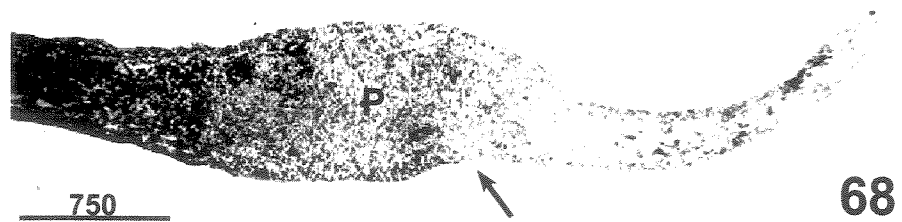
Escalas em micrômetros.



Figuras 65 a 67. Cortes longitudinais do nectário extrafloral de ***Lafoensia vandelliana*** em folhas do estágio V de desenvolvimento. 65. corte submetido ao teste para compostos fenólicos. 66. Corte submetido ao teste para lipídios. 67. Corte submetido ao PAS. Abreviações: FV - feixe vascular da nervura central; im – idioblasto mucilaginoso; P - parênquima; PCI - parênquima clorofiliano; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na epiderme abaxial do nectário. Escalas em micrômetros.



Figuras 68 a 70. Cortes longitudinais do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*, em folhas do estágio VI de desenvolvimento, corados com safranina e azul de astra. 68. Região periférica do nectário. 69. Região mediana da glândula detalhando o tecido secretor subepidérmico. 70. Detalhe da região da fenda do corte 69. Abreviações: f - fenda no parênquima nectarífero; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na epiderme abaxial do nectário. Escalas em micrômetros.



Figuras 71 a 74. Cortes longitudinais do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*, em folhas do estágio VI de desenvolvimento. 71. Corte submetido ao teste de compostos fenólicos. 72, 74. Cortes submetidos ao PAS. 73. Corte submetido ao teste para lipídios. Abreviações: f - fenda no parênquima nectarífero; FV - feixe vascular da nervura central; P - parênquima; Pn - parênquima nectarífero. Seta, região da depressão na epiderme abaxial do nectário. Escalas em micrômetros.

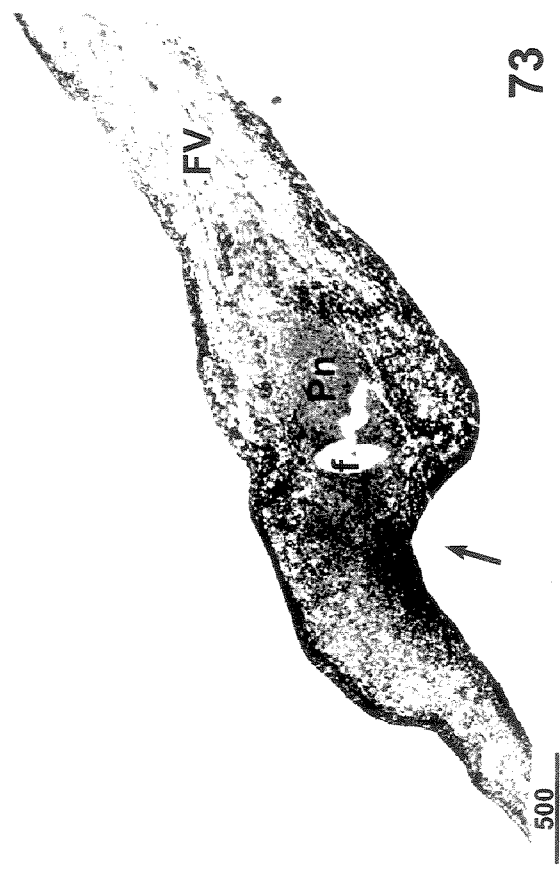
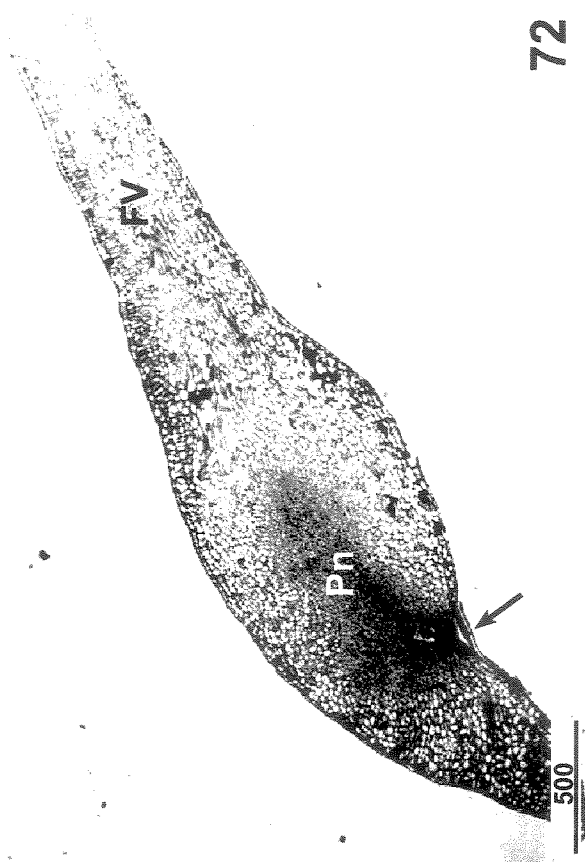


Figura 75. Vista superficial em microscópio eletrônico de varredura da face abaxial da folha do estádio III de desenvolvimento mostrando a secreção do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*.
Escala em micrômetros.

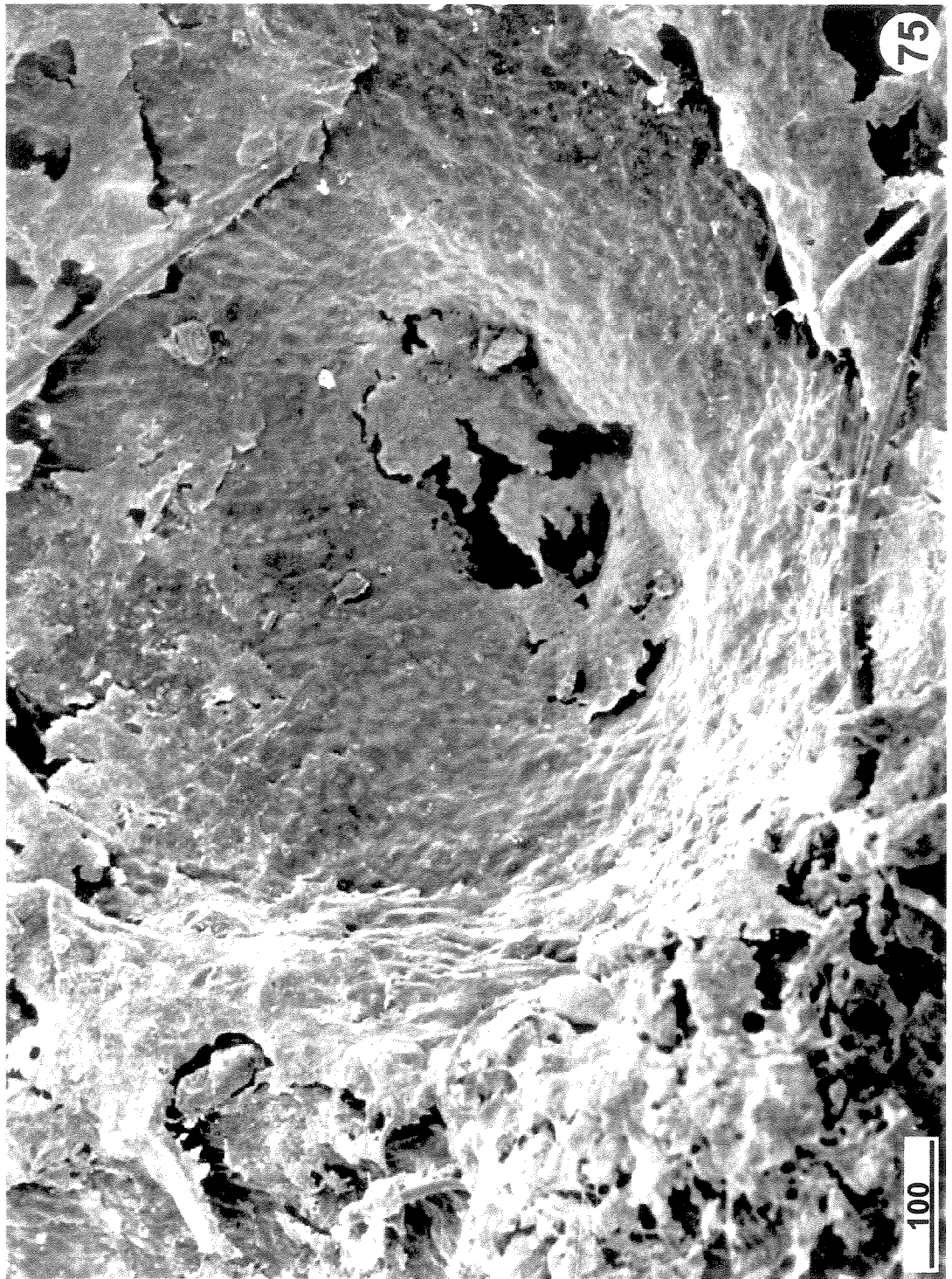


Figura 76 a 77. Vista superficial do nectário extrafloral de *Lafoensia vandelliana*, em microscópio eletrônico de varredura. 77. Face abaxial da folha do estágio IV de desenvolvimento. 78. Detalhe da epiderme na região central da concavidade do nectário da folha no estágio IV de desenvolvimento. Escalas em micrômetros.

