

**BÁRBARA LAINE RIBEIRO DA SILVA**

**ECOFISIOLOGIA E MORFOANATOMIA DE HERBÁCEAS  
EM FLORESTAS SECAS EM REGENERAÇÃO**

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação  
em Tecnologias Energéticas e Nucleares para  
obtenção do título de Doutora em Ciências, Área  
de Concentração: Fontes Renováveis de Energia

**Orientador: Prof. Dr. Everardo Valadares de S. B. Sampaio**

**Co-orientador: Profa. Dra. Jarcilene S. de Almeida-Cortez**

**Recife, PE**

**Abril, 2016**

Catálogo na fonte  
Bibliotecário Carlos Moura, CRB-4 / 1502

S586e Silva, Bárbara Laine Ribeiro da.  
Ecofisiologia e morfoanatomia de herbáceas em florestas secas em regeneração. / Bárbara Laine Ribeiro da Silva. - Recife: O Autor, 2016.  
89 f. : il., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio.  
Coorientadora: Prof. Dra. Jarcilene S. de Almeida-Cortez.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Tecnologias Energéticas e Nucleares, 2016.  
Inclui referências bibliográficas.

1. Sucessão ecológica. 2. *Hyptis suaveolens*. 3. *Stachytarpheta sanguinea*. 4. *Jacquemontia evolvuloides*. 5. Morfologia foliar. 6. Anatomia foliar. 7. Ecologia vegetal. I. Sampaio, Everardo Valadares de Sá Barretto, orientador. II. Almeida-Cortez, Jarcilene S. de, coorientadora. III. Título.

UFPE  
CDD 577 (21. ed.) BDEN/2016-17

# ***Ecofisiologia e Morfoanatomia de Herbáceas em Florestas Secas em Regenerações***

**Bárbara Laine Ribeiro da Silva**

**APROVADA EM: 01.04.2016**

**ORIENTADOR: Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio**

**CO-ORIENTADORA: Profa. Dra. Jarcilene Silva de Almeida-Cortez**

**COMISSÃO EXAMINADORA:**

---

**Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio – UFPE/DEN**

---

**Profa. Dra. Ana Dolores Santiago de Freitas – UFRPE/DA**

---

**Prof. Dr. Marciel Teixeira de Oliveira – UFPE/CCB**

---

**Profa. Dra. Emilia Cristina Pereira de Arruda – UFPE/CCB**

---

**Prof. Dr. Dário Costa Primo – UFPE/DEN**

**Visto e permitida a impressão**

---

**Coordenador (a) do PROTEN/DEN/UFPE**

*À minha linda menina, Luna da Silva Guimarães*

**Ofereço**

*Aos meus pais Maria Sônia e José Bartolomeu e a minha irmã Bruna Laine por todo amor, dedicação e incentivo.*

*Ao meu esposo Irãu Guimarães, por toda a cooperação, compreensão e amor.*

**Dedico**

## AGRADECIMENTOS

À Deus por me dar forças para superar todas as tribulações dessa caminhada, por estar sempre me protegendo e me guiando para um caminho de realizações e felicidades, e à Nossa Senhora, mãe de Jesus, por estar sempre intercedendo a Deus por mim.

Ao Professor Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio, meu orientador e grande mestre, por todos os ensinamentos, apoio, conselhos, disponibilidade, paciência e compreensão com os imprevistos durante o doutorado, e pela confiança a orientação de um trabalho que exige grande dedicação.

A Profa. Dra. Jarcilene Almeida Cortez, minha co-orientadora, por me acompanhar desde o mestrado, por todo apoio e incentivo, por me transmitir sabedoria e conhecimentos essenciais durante o mestrado e doutorado, por sua disponibilidade e pelas oportunidades que me proporcionou.

Aos membros do meu comitê, em especial a Dra. Ana Dolores e ao Prof. Dr. Rômulo Menezes, por acompanharem este trabalho desde o início e contribuírem para o meu crescimento profissional.

À Profa. Dra. Emília Arruda por toda a ajuda essencial nas análises de anatomia e por todo conhecimento a mim transmitido.

À Izabella Ribeiro pela grande contribuição nas análises de anatomia, sendo essencial para o desenvolvimento deste trabalho.

À Ana Janaína e Sara, por serem meu braço direito nas análises de laboratório, repetindo análises, descobrindo o porquê dos erros e me ajudando a resolver todos os problemas que apareceram, vocês foram essenciais no desenvolvimento deste trabalho. À Flávia, Girleyde, Patrícia e Débora, pelas contribuições durante algumas etapas da pesquisa. Muito obrigada, meninas!

Aos meus amigos do laboratório de Fertilidade do Solo e Energia da Biomassa, em especial, aos meus grandes amigos Erik, Edilândia, Monalisa, Renata e Nilson, sempre dispostos a me ajudar no que precisei. Muito obrigada a todos por aquele cafezinho na copa, regado a muitas e altas gargalhadas, as quais amenizavam todos os problemas e cansaço.

Aos meus amigos da fisiologia, Gabriela Frosi, Marciel Oliveira, Hiram Falcão e Camila Medeiros, pelas grandes contribuições e discussões para que este trabalho fosse desenvolvido da melhor forma. Em especial, a minha grande amiga Rebeca Rivas, que não só contribuiu para o desenvolvimento desta tese, me dando dicas e discutindo os temas comigo,

mas que também me escutou quando eu estava feliz, triste, revoltada, desanimada...me aconselhou e me animou nos momentos difíceis.

À Pierre Landolt, proprietário da Fazenda Tamanduá, por permitir e incentivar projetos de longa duração, agradeço também pela disponibilização de alojamentos e por todo o apoio logístico.

À Seu Jorge, por todo o apoio com a localização das áreas, por sempre nos receber muito bem e nos ajudar no que era preciso. À dona Cleonice, por sua simpatia e pelos almoços que sempre estavam prontos quando chegávamos.

Ao projeto SISBIOTA (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq - 563304/2010-3 e Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais, FAPEMIG CRA - APQ-00001-11), por todo apoio logístico.

Ao programa de Pós-Graduação em Tecnologias Energéticas e Nucleares da Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, e a Capes pela concessão da bolsa de doutorado.

Aos técnicos do laboratório de Fertilidade do Solo e Energia da Biomassa, Claudenice e Gilberto, por toda a disponibilidade e ajuda para que as análises fossem realizadas no tempo certo e da melhor forma.

Agradeço a minha sogra, Rosaly, pela disponibilidade em ir comigo até a universidade para ficar com Luna enquanto eu fazia as análises no laboratório. Você foi muito importante durante esta etapa, muito obrigada.

Em especial, agradeço aos meus pais Maria Sônia e José Bartolomeu, e a minha irmã Bruna Laine por toda dedicação e incentivo em todos os momentos da minha vida, por todos os ensinamentos e oportunidades que me proporcionaram, por me mostrarem quais são os verdadeiros valores da vida, por entenderem a minha ausência em momentos que para a nossa família são importantes. Vocês foram essenciais em todas as etapas da minha formação profissional e serão sempre essenciais em minha vida. Amo muito vocês, muito obrigada por serem simplesmente como vocês são.

Ainda em especial, agradeço muitíssimo ao meu esposo, Irã Menezes Guimarães, por todo incentivo desde que o conheci, por toda a dedicação, cooperação, compreensão e o amor de sempre, mas agradeço principalmente por cuidar do nosso bem mais preciso, nossa Luninha, para que eu pudesse escrever. Sem seu incentivo, sem seus conselhos, sem sua ajuda SUPER crítica ao ler meus textos, sem sua compreensão, enfim, sem você, não seria possível realizar este doutorado. Muitíssimo obrigada. Te amo.

O meu agradecimento mais especial vai para aquela que chegou para alegrar ainda mais a minha vida, aquela que mesmo sem saber, me incentiva todos os dias e me dá forças

para que eu possa seguir em frente mesmo com tantos obstáculos, aquela que fortalece minhas esperanças, que me impulsiona a fazer sempre o melhor e da melhor forma, o presente mais precioso que Deus já me deu, Luna. Agradeço por ter permanecido firme e forte no seu desenvolvimento quando, por acidente, cheirei aquela nuvem de ácido sulfúrico em uma das digestões, por ter me permitido desenvolver todas as atividades necessárias durante a sua gestação, obrigada por aguentar as minhas várias caminhadas apressadas entre a sala de estudos e o laboratório, por ter me permitido dirigir quase a gestação inteira e trabalhar até um dia antes de entrar em trabalho de parto. Muito obrigada, meu amorzão, te amo muito.

Enfim, agradeço a todos os meus familiares que de uma forma ou de outra sempre me incentivaram e confiaram em mim. Também a todos aqueles que contribuíram de alguma forma para a elaboração desta tese.

## RESUMO

Em ambientes com clima semiárido, a sobrevivência das plantas depende da adaptação de características morfológicas, anatômicas e fisiológicas. O hábito das espécies e a estrutura do ambiente no qual a planta está inserida também determina sua sobrevivência em ambientes com condições ambientais limitantes, como a caatinga. No caso das espécies herbáceas, é necessário descobrir qual a principal limitação ambiental para o seu desenvolvimento, já que a maioria delas possui ciclo de vida restrito ao período de chuvas na região, bem como quais são as características desenvolvidas que permitem sua sobrevivência no ambiente. O trabalho avaliou características fisiológicas, anatômicas e morfológicas de três espécies herbáceas (*Hyptis suaveolens* L., *Stachytarpheta sanguinea* Mart. ex Schauer e *Jacquemontia evolvuloides* (Moric.) Meisn., em áreas de caatinga com 22, 44 e mais de 60 anos de regeneração, na Paraíba. Foram analisadas: área foliar; área foliar específica; espessura das epidermes, das cutículas, dos parênquimas e do mesofilo; densidade estomática e de tricomas; concentrações de clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides; potencial hídrico foliar, trocas gasosas, concentrações de compostos fenólicos totais, nitrogênio, potássio e fósforo. As três espécies apresentaram características anatômicas de folhas de sol, com estômatos e tricomas em ambas as faces foliares e maior concentração na face abaxial. *J. evolvuloides* apresentou mais características de locais ensolarados, com a menor área foliar específica na área em regeneração mais recente, maior espessura de epiderme e parênquima isobilateral. Algumas variações morfoanatômicas entre as áreas foram comuns entre as três espécies, como as maiores espessuras dos mesofilos e dos parênquimas na caatinga mais antiga que nas áreas com 22 e 44 anos em regeneração. No geral, *H. suaveolens* e *S. sanguinea* foram espécies mais plásticas que *J. evolvuloides*, com as maiores diferenças morfofisiológicas entre as áreas. *J. evolvuloides* demonstrou ser mais adaptada à baixa disponibilidade hídrica e à alta incidência luminosa.

**Palavras-chave:** sucessão ecológica; *Hyptis suaveolens*; *Stachytarpheta sanguinea*; *Jacquemontia evolvuloides*; morfologia foliar; anatomia foliar; ecologia vegetal.

## ABSTRACT

In environments with semi-arid climate, the survival of plants depends on the adaptation of morphological, anatomical and physiological characteristics. The habit of the species and environmental structure in which the plant is inserted, also determines their survival in environments with limiting environmental conditions, such as the caatinga. In the case of herbaceous species, it is necessary to find out what is the main environmental limitations for its development, since most they have a life cycle restricted to the rainy season in the region, and what are the features developed to survival in the environment. This work determined the physiological, anatomical and morphological characteristics of three herbaceous species (*Hyptis suaveolens* L. *Stachytarpheta sanguinea* Mart. Ex Schauer and *Jacquemontia evolvuloides* (Moric.) Meisn., in areas of caatinga with 22, 44 and over 60 years of regeneration, in Paraiba state. Were analyzed the leaf area, specific leaf area, thickness of the epidermis, cuticle, parenchyma and mesophyll, the stomata and trichomes densities; concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoids, the leaf water potential, gas exchange, concentrations of total phenolic compounds, nitrogen, potassium and phosphorus. The three species have anatomical features of sun leaves with stomata and trichomes in both leaf surfaces and a greater concentration on the abaxial surface. *J. evolvuloides* showed more characteristics of sunny locations, with lowest specific leaf area in the most recent regeneration area, thickest epidermis and isobilateral parenchyma. Some morphoanatomical variations between the areas were common among the three species, such as the greater thicknesses of mesophyll and parenchyma in the oldest caatinga than in the areas with 22 and 44 years in regeneration. Overall, *H. suaveolens* and *S. sanguinea* were more plastic species than *J. evolvuloides*, with the largest morphophysiological differences between areas. *J. evolvuloides* proved to be more acclimatized to low water availability and high light incidence.