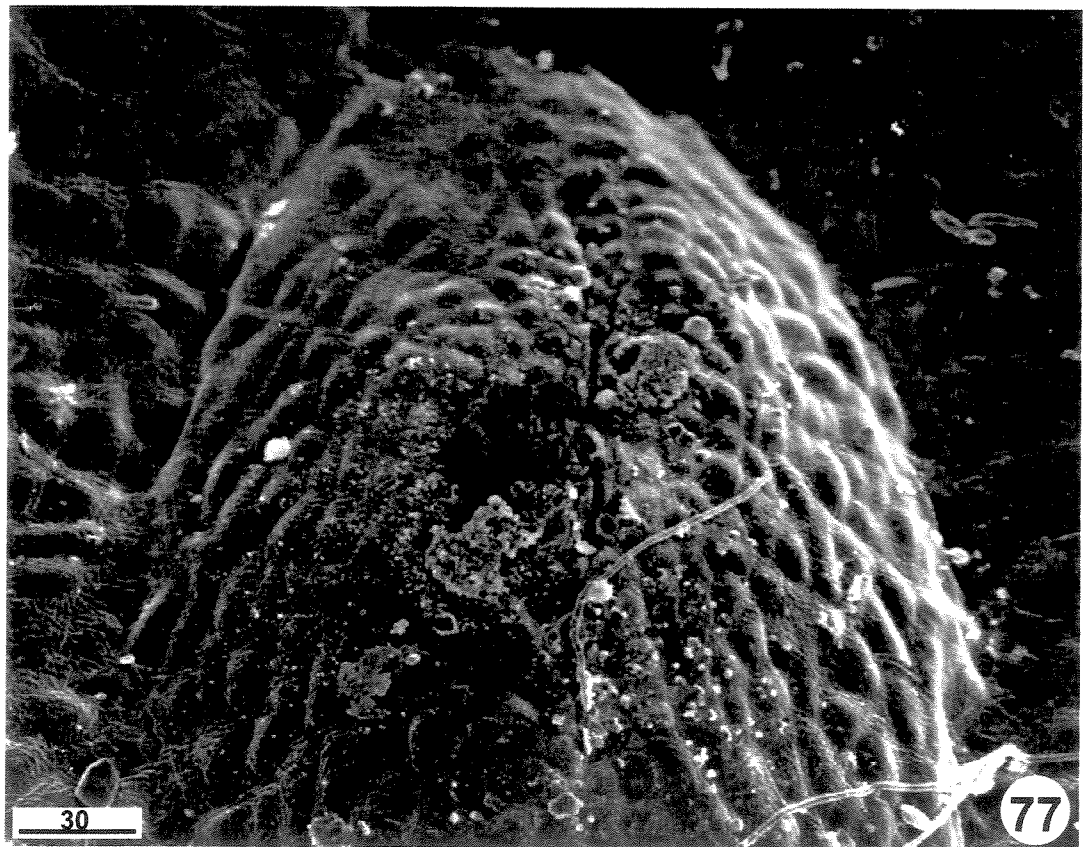
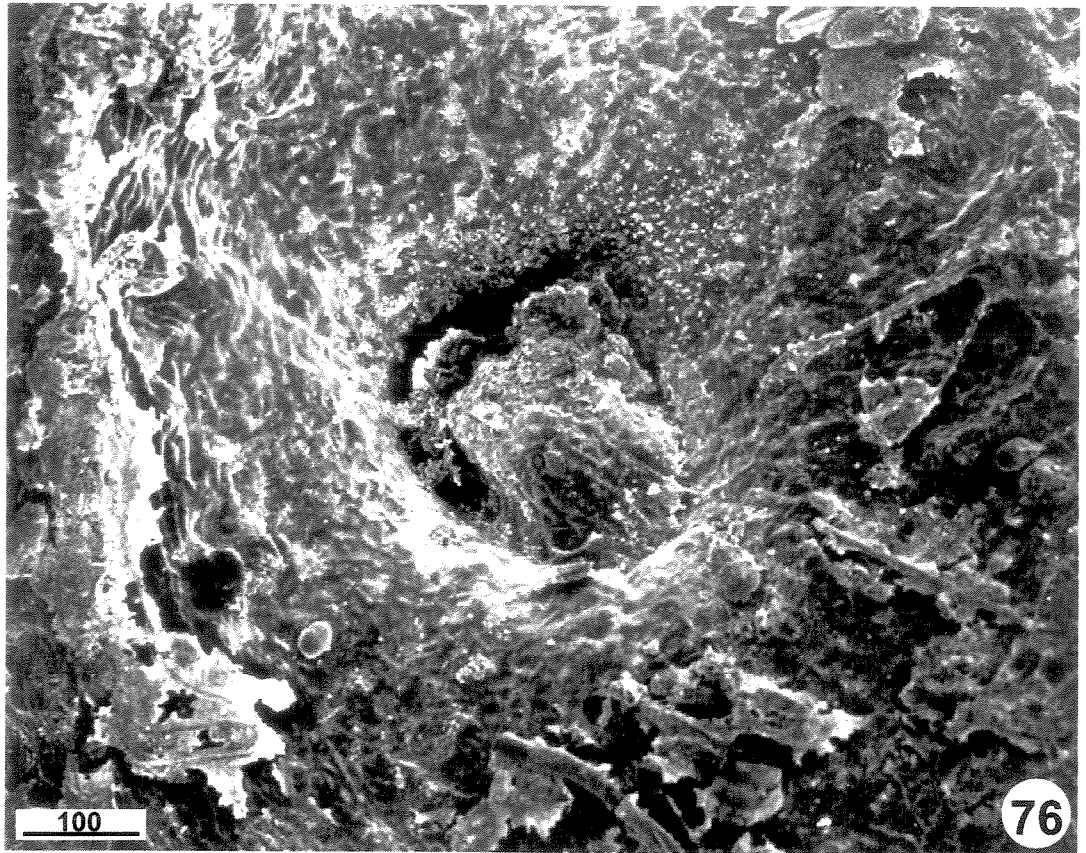
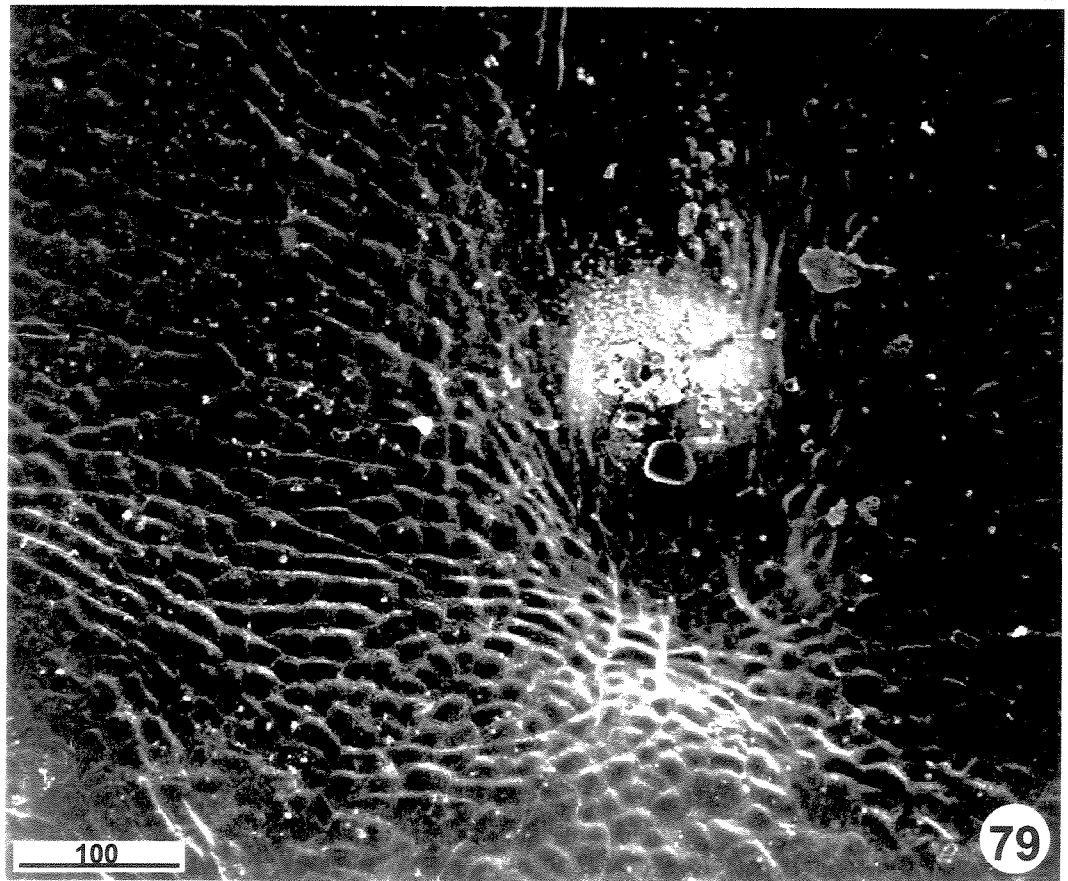
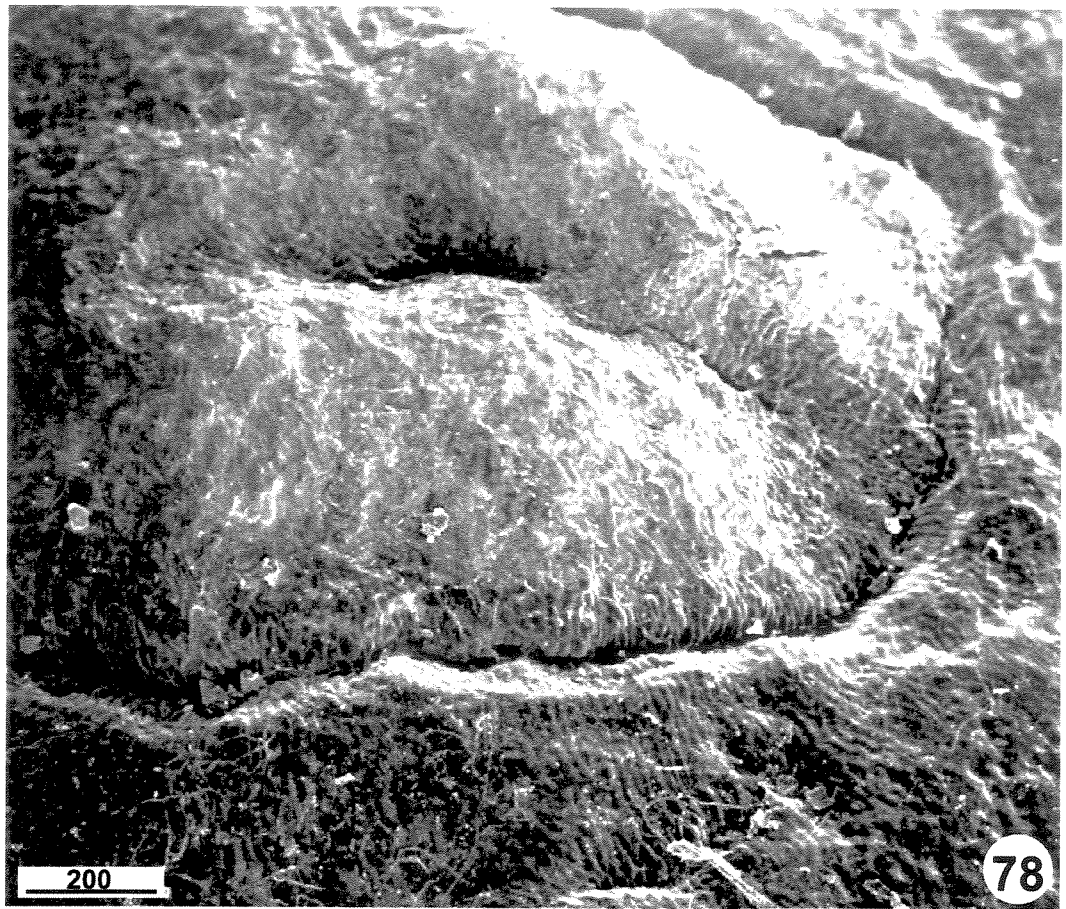


Figura 78 a 79. Vista superficial do nectário extrafloral de ***Lafoensia vandelliana***, em microscópio eletrônico de varredura. 75. Face adaxial da folha do estágio VI de desenvolvimento. 76. Face abaxial da folha do estágio V de desenvolvimento. Escalas em micrômetros.



CAPÍTULO 3

ANATOMIA DA GLÂNDULA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL.