**Keywords:** ecological succession; *Hyptis suaveolens*; *Stachytarpheta sanguinea*; *Jacquemontia evolvuloides*; leaf morphology; leaf anatomy; plant ecology.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1: Precipitação mensal acumulada (mm) (2013 e 2014) e média histórica da precipitação (1911 – 2014) na Fazenda Tamanduá, Santa Teresinha, Paraíba.....37
- Figura 2: Folhas de *Hyptis suaveolens* coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (A) face adaxial; (B) face abaxial. .... 40
- Figura 3: Estômatos diacíticos (A), tricomas tectores (B e C) e glandulares - TG (D) em vista frontal, e, corte transversal da lâmina foliar (E) e da nervura principal (F) das folhas de *Hyptis suaveolens*, coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (E) PP=Parênquima Paliçádico; PL=Parênquima lacunoso; Ep aba=Epiderme abaxial; Ep ada=Epiderme adaxial; (F) FV=Feixe vascular; Ep=Epiderme; PF= Parênquima fundamental; Fl= Floema; Xi= Xilema e Col= Colênquima ..... 42
- Figura 4: Folhas de *Stachytarpheta sanguinea* coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (A) face adaxial; (B) face abaxial. .... 43
- Figura 5: Estômatos diacíticos da face adaxial (A), tricoma tector em forma de gancho (B) e tricomas tectores pluricelulares (C) tricomas tectores com alta densidade na nervura (D) em vista frontal, e, corte transversal da lâmina foliar (E) e da nervura principal (F) das folhas de *Stachytarpheta sanguinea*, coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (E) PP=Parênquima Paliçádico; PL=Parênquima lacunoso; TT=Tricoma tector; Est=Estômato; Ep aba=Epiderme abaxial; Ep ada=Epiderme adaxial; (F) FV=Feixe vascular; Ep=Epiderme; PF= Parênquima fundamental; Fl= Floema; Xi= Xilema e Col= Colênquima; TT=Tricoma tector. .... 45
- Figura 6: Folhas de *Jacquemontia evolvuloides* coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (A) face adaxial; (B) face abaxial. .... 46
- Figura 7: Estômatos paracíticos (A), Tricomas tectores estrelados (B) e tricoma peltado (C) em vista frontal, e, corte transversal da lâmina foliar (D) e da nervura principal (E) das folhas de *Jacquemontia evolvuloides*, coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (D) PP=Parênquima Paliçádico; PL=Parênquima lacunoso; T=Tricoma; Ep aba=Epiderme abaxial; Ep ada=Epiderme adaxial; (E) FV=Feixe vascular; Ep=Epiderme; PF= Parênquima fundamental; Fl= Floema e Xi= Xilema..... 48
- Figura 8: Área foliar específica de plantas de *Hyptis suaveolens* (A), *Stachytarpheta sanguinea* (B) e *Jacquemontia evolvuloides* (C), em 2013 e 2014, crescendo em áreas com diferentes

períodos de regeneração (22 anos, 44 anos e >60 anos) de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. ....	57
Figura 9: Potencial hídrico, em 2013 e 2014, nos turnos da manhã e tarde, em folhas de <i>Hyptis suaveolens</i> (A e B), <i>Stachytarpheta sanguinea</i> (C e D) e <i>Jacquemontia evolvuloides</i> (E e F) em áreas com diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. ....	61
Figura 10: Condutância estomática (A e B), assimilação de CO <sub>2</sub> (C e D), taxa de transpiração foliar (E e F) e eficiência no uso da água (G e H), em 2013 e 2014, em plantas de <i>Hyptis suaveolens</i> , em áreas com diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. ....	63
Figura 11: Condutância estomática (A e B), assimilação máxima de CO <sub>2</sub> (C e D), taxa de transpiração foliar (E e F) e eficiência no uso da água (G e H), nos turnos da manhã (esquerda) e tarde (direita), em 2013 e 2014, em plantas de <i>Stachytarpheta sanguinea</i> em áreas em diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. ....	65
Figura 12: Condutância estomática (A e B), assimilação máxima de CO <sub>2</sub> (C e D), taxa de transpiração foliar (E e F) e eficiência no uso da água (G e H), nos turnos da manhã e tarde, em 2013 e 2014, em plantas de <i>Jacquemontia evolvuloides</i> em áreas com diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.....	67

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Características química e física do solo em áreas de caatinga em diferentes períodos de regeneração, na Fazenda Tamanduá, Santa Teresinha, Paraíba. ....	36
Tabela 2: Temperatura, umidade relativa do ar, umidade do solo ( $U_{\text{solo}}$ ), densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) e déficit de pressão de vapor (DPV), nos turnos da manhã e tarde, em áreas de caatinga em regeneração, na Fazenda Tamanduá, Santa Teresinha, Paraíba. ....	38
Tabela 3: Caracteres morfológicos de três espécies crescendo em áreas em diferentes períodos de regeneração na caatinga de Santa Teresinha, Paraíba.....	49
Tabela 4: Caracteres morfométricos de três espécies herbáceas crescendo em áreas em diferentes períodos de regeneração na caatinga de Santa Teresinha, Paraíba. ....	50
Tabela 5: Concentração de compostos fenólicos, nitrogênio, fósforo e potássio, em 2013 e 2014, em espécies em áreas com diferentes períodos de regeneração na caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. ....	59
Tabela 6: Clorofilas <i>a</i> e <i>b</i> , razão clorofila <i>a/b</i> e carotenoides, em 2013 e 2014, em plantas de três espécies crescendo em áreas em diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.....	60

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>14</b>
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA .....</b>	<b>16</b>
<b>2.1 Caracterização de florestas tropicais secas .....</b>	<b>16</b>
<b>2.2 Estratégias morfofisiológicas e morfoanatômicas em folhas de plantas sob condições ambientais limitantes .....</b>	<b>17</b>
<b>2.3 Morfoanatomia foliar de herbáceas em ambientes com clima semiárido .....</b>	<b>21</b>
2.3.1 Morfoanatomia foliar de <i>Hyptis suaveolens</i> L. ....	22
2.3.2 Morfoanatomia de <i>Starchytapheta sanguinea</i> Mart. ex Schauer .....	28
2.3.3 Morfoanatomia de <i>Jacquemontia evolvuloides</i> (Moric.) Meisn.....	31
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>34</b>
<b>3.1 Área de estudo.....</b>	<b>34</b>
<b>3.2 Experimento 1 - Variações na morfoanatomia foliar de herbáceas entre áreas que passam por regeneração natural.....</b>	<b>36</b>
<b>3.3 Experimento 2 - Adaptação e estratégias ecofisiológicas de herbáceas em florestas secas em regeneração.....</b>	<b>37</b>
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>40</b>
<b>4.1 Experimento 1 - Variações na morfoanatomia foliar de herbáceas em áreas em regeneração natural.....</b>	<b>40</b>
4.1.1 Resultados.....	40
4.1.2 Discussão .....	51
<b>4.2 Experimento 2 - Estratégias ecofisiológicas de herbáceas em florestas secas em regeneração .....</b>	<b>57</b>
4.2.1 Resultados.....	57
4.2.2 Discussão .....	68
<b>5. CONCLUSÕES .....</b>	<b>72</b>
<b>6. REFERÊNCIAS .....</b>	<b>73</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Em ambientes com clima semiárido, a sobrevivência das plantas depende da adaptação de características morfológicas, anatômicas e fisiológicas (FAHN & CUTLER, 1992; PEGORARO et al., 2010). Em geral, as mais importantes adaptações ao ambiente são observadas nas folhas, sendo comuns as características morfológicas foliares relacionadas à adaptação à deficiência hídrica, como redução da relação superfície/volume, cutícula e paredes periclinais externas das células epidérmicas espessadas, número elevado de tricomas e estômatos, parênquima paliçádico bem desenvolvido e idioblastos com cristais (CUTTER, 1986; BURROWS, 2001; FAHMY, 1997; ROTONDI et al., 2003; PEGORARO et al., 2010). Estas adaptações podem levar a diferentes tipos e níveis de competição, alterando as estruturas das comunidades, que, por sua vez, podem ser influenciadas pelas condições abióticas locais.

A maioria das herbáceas da caatinga da região nordeste do Brasil, uma das mais extensas e mais secas formações de florestas tropicais do mundo (MILES et al., 2006; FAO, 2001), tem seus ciclos de vida limitados às curtas estações chuvosas (PESSOA, 2007). Nestas estações, a deficiência hídrica pode não ser a principal limitação ambiental para as herbáceas e a competição por luz, tanto com outras herbáceas quanto com as arbustivas e arbóreas, pode ser um fator importante (FEITOZA, 2013; FULLER, 1999; FAHN & CUTLER, 1992; VOGELMANN, 1993; VOGELMANN et al., 1996; ALMEIDA-CORTEZ et al., 2004; EGBERT et al., 2008).

As adaptações relativas à disponibilidade hídrica e à luz podem variar em plantas com hábitos distintos, além disso, tais adaptações podem ser alteradas pelo estágio de sucessão no processo de regeneração da vegetação nativa. No semiárido nordestino, muitas pastagens e cultivos estão sendo abandonados, com retorno da caatinga (SAMPAIO & COSTA, 2011; SAMPAIO et al., 2009). No estágio inicial, as competições predominantes são entre as gramíneas dos pastos e as herbáceas e plantas jovens arbustivo-arbóreas (SIEMANN & ROGERS, 2003). À medida que as arbustivo-arbóreas se desenvolvem e as gramíneas desaparecem, as herbáceas vão sendo submetidas à maior sombreamento e concentrando sua presença nos espaços mais iluminados dos intervalos das copas (SCHORN & GALVÃO, 2006; SIEMANN & ROGERS, 2003). Este processo pode levar a distintas adaptações morfofisiológicas e elas podem variar com a forma de crescimento das plantas, se elas resultarem em diferentes exposições à luz (MARTINS et al., 2009; ENGEL et al., 2002). Algumas plantas herbáceas crescem mais e mais rapidamente em altura que outras e algumas

são trepadeiras crescendo sobre as outras herbáceas ou sobre os arbustos mais baixos. Embora elas possam ter adaptações distintas, a literatura é escassa com relação ao tema e nada sobre estes tipos de herbáceas da caatinga foi publicado.

A elucidação da aclimação das herbáceas nestes ambientes pode contribuir para a compreensão da estrutura e da funcionalidade das comunidades vegetais de regiões semiáridas. Este conhecimento é especialmente útil nas regiões onde o estrato herbáceo é largamente utilizado como pastagem nativa e onde os desmatamentos e raleamentos da vegetação arbórea são frequentes para abrir espaço para as herbáceas e para a agricultura itinerante, como as áreas de caatinga da região nordeste do Brasil (DRUMMONT et al., 2000; MORAIS & VASCONCELOS, 2007; ALVES et al., 2009).

Considerando a importância e a carência de estudos sobre as diferentes aclimações de espécies herbáceas de ciclo curto crescendo em florestas secas com diferentes tempos de regeneração, o objetivo deste trabalho foi determinar características fisiológicas, anatômicas e morfológicas em três espécies herbáceas (*Hyptis suaveolens* L., *Stachytarpheta sanguinea* Mart.ex Schauer e *Jacquemontia evolvuloides* (Moric.) Meisn.), em áreas com diferentes tempos de regeneração de caatinga, na Paraíba, Brasil. Para tanto foram testadas as seguintes hipóteses: (1) a morfologia e anatomia foliar das herbáceas estudadas varia entre as áreas com diferentes tempos de regeneração; (2) as características fisiológicas das herbáceas estudadas varia entre as áreas com diferentes tempos de regeneração e entre anos com diferentes precipitações.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 Caracterização de florestas tropicais secas

As florestas tropicais secas são formações florestais decíduas e semidecíduas que ocorrem nos trópicos e estão sujeitas a sazonalidade climática bem definida, alternando períodos chuvosos e secos (ARRUDA et al., 2011). Elas são a terceira maior formação vegetal dos trópicos em área (SABOGAL, 1992), possuem estrutura e composição florística variadas, e são definidas como florestas secas devido ao seu ritmo estacional, que se traduz por elevado grau de deciduidade foliar durante a estação seca (ANDRADE-LIMA, 1981).

Baseado em critérios climáticos, como temperatura e umidade, Holdridge (1967), dividiu os trópicos em zonas ecológicas e definiu as florestas secas como aquelas presentes em áreas livres de frio, onde a temperatura média anual é maior que 17°C, a precipitação média anual é de 250 a 2000 mm e a razão desta precipitação e da evapotranspiração potencial é menor que 1. Enquanto para Murphy e Lugo (1986), que compararam diversas florestas secas e úmidas neotropicais, as florestas secas são aquelas que ocorrem em áreas com precipitação média anual de 500 a 2000 mm, marcadas por uma forte estação seca.

As florestas secas compreendem pouco menos da metade das florestas tropicais e subtropicais do mundo (MURPHY & LUGO, 1986), e, normalmente, apresentam menores alturas e áreas basais que as florestas úmidas tropicais, com a maior produtividade ocorrendo principalmente durante a estação chuvosa, quando a serapilheira acumulada durante a estação seca se decompõe e aumenta a quantidade de matéria orgânica no solo (MURPHY e LUGO, 1986; SCARIOT & SEVILHA, 2005; PENNINGTON et al., 2005; ARRUDA et al., 2011).

No nordeste do Brasil, a maior formação vegetacional seca é a caatinga, estendendo-se pelo domínio de climas semiáridos, numa área de 736.836 km<sup>2</sup>, correspondendo a 6,83% do território nacional e 70% do regional (PEREIRA et al., 1989; ARAÚJO FILHO, 1997; MARACAJÁ & BENEVIDES, 2006). A caatinga é uma vegetação xerófila de fisionomia e florística variadas, tendo precipitação média anual variando entre 240 mm e 1500 mm, com metade dela recebendo menos de 750 mm e algumas áreas centrais menos de 500 mm, geralmente concentrados entre três e cinco meses (SAMPAIO, 1995; PRADO, 2003; MARACAJÁ & BENEVIDES, 2006). Além das chuvas erráticas e irregulares, as temperaturas são altas e a radiação é intensa (SAMPAIO, 1995). Em resposta às chuvas irregulares, o ritmo biológico das plantas de muitas espécies da caatinga, no que se refere ao crescimento e

reprodução, apresenta-se intenso durante o período de chuvas (ARAÚJO & FERRAZ, 2003; ARAÚJO et al., 2007) e várias características morfoanatômicas e fisiológicas são desenvolvidas como estratégia para sobreviver às condições abióticas.

## **2.2 Estratégias morfofisiológicas e morfoanatômicas em folhas de plantas sob condições ambientais limitantes**

Sob condições ambientais limitantes, como a falta ou excesso de recursos, as plantas tendem a promover ampla adaptação foliar às condições ambientais (SULTAN, 2004). A adaptação ao ambiente é resultante de mudanças morfológicas, fisiológicas ou mesmo bioquímicas, podendo afetar características como a área foliar, tamanho, espessura, esclerofilia, pilosidade e número de estômatos por unidade de área e por área da folha, bem como a produção de metabólitos secundários (PEGORARO et al., 2010). Tais características podem variar com a temperatura, a precipitação, o nível de irradiação e outros fatores ambientais locais (NICOTRA et al., 2011).

Dentre os recursos mais limitantes para as plantas está a água. A redução do conteúdo de água no ambiente afeta acentuadamente alguns processos morfofisiológicos, enquanto outros são relativamente insensíveis (SANTOS & CARLESSO, 1998). As modificações podem ser de caráter morfológico, nas quais há alterações de característica estruturais, e fisiológico, que compreendem alterações como a diminuição de água nas células (SCHLICHTING & SMITH, 2002). Segundo McCree & Fernández (1989) e Taiz & Zeiger (2013), as respostas mais proeminentes das plantas ao déficit hídrico consistem no decréscimo da produção da área foliar, no fechamento dos estômatos, na aceleração da senescência e na abscisão das folhas.

A área foliar é uma importante característica de adaptação da planta, determinando o uso da água e seu potencial de produtividade que é severamente inibido quando está exposta a déficit hídrico (FERNÁNDEZ et al., 1996). O déficit hídrico também aumenta a senescência das folhas (WRIGHT et al., 1983) porque o solo seco não pode fornecer nitrogênio suficiente para suprir as necessidades de crescimento da planta e o nitrogênio é retranslocado das folhas mais velhas para as folhas em formação e outros pontos de crescimento (WOLFE et al., 1988).

As plantas que possuem adaptações estruturais à ambientes com restrição hídrica, como a caatinga, são chamadas xeromórficas e apresentam folhas com características como a redução da relação entre superfície e volume, cutícula e paredes periclinais externas das células epidérmicas espessadas, presença de ceras; indumento denso; estômatos protegidos; tecidos

armazenadores de água, parênquima paliçádico bem desenvolvido; estômatos em ambas as faces; e idioblastos com cristais, corpos siliciosos ou compostos fenólicos (EHLERINGER, 1984; FAHN & CUTLER, 1992; BURROWS, 2001; MENEZES et al., 2003; ROTONDI et al., 2003). Além dessas características, as densidades de estômatos e de tricomas também podem auxiliar na redução da perda de água pela folha. Em geral, as espécies da caatinga possuem folhas com alta densidade de estômatos, o que permite uma taxa mais elevada de trocas gasosas durante períodos de suprimento favorável de água. Além disso, em muitas xerófitas, os estômatos estão afundados em depressões na superfície inferior da folha, que pode conter muitos tricomas (RAVEN et al., 2007).

Plantas submetidas ao déficit hídrico também possuem limitações nas taxas fotossintéticas (LAWLOR & TEZARA, 2009), principalmente devido ao fechamento dos estômatos (CHAVES et al., 2003). Com os estômatos fechados, as plantas não só reduzem a perda de água pela transpiração, mas também a assimilação de CO<sub>2</sub> pelas folhas (BAKER, 1993) e, como resultado, o crescimento da planta é reduzido.

Melo et al. (2007) verificaram que em *Setaria anceps* Stapf ex Massey, a fotossíntese e a transpiração foliar, assim como o potencial hídrico, foram menores em plantas sob déficit hídrico, mas não encontraram diferenças na densidade estomática e na condutância estomática entre tratamentos com diferentes disponibilidades hídricas. Pang et al. (2011) também verificaram que potencial hídrico foliar e a fotossíntese em plantas de girassol diminuíram com a redução da disponibilidade de água. A suspensão da irrigação em *Calendula officinalis* L. também afetou significativamente as suas trocas gasosas (PACHECO et al. 2011).

As plantas também desenvolvem características para sobreviverem às altas temperaturas e luminosidade, como redução da área foliar, aumento da densidade estomática e de tricomas, maior espessamento da cutícula, diminuição das células fundamentais da epiderme, aumento do número de camadas e/ou comprimento das células de parênquima paliçádico e consequente aumento da espessura da lâmina foliar (LEWIS, 1972; ; THOMPSON et al., 1992; SMITH et al., 1997; MARQUES et al., 1999; FAHMY, 1997; HANBA et al., 2002; HLWATIKA & BHAT, 2002;).

A espessura do tecido epidérmico e da cutícula, sob condições de alta luminosidade, podem desempenhar importante papel na manutenção dos níveis ótimos de temperatura foliar, para efetivação dos processos fisiológicos (DICKISON, 2000). A alta luminosidade pode ainda influenciar o teor de clorofila e a proporção entre clorofila *a* e *b* (CHOW & ANDERSON, 1987; GIVNISH, 1988; YIN & JOHNSON, 2000). Além disso, forte radiação pode levar a maior densidade e tamanho de tricomas, mesófilo isobilateral compacto, formação de várias camadas

do parênquima paliçádico e poucos espaços intercelulares, indicando grande atividade fotossintética (DAUBENMIRE, 1974; FAHN, 1985; SILVA et al., 2010; RABELO et al., 2013).

Radiação solar excessiva pode induzir a fotoinibição, enquanto a baixa disponibilidade de radiação reduz as taxas fotossintéticas, atuando diretamente sob o aparato fotossintético e no ganho de carbono pela planta (RIBEIRO, 2015). As plantas adaptadas ao ambiente de alta radiação solar tendem a desenvolver mecanismos de dissipação de energia que minimizem a degradação dos pigmentos nos cloroplastos, enquanto as plantas de ambientes sombreados tendem a apresentar estratégias para maximizar os processos de captura de luz e, assim, conseguir um maior ganho de carbono (VALLADARES & PERCY, 1998).

A capacidade de aclimação a mudanças na intensidade de radiação solar varia entre os indivíduos de cada espécie, assim como entre as espécies, o que está relacionado a um conjunto de características morfofisiológicas e às condições de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (GANDOLFI et al., 2009; VIEIRA et al., 2012). Assim, as variações na intensidade da luz podem influenciar características morfofisiológicas como o crescimento vegetal, já que plantas de ambientes sombreados tendem a alocar maior quantidade de biomassa nas folhas e possuem maior área foliar por unidade de massa (POORTER, 1999; LEE et al., 2000), enquanto plantas expostas à intensa luz solar investem em biomassa radicular, a fim compensar a perda de água por transpiração, produzindo maior biomassa por unidade de área foliar e elevadas taxas de renovação das folhas (POORTER, 1999). Desta forma, as folhas que se desenvolvem sob alta intensidade luminosa são menores e mais espessas do que as que se desenvolvem sob baixa intensidade de luz, embora tal padrão possa variar entre as espécies (MILANEZE-GUTIERRE et al., 2003), assim como comprovado por Lima et al. (2010), ao estudar *Cariniana legalis*, verificando que área foliar foi maior no tratamento em pleno sol.

Muitos trabalhos foram realizados a fim de descobrir que estratégias morfofisiológicas são desenvolvidas pelas plantas para que possam crescer e se desenvolver sob as condições ambientais que estão expostas. Dentre eles, está o desenvolvido por Paulilo (2000), que estudou o efeito do crescimento de *Euterpe edulis* Mart. sob diferentes intensidades de luz e verificou que as plantas expostas a alta luminosidade tiveram teores de clorofila *b* menores que os de clorofila *a*. Em outro trabalho, desenvolvido por Vieira (2013) com *Siparuna guianensis* Aublet, os teores de carotenoides e a capacidade fotossintética máxima também foram maiores nos indivíduos que estavam em áreas com maior disponibilidade de luz.

Cao (2000) verificou que as células epidérmicas da face adaxial de espécies arbóreas apresentaram maior espessura em folhas de sol do que em folhas de sombra. Já Rôças et al.

(2001) estudaram variações anatômicas nas folhas de *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müller Arg., e observaram que houve aumento na espessura da parede periclinal externa das células epidérmicas sob condições de maior luminosidade. Os parênquimas paliçádico e lacunoso também apresentaram maior espessura em folhas de *Ocimum gratissimum* L. cultivadas no sol (COSTA & MARENCO, 2007; MARTINS et al., 2009).

Aumento na densidade estomática em folhas de sol comparadas com as de sombra foi relatado por Abrans et al. (1992), em *Prunus serotina* Ehrh., por Vieira (1995), em *Bauhinia radiata* Vell., por Silva & Anderson (1993), em *Phaseolus vulgaris* L., por Pegoraro (2007), em *Mentha piperita* L., e por Fermino-Jr. (2002), em várias espécies em diferentes estádios sucessionais. De acordo com Dickison (2000), a densidade estomática elevada e a maior transpiração em folhas tipicamente de sol proporcionam redução da temperatura foliar. Entretanto, estudando *Teucrium polium* L., Lianopoulou et al. (2014) relataram resultados contrários aos da maioria dos trabalhos, apresentando maiores taxas de fotossíntese, transpiração, condutância estomática e teor de clorofila, bem como cutícula mais espessa e presença de compostos fenólicos nas células da epiderme e mesofilo em folhas de inverno que em folhas de verão, como estratégia de adaptação ao frio. Por outro lado, Marenco et al. (2001) não observaram diferenças na assimilação máxima, condutância estomática e transpiração em plantas de *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd entre tratamentos de sol e sombra e sugeriram que esta espécie, provavelmente, apresenta uma boa estratégia de adaptação às variações da luminosidade.

Barros & Soares (2013) relataram características xeromórficas em *Croton blanchetianus* Baill. como superfície foliar coberta por indumento denso formado por tricomas tectores e secretores projetados acima das células epidérmicas, estômatos na face abaxial, folha dorsiventral, parênquima clorofiliano paliçádico adaxial formado por uma camada de células longas ricas em compostos fenólicos. Em *Croton heliotropiifolius* Kunth, as folhas são anfiestomáticas com predominância dos estômatos na face abaxial e epiderme simples com paredes periclinais externas espessas na face adaxial, além de também possuírem indumento denso em ambas as faces foliares.

As características xeromórficas são tidas como estratégias de aclimatação e adaptação das espécies vegetais às condições abióticas da caatinga e são elas que permitem a sobrevivência das plantas nesses ambientes. Os fatores ambientais, como a luminosidade, a temperatura e a água, são muito importantes na determinação do grau de especificidade de adaptação das espécies (FANH & CUTLER, 1992).

A aclimatação à luz e as consequentes alterações nas folhas das plantas ocorrem para maximizar os processos metabólicos e garantir o crescimento e desenvolvimento do indivíduo (VIEIRA, 2013). Assim, a utilização eficiente da luz disponível pode promover vantagem competitiva às espécies vegetais que possuam capacidade de adaptação e são mais plásticas no que se refere ao aproveitamento da transformação de energia luminosa em energia química (SOUZA et al., 2009). No geral, a distribuição da vegetação está associada a fatores ambientais, e sua adaptação a um tipo particular de ambiente envolve a otimização da aquisição e uso dos recursos, especialmente água, luz e nutrientes (BÜNDCHEN, 2012). Considerando que a disponibilidade desses recursos varia no interior das florestas, a capacidade de cada espécie em utilizá-los determina, em grande parte, sua habilidade competitiva (GRIME, 1977). Assim, as respostas adaptativas permitem que algumas plantas sobrevivam e funcionem em diferentes condições ambientais (PAIVA et al., 2003).