INTRODUÇÃO

Todas espécies de *Lafoensia* apresentam no ápice de suas folhas uma glândula que é bem desenvolvida na maioria das espécies, sendo pouco desenvolvida em *L. numularifolia* e inconspícua e pouco evidente em *L. acuminata* (KOEHNE, 1877; LOURTEIG, 1986). Estas estruturas foram referidas como glândulas por alguns autores (SAINT-HILAIRE 1833, BENTHAM & HOOKER, 1867; KOEHNE 1877), sem contudo caracterizá-las. Considerando as plantas neotropicais, a presença dessas estruturas na folha possibilita a identificação segura do gênero a partir da análise apenas de ramos vegetativos (KOEHNE, 1877; LOURTEIG, 1986).

ROSS & SUESSENGUTH (1926) investigaram, pela primeira vez, as glândulas do ápice foliar das dez espécies de *Lafoensia*, identificando-as como hidatódios porque o suprimento vascular era constituído principalmente por xilema e a secreção da glândula de *L. pacari* não reagiu com a solução de Fehling. Assim, os autores concluíram que a glândula eliminava água, apesar da epiderme ser destituída de estômatos.

Hidatódios secretam água e sais minerais e são formados por uma epiderme com estômatos modificados, denominados poros aquíferos, e por um parênquima secretor subepidérmico constituído por células pequenas, de paredes celulósicas delgadas, citoplasma denso e núcleo relativamente grande. Este tecido é denominado epitema e nele é comum a ocorrência de espaços intercelulares conspícuos. O epitema é vascularizado por

terminações exclusivamente xilemáticas (FAHN, 1979, 1988, BELIN-DEPOUX, 1989).

Se for considerada esta definição, os hidatódios de *Lafoensia*, conforme caracterização de ROSS & SUESSENGUTH (1926), apresentam uma estrutura atípica, principalmente pela ausência de estômatos e por não serem vascularizados por terminações exclusivamente xilemáticas. Nas famílias Sonneratiaceae e Punicaceae, que recentemente foram incluídas na família Lythraceae (DALGREN & THORNE, 1984; THORNE, 1992; GRAHAM *et al.*, 1993 a, b; CONTI *et al.*, 1997; JUDD *et al.*, 1999), glândulas, semelhantes às de *Lafoensia*, estão presentes no ápice da folha. Para *Sonneratia caseolaris* (L.) Engl. tais estruturas foram descritas como hidatódios (RAO & CHAKRABORTI, 1982), mas a secreção não foi avaliada quimicamente e as ilustrações e caracterização anatômica são precárias. Já, a glândula foliar de *Punica granatum* foi caracterizada como nectário extrafloral por TURNER & LERSTEN (1983), em um estudo anatômico minucioso. Estes pesquisadores chamaram a atenção para a semelhança estrutural entre esses nectários e as glândulas observadas em espécies de *Lafoensia*, além de sugerir que os nectários extraflorais de *Punica granatum* poderiam ser interpretados como tendo sido derivados de hidatódios similares àqueles encontrados em *Lafoensia*.

Na literatura existem registros de estruturas secretoras anatomicamente semelhantes, sendo distinguidas, em alguns casos, pelo tipo de secreção que eliminam. Elaióforos, hidatódios e coléteres são estruturas que já foram confundidas com nectários extraflorais, e a distinção, nestes casos, foi possibilitada pela identificação do produto secretado: óleo, água e mucilagem, respectivamente (CURTIS & LERSTEN, 1974, 1978; FAHN, 1979; SCHMID, 1988; FIALA & MASCHWITZ, 1991).

Nectários são estruturas que secretam néctar, uma substância composta de monossacarídeos (os mais comuns são a glicose e a frutose) e dissacarídeos (o mais comum é a sacarose), podendo também conter outros compostos como aminoácidos, proteínas, mucilagem, ácidos orgânicos, íons minerais e alcalóides (FAHN, 1979; BAKER & BAKER, 1983; BENTLEY & ELIAS, 1983; ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993).

No CAPÍTULO 2 as glândulas da folha de *Lafoensia vandelliana* DC foram identificadas como nectários extraflorais porque são vascularizadas por xilema e por floema, no exsudato verificou-se a presença de açúcares e foram observadas formigas sobre as glândulas de folhas jovens.

Alguns registros de observações de campo relatam a visita de formigas às glândulas das folhas de espécies de *Lafoensia* (SAZIMA & SAZIMA, 1975; OLIVEIRA & LEITÃO FILHO, 1987; CAVALCANTI, 1988, CAPÍTULO 2).

Conforme o exposto anteriormente, a caracterização das glândulas das folhas de *Lafoensia* como hidatódios pode ser questionada. Assim, este trabalho teve por objetivo efetuar um estudo anatômico detalhado destas estruturas em algumas espécies de *Lafoensia* para elucidar quanto a caracterização.

MATERIAL E MÉTODOS

Para proceder a caracterização anatômica das glândulas subapicais de *Lafoensia*, folhas totalmente expandidas, em bom estado de preservação, de *Lafoensia numularifolia* St-Hil. (subgênero *Ptychodon*), *L. densiflora* Pohl, *L. glyptocarpa* Koehne, *L. pacari* ssp *petiolata* e *L. replicata* Pohl (subgênero *Lafoensia*), foram coletadas, fixadas em FAA 50 e, posteriormente, estocadas em álcool etílico 70 % (JOHANSEN, 1940). Durante a fixação os materiais foram colocados em um dissecador para estabelecimento de vácuo.

Os materiais testemunho encontram-se depositados nos Herbários da UNICAMP (UEC) ou no HERBÁRIO da Universidade Federal de Viçosa (VIC), conforme resumido na tabela 1. Para a identificação das espécies foi utilizada a chave de identificação proposta por KOEHNE (1877).

TABELA 1: MATERIAIS ANALISADOS

ESPÉCIE	PROCEDÊNCIA	NÚMERO DE REGISTRO
<i>L. numuralifolia</i>	Senges – Paraná	UEC 66000
<i>L. densiflora</i>	Mariana - Minas Gerais	VIC 20354
<i>L. glyptocarpa</i>	Campinas – São Paulo	UEC 85794
<i>L. pacari</i> ssp <i>petiolata</i>	Paraopeba – Minas Gerais	VIC 9069
<i>L. replicata</i>	Caraça, Santa Bárbara – Minas Gerais	VIC 20352; VIC 20361; VIC 20362

Parte das amostras foi diafanizada e corada com azul de astra e fucsina básica, conforme a técnica descrita por AZEVEDO (1995), visando observar a vascularização e o aspecto da glândula em vista frontal.

Amostras do ápice foliar contendo a glândula foram selecionadas e parte deste material foi desidratado em série de álcool butílico terciário e incluída em parafina (JOHANSEN, 1940). Outra parte foi desidratada em série de álcool etílico crescente até o álcool 95% e incluída em historesina glicolmetacrilato da marca Historesin Leica (GERRISTS & ZUIDEVELD, 1983). Utilizou-se um micrótomo rotativo de avanço automático para obter os cortes longitudinais da glândula, sendo os materiais incluídos em parafina cortados, em série, com 8 a 10 μm de espessura e aqueles incluídos em historesina com 2 a 4 μm de espessura. Os cortes foram corados com safranina e azul de astra (GERLACH, 1969) e as lâminas montadas em resina sintética Permount para as observações histológicas usuais. Alguns dos cortes obtidos foram submetidos à reação PAS, para a evidenciação de polissacarídeos (JENSEN, 1962).

A documentação fotográfica do laminário obtido foi efetuada em um fotomicroscópio DOCUVAL ou em OLYMPUS AX70 equipado por sistema U-PHOTO e em microscópio esterioscópico OLYMPUS MF plan.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Nas folhas de *Lafoensia* é característica a presença da glândula, que ocupa posição subapical, em todas as espécies estudadas. Esta estrutura é bem desenvolvida em *L. densiflora* (figura 1), *L. pacari* (figura 2), *L. replicata* (figura 3) e *L. glyptocarpa* (figura 6, 7); em *L. numularifolia* (figura 4, 5) é pouco desenvolvida.

Durante a execução deste trabalho, em várias ocasiões, observou-se no campo a presença de formigas visitando as glândulas de folhas jovens de algumas espécies de *Lafoensia*. Um grande número de formigas agressivas foi verificado em *L. densiflora*, em *L. replicata* e *L. vandelliana*. Muitas formigas ficavam próximas das glândulas de folhas jovens e como essas espécies são decíduas, no período de produção de folhas novas a quantidade de formigas era maior na planta. Não foram observadas formigas nas glândulas das folhas velhas.

SAZIMA & SAZIMA (1975) observaram formigas do gênero *Camponotus* nas flores e botões de *Lafoensia pacari* St.-Hil., em uma das populações estudada na Serra do Cipó (MG). No cerrado do estado de São Paulo, OLIVEIRA & LEITÃO FILHO (1987) registraram formigas visitando as glândulas da folha de *Lafoensia pacari*. CAVALCANTI (1988), também na Serra do Cipó, descreveu a presença de grande quantidade de formigas em todas as partes da planta, as quais apresentavam comportamento agressivo e visitavam as glândulas foliares de *Lafoensia densiflora*, buscando a secreção cujo gosto foi classificado como adocicado. Formigas do gênero *Camponotus* são consideradas como o principal visitante de nectários extraflorais de uma ampla variedade de taxa (OLIVEIRA & BRANDÃO, 1991; MORELATO & OLIVEIRA, 1994).

A detecção de açúcares na secreção eliminada pelas glândulas, a presença de formigas visitando-as, e a verificação de xilema e floema vascularizando a glândula de *Lafoensia vandelliana*, foram os argumentos considerados na caracterização destas estruturas como nectários extraflorais (CAPÍTULO 2), em desacordo com a caracterização como hidatódios realizada por ROSS & SUESSENGUTH (1926).

As glândulas de *L. numularifolia*, *L. densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari* e *L. replicata* são semelhantes, aparecendo como uma região mais intumescida na parte distal da lâmina foliar (figuras 1, 2, 3, 6, 7), formada por uma depressão na face abaxial e por uma elevação na superfície adaxial (figuras 8, 12, 14, 17, 19).

Em folhas diafanizadas, pode-se observar que toda a estrutura é vascularizada pelo sistema regular de vascularização da lâmina foliar, de tal forma que, a nervura central e as nervuras laterais divergem para a porção mediana no ápice da folha, constituindo-se na delimitação da glândula (figuras 5, 7). No centro da glândula, pode-se observar uma região menos corada, alongada no sentido longitudinal (figura 7), em *L. numularifolia*, não se verifica essa característica (figura 5).

Quanto a organização dos tecidos internos, pode-se confirmar que a vascularização que converge para esta estrutura é bastante desenvolvida, sendo constituída por feixes provenientes da nervura central e das nervuras laterais constituídos por xilema e por floema, aproximadamente nas mesmas proporções (figuras 10, 13, 16, 18).

Nas glândulas de *L. numularifolia*, as células do mesofilo, para onde a vascularização converge, são menores e mais compactadamente arranjadas e não se verifica distinção entre parênquima paliçádico e parênquima lacunoso. Este tecido delimita o parênquima nectarífero que ocupa posição subepidérmica e se mantém íntegro nas folhas velhas (figuras 8 a 11). A

epiderme que recobre a depressão, aparece em algumas regiões, constituída por células com aspecto secretor.