### **2.3 Morfoanatomia foliar de herbáceas em ambientes com clima semiárido**

As folhas possuem grande importância para o funcionamento e desenvolvimento das plantas, pois são responsáveis pela maior parte das trocas gasosas e da absorção de luz solar que participam do processo da fotossíntese. A morfoanatomia foliar consiste na organização externa e interna das folhas, fornecendo informações importantes para a compreensão das adaptações aos variados ambientes, além de ser peça chave no estudo da caracterização das espécies (DRESSLER, 1993).

As variações na estrutura das folhas são em grande parte relacionadas ao habitat. A disponibilidade de água é uma das características ambientais mais importantes e pode afetar tanto a forma como a estrutura das folhas (CARLESSO, 1993; BALL et al., 1994; RAVEN et al., 2007). Ambientes caracterizados por precipitações escassas e irregulares, com acentuado período de estação seca e altas temperaturas, implicando em altas taxas de transpiração, como a caatinga (RADAMBRASIL 1983; MENDES, 1992; CAMPELLO et al., 1999), induzem o desenvolvimento de adaptações na morfoanatomia foliar.

A escassez de água e a sazonalidade, determinadas por pulsos chuvosos seguidos por períodos secos variáveis, são os principais fatores que influenciam os organismos em regiões semiáridas (SNYDER & TARTOWSKI, 2006). Uma das características mais importantes para a sobrevivência de algumas espécies de caatinga é o curto ciclo de vida, que é comum em espécies herbáceas, de ocorrência restrita ao período de chuvas e que compõem a maior

densidade de plantas da caatinga (ARAÚJO et al., 2007; SILVA et al., 2009; MENDES & CASTRO, 2010; SOUZA & RODAL, 2010).

Em áreas com diferentes fitofisionomias de cerrado, em Goiás, Faleiro & Saiki (2007) observaram diferenças nas características morfológicas entre herbáceas da mata de galeria que apresentaram folhas mais alongadas, maiores e com pecíolos mais compridos e as espécies de campo e cerrado rupestre, que apresentaram folhas menores e sésseis. Neto & Martins (2012), em área com clima semiárido na Bahia, verificaram que as folhas de *Agave sisalana* Perrine ex Engelm apresentam diversas estruturas com características xeromórficas que conferem maior resistência às condições extremas do ambiente, tais como cutícula espessa, papilas, flanges e câmara subestomática alongada.

Adaptações morfoanatômicas características de ambientes com clima seco também foram registradas por Lakušić et al. (2010), na península de Balkan, na Sérvia e Montenegro, em sete espécies de *Teucrium*: grande número de tricomas na face abaxial foliar, cutícula espessa e folhas hipostomáticas. Andersen et al. (2006) também encontraram características xeromórficas em folhas de *Lippia turbinata* Griseb., na Argentina: cutícula espessa e estriada, alta densidade de tricomas, epiderme adaxial com presença de idioblastos e mesofilo isobilateral.

### 2.3.1 Morfoanatomia foliar de *Hyptis suaveolens* L.

*Hyptis suaveolens* pertence à família Lamiaceae que é constituída por uma variedade considerável de formas e hábitos, sendo comuns espécies herbáceas e arbustivas, com folhas opostas cruzadas, simples, em geral com odor intenso, e limbo e formas variadas, desde inteiro até profundamente partido (METCALFE & CHALK, 1950; JOLY, 2002; LORENZI & MATOS, 2002). Lamiaceae possui distribuição cosmopolita, incluindo cerca de 240 gêneros e 7200 espécies, ocorrendo principalmente em savanas abertas e regiões montanhosas de clima tropical a subtropical (HARLEY et al., 2015; SOUZA & LORENZI, 2005). No Brasil, ocorrem 46 gêneros e 524 espécies nativas ou naturalizadas, sendo muitas destas espécies endêmicas do semiárido nordestino (HARLEY et al., 2015, HARLEY et al. 2010; SOUZA & LORENZI, 2005).

As espécies pertencentes à família Lamiaceae possuem morfologia variada, algumas, como *Cunila microcephala* Benth., possuem folhas brevemente pecioladas, oblongas, obtusas, serrado-crenadas ou inteiras, de ambos os lados glabras e planas (TOLEDO et al., 2004). Outras, como *Plectranthus barbatus* Andrews e *P. grandis* (Cramer) R. H. Wilemse,

apresentam folhas simples, opostas cruzadas, peninérvias, ovaladas, com ápice agudo e base atenuada (MILANEZE-GUTIERRE et al, 2007). Já *Mentha citrata* Ehrh e *Marrubium vulgare* L. possuem folhas opostas ovaladas ou elípticas, pecioladas e margens dentada-serreadas (BONZANI & ESPINAR, 1993).

Em *Hyptidendron canum* Pohl ex Benth, a lâmina foliar apresenta predominantemente de 8 a 10 cm de comprimento e 3 a 7 cm de largura, com ápice oval, obtuso ou até arredondado, base também arredondada e margens levemente serreadas, os pecíolos são pequenos, em geral com 1 cm ou menos de comprimento (FIUZA et al., 2010). Já *Leonurus sibiricus* L., assim como *P. barbatus* e *P. grandis*, possui folhas opostas cruzadas e simples, profundamente divididas, membranáceas, descolores e pecioladas (DUARTE & LOPES, 2005).

Outras espécies, como *Salvia hypargeia* Fisch. & Mey, possuem folhas simples, linear a linear-oblongas, com bordas levemente denteadas (KANDEMİR, 2003). São diferentes de *Salvia hispanica* L. (DI SAPIO et al., 2012) e *Hyptis pectinata* (L.) Poit. (BASÍLIO et al., 2006), que possuem folhas simples, porém, opostas, inteiras e com lâmina oval-elíptica. *Hyptis pectinata* ainda é descrita com folhas de ápice agudo, base obtusa ou obtuso-truncada e margem serreada ou crenada. *Teucrium flavum* L. também possui folhas com forma oval-elíptica, com a parte basal mais ampla e ponta arredondada; no entanto, a margem foliar é denteada (LAKUSIC et al., 2006). Já em *Monardella eplingii* Elvin, A.C. Sanders & J.L. Anderson as folhas são elípticas, com ápice agudo (raramente obtuso), pálido ou verde acinzentado, com base aguda, subséssil (ELVIN et al., 2013).

Quanto aos aspectos anatômicos, as espécies da família Lamiaceae apresentam, em geral, a epiderme uniestratificada, ou seja, com uma única camada de epiderme tanto na superfície superior como inferior da folha, como foi observado em *Mentha spicata* L. e *Mentha spicata* X *suaveolens* (MARTINS, 2002), *Origanum vulgare* L. (CORRÊA et al., 2009), *Salvia hypargeia* Fisch and May. (KANDEMİR, 2003), *Cunila microcephala* Benth. (TOLEDO et al., 2004), *Leonurus sibiricus* L. (DUARTE & LOPES, 2005), *Hyptis pectinata* L. Poit. (BASÍLIO et al., 2006), *Lamium truncatum* Boiss. (CELEP et al., 2011), *Salvia hispânica* L. (DI SAPIO et al., 2012) e *Lavandula angustifolia* Mille L. *dentata* L. (RIVA et al., 2014).

As células da epiderme podem ser retangulares e irregulares, como é citado para *Minthostachys mollis* (Kunth) Griseb (BONZANI & ESPINAR, 1993), *Mentha spicata* X *suaveolens* (MARTINS, 2002), *Salvia hypargeia* Fisch. & Mey. (KANDEMİR, 2003), *Cunila microcephala* Benth. (TOLEDO et al., 2004), *Hyptis pectinata* (L.) Poit (BASÍLIO et al., 2006), *Lamium truncatum* Boiss. (CELEP et al., 2011) e *Lavandula angustifolia* Mill. e *Lavandula dentata* L. (RIVA et al., 2014). Também podem ser grandes e prismáticas, como em *Mentha*

*citrata* e *Marrubium vulgare* (Kunth) Griseb (BONZANI & ESPINAR, 1993) e *Salvia hispanica* (DI SAPIO et al., 2012), e isodiamétricas com parede ondulada, como em *Mentha citrata*, *Mentha x piperita* e *Mentha spicata* L. (BONZANI et al. 2007).

Em geral, as células epidérmicas da face superior são maiores que as células da epiderme inferior, como em *Lamium truncatum* (CELEP et al., 2011), *Salvia chrysophylla* (KAHRAMAN, 2010), *Salvia hispanica* (KAHRAMAN, 2010).; *Origanum vulgare* (CORRÊA et al., 2009), *Mentha spicata* X *suaveolens* (MARTINS, 2002); *Marrubium vulgare*, *Mentha citrata* e *Minthostachys mollis* (Kunth) Griseb (BONZANI & ESPINAR, 1993), *Lavandula angustifolia* Mill e *Lavandula dentata* L. (RIVA et al., 2014), *M. citrata*, *M. x piperitay M. spicata* (BONZANI et al., 2007), *Mentha spicata* X *suaveolens* (MARTINS, 2002), *Tetradenia riparia* (SOSSAE, 1995).

A cutícula pode apresentar variação quanto a epiderme superior ou inferior, sendo delgada e lisa em ambas as faces foliares, como em *Salvia hispanica* (DI SAPIO et al., 2012), *Mentha citrata* Ehrh e *Marrubium vulgare* L. (BONZANI & ESPINAR, 1993); mais delgada em uma das faces, como ocorre em *Hyptis pectinata* (BASÍLIO et al., 2006), que é mais delgada na face inferior da folha; a cutícula delgada com algumas regiões levemente estriada na face superior, como em *Minthostachys mollis* (Kunth) Griseb (BONZANI & ESPINAR, 1993); ou ainda apresentar a cutícula delgada e estriada como em *Leonurus sibiricus* (DUARTE & LOPES, 2005).

Em ambas as faces da epiderme foliar podem ocorrer numerosos tricomas tectores (não glandulares), glandulares capitados e glandulares peltados (*Mentha citrata*, *Minthostachys mollis* (Kunth) Griseb, BONZANI & ESPINAR, 1993; *Mentha spicata* e *Mentha spicata x suaveolens*, MARTINS, 2002; *Leonurus sibiricus*, DUARTE & LOPES, 2005; *Hyptis pectinata*, BASÍLIO et al., 2006; *Mentha pulegium*, BONZANI et al., 2007; *Ocimum gratissimum*, VIANNA, 2009; *Hyptidendron canum*, FIUZA et al., 2010; *Salvia hispanica*, DI SAPIO et al., 2012; *Isodon wui*, XIANG & LIU, 2012; *Lavandula angustifolia* e *Lavandula dentata*, RIVA et al., 2014). Essa variedade morfológica de tricomas para a família Lamiaceae já havia sido descrita por Metcalfe & Chalk (1979).

A ocorrência de alguns tipos de tricomas pode estar restrita a uma das faces foliar, como em *Salvia chrysophylla* (KAHRAMAN et al., 2010), que apresenta tricomas glandulares e não glandulares em ambas as faces, porém o tricoma peltado está presente somente na face inferior da folha. *Plectranthus ornatus* (ASCENSÃO et al., 1998) também possui tricomas peltados apenas na face inferior da folha. Já *Lamium truncatum* (CELEP et al., 2011) apresenta tricomas não glandulares em ambas as epidermes, no entanto, os tricomas glandulares ocorrem

apenas na epiderme inferior da folha, especialmente nas nervuras. O contrário ocorre com *Mentha spicata* L. e *Mentha spicata x suaveolens* (MARTINS, 2002), que apresentam tricomas glandulares do tipo capitado e peltado em ambas as faces foliares, porém os tricomas não glandulares estão presentes somente na epiderme abaxial.

A quantidade de tricomas também pode variar entre as faces foliares. Em *Hyptis pectinata* (BASÍLIO et al., 2006), os tricomas ocorrem em maior quantidade na face superior da folha. Já em *Isodon wui* (XIANG & LIU, 2012) e *Hyptidendron canum* (FIUZA et al., 2010), a maior densidade de tricomas ocorre na face inferior da folha.