Nas outras espécies, as células do parênquima nectarífero aparecem colapsadas dando origem a uma cripta (figuras 12, 14, 15, 17, 19, 20) que é recoberta por células de paredes espessas e lignificadas. Como os estômatos estão ausentes na epiderme que recobre a depressão, sugere-se que a secreção seja eliminada pelo rompimento da cutícula ou pela presença de poros na mesma, assim, a formação da fenda poderia estar relacionada à lise de algumas destas células secretoras provocadas pelo acúmulo de secreção no parênquima nectarífero voltado para a epiderme abaxial.

Aparentemente, o mecanismo de eliminação da secreção da glândula de *Lafoensia numularifolia* é diferente do que ocorre com as outras espécies, pois não se observou necrose no parênquima nectarífero, tampouco surgimento de uma fenda aberta, mesmo nas folhas velhas. Como algumas células epidérmicas na região da depressão da glândula apresentam aspecto secretor (figuras 9, 11), é possível que a secreção seja mediada por essas células. Aparentemente, nesta espécie a glândula se mantenha ativa nas folhas velhas, como as que foram estudadas no presente trabalho.

A observação de necrose nas glândulas das outras espécies é um indício que estas não estejam mais ativa para a secreção neste estágio.

Em *Lafoensia vandelliana* foi sugerido que as glândulas estavam ativas somente nos estágio jovens de desenvolvimento foliar, e nas folhas velhas a secreção era imperceptível (CAPÍTULO 2).

As glândulas de *Lafoensia densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari* e *L. replicata* são anatomicamente semelhantes à glândula de *L. vandelliana* descrita no CAPÍTULO 2 e também são semelhantes às glândulas descritas para as espécies de *Lafoensia* por ROSS & SUESSENGUTH (1926).

Entretanto, no CAPÍTULO 2, elas foram caracterizadas como nectários extraflorais e ROSS & SUESSENGUTH (1926), identificaram-nas como hidatódios.

Nectários extraflorais e hidatódios são anatomicamente muito semelhantes, entretanto, eles se distinguem pela presença de estômatos e tecido vascular exclusivamente xilemático nos hidatódios, enquanto os nectários são vascularizados por xilema e floema em proporções variáveis (FAHN, 1979; BELIN-DEPOUX, 1989). Desta forma, a caracterização das glândulas das folhas de *Lafoensia*, como hidatódios, proposta ROSS & SUESSENGUTH (1926) é questionável. Esses autores, trabalharam com materiais de herbário e apenas as informações sobre a glândula de *L. pacari* foram baseadas em materiais fixados, mesmo assim, coletados em plantas jovens (aproximadamente 40 cm de altura) mantidas em casa de vegetação. A análise química da secreção foi feita em ramos submetidos à pressão para aumentar a quantidade de amostras nas glândulas, o que possivelmente provocou uma diluição do líquido secretado e o método de análise pode não foi sensível para verificar a presença de açúcares. Por outro lado, no CAPÍTULO 2 as glândulas de *L. vandelliana* foram identificadas como nectários extraflorais tanto considerando a sua estrutura anatômica, principalmente pela presença de xilema e floema na vascularização, quanto a presença de açúcares no exsudato, sendo esta análise feita com base em observações de materiais coletados em plantas adultas que apresentavam secreção espontaneamente.

Considerando a semelhança estrutural entre as glândulas das espécies estudadas neste trabalho e a observação de formigas visitando as glândulas das folhas de algumas delas, propõem-se que tais estruturas sejam identificadas como nectários extraflorais.

Existe uma ampla variedade anatômica e morfológica de nectários extraflorais. Eles podem ser mais simples, reconhecíveis apenas pela presença da secreção de néctar (nectários não estruturados) ou mais complexos, descritos com cavidades abertas para o exterior por uma fenda ou poro, recobertos ou não por tricomas glandulares (nectários estruturados). Os nectários estruturados podem ser vascularizados por xilema e por floema em proporções variáveis, sendo sempre volumosos e conspícuos (ELIAS, 1983; FAHN, 1979; BEATTIE, 1985; ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993). Os nectários descritos para as espécies de *Lafoensia* são do tipo estruturados e conforme classificação proposta por FAHN (1979), se enquadram no tipo 2a (nectários presentes na face abaxial de superfície de lâminas foliares não divididas).

A ocorrência de nectários extraflorais é relatada em virtualmente todas as partes não subterrâneas das plantas, sendo mais comumente citados para estruturas vegetativas, tais como: lâmina foliar, pecíolo, raque, estípula e caule (ELIAS & GELBAND, 1976; BENTLEY, 1977a, b; FAHN, 1979; GROUT & WILLIAMS, 1980; LERSTEN & RUGENSTEIN, 1982; TURNER & LERSTEN, 1983; KNOX *et al.*, 1985; MARGINSON *et al.*, 1985; SUBRAMANIAM & INAMDAR, 1985; LESTEN & BRUBAKER, 1987; OLIVEIRA & LEITÃO-FILHO, 1987; DAVIS *et al.*, 1988; BELIN-DEPOUX, 1989; JOHNCY *et al.*, 1989; THOMAS & DAVE, 1992; MORELATO & OLIVEIRA, 1994). Entretanto, também são observados em órgãos reprodutivos, tais como pedicelo e brácteas de flores e inflorescências (BITTENCOURT JR, 1995; MACDADE & TURNER, 1997), superfície abaxial de sépalas e pétalas, e frutos (BENTLEY, 1977a, b; ELIAS & PRANCE, 1978; FAHN, 1979; ELIAS, 1983; SUBRAMANIAN & INAMDAR, 1985; MORELATO & OLIVEIRA, 1994; GALETTO, 1995;).

Para se caracterizar uma glândula como nectário extrafloral ou floral deve-se considerar a posição em que ela ocorre, os florais em peças florais e o extraflorais nas partes vegetativas (FAHN, 1979; SCHMID, 1988; ROSHCHINA & ROSHCHINA, 1993). Entretanto, essa classificação, apesar de aparentemente simples, é dificultada pelo fato de existirem nectários que aparecem em órgãos vegetativos e peças reprodutivas (sépalas, pedicelos de flores e inflorescências, frutos, etc...) e que são morfologicamente semelhantes e secretam néctar quimicamente parecido (SCHMID, 1988). Em alguns trabalhos, para contornar esses problemas, os nectários são classificados de forma combinada, considerando a sua localização como florais ou extraflorais e quanto ao seu envolvimento com as estratégias de polinização como nupciais ou não nupciais.

A posição supapical dos nectários de *Lafoensia* é considerada pouco comum, da mesma forma que àqueles descritos para *Punica granatum* (TURNER & LERSTEN, 1983). Tais estruturas são semelhantes, tanto considerando a posição, quanto as suas características estruturais. TURNER & LERSTEN (1983) constataram, a partir de análise cromatográfica, a presença de sacarose, frutose e glicose nas gotas de secreção coletadas da glândula presente no ápice da folha de *Punica granatum*, caracterizando-as como nectários extraflorais. Anatomicamente, eles são constituídos por uma massa esférica muito compactada de células densamente coradas e por camadas de células circunvizinhas maiores e mais vacuolizadas, embora ainda densamente coradas. A epiderme no ápice do nectário é constituída por células pequenas e densamente coradas que se projetam numa saliência para formar uma pequena câmara interna. Nesta região, estômatos ou poros especializados para a eliminação do néctar estão ausentes. Entretanto, foi detectada a separação de células epidérmicas e, algumas vezes, rupturas conspícuas do tecido epidérmico. A

nervura mediana e 2 a 4 nervuras laterais convergem para o nectário. O xilema está interrompido antes de atingir o nectário, mas o floema continua, convergindo até a região mediana ao redor do tecido nectarífero subepidérmico.

Glândulas presentes no ápice da lâmina foliar foram relatadas para outros gêneros incluídos na família Lythraceae. Punicaceae e Sonneratiaceae são famílias que foram recentemente incluídas nas Lythraceae. Conforme já relatado, em *Punica granatum*, as glândulas presentes nas folhas foram caracterizadas como nectários extraflorais (TURNER & LERSTEN, 1983), já em *Sonneratia caseolaris* as estruturas foram identificadas como hidatódios (RAO & CHKRABORTI, 1982). Cabe ressaltar que, o trabalho que descreve como hidatódios as glândulas de *Sonneratia caseolaris* é deficiente em ilustrações, a caracterização anatômica é muito resumida e não foi avaliada a composição química da secreção, sugerindo que esta caracterização deva ser reavaliada. De acordo com GRAHAM *et al.* (1993), *Galpinia* e *Capuronia*, da família Lythraceae, também apresentam glândulas no ápice das folhas, contudo, estas estruturas não foram investigadas anatomicamente, e sua caracterização não foi avaliada.

Em um estudo cladístico de Lythraceae (incluindo as famílias Sonneratiaceae, Punicaceae), GRAHAM *et al.* (1993 b) mencionaram que glândulas apicais estão presentes nas folhas de *Lafoensia*, *Punica*, *Sonneratia*, *Galpinia* e *Capuronia*. Entretanto, este caráter não foi utilizado pelos autores, sendo excluído da matriz de dados porque, segundo argumentação apresentada, a homologia entre estas glândulas não está clara nestes diferentes gêneros analisados. A presente caracterização das glândulas da folha de *Lafoensia* como nectários extraflorais e não como hidatódio, pode ser um argumento para que essa caráter deva ser

considerado numa nova análise cladística da família Lythraceae *sensu lato*, possibilitando interpretações mais naturais quanto a filogenia da família.

Conforme descrito, a semelhança estrutural entre os nectários extraflorais de *Lafoensia* e os de *Punica* sugere que estas glândulas sejam interpretadas como homólogas e derivadas, provavelmente, de estruturas semelhantes à hidatódios. A similaridade entre os nectários extraflorais de *Lafoensia* e *Punica* é um caráter adicional que corrobora com as propostas de inclusão de *Punica* (gênero monotípico) na família Lythraceae.

Considerando que todos os hidatódios epitemáceos são basicamente similares e ocorrem somente em órgãos vegetativos, é possível que os nectários do tipo não estruturados e que secretam por meio de poros modificados sejam mais primitivos (FAHN, 1979; BELIN-DEPOUX, 1989). ELIAS & GELBAND (1977), ao estudar as glândulas da folha de *Impatiens*, sugeriram que os nectários extraflorais tenham surgido filogeneticamente a partir de hidatódios, uma vez que os hidatódios apresentam estruturas mais simples que os nectários. Esta origem de nectários a partir de hidatódios é sugerida para outras espécies (TURNER & LERSTEN, 1983; VOGEL, 1997, 1998).

Nectários extraflorais anatomicamente semelhantes aos descritos para *Lafoensia numularifolia*, *L. densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari* ssp *petiolata*, *L. replicata* e *L. vandelliana* foram relatados para espécies de outras famílias.

Em *Amygdalus communis* (Rosaceae) os nectários estão presentes na margem de folhas não divididas e, de acordo com as ilustrações apresentadas, são constituídos por uma epiderme secretora, destituída de poros ou estômatos, um tecido secretor subepidérmico que é vascularizado por feixes provenientes da venação foliar (FAHN, 1979).

Em *Ailanthus glandulosa* (Simarubaceae), os nectários estão presentes na base do pecíolo. Eles surgem muito cedo na margem do primórdio foliar e são interpretados com estípulas reduzidas. Os nectários são formados por um eixo vascularizado por xilema e floema, parênquima secretor organizado na forma de um prisma de células compactadamente arranjasdas, as quais se dispõem na região subepidérmica na porção apical onde se forma um poro. Este tecido perivascular é constituído por células pequenas, cujo núcleo é grande, citoplasma denso. Os estômatos estão ausentes e o néctar claro e viscoso é eliminado pelo poro que se forma pela degradação das células do parênquima secretor subepidérmico e pelo afastamento das células epidérmicas na face abaxial. Nectários pedunculados como esse também são observados na superfície adaxial da lâmina foliar (CLAIR-MACZULAJTYS & BORY, 1983).

Nectários extraflorais ocorrem em plantas de diferentes taxa podendo, inclusive estar presentes em plantas vasculares sem flores – pteridófitas - como *Polypodium*, *Drynaria*, *Polybotrya*, *Pteridium* (KOPTUR *et al.*, 1982; KOPTUR *et al.*, 1998). Entre as angiospermas, tais estruturas são mais comuns nas dicotiledôneas do que nas monocotiledôneas (FAHN, 1979; ELIAS, 1983). METCALFE & CHALK (1979) apresentaram uma lista contendo 205 famílias de dicotiledôneas onde nectários já foram registrados. Já nas monocotiledôneas, a ocorrência de nectários extraflorais é mais ampla apenas em algumas ordens como Zingiberales, Liliales, Cyperales, Arales e Orchidales.

Estudos recentes demonstram que os taxa possuidores de nectários extraflorais são mais abundantes em comunidades tropicais que nas temperadas (KELLER, 1981; MORELATO & OLIVEIRA, 1991).

A ampla ocorrência de taxa possuidores de nectários extraflorais é uma evidência forte de que eles tenham evoluído independentemente,

muitas vezes em diferentes famílias e em diversos tempos durante a história evolutiva das plantas. Entretanto, muitos nectários extraflorais devem ser considerados análogos, por existir uma homologia óbvia entre famílias relacionadas de várias ordens (ELIAS, 1983).

Apesar de ocorrerem nectários extraflorais em muitas famílias de dicotiledôneas, em alguns taxa essas estruturas podem ter valor taxonômico, ou por ocorrer em todas as espécies de um gênero, ou por estar confinado a apenas algumas espécies (METCALFE & CHALK, 1979). No gênero *Lafoensia*, essas glândulas estão presentes em todas as espécies, tendo portanto valor taxonômico na medida que permite a identificação do gênero a partir da análise de ramos vegetativos.

As plantas que apresentam ou não estruturas secretoras, tais como, nectários extraflorais, corpúsculos produtores de glicogênio e domáceas, podem estar envolvidas em associações com insetos, especialmente formigas. Essas associações podem conferir vantagem adaptativa para a planta, na medida em que os insetos visitantes, que apresentam comportamento agressivo, protegem as plantas de ataques de herbívoros e fitófagos, além de dificultar a instalação de lianas sobre as plantas (ELIAS, 1983; BEATTIE, 1985).

A função desempenhada pelos nectários extraflorais, a muito tempo, é objeto de discussão. Duas correntes de pensamento se contrapõem na definição da função dos nectários extraflorais.

De acordo com os exploracionistas, os nectários extraflorais seriam sítios excretores, que por razões fisiológicas, eliminariam componentes do conteúdo floemático que não são utilizados para produção de substâncias de reserva pela planta. Entretanto, uma enorme variedade de animais pode ser observada se alimentando do néctar secretado pelos nectários extraflorais. A corrente exploracionista sustenta que as plantas não obtêm

benefício pela atração de animais que se alimentam de néctar, mas que essa seria uma forma de herbivoria benigna, uma vez que são aproveitados somente resíduos exsudados (BEATTIE, 1985).

Por outro lado, os protecionistas sustentam que o benefício obtido pela planta que secreta néctar nos nectários extraflorais é de valor adaptativo reduzindo o dano causado por herbívoros e predadores. Formigas comumente se alimentam do néctar produzido pelos nectários extraflorais e, tendo comportamento agressivo contra outros visitantes, incluindo herbívoros, poderiam atuar na proteção da planta. O sucesso da planta é aumentado pela seleção de estratégias que favoreçam a visitação de formigas aos nectários extraflorais (BEATTIE, 1985).

Os estudos recentes vêm demonstrando que a presença de nectários extraflorais pode ser vantajosa para a planta. Estas estruturas podem produzir recursos alimentares para formigas e larvas parasitas de insetos herbívoros, os quais protegem as plantas contra os ataques de herbívoros (BEATTIE, 1985; FIALA *et al.*, 1989; FIALA & MASCHWITZ, 1991; FREITAS & OLIVEIRA, 1996; PEMBERTON & LEE, 1996; OLIVEIRA, 1997; KOPTUR *et al.*, 1998), embora a proteção não seja universal (O'DOWD & CATCHPOLE, 1983).

Apesar das evidências da preponderância e importância das relações mutualísticas entre angiospermas e artrópodes na era moderna, pouco se conhece a respeito da história evolucionária dessas interações.

PEMBERTON (1992) registrou a ocorrência de nectários extraflorais encontrados em folhas fósseis de *Populus crassa*, de 35 milhões de anos de idade, espécie extinta encontrada na formação Florissant no Colorado. Entre os insetos fossilizados na formação, cinco espécies de formigas foram identificadas como pertencentes a 5 gêneros que incluem espécies de formigas atuais. As espécies atuais de formigas destes gêneros foram

registradas visitando nectários extraflorais de plantas atuais, e esse comportamento garantiu efeitos benéficos para as plantas, tais como, redução nos danos provocados por herbívoros em folhas, frutos e sementes e redução na quantidade de pilhadores de néctar; aumento na produção de semente e de plântulas (INOUE & TAYLOR, 1979; KEELER, 1981; BEATTIE, 1985; FIALA *et al.*, 1989; PEMBERTON & LEE, 1996; OLIVEIRA, 1997; KOPTUR *et al.*, 1998). É muito provável que algumas dessas espécies extintas de formigas, as quais são relacionadas com as espécies atuais, também visitassem os nectários extraflorais de *Populus crassa* (e talvez de outras plantas) e provavelmente atuassem na atração de formigas e/ou outros artrópodes que promoviam defesa desde o Oligoceno (PEMBERTON, 1992).

A importância ecológica da presença de nectários extraflorais em espécies de *Lafoensia* deve ser averiguada, para avaliar se esse tipo de interação promove alguma vantagem adaptativa para a espécie.

CONCLUSÕES

As glândulas subapicais de *Lafoensia* foram identificadas como nectários extraflorais porque:

1. o tecido que vasculariza a glândula é formado xilema e de floema em todas as espécies estudadas.
2. existe um parênquima nectarífero que fica próximo da epiderme abaxial.

Os nectários descritos para *Lafoensia densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari* ssp *petiolata* e *L. replicata* são anatomicamente semelhantes aos nectários descritos para *L. vandellina*. Entretanto, estudos posteriores são necessários para averiguação dos mecanismos envolvidos na secreção e eliminação do néctar, principalmente porque os estômatos estão ausentes na epiderme e por ocorrer necrose do tecido nectarífero nas folhas velhas da destas espécies.

As glândulas de *Lafoensia numularifolia* exibem uma epiderme secretora destituída de estômatos que recobre a depressão, por onde a secreção é eliminada. Isso sugere que os mecanismos de liberação da secreção nesta espécie sejam diferentes das outras espécies de *Lafoensia*, pois não se verifica necrose nestas glândulas.

Estes dados discordam dos estudos de ROSS & SUESSENGUTH (1926) que identificaram as glândulas presentes nas folhas das espécies de *Lafoensia* como hidatódios.

Os nectários extraflorais de *Lafoensia* são estruturas interessantes para a realização de estudos de ultra-estrutura, visando a elucidação do processo secretor e da maneira de eliminação do exsudato, principalmente, comparando a ultra-estrutura do nectário de *L. numularifolia* com o das outras espécies.

A avaliação química do exsudato das espécies estudadas deve ser feita para verificar se existe açúcar no exsudato e, assim, confirmar a caracterização das glândulas como nectários extraflorais.

Estudos ecológicos sobre a interação dos nectários extraflorais com as formigas visitantes são necessários para indicar o valor adaptativo destas estruturas de *Lafoensia*.

RESUMO / CAPÍTULO 3

ANATOMIA DA GLÂNDULA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE) NATIVAS DO BRASIL.

Todas as espécies de *Lafoensia* apresentam uma glândula subapical em suas folhas que foram anatomicamente caracterizadas como hidatódios, entretanto a estrutura é atípica, principalmente pela ausência de estômatos e por não ser exclusivamente vascularizada por xilema. Em *Lafoensia vandelliana*, tais estruturas foram identificadas como nectários extraflorais. Nectários extraflorais e hidatódios são anatomicamente semelhantes. Assim sendo, este trabalho tem por objetivo descrever e caracterizar anatomicamente estas glândulas em *Lafoensia numularifolia*, *L. densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari* ssp *petiolata* e *L. replicata*. Os ápices foliares foram coletados, fixados em FAA 50 e estocados em etanol 70 % e processados para a obtenção de lâminas histológicas, conforme metodologia usual. As glândulas são semelhantes: vascularizadas por xilema e floema e recobertas por epiderme destituída de estômatos. Em *L. numularifolia*, observa-se um parênquima nectarífero que se mantém íntegro nas folhas velhas, sendo recoberto por epiderme secretora. Nas outras espécies as células do parênquima nectarífero aparecem necrosadas e a epiderme se rompe, dando origem a uma cripta. Estes resultados demonstram que os mecanismos de eliminação da secreção são diferentes em *L. numularifolia*, pois não se verifica necrose nas folhas velhas. A observação de xilema e floema vascularizando a glândula e a visita de formigas às estruturas de algumas das espécies estudadas são argumentos usados para identificar tais estruturas como nectários extraflorais.

ABSTRACT / CHAPTER 3
LEAF GLAND ANATOMY FROM *Lafoensia* VAND. (LYTHRACEAE)
NATIVE SPECIES FROM BRAZIL.