A lâmina foliar pode ser caracterizada quanto a localização e tipo de estômatos, que por sua vez são classificados quanto a presença e formato das células subsidiária. As folhas em espécies da família Lamiaceae podem ser hipoestomáticas, como ocorre em *Hyptis pectinata* (BASÍLIO et al., 2006), *Teucrium flavum* (LAKUSIC, 2006) e *Hyptidendron canum* (FIUZA et al., 2010); anfiestomáticas, como ocorre em *Salvia hypargeia* (KANDEMIR, 2003), *Leonurus sibiricus* (DUARTE & LOPES, 2005), *Mentha citrata*, *Mentha x piperita*, *Mentha spicata* L. (BONZANI et al., 2007), *Salvia chrysophylla* (KAHRAMAN, 2010), *Mentha x gracilis* Sole (PEGORARO et al., 2011) e *Salvia hispanica* (DI SAPIO et al., 2012); e anfihipoestomáticas, como em *Cunila microcephala* (Toledo et al., 2004), *Plectranthus neochilus* (DUARTE & LOPES, 2007), *Origanum gratissimum* (MARTINS et al., 2009) e *Origanum vulgare* (CORRÊA et al., 2009).

Os estômatos nas espécies da família Lamiaceae podem ser do tipo diacítico, como ocorre em *Hyptis pectinata* (BASÍLIO et al., 2006), *Salvia hypargeia* (KANDEMİR, 2003), *Mentha citrata* Ehrh (BONZANI & ESPINAR, 1993; BONZANI et al., 2007), *Marrubium vulgare*, *Minthostachys mollis* (Kunth) Griseb (BONZANI & ESPINAR, 1993), *Mentha x piperita*, *Mentha spicata* L. (BONZANI et al., 2007) e *Plectranthus neochilus* (DUARTE & LOPES, 2007); anomócito, como em *Origanum gratissimum* (MARTINS et al., 2009), *Origanum vulgare* (CORRÊA et al., 2009) e *Leonurus sibiricus* (DUARTE & LOPES, 2005); ou ainda ser do tipo anisocítico e diacítico, como em *Hyptidendron canum* (FIUZA et al., 2010), *Hyptis ovalifolia* Benth. e *Hyptis rugosa* Benth. (REZENDE et al., 2003).

O mesofilo das espécies da família Lamiaceae, em geral, é caracterizado por ser do tipo heterogênio dorsiventral (*Mentha citrata* Ehrh e *Marrubium vulgare* L., BONZANI & ESPINAR, 1993; *Mentha spicata* L. e *Mentha spicata x suaveolens*, MARTINS, 2002; *Salvia hypargeia*, KANDEMIR, 2003; *Cunila microcephala*, TOLEDO et al., 2004; *Leonurus sibiricus*, DUARTE & LOPES, 2005; *Hyptis pectinata*, BASÍLIO et al., 2006; *Menthacitrata*, *Menthax piperita* e *Menthaspicata* L., BONZANI et al., 2007); *Origanum gratissimum* L.,

MARTINS et al., 2009; *Hyptidendron canum* (Pohl ex Benth.) Harley, FIUZA et al. 2010; *Lamium truncatum* Boiss, CELEP et al. 2011; *Lavandula angustifolia*, e *Lavandula dentata*, RIVA et al., 2014) e assimétrico (*Tetradenia ripara* Hochst.) Codd, SOSSAE, 1995; *Cunila microcephala*, TOLEDO et al., 2004; *Hyptis pectinata*, BASÍLIO et al., 2006; *Lavandula angustifolia* e *Lavandula dentata*, RIVA et al., 2014), podendo ainda ocorrer mesófilo homogêneo (*Plectranthus neochilus*, DUARTE & LOPES, 2007).

O parênquima paliçádico pode possuir apenas uma camada celular (unisseriada) (*Mentha citrata* Ehrh e *Marrubium vulgare* L BONZANI & ESPINAR, 1993; *Mentha spicata* L. e *Mentha spicata x suaveolens*, MARTINS, 2002; *Cunila microcephala*, TOLEDO et al., 2004; *Hyptis pectinata*, BASÍLIO et al., 2006; *Mentha citrata*, *Mentha x piperita* e *Mentha spicata* L., BONZANI et al., 2007; *Ocimum gratissimum*, MARTINS et al., 2009; *Origanum vulgare*, CORRÊA et al., 2009; *Hyptidendron canum*, FIUZA et al., 2010; *Lamium truncatum*, CELEP et al. 2011; *Salvia hispanica*, DI SAPIO et al., 2012; *Lavandula angustifolia*, e *Lavandula dentata*, RIVA et al., 2014), ou mais de uma camada celular, como em *Leonurus sibiricus* e *Tetradenia ripara* (SOSSAE, 1995), que possuem parênquima paliçádico bisseriado, ou seja, com duas camadas de células. Podem ainda apresentar o parênquima paliçádico composto por uma ou mais camadas celulares, como ocorre em *Salvia hypargeia* (KANDEMIR, 2003), *Teucrium flavum* (LAKUSICA et al, 2006) e *Salvia chrysophylla* (KAHRAMAN et al., 2010).

Já o parênquima lacunoso, em geral, possui várias camadas de células, ou seja, é multisseriado (*Marrubium vulgare* L., BONZANI & ESPINAR, 1993; *Mentha spicata* L. e *Mentha spicata x suaveolens*, MARTINS, 2002; *Cunila microcephala*, TOLEDO et al., 2004; *Leonurus sibiricus*, DUARTE & LOPES, 2005; *Hyptis pectinata*, BASÍLIO et al., 2006; *Mentha citrata*, *Mentha x piperita* e *Mentha spicata* L., BONZANI et al., 2007; *Origanum vulgare*, CORRÊA et al., 2009; *Ocimum gratissimum*, MARTINS et al., 2009; *Salvia chrysophylla*, KAHRAMAN et al., 2010; *Salvia hispanica*, DI SAPIO et al., 2012; *Lavandula angustifolia* e *Lavandula dentata*, RIVA et al., 2014).

O sistema vascular foliar em Lamiaceae pode apresentar feixes do tipo colateral em forma de arco fechado, como em *Hyptidendron canum* (FIUZA et al., 2010) e *Salvia hispanica* (DI SAPIO et al., 2012), ou colateral em arco aberto, como em *Leonurus sibiricus* L. (DUARTE & LOPES, 2005).

Muitas espécies da família Lamiaceae são alvo de pesquisas voltadas para a análise de componentes químicos, despertando grande interesse os metabólitos secundários, como alcaloides, flavonoides, terpenos, cumarinas, lignóides e os óleos essenciais (FERREIRA,

2009). Algumas atividades farmacológicas, como a antimicrobiana, antifúngica, citotóxica, anti-inflamatória, anti-HIV e inseticida, são investigadas nos metabólitos secundários isolados de espécies da família (FALCÃO & MENEZES, 2003).

Uma das espécies da família Lamiaceae mais estudadas quanto a suas propriedades químicas é a *Hyptis suaveolens*. *Hyptis* é um dos gêneros que mais se destacam dentro da família. Ele é composto por cerca de 350 espécies exclusivamente neotropicais, distribuídas desde o sul dos Estados Unidos e Caribe até a Argentina, excluindo-se somente o extremo sul. No Brasil, *Hyptis* é o gênero com o maior número de espécies da família Lamiaceae, com 69,5% de espécies endêmicas (HARLEY, 2015). *Hyptis suaveolens* merece destaque não só por suas propriedades químicas como também por ser uma espécie altamente adaptável a diferentes ambientes, tendo comportamento invasor em culturas agrícolas e áreas em regeneração.

Apesar da grande utilização na medicina popular e diversas pesquisas sobre seus compostos químicos, *Hyptis suaveolens* é pouco estudada quanto a sua forma e estrutura interna. São poucos os estudos que tratam da morfoanatomia desta espécie, apesar das análises morfoanatômicas serem muito importantes para caracterizar, classificar e até mesmo entender a função do indivíduo no ambiente.

Dentre os autores que descreveram a morfologia foliar de *Hyptis suaveolens*, estão Lorenzi & Mattos (2002) e Zoghbi et al. (2001). De acordo com estes autores, *H. suaveolens* é uma espécie subarbustiva, com altura de 0,50 a 1,90 m, podendo atingir até 3 m dependendo do ambiente, folhas simples, opostas, penínérveas, pubescentes em ambas as faces, entremeadas com pelos glandulares, nervuras proeminentes na face abaxial, margem foliar serreada, ápice agudo, base cordiforme, lâmina ovada e muito aromática.

Nos poucos trabalhos realizados sobre a anatomia foliar de *H. suaveolens*, é consenso que as folhas desta espécie apresentam organização dorsiventral, estômatos do tipo diacítico, presente nas duas faces foliar, o que a caracteriza como folha anfiestomática, com tricomas simples, não glandulares (unicelulares e pluricelulares) e tricomas glandular-estipados (MAIA, 2006; BASÍLIO et al., 2006).

Segundo Basílio et al. (2006), em secção transversal, a epiderme de *H. suaveolens* é uniestratificada, revestida por cutícula delgada e lisa na parede periclinal externa, mais delgada e com células menores na face abaxial. Silva (2000) também descreveu que as células epidérmicas da face inferior da folha eram maiores que as da face superior e ainda destacou que as folhas apresentaram uma camada celular mais espessa na face inferior. Já Maia (2006) não encontrou diferenças significativas entre os tamanhos das células epidérmicas das faces inferior e superior das folhas de *H. suaveolens*.

O mesofilo foi descrito por Basílio et al. (2006) como heterogêneo e assimétrico, com parênquima paliádico uniestratificado e parênquima lacunoso multiestratificado, possuindo entre seis e sete camadas de células. O autor ainda descreveu a nervura foliar principal de *H. suaveolens* como tendo um contorno biconvexo e parênquima fundamental constituído de células arredondadas.

### 2.3.2 Morfoanatomia de *Starchytapheta sanguinea* Mart. ex Schauer

A família Verbenaceae é composta por ervas, subarbustos, arbustos, árvores e lianas. Inclui cerca de 36 gêneros e 1000 espécies, possuindo distribuição pantropical, sendo principalmente neotropical (SANTOS et al., 2009; JUDD et al., 2009; SOUZA & LORENZI, 2012). No Brasil, ocorrem 16 gêneros e cerca de 286 espécies (SOUZA & LORENZI, 2005).

As espécies da família Verbenaceae possuem elevado potencial econômico, sendo utilizadas como ornamentais (LORENZI & SOUZA, 2001). Alguns estudos estão sendo realizados quanto às atividades analgésicas, antiespasmódicas, calmantes, sedativas, citostáticas, antimicrobianas, antitumorais, hepatoprotetoras, antiinflamatórias e laxativas de algumas espécies (STEFANINI et al. 2002). No entanto, análises morfoanatômicas das espécies da família Verbenaceae ainda são raras e pouco se conhece sobre a forma e a estrutura interna foliar da maioria das espécies dessa família. Tais estudos são importantes tanto para a correta identificação e posicionamento taxonômico das espécies quanto para entender seus funcionamentos.

Em geral, as espécies de Verbenaceae possuem folhas simples, decussadas, verticiladas, raramente alternas, sem estípulas (SANTOS et al., 2009). O mesofilo foliar, em geral, é dorsiventral, a lâmina foliar pode possuir tricomas glandulares e/ou não-glandulares, folhas anfiestomáticas, estômatos anomocíticos, paracíticos anisocíticos e diacíticos, podendo estes últimos predominar em alguns gêneros, como *Lippia*, *Clerodendrum* e *Stachytapheta* (INAMDAR, 1969; EL-GAZZAR & WATON, 1970; METCALFE & CHALK, 1950, 1988).

Nos poucos trabalhos encontrados sobre as espécies de Verbenaceae há pouca variação morfológica. Algumas espécies possuem folhas simples, pubescentes, opostas, com forma laceolada e com margem serreada, como *Lippia turbinata* f. *magnifolia* Moldenke (ARÁOZ & PONESSA, 2007); outras espécies também possuem folhas simples e opostas, porém, cruzadas e ligeiramente pilosas em ambas as superfícies foliares, limbo com forma ovalada, base atenuada, ápice agudo e borda serreada, como em *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. (PUPO et al., 2008) e *Priva lappulacea* (L.) Pers. (BRAGA et al., 2009). Folhas simples também são

característica de *Lantana camara* L. Voucher. e *Lantana radula* Swartz, cujas folhas são pecioladas, decussadas, com o limbo em forma ovalada ou oblonga, com ápice agudo e borda denteada (CASTELLANOS et al., 2013; PASSOS et al., 2009). Outras espécies possuem folhas decussadas, cartáceas, pubescente; limbo ovado, glabro, base aguda, margem serreada e ápice agudo, como em *Stachytarpheta angustifolia* (Mill.) Vahl., *Stachytarpheta microphylla* Walp. (SANTOS et al., 2009) e *Lippia sidoides* Cham. (NUNES et al., 2000).

Quanto à anatomia, as espécies, em geral, possuem epiderme uniestratificada (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000; *Lippia turbinata*, f. *magnifolia* Moldenke, ARÁOZ & PONESSA, 2007; *Lippia turbinata*, ANDERSEN et al., 2008; *Bouchea fluminensis*, PUPO et al., 2008; *Lantana radula*, PASSOS et al., 2009; *Priva lappulacea*, BRAGA et al., 2009; *Lantana camara*, CASTELLANOS et al., 2013). O tamanho das células epidérmicas pode variar entre as faces superior e inferior, podendo ser maior na epiderme superior, como acontece em *Lippia sidoides* (NUNES et al., 2000). As células de ambas as faces foliar podem ainda apresentar tamanhos irregulares, como em *Lippia turbinata* Griseb (ANDERSEN et al., 2008).

A cutícula foliar pode ser lisa (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000; *Lantana camara*, Castellanos et al., 2013), apenas estriada (*Lippia turbinata* f. *magnifolia*, ARÁOZ & PONESSA, 2007; *Lippia turbinata*, ANDERSEN et al., 2008;) ou estriada e ondulada (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000). Existe também variação quanto a espessura da cutícula, que pode ser delgada (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000; *Lippia turbinata*, ANDERSEN et al., 2008; *Priva lappulacea*, BRAGA et al., 2009) e espessa (*Lantana camara* e *Lantana radula*, PASSOS et al., 2009), podendo ser mais espessa em uma das faces da folha, como ocorre em *Lippia sidoides* (NUNES et al., 2000), *Lippia turbinata* f. *magnifolia* (ARÁOZ & PONESSA, 2007) e *Lantana camara* (CASTELLANOS et al., 2013), que apresentam a cutícula mais espessa na face superior foliar.

Os tricomas presentes na epiderme foliar podem ser do tipo glandular e não glandular (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000; *Lippia turbinata* f. *magnifolia*, ARÁOZ & PONESSA, 2007; *Bouchea fluminensis*, PUPO et al., 2008; *Lippia turbinata*, ANDERSEN et al., 2008; *Lantana radula*, PASSOS et al., 2009; *Lippia graveolens* Kunth, MARTÍNEZ-NATARÉN et al., 2011; *Lantana camara*, PASSOS et al., 2009 e CASTELLANOS et al., 2013). Algumas espécies podem possuir maior densidade de tricomas glandulares, como ocorre nas folhas de *Bouchea fluminensis* (Vell.) Moldenke (PUPO et al., 2008), outras espécies podem possuir maior ou menor densidade de um determinado tipo de tricoma em uma das faces foliar, como ocorre em *Lantana camara* (PASSOS et al., 2009), que apresenta maior densidade de tricoma não glandular na face superior da folha, enquanto *Lippia graveolens* (MARTÍNEZ-NATARÉN

et al., 2011) e *Lippia turbinata* (ANDERSEN et al., 2008) apresentam maior densidade de tricomas glandulares na face inferior da folha. Existem ainda espécies que apresentam restrições quanto a presença de determinados tipos de tricomas em uma dada área foliar, como ocorre com *Priva lappulacea* (L.) Pers. (BRAGA et al., 2009), cujo tricoma não glandular está presente somente na nervura da folha, enquanto o tricoma glandular está restrito ao limbo foliar.

Quanto aos estômatos, em geral, eles estão presentes em ambas as faces foliares, sendo as folhas das espécies de Verbenaceae denominadas de anfiestomáticas (*Lippia turbinata* f. *magnifolia*, ARÁOZ & PONESSA, 2007; *Bouchea fluminensis*, PUPO et al., 2008; *Lantana radula*, PASSOS et al., 2009; *Priva lappulacea*, BRAGA et al., 2009; *Lantana camara*, PASSOS et al., 2009; CASTELLANOS et al., 2013). Existe uma grande variação de tipos de estômato entre as espécies da família Verbenaceae, podendo ser do tipo diacítico e anomocítico (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000; *Lantana camara* e *Lantana radula*, PASSOS et al., 2009), anomocíticos e anisocíticos (*Lippia turbinata* f. *magnifolia*, ARÁOZ & PONESSA, 2007; *Lippia turbinata*, ANDERSEN et al., 2009) ou apenas anomocíticos (*Bouchea fluminensis*, PUPO et al., 2008; *Priva lappulacea*, BRAGA et al., 2009). Os estômatos podem ainda apresentar maior abundância em apenas uma face foliar, como ocorre em *Lippia sidoides* (NUNES et al., 2000), *Bouchea fluminensis* (PUPO et al., 2008), *Priva lappulacea* (BRAGA et al., 2009) e *Lantana camara* (CASTELLANOS et al., 2013), que apresentam maior abundância de tricomas na face abaxial da folha, sendo denominadas de folhas hipoestomáticas.

Em corte transversal, o mesofilo das espécies de Verbenaceae, geralmente, apresenta-se como dorsiventral (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000; *Bouchea fluminensis*, PUPO et al., 2008; *Lantana radula*, PASSOS et al., 2009; *Priva lappulacea*, BRAGA et al., 2009; *Lantana camara*, PASSOS et al., 2009; CASTELLANOS et al., 2013). Porém, podem ser encontradas espécies com mesofilo isolateral (*Lippia turbinata* f. *magnifolia*, ARÁOZ & PONESSA, 2007).

No mesofilo foliar das espécies de Verbenaceae é possível encontrar o parênquima paliçádico com apenas uma camada de células (*Lippia sidoides*, NUNES et al., 2000; *Bouchea fluminensis*, Pupo et al., 2008; *Priva lappulacea*, BRAGA et al., 2009), com duas camadas celulares (*Lantana radula*, PASSOS et al., 2009; *Lantana camara*, PASSOS et al., 2009; CASTELLANOS et al., 2013) ou ainda apresentando entre duas e quatro camadas de células na face superior da folha e uma a três camadas na face inferior foliar, como é o caso da folha isolateral de *Lippia turbinata* f. *magnifolia* (ARÁOZ & PONESSA, 2007).

Já o parênquima lacunoso é, em geral, multisseriado, variando entre três e quatro camadas de células, como ocorre em *Priva lappulacea* (BRAGA et al., 2009), *Lantana radula*

(Passos et al., 2009) e *Lantana camara* (PASSOS et al., 2009; CASTELLANOS et al., 2013); ou entre quatro e cinco camadas de células, como em *Lippia sidoides* (NUNES et al., 2000).

O sistema vascular na nervura central das folhas das espécies de Verbenaceae, geralmente, apresenta feixes do tipo colateral, na forma de arco aberto (*Lantana radula*, PASSOS et al., 2009; *Priva lappulacea*, BRAGA et al., 2009; *Lantana camara*, PASSOS et al., 2009; CASTELLANOS et al., 2013).

Poucos gêneros da família Verbenaceae já foram estudados quanto a sua morfoanatomia, dentre eles, o gênero *Stachytarpheta* Vahl., que é composto por espécies herbáceas e arbustivas, com folhas simples decussadas, verticiladas ou alternas, denteadas ou crenadas (SANTOS et al., 2009) e merece destaque pela diversidade de espécies existentes no Brasil. Das cerca de 133 espécies que compõem o gênero *Stachytarpheta*, 79 espécies são encontradas no Brasil; destas, 73 são endêmicas, ocorrendo em todas as regiões do país e em diversos tipos vegetacionais, incluindo áreas antrópicas, Caatinga (*stricto sensu*), Campo de Altitude, Campo Limpo, Campo Rupestre, Carrasco, Cerrado (*lato sensu*), Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta de Igapó, Floresta de Terra Firme, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila, Palmeiral, Restinga, Savana (SANTOS et al., 2009; SALIMENA, 2015).

Das 79 espécies encontradas no Brasil, *Stachytarpheta sanguinea* possui elevada abundância em áreas que passam por regeneração natural da caatinga, contribuindo para a regeneração local e facilitando os processos de sucessão ecológica (SILVA, 2009).

A única descrição morfológica encontrada na literatura foi feita por Santos et al. (2009) para *Stachytarpheta microphylla* Walp. que é sinonímia de *Stachytarpheta sanguinea*. Os autores a descreveram como tendo folhas decussadas, cartáceas, pubescentes, limbo ovado, glabro, base aguda, margem serrada e ápice agudo.

### 2.3.3 Morfoanatomia de *Jacquemontia evolvuloides* (Moric.) Meisn.

Convolvulaceae é uma família cosmopolita, incluindo aproximadamente 58 gêneros e 1840 espécies (STAPLES & BRUMMITT, 2007). A maioria das espécies dessa família está concentrada nas regiões tropicais e subtropicais, com poucos representantes nas zonas temperadas (HEYWOOD, 1993, JUDD et al.1999).

No Brasil ocorrem 22 gêneros e 403 espécies, das quais 180 são endêmicas, sendo encontradas em todas as regiões brasileiras e em diferentes domínios fitogeográficos, como Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa, Pantanal (SIMÃO-BIANCHINI et al.2015).

A família Convolvulaceae é composta por espécies herbáceas, subarborescentes, arbustivas e algumas trepadeiras (SIMÃO-BIANCHINI et al., 2015). De acordo com Leite (2001), muitas espécies dessa família possuem importância na indústria alimentícia, agropecuária, paisagística, sendo também utilizadas como ornamentais e medicinais. Outras espécies são utilizadas como herbicidas e como forragem para animais (CONCEIÇÃO et al., 2014).

A morfologia foliar das espécies da família Convolvulaceae é bastante variável, podendo ocorrer folhas partidas, pilosas, com margem ondulada, nervuras palmatipartidas, com ápice acuminado e base saginata, como na espécie *Operculina macrocarpa* (Linn) Urb. (SILVA et al., 2009), ou folhas inteiras elípticas, oblongas, largamente ovais, com base truncada, subcordada ou arredondada e ápice arredondado, como ocorre em *Ipomoea rupestris* Sim. -Bianch. & Pirani (SIMÃO-BIANCHINI & PIRANI, 2005). *Jacquemontia macrocalyx* Buril (BURIL & ALVES, 2012) possui lâmina foliar inteira, ovada a largamente elíptica e com base arredondada, porém o ápice é acuminado. Outras espécies podem ainda ser elípticas a lanceoladas, com ápice agudo, base cuneada, ambas as faces esparso-hirsutas a esparso-pilosas, como em *Jacquemontia warmingii* O'Donnell (MOREIRA et al., 2014), ou ainda possuem folhas ovais, mas raramente elípticas a orbiculares, levemente emarginadas, apiculadas, com base arredondada a subcordada, com ápice obtuso a arredondado, como em *Jacquemontia ochracea* Sim.-Bianch. & Pirani (SIMÃO-BIANCHINI & PIRANI, 2005).

Quanto à anatomia, destacam-se dois trabalhos, um, realizado por Pereira (2009) com *Merremia tomentosa* (Choisy) Hall., que descreveu uma epiderme foliar unisseriada, com presença de células epidérmicas da face adaxial maiores que as células epidérmicas da face abaxial, tricomas tectores pluricelulares estrelados e tricomas glandulares em ambas as faces da folha, mesofilo isobilateral, parênquima paliçádico superior variando de duas a três camadas de células, parênquima paliçádico inferior com uma camada de células menos justapostas que as células do parênquima paliçádico superior, e parênquima lacunoso formado por células arranjadas frouxamente em uma distribuição irregular, variando entre duas e três camadas de células.

O outro trabalho de destaque sobre a anatomia de uma espécie de convolvulaceae foi realizado por Silva et al. (2009), que ao estudar a espécie *Operculina macrocarpa*, relatou que esta também possui epiderme unisseriada, apresentando células poliédricas com paredes sinuosas e delgadas, uma fina cutícula na face adaxial da epiderme foliar, folhas anfiestomáticas, com estômatos paracíticos, anomocíticos, ou ainda alguns do tipo anisocíticos, além de elevada densidade estomática, presença de tricomas tectores e glandulares, mesofilo

heterogêneo, apresentando uma dupla camada de parênquima paliçádico e até cinco camadas de parênquima lacunoso do tipo denso e clorofilado.

Apesar dos poucos trabalhos realizados sobre a morfoanatomia das espécies de convolvulaceae, existem muitos realizados sobre a taxonomia desta família, e através destes trabalhos é possível observar que três gêneros possuem maior destaque no Brasil por possuírem os maiores números de espécies: *Ipomoea* L., que possui cerca de 600 espécies, sendo 136 de ocorrência no Brasil; *Evolvulus* L. com 100 espécies, das quais 68 estão representadas no Brasil; e *Jacquemontia* Choisy, com 120 espécies no total e 67 ocorrendo no Brasil, das quais mais de 50% (44 espécies) são endêmicas (STAPLES & BRUMMITT, 2007; MOREIRA, 2014; SIMÃO-BIANCHINI et al., 2015).