All the *Lafoensia* species present a sub apical gland in its leaves, that were anatomically characterized as hydathodes, however, these structures are atypical mainly by the absence of stomata and not exclusively xylem vascularized. In *Lafoensia vandelliana*, such structures were classified as extrafloral nectaries, therefore these structures are very similar to hydathodes. Taking in mind this similarity, the present work have the objectives to describe and anatomically characterize these glands in *Lafoensia numularifolia*, *L. densiflora*, *L. glyptocarpa*, *L. pacari* ssp *petiolata* and *L. replicata*. Leaf apex were sampled, fixed in FAA 50% and stored in ethanol 70%, standard processed up to histological glass slides. Glands are similar, xylem and phloem vascularized and covered by an epidermis without stomata. In *L. numularifolia*, was observed a nectariferous parenchyma that remains intact in old leaves, and covered by secretory epidermis. In other *Lafoensia* species the nectariferous parenchyma cells are necrosed and the epidermal cells are disrupted, forming a crypt. These results demonstrate that the mechanisms of secretion elimination are different in *L. numularifolia*, because it was not observed necroses in old leaves. The observation of vascular xylem and phloem tissues connecting the gland and ants visiting those structures in a few studied species are the main arguments used to identify them as extrafloral nectary

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AZEVEDO, A. A. 1995. **Ação do flúor, em chuva simulada, sobre a estrutura foliar de *Glycine max* (L.) Merrill.** Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BAKER, H. G. & BAKER, I. 1983. Chemistry of floral nectar. In: The biology of nectaries (B. Bentley & T. Elias eds.). Columbia University Press, New York.
- BEATTIE, A. J. 1985. **The evolutionary ecology of ant-plant mutualism.** Cambridge University Press, New York.
- BELIN-DEPOUX, M. 1989. Des hydathodes aux nectaries foliaires chez les plantes tropicales. **Bull. Soc. Bot. Fr.** **136**:151-168.
- BENTHAM, G. & HOOKER, J. D. 1867. **Genera Plantarum.** v.1, Reeve & Co., Londres.
- BENTLEY, B. & ELIAS, T. 1983. **The biology of nectaries.** Columbia University Press, New York.
- BENTLEY, B. L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pygmaeus bodyguards. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **8**:407-427.
- BENTLEY, B. L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). **J. Ecol.** **65**:27-38.
- BITTENCOURT JR, N. S. 1995. Vascularização floral de *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standley (Bignoniaceae). **Revta brasil. Bot.** **18**:143-155.
- CAVALCANTI, T. B. 1988. **A família Lythraceae na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil.** Tese de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CLAIR-MACZULAJTYS, K. & BORY, G. 1983. Les nectaire extraflorales pédicellés chez l'*Ailanthus glandulosa*. **Can. J. Bot.** **61**:683-691.
- CONTI, E.; LITT, A.; WILSON, P. G.; GRAHAM, S. A.; BRIGGS, B. G.; JOHNSON, A. S. & SYTSMA, K. J. 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. **Syst. Bot.** **22**: 629-647.

- CURTIS, J. D. & LERSTEN, N. R. 1974. Morphology, seasonal variation, and function of resin gland on buds and leaves of *Populus deltoides* (Salicaceae). **Amer. J. Bot.** **61**: 835-845.
- CURTIS, J. D. & LERSTEN, N. R. 1978. Heterophylly in *Populus grandidentata* (Salicaceae) with emphasis on resin glands and extrafloral nectaries. **Amer. J. Bot.** **65**: 1003-1010.
- DAHLGREN, R. & THORNE, R.F. 1984. The Myrtales: circumscription, variation, and relationships. **Ann. MO Bot. Gard.** **71**: 633-699.
- DAVIS, A. R.; PETERSON, R. L. & SHUEL, R. W. 1988. Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae). **Can. J. Bot.** **66**:1435-1448.
- ELIAS, T. S. & PRANCE, G. T. 1978. Nectaries on the fruit of *Crescentia* and other Bignoniaceae. **Brittonia** **30**:175-181.
- ELIAS, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: The biology of nectaries (B. Bentley & T. Elias, eds.). Columbia University Press, New York.
- ELIAS, T.S. & GELBAND, H. 1977. Morphology, anatomy and relationship of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). **Bot. Gaz.** **138**: 206-212.
- FAHN, A. 1979. **Secretory tissues in plants**. Academic Press Inc., London.
- FAHN, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytol.** **108**: 229-257.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. **Bot. J. Linn Soc.** **44**:287-305.
- FIALA, B.; MASCHWITZ, U.; PONG, T. Y. & HELBIG, A. J. 1989. Studies of a South East Asian ant-plant association: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. **Oecologia** **79**:463-470.
- FREITAS, A. V L. & OLIVEIRA, P. S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behavior of a non-myrmecophilus butterfly. **Jour. Animl. Ecol.** **65**:205-210.

- GALETTO, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. **Pl. Syst. Evol.** **196**:99-121.
- GERLACH, G. 1969. **Botanische Mikrotechnik, eine Einfuhrung**. Gorg Thieme, Stuttgart.
- GERRITS, P.O. & ZUIDEVELD, R. 1983. The influence of dehydration media and catalyst systems upon the enzyme activity of tissues embedded in 2-hydroxyethyl methacrylate: an evaluation of three dehydration media and two catalyst systems. **Mykroskopie** **40**:321-328.
- GRAHAM, S.; CONTI, E. & SYTSMA, K. 1993 a. Phylogenetic analysis of the Lythraceae based on rbcL sequence divergence. **Amer. J. Bot. Suppl.** **80**: 150.
- GRAHAM, S.A.; CRISCI, J.V. & HOCH, P. C. 1993 b. Cladistic analysis of the Lythraceae *sensu lato* based on morphological characters. **Bot. J. Linn. Society** **113**:1-33.
- GROUT, B. W. W. & WILLIAMS, A. 1980. Extrafloral nectaries of *Disoscorea rotundata* Poir.: their structure and secretions. **Ann. Bot.** **46**:255-258.
- INOUE, D. W. & TAYLOR JR., O. R. 1979. A temperate region plant-ant-seed predator system: consequences of extrafloral nectar secretion by *Helianthella quinquenervis*. **Ecology** **60**:1-7.
- JENSEN, W. A. 1962. **Botanical histochemistry: principles and practice**. W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. Mcgraw-Hill Book Co. Inc., New York.
- JUDD, W. S. ; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A. & STEVENS, P. F. 1999. **Plant systematics. A phylogenetic approach**. Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, USA.
- KELLER, K. H. 1981. A model of selection for facultative nonsymbiotic mutualism. **Am. Nat.** **118**:488-498.
- KNOX, R. B.; KENRICHK, J.; BERNHARDT, P.; MARGINSON, R.; BERESFORD, G.; BAKER, I. & BAKER, H. G. 1985. Extrafloral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis*. **Amer. J. Bot.** **72**:1185-1196.

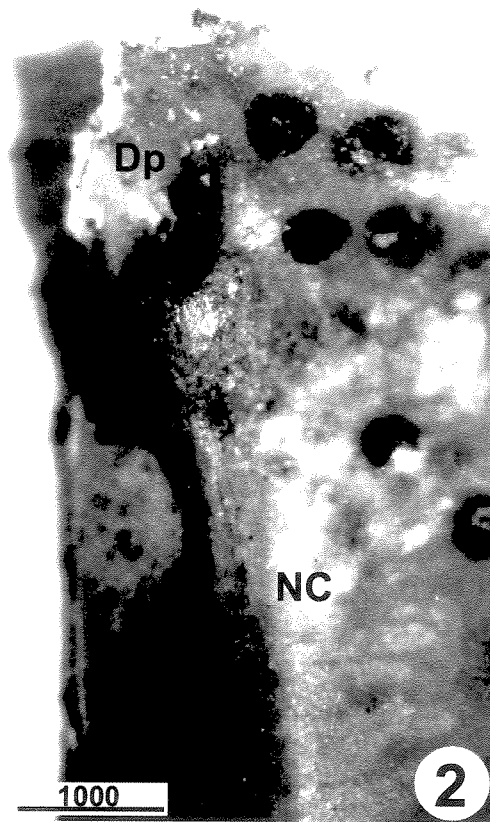
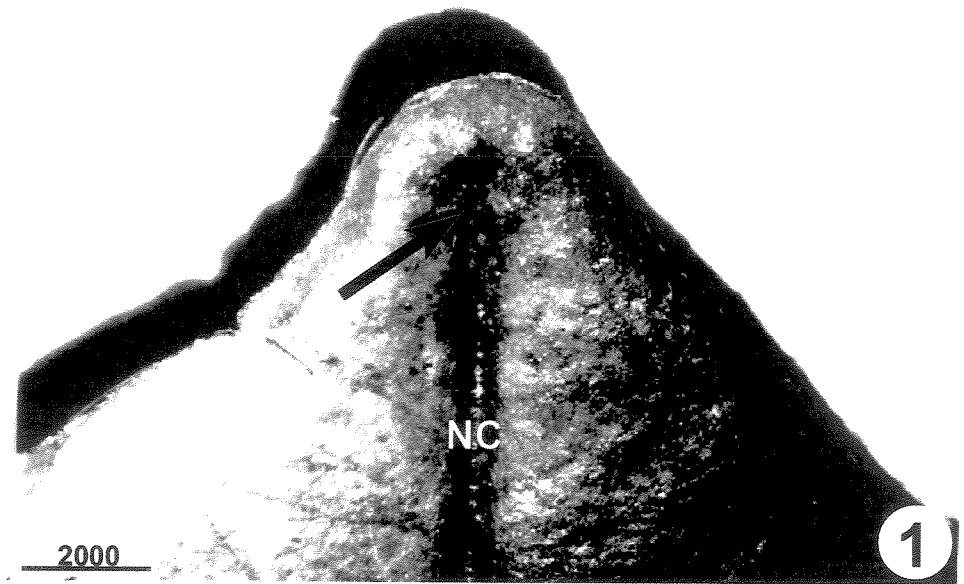
- KOEHNE, E. 1877. Lythraceae. In: Flora brasiliensis. (C.F. Von Martins & Eichler eds.), v.13, parte II.
- KOPTUR, S.; RICO-GRAY, V. & PALACIOS-RIOS, M. 1998. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in Central Mexico. **Amer. J. Bot.** **85**:736-739.
- KOPTUR, S.; SMITH, A. R. & BAKER, I. 1982. Nectaries in some neotropical species of *Polypodium* (Polypodiaceae): preliminary observations and analyses. **Biotropica** **14**:108-113.
- LERSTEN, N. R. & RUGENSTEIN, S. R. 1982. Foliar nectaries in Mahogany (*Swietenia* Jacq.). **Ann. Bot.** **49**:397-401.
- LOURTEIG, A. 1986. Revision del genero *Lafoensia* Vandelli (Lithraceas). **Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle** **45**: 115-158.
- MARGINSON, R.; SEDGLEY, M.; DOUGLAS, T. J. & KNOX, R. B. 1985. Structure and secretion of the extrafloral nectaries of australian acacias. **Isr. J. Bot.** **34**:91-102.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1979. **Anatomy of the Dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject** (C. R. Metcalfe & L. Chalk, eds.). v. 1, Clarendon Press, Oxford.
- MORELATO, L. P. & OLIVEIRA, P. S. 1991. Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil. **Flora** **185**:33-38.
- MORELATO, L. P. C. & OLIVEIRA, P. S. 1994. Extrafloral nectaries in the tropical tree *Guarea macrophylla* (Meliaceae). **Can. J. Bot.** **72**:157-160.
- O'DOWD, D. J. & CATCHPOLE, E. A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* ssp. – ant interactions. **Oecologia** **59**: 191-200.
- OLIVEIRA, P. S. & BRANDÃO, C. R. F. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in Brazilian cerrados. In: Ant plant interactions (C. R. Huxley & D. F. Cutler, eds.). Oxford University Press, Oxford.