O gênero *Jacquemontia* é representado por plantas perenes ou anuais, em geral subarbustos, podendo ser trepadeiras, decumbentes, prostradas. Ocorre principalmente na América tropical, com poucas espécies na Ásia tropical, Austrália e África (RHUI-CHENG & STAPLES, 1995). No Brasil, as espécies de *Jacquemontia* ocorrem em todas as regiões e em variados tipos vegetacionais, como Caatinga (stricto sensu), Campo de Altitude, Campo Limpo, Campo Rupestre, Carrasco, Cerrado (lato sensu), Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila (= Floresta Pluvial), Restinga, Savana Amazônica e, ainda, em áreas antrópicas, (BURIL et al., 2009; SIMÃO-BIANCHINI et al., 2015). A maior riqueza e os mais altos níveis de endemismo ocorrem no Cerrado e na Caatinga (BURIL & ALVES 2011; BURIL, 2013; BIANCHINI & FERREIRA, 2015).

Estudos sobre a morfoantomia de espécies de *Jacquemontia* são quase que inexistentes. Tais estudos poderiam facilitar a caracterização e a classificação das espécies do gênero, colaborando com a identificação e a taxonomia, que é sempre citada como complexa, principalmente devido ao baixo número de caracteres diagnósticos (HALLIER, 1893; ROBERTSON, 1971, 1982). Isto reflete-se no estado atual dos acervos brasileiros, nos quais existe um elevado número de espécimes não determinados e/ou mal identificados, e até mesmo coleções de *Jacquemontia* confundidas com outros gêneros pertencentes a família Convolvulaceae (MOREIRA, 2014).

Nos trabalhos realizados por Robertson (1971) e Leite (2001), a morfologia das espécies de *Jacquemontia* pode ser caracterizada por apresentar folhas alternas, raramente sésseis, lâmina foliar de formas variadas, podendo ser elíptica, orbicular ou como ocorre frequentemente, ovais, com ápice geralmente acuminado, base cordada ou arredondada, margens inteiras ou ligeiramente onduladas.

São poucos os trabalhos realizados com Convolvulaceae descrevendo sua morfologia. Além dos trabalhos já citados, existe uma tese realizada por Buri (2013), na qual são descritas as características anatômicas de diversas espécies pertencentes ao gênero *Jacquemontia*. No trabalho de Buri (2013), algumas espécies de *Jacquemontia* são descritas com lâmina foliar inteira, ovalada, com base arredondada a ligeiramente cordata e ápice agudo a acuminado, como é o caso de *Jacquemontia bahiensis* O'Donnell, *Jacquemontia blanchetii* Moricand e *Jacquemontia diamantinensis* Buri. As mesmas características foram observadas em *Jacquemontia bifida* (Vellozo) Hallier, *Jacquemontia ciliata* Sandwith e *Jacquemontia pycnocephala* Benthham, que diferem das três primeiras espécies por possuírem a base da lâmina foliar comumente cordata e raramente arredondada. Outras espécies, como *Jacquemontia capitellata* Choisy, possuem lâmina foliar inteira, porém elíptica, com base comumente cuneada e ápice acuminado, agudo a arredondado, podendo ainda possuir lâmina foliar oval a oboval, com base cuneada a arredondada e ápice agudo, como *Jacquemontia cephalantha* (Dammer) Hallier.

Quanto à anatomia, a característica mais marcante dentro da família Convolvulaceae é a presença de tricomas não glandulares do tipo estrelado, como os que ocorrem em *Jacquemontia diamantinensis* Buri (BURI, 2013). No entanto, também é comum a presença de tricomas glandulares em algumas espécies (ROBERTSON, 1971), como é o caso de *Jacquemontia decumbens* O'Donnell (BURI, 2013).

Dentre as espécies do gênero *Jacquemontia*, *Jacquemontia evolvuloides* (Moric.) Meisn. destaca-se pela abundância e frequência em áreas que passam por regeneração natural em ambiente com clima semiárido, em Santa Teresinha (SILVA, 2009). *Jacquemontia evolvuloides* está presente em todas as regiões do Brasil, sendo comum no Cerrado aberto, Cerrado, Campo limpo e Caatinga. É uma erva anual, com folhas pecioladas, limbo foliar oval, oblonga ou elíptica, ápice agudo e base arredondada a cordada, possui tricomas glandulares e não glandulares do tipo estrelado (MOREIRA, 2014).

### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Área de estudo**

O estudo foi realizado em áreas de caatinga que passam por regeneração natural, na Fazenda Tamanduá (07°01'31'' S e 037° 23' 31,8'' W), município de Santa Teresinha,

Paraíba. O clima da região é do tipo Bsh (semiárido), de acordo com a classificação de Koppen (1948), com temperatura média anual de 28°C e chuvas anuais médias de 800 mm, concentradas em dois a quatro meses. Na fazenda, predominam os Neossolos Litólicos (EMBRAPA, 2006)

Foram selecionadas três áreas com diferentes tempos de regeneração da caatinga (FREITAS et al. 2012): 1) área que foi desmatada, plantadas com algodão perene e com *Cenchrus ciliaries* L. e deixadas em regeneração natural desde 1992. Nesta área dominava uma única espécie de leguminosa arbórea, *Mimosa tenuiflora*, a cobertura das copas era de 6.045 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> e foi denominada R22; 2) área que foi plantada com algodão de 1965 a 1970, estando em regeneração natural há 44 anos, com cobertura de copas de 6.278 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> e denominada R44; e 3) área com vegetação de caatinga, pelo menos desde 1950 sem corte raso e sem qualquer outra perturbação grave, com cobertura de copas de 8.458 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> e denominada R>60.

Em cada uma das áreas foi delimitada uma parcela de 60 m x 30 m. Entre as espécies herbáceas de maior abundância nas áreas dos três tempos de regeneração, todas com ciclo de vida curto, foi escolhida uma espécie de porte alto, *Hyptis suaveolens* L. (Lamiaceae), uma espécie de porte baixo, *Stachytarpheta sanguinea* Mart.ex Schauer (Verbenaceae), e uma espécie trepadeira, *Jacquemontia evolvuloides* (Morici.) Meisn. (Convolvulaceae). *H. suaveolens* tem crescimento rápido, pode chegar a 3 m de altura, dependendo do ambiente, é frequentemente encontrada em áreas que foram degradadas ou sofreram algum tipo de intervenção antrópica (LORENZI & MATTOS, 2002). É tida como invasora e já foi alvo de programas de controle biológico na Austrália (BUZZI & WINDER, 1986). *S. sanguinea* é uma espécie endêmica do Brasil (SALIMENA, 2015), não teve sua altura máxima descrita na literatura, porém, na área de estudo cresce até 40 cm, ocorrendo principalmente nas áreas ensolaradas. *J. evolvuloides* é uma espécie trepadeira nativa do Brasil (SIMÃO-BIANCHINI et al., 2015), que segundo Moreira (2014), recobre o solo, inibindo o crescimento de outras plantas. Na área de estudo, cresce por cima das outras plantas herbáceas, porém, não chega a cobrir os exemplares mais altos de *H. suaveolens*.

As propriedades químicas e físicas da camada superficial do solo de todas as áreas (Tabela 1) foram descritas por Freitas et al. (2012).

**Tabela 1: Características química e física do solo em áreas de caatinga em diferentes períodos de regeneração, na Fazenda Tamanduá, Santa Teresinha, Paraíba.**

Período	pH	P	K	Na	Ca	Mg	CO	N	Granulometria (g.kg <sup>-1</sup> )		
(anos)	H <sub>2</sub> O	mg.kg <sup>-1</sup>		cmolc.kg <sup>-1</sup>			g.kg <sup>-1</sup>		Areia	Argila	Silte
22	5.94	1.55	0.29	0.11	5.02	1.66	8.61	0,78	645	239	117
44	5.79	1.65	0.31	0.13	3.91	1.29	14.10	1,18	668	239	93
> 60	6.50	2.62	0.29	0.11	5.22	1.36	11.62	1,06	648	229	123

Adaptada de Freitas et al. (2012).

### 3.2 Experimento 1 - Variações na morfoanatomia foliar de herbáceas entre áreas que passam por regeneração natural

Foram coletadas cinco folhas totalmente expandidas de 10 indivíduos de cada espécie, por área. Para as análises morfológicas e três folhas totalmente expandidas, localizadas entre o terceiro e quinto nó, a partir do ápice, de três indivíduos de cada área, para as análises de anatomia. As coletas foram realizadas na estação chuvosa, de forma manual, com auxílio de tesoura de poda.

Para as análises dos atributos morfológicos, as folhas foram prensadas totalmente expandidas e digitalizadas para medida da área, comprimento e largura máxima. Todas as medidas foram obtidas utilizando o programa de análise de imagens digitais *ImageJ*. Em seguida, as folhas foram secas em estufa a 70°C e pesadas. A área foliar específica (AEF) foi calculada como a relação entre a área foliar e o peso seco (WITKOWSKI & LAMONT, 1991). A descrição e a classificação da estrutura morfológica foliar seguiram a terminologia de Barroso et al. (2002).

Para determinar os atributos anatômicos (espessuras dos tecidos e cutícula), as folhas coletadas foram fixadas em FAA50 (formaldeído, ácido acético e etanol 50%) e desidratadas em série etanol-butanol 50-100%-Butanol Puro (JOHANSEN, 1940). Em seguida, fragmentos da região mediana do limbo foliar foram incluídos em parafina, emblocados e seccionados transversalmente em micrótomo rotativo (Zeiss, modelo Hyrax M 55) com espessura do corte variando de 10 a 12 µm. As seções obtidas foram coradas com azul de Alcian e safranina (KRAUS & ARDUIN, 1997). Posteriormente, foram montadas lâminas permanentes em Bálsamo do Canadá (PURVIS et al., 1964) e nelas medidas as espessuras do mesofilo, das epidermes adaxial e abaxial, dos parênquimas paliádico e lacunoso e da cutícula.

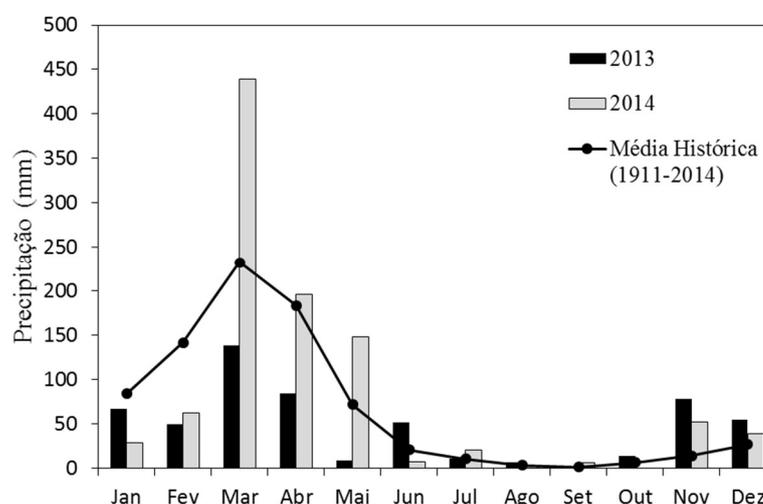
Para analisar as densidades estomáticas e de tricomas foram testadas variadas metodologias, porém nenhuma foi adequada para as espécies estudadas netes trabalho, desta forma, as densidades estomáticas e de tricomas foram determinadas destacando fragmentos do limbo foliar e, com a utilização de uma lupa, dissociando a epiderme utilizando água deionizada e pincel macio. Os fragmentos epidérmicos dissociados foram lavados em água destilada, corados com safranina e montados em glicerina 50% (JOHANSEN, 1940). As lâminas foram vedadas com esmalte de unha incolor e observadas em fotomicroscópio, medindo-se os tamanhos dos tricomas e as densidades estomática e de tricomas em áreas de 1 mm<sup>2</sup>, com auxílio do software *Image J*. Os estômatos e os tricomas foram classificados de acordo com Metcalfe e Chalk (1950).

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (ZAR, 1999). A normalidade dos dados foi analisada com o teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade com o teste de Levene.

### 3.3 Experimento 2 - Adaptação e estratégias ecofisiológicas de herbáceas em florestas secas em regeneração

O estudo foi realizado em 2013 e 2014, no mês de abril. Em 2013, as chuvas até abril, medidas em estação meteorológica na fazenda, totalizaram 338,2 mm e apenas em abril foram 84,2. Em 2014, as chuvas até abril foram 724,8 mm e em abril 195,8 mm (Figura 1).

**Figura 1: Precipitação mensal acumulada (mm) (2013 e 2014) e média histórica da precipitação (1911 – 2014) na Fazenda Tamanduá, Santa Teresinha, Paraíba**



Fonte: Instituto Tamanduá

Medidas de umidade do solo, densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) e déficit de pressão de vapor nos dias 16, 17 e 18 de abril de 2013 e 22, 23 e 24 de abril 2014 são apresentadas na Tabela 2.