- OLIVEIRA, P. S. & LEITÃO –FILHO, H. F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica** **19**:140-148.
- OLIVEIRA, P. S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Cariyocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Funct. Ecol.** **11**:323-330.
- OLIVEIRA, P. S. & LEITÃO FILHO, H. FREITAS. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica** **19**: 140-148.
- PEMBERTON, R. W. & LEE, J. 1996. The influence of extrafloral nectaries on parasitism of an insect herbivore. **Amer. J. Bot.** **83**:1187-1194.
- PEMBERTON, R. W. 1992. Fossil extrafloral nectaries, evidence for the ant-guard antiherbivore defense in an oligocene populus. **Amer. J. Bot.** **79**:1242-1246.
- PEMBERTON, R. W. & LEE, J. 1996. The influence of extrafloral nectaries on parasitism of an insect herbivore. **Amer. J. Bot.** **83**:1187-1194.
- PEUMANS, W. J.; SMEETS, K.; NERUM, K. V.; LEUVEN, F. V. & DAMME, E. J. M. V. 1997. Lectin and alliinase are the predominant proteins in nectar from leek (*Allium porrum* L.) flowers. **Planta** **201**:298-302.
- RAO, T. A. & CHAKRAORTI, S. 1982. A little looked at attribute of the leaves of *Sonneratia caseolaris* (L.). **Curren. Scien.** **51**:303-305.
- RASHBROOK, V. K. & COMPTON, S. G. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. **Ecology** **73**:2167-2174.
- ROSHCHINA, V. V. & ROSHCHINA V. D. 1993. **The excretory function of higher plants**. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany.
- ROSS, Von H. & SUESSENGUTH, K. 1926. Das Apikalortgan der Blätter von *Lafoensia*. **Flora** **120**: 1-18.
- SAINT-HILAIRE, A. 1833. **Flora brasileia meridionalis**. v.3. Paris.

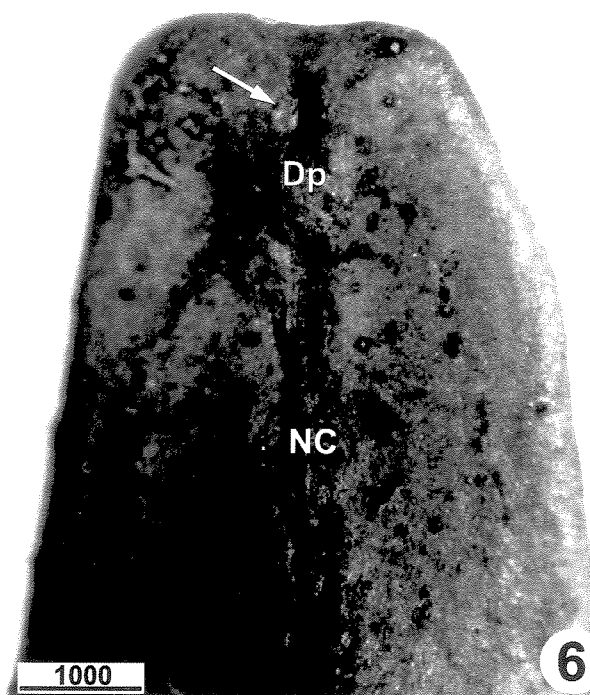
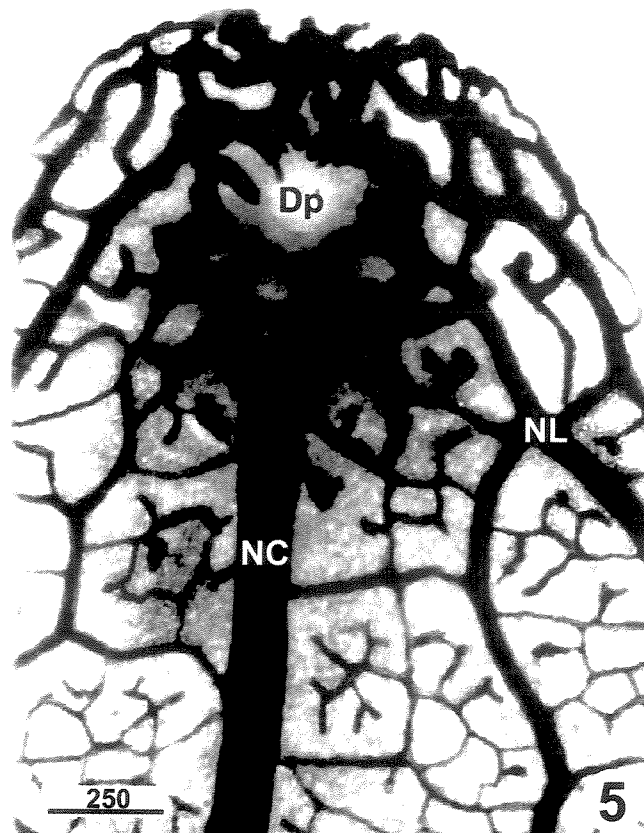
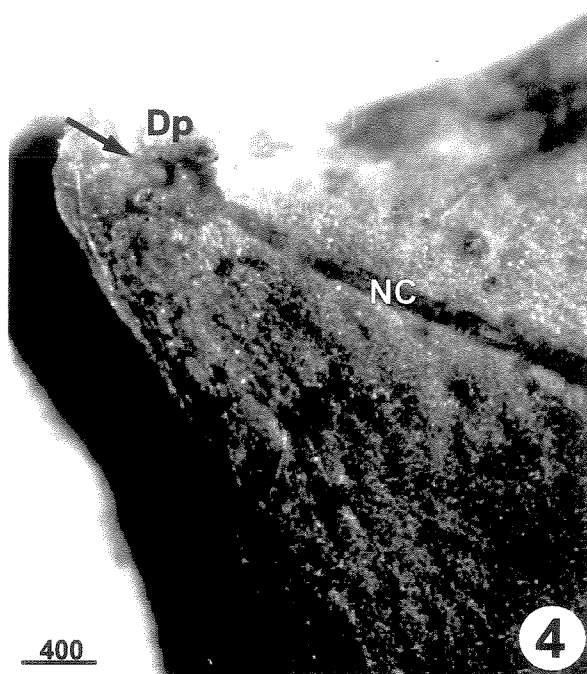
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia Pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais. **Ciência e Cultura**. **27**: 405-416.
- SCHMID, R. 1988. Reproductive versus extra-reproductives nectaries – historical perspective and terminological recommendations. **Bot. Rev.** **54**: 179–232.
- SUBRAMANIAN R. B. & INAMDAR, J. A. 1985. Occurrence, structure, ontogeny and biology of nectaries in *Kigelia pinnata* DC. **Bot. Mag. Tokyo** **98**: 67-73.
- THORNE, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. **Bot. Rev.** **58**: 225-348.
- TURNER, G.W. & LERSTEN, N. R. 1983. Apical foliar nectary of Pomegrate (*Punica granatum*: Punicaceae). **Amer. J. Bot.** **70**: 475-480.
- VOGEL, S 1997. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. I. Substitutive nectaries. **Flora** **192**: 305–333.
- VOGEL, S 1998. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. II. Nectarioles. **Flora** **193**: 1-29.

FIGURAS

Figuras 1 a 3. Ápice da lâmina foliar na região da glândula em microscópio esterioscópico. 1. Epiderme abaxial de *Lafoensia densiflora*. 2. Epiderme abaxial de *L. pacari ssp petiolata*. 3. Epiderme abaxial de *L. replicata*. Abreviações: Dp - depressão na epiderme abaxial; NC - nervura central. Escalas em milímetros.



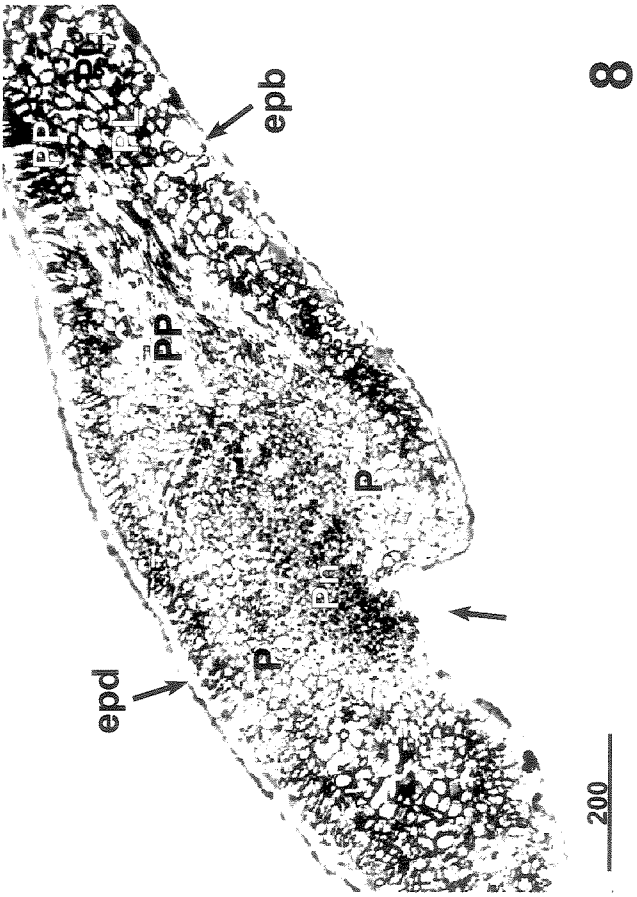
Figuras 4 a 7. Ápice da lâmina foliar na região da glândula. 4, 6. glândula vista em microscópio estereoscópio. 5, 7. Ápices submetidos a diafanização e corados com safranina e azul de astra. 4, 5. Epiderme adaxial de *Lafoensia numularifolia*. 6, 7. Epiderme abaxial de *L. glyptocarpa*, sob luz polarizada. Abreviações: Dp - depressão na epiderme abaxial; NC - nervura central; NL - nervuras laterais. Escalas em micrômetros.



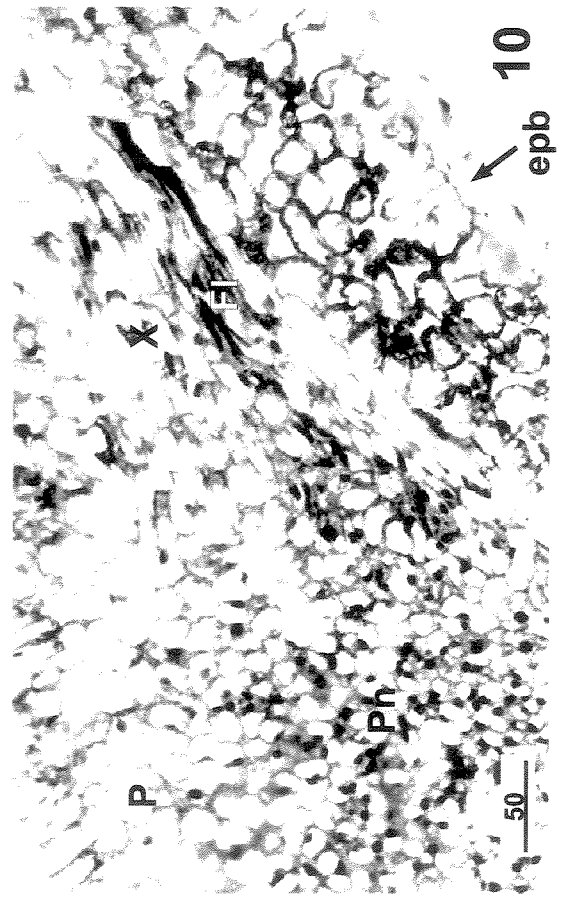
Figuras 8 a 11. Cortes longitudinais do ápice da folha, na região da glândula de *Lafloensia numularifolia*,

corados com safranina e azul de astra. Abreviações: im – idioblasto mucilaginoso; epb – epiderme abaxial; epd – epiderme adaxial; eps – epiderme secretora; Fl – floema; P – parênquima; PL – parênquima lacunoso; PP – parênquima paliádico; Pn – parênquima nectarífero; FV – tecido vascular da nervura central; X – xilema. Seta: depressão na epiderme abaxial.

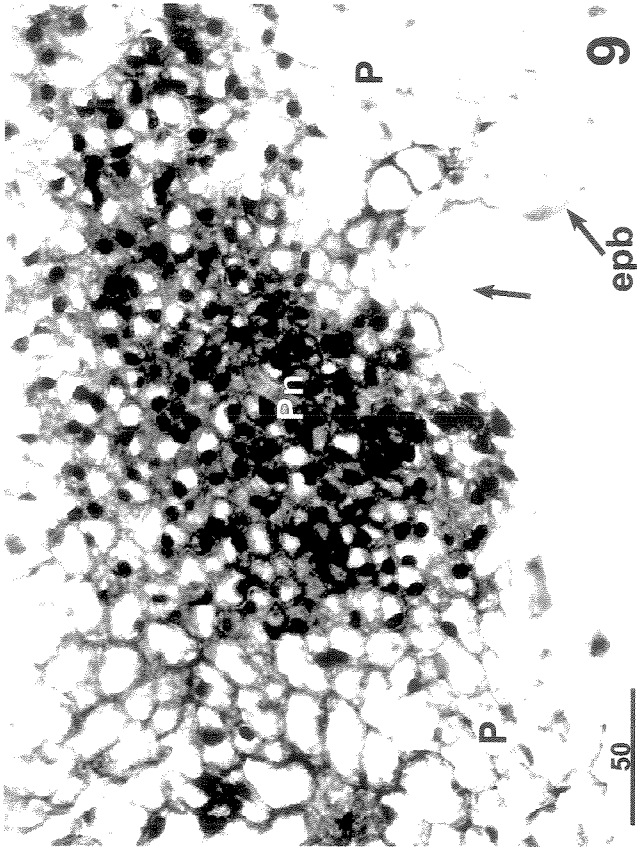
Escalas em micrômetros.



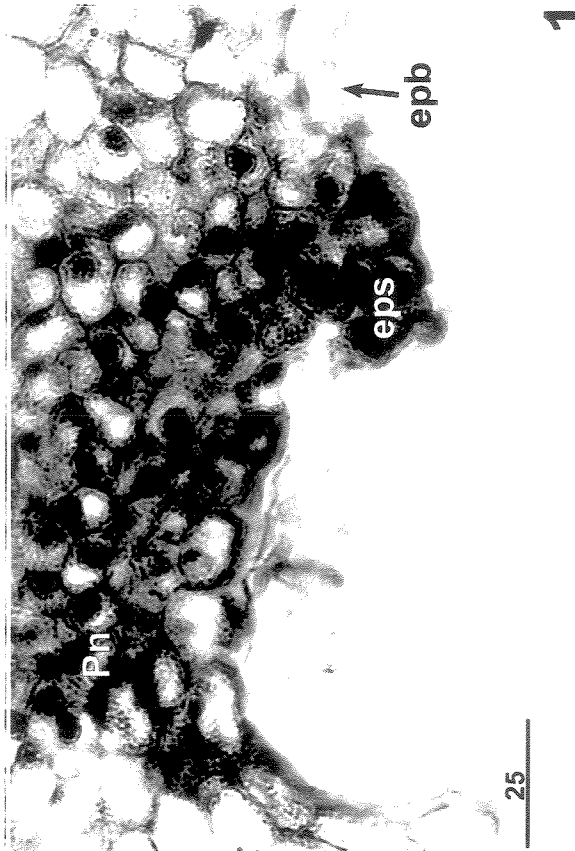
8



10



9



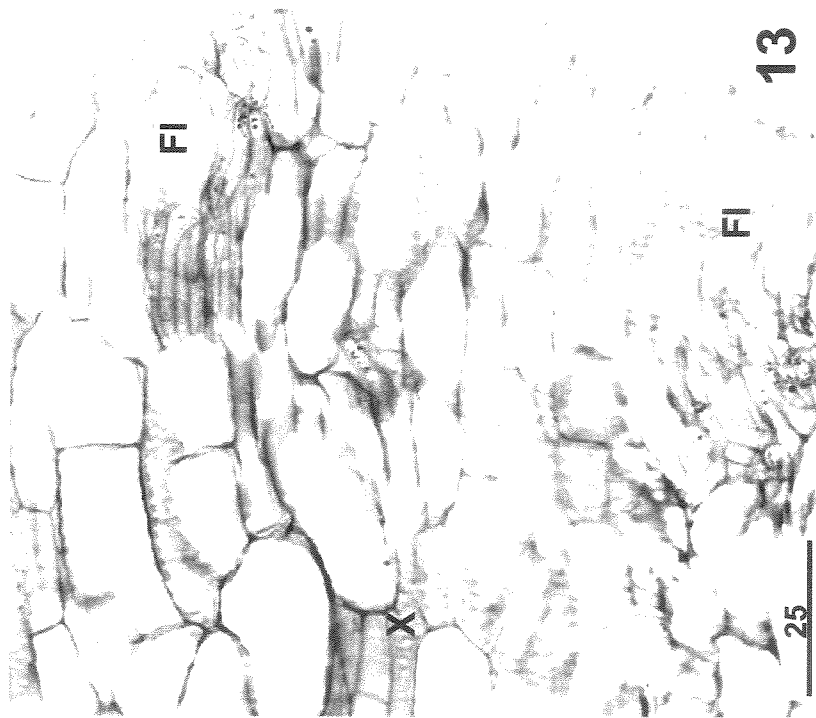
10c

Figuras 12 a 13. Cortes longitudinais do ápice da folha, na região da glândula de *Lafoensia densiflora*;

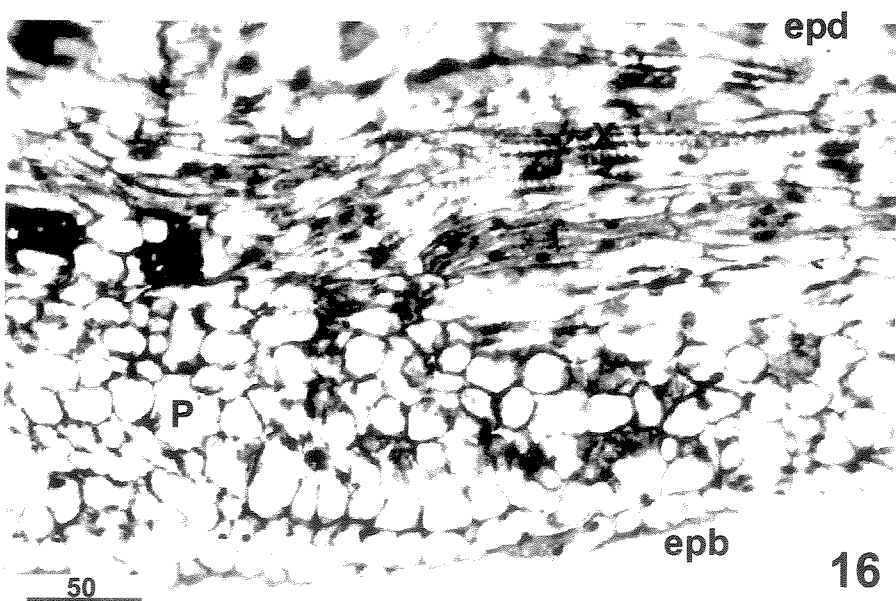
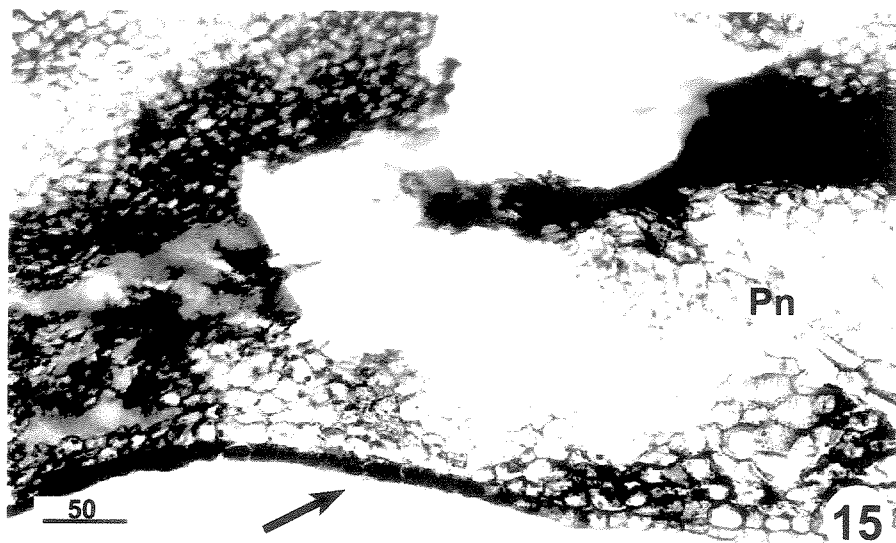
12. Corte corado com safranina e azul de astra. 13. Corte submetido ao PAS. Abreviações:
epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial; FI - floema; P - parênquima; PL -
parênquima lacunoso; PP - parênquima paliádico; Pn - parênquima nectarífero; X - xilema.

Seta: depressão na epiderme abaxial.

Escala em micrômetros.



Figuras 14 a 16. Cortes longitudinais do ápice da folha, na região da glândula de *Lafoensia glyptocarpa*, corados com safranina e azul de astra. Abreviações: epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial FI – floema; P – parênquima; Pn - parênquima nectarífero; X -xilema. Seta: depressão na epiderme abaxial. Escalas em micrômetros.



Figuras 17 a 20. Cortes longitudinais do ápice da folha, na região da glândula, corados com safranina e azul de astra. 17, 18. *Lafoensia pacari* ssp *petiolata*. 19, 20. *L. replicata*. Abreviações: ec – esclereídeos; epb - epiderme abaxial; epd - epiderme adaxial; es – estômato; FI – floema; P – parênquima; Pn - parênquima nectarífero. FV –feixe vascular; X - xilema. Seta: depressão na epiderme abaxial.
Escala em micrômetros.