**Tabela 2: Temperatura, umidade relativa do ar, umidade do solo ( $U_{\text{solo}}$ ), densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) e déficit de pressão de vapor (DPV), nos turnos da manhã e tarde, em áreas de caatinga em regeneração, na Fazenda Tamanduá, Santa Teresinha, Paraíba.**

Área	Turno	$U_{\text{solo}}$ (%)	DFFF ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	DPV (kPa)
<b>2013</b>				
22 anos	Manhã	6,66	1600	2,96
	Tarde		1900	4,30
44 anos	Manhã	9,33	1300	1,15
	Tarde		1800	2,43
>60 anos	Manhã	9,00	1500	1,52
	Tarde		1600	3,71
<b>2014</b>				
22 anos	Manhã	11,96	1500	0,64
	Tarde		1600	1,60
44 anos	Manhã	12,67	1500	1,70
	Tarde		2000	1,78
>60 anos	Manhã	11,4	1500	0,57
	Tarde		2000	3,77

As análises da área foliar específica (AFE) seguiram as técnicas descritas no item 3.2.

A quantificação dos pigmentos fotossintéticos (clorofilas *a* e *b* e de carotenóides) foram realizadas seguindo metodologia proposta por Lichtentahler & Buschmann (2001) em dez indivíduos de cada espécie, por área. Os pigmentos foram extraídos com acetona 80% e determinados por espectrofotometria. A determinação das concentrações de clorofila *a* (*Cl<sub>a</sub>*), clorofila *b* (*Cl<sub>b</sub>*) e carotenóides totais (*Cartot*) seguiram as equações de Lichtentahler & Buschmann (2001).

As concentrações de compostos fenólicos foram determinadas em folhas, secas em estufa por 48 horas a 70°C e trituradas, de 10 indivíduos de cada espécie e de cada área, pelo método colorimétrico (RAGAZZI & VERONESE, 1973), com leitura a 760 nm, em espectrofotômetro.

O potencial hídrico foliar ( $\psi_f$ ) foi determinado utilizando uma bomba de pressão tipo Schölander (SCHOLANDER et al., 1964). As medidas foram realizadas no período da

antemanhã (05:30h) e tarde (13:30), em folhas maduras, totalmente expandidas e saudáveis, em quatro indivíduos, em cada área.

As medidas de trocas gasosas (condutância estomática ( $g_s$ ), assimilação líquida de  $CO_2$  (A) e a taxa de transpiração (E)) foram realizadas com o auxílio do analisador de gases por infravermelho (IRGA, ADC, model LCI-pro; Hoddesdon, UK), em folhas maduras, totalmente expandidas e saudáveis de quatro indivíduos por área, em dias ensolarados e sem nuvens, nos períodos da manhã (07:30) e da tarde (14:30). A eficiência do uso da água (EUA) foi determinada pela razão entre a assimilação líquida de  $CO_2$  e a transpiração. A densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) em cada área foi medida com um quantômetro, nos períodos da manhã (7:30) e da tarde (14:30), em dias sem nuvens, em abril dos dois anos. A umidade do solo ( $U_{solo}$ ) foi obtida a uma profundidade de 30 cm, em cinco pontos de cada área, com a utilização do medidor Medidor Falker HFM 2030 (v/v).

As concentrações de fósforo, nitrogênio e potássio foram determinadas em folhas de 10 indivíduos, por espécie e por área. O tecido foliar coletado foi seco em estufa de ventilação forçada a 60°C por 72 horas e triturado em liquidificador industrial. Em seguida, foi digerido em solução ácida ( $H_2SO_4$ ) em bloco digestor a 350 °C (THOMAS et al., 1967). A concentração de nitrogênio total foi determinada a partir de titulação do extrato com HCl, após a adição de ácido bórico e indicador (THOMAS et al., 1967). A concentração de fósforo foi determinada por espectrofotometria, de acordo com Murphy & Riley (1962) e a concentração de potássio foi determinada por fotometria de chama (SILVA, 2009).

O desenho experimental foi completamente randomizado. Os dados foram submetidos à análise de variância fatorial, com dois fatores independentes: o tempo de regeneração da vegetação e o ano da medida para a Área Foliar específica, Pigmentos fotossintéticos, compostos fenólicos e nutrientes, e, o tempo de regeneração da vegetação e o turno da medida (manhã e tarde) para o Potencial Hídrico e as Trocas gasosas. As médias foram comparadas pelo teste de Tukey (ZAR, 1999). A normalidade dos dados foi analisada com o teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade com o teste de Levene. O software utilizado foi o Statistica 7.0 (Statsoft Inc., Tulsa, EUA).

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

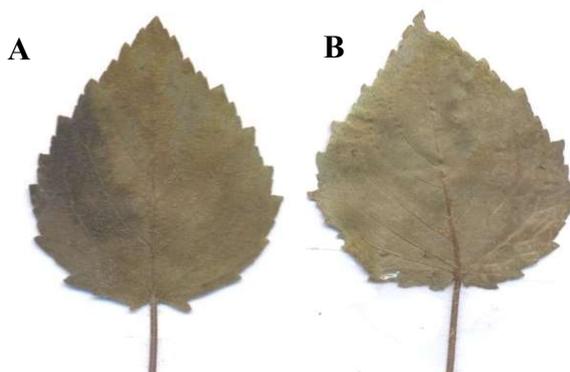
### 4.1 Experimento 1 - Variações na morfoanatomia foliar de herbáceas em áreas em regeneração natural

#### 4.1.1 Resultados

##### *Hyptis suaveolens*

As folhas de *Hyptis suaveolens* possuem limbo com forma oval, ápice agudo, base obtusa e margem serrada (Figura 2). Apesar da área foliar, área foliar específica e da largura máxima das folhas não diferiram entre as áreas, o comprimento máximo foliar foi maior nas folhas das plantas da área em regeneração há 44 anos (5,38 cm) que nas da área em regeneração há 22 anos (4,49 cm) (Tabela 3).

**Figura 2: Folhas de *Hyptis suaveolens* coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (A) face adaxial; (B) face abaxial.**



*H. suaveolens* possui folhas anfiestomáticas, com estômatos do tipo diacítico em maior densidade na face abaxial da folha (Figura 3A). A maior densidade estomática ocorreu nas folhas dos indivíduos da caatinga mais antiga ( $R > 60$ ) e a menor densidade na área em regeneração há 44 anos (R44) (Tabela 4).

Os tricomas também estão presentes nas duas faces da folha dessa espécie, mas apenas a áreas R22 possui maior densidade na face abaxial que na adaxial. Eles são tricomas tectores pluricelulares (Figura 3B e 3C) e tricomas glandular-estipados (Figura 3D), com o maior

número e com maior comprimento (58,8  $\mu\text{m}$ ) ocorrendo na face abaxial das folhas da área de regeneração mais recentes (R22) (Tabela 4).

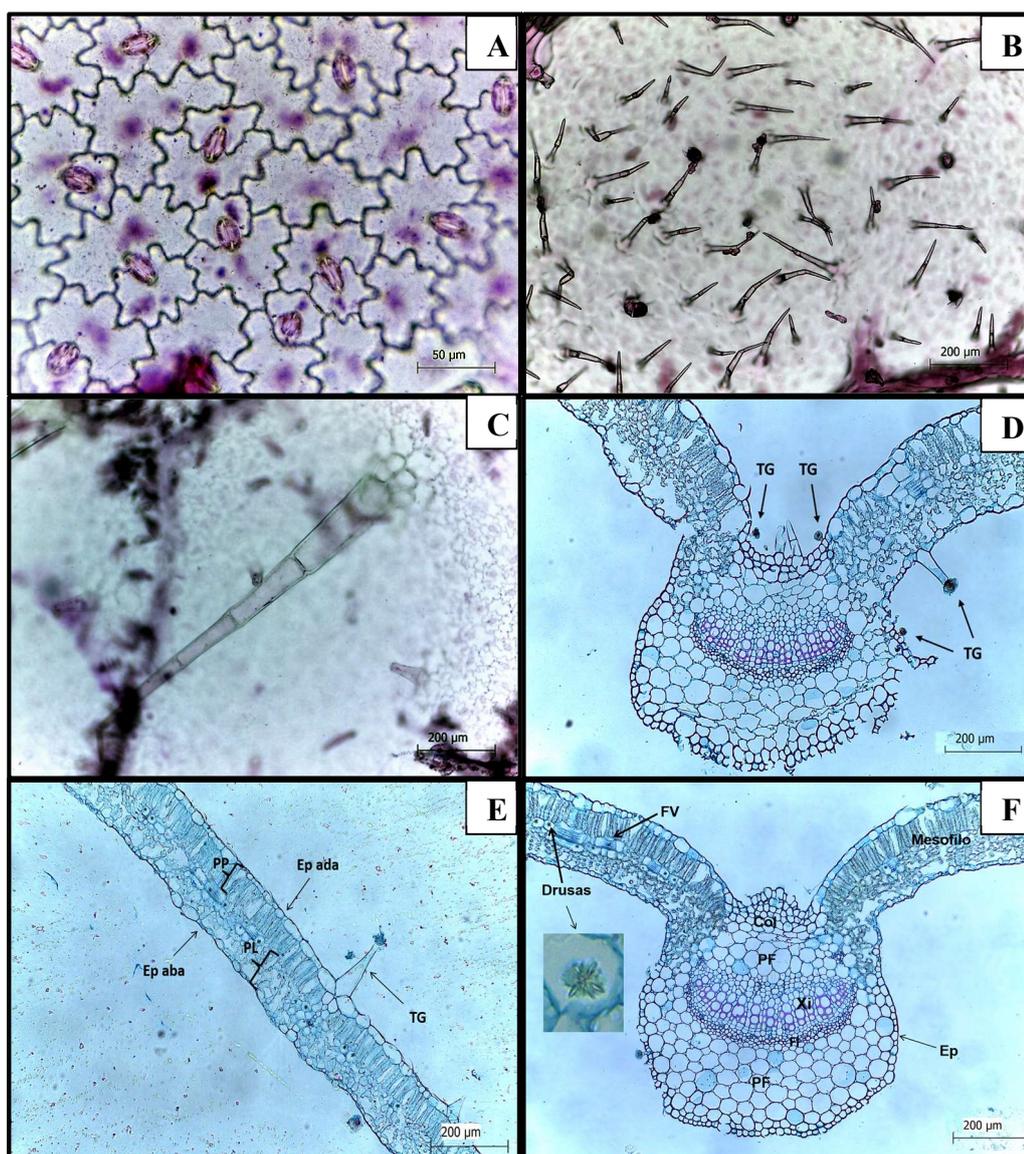
Em secção transversal, a epiderme de *H. suaveolens* é uniestratificada e revestida por cutícula delgada, que não variou em espessura entre as áreas. A espessura da epiderme apresentou diferença significativa entre as faces apenas na caatinga mais antiga, com a epiderme adaxial (7,7  $\mu\text{m}$ ) mais espessa que a epiderme abaxial (6,3  $\mu\text{m}$ ). Entre as áreas, a espessura da epiderme não diferiu significativamente (Tabela 4).

O mesofilo de *H. suaveolens* é dorsiventral, formado por parênquima paliçádico voltado para a face adaxial, que, em corte transversal, apresenta-se uniestratificado. Já o parênquima lacunoso é multiestratificado, apresentando de quatro a cinco camadas celulares, com presença de drusas esparsas nas áreas com 22 e 44 anos em regeneração (Figura 3F). A espessura do mesofilo foi significativamente maior nas duas caatingas mais antigas (R>60, 93,8  $\mu\text{m}$ ; R44, 89,6  $\mu\text{m}$ ) que nas folhas coletadas na área em regeneração mais recente (R22, 78,1  $\mu\text{m}$ ), assim como a espessura do parênquima lacunoso (R>60, 43,6  $\mu\text{m}$ ; R44, 43,8  $\mu\text{m}$ ; e R22, 33,2  $\mu\text{m}$ ). Já a espessura do parênquima paliçádico não diferiu significativamente entre as áreas (Tabela 4).

A nervura principal é biconvexa, apresentando parênquima fundamental constituído por células arredondadas. O feixe vascular é do tipo colateral, o xilema ocupa a região central da nervura e está organizado em arco, enquanto o floema está localizado na região externa do xilema. O colênquima é do tipo angular multisseriado com cerca de cinco camadas (Figura 3F).

Figura 3: Estômatos diacíticos (A), tricomas tectores (B e C) e glandulares - TG (D) em vista frontal, e, corte transversal da lâmina foliar (E) e da nervura principal (F) das folhas de *Hyptis suaveolens*, coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (E)

PP=Parênquima Paliçádico; PL=Parênquima lacunoso; Ep aba=Epiderme abaxial; Ep ada=Epiderme adaxial; (F) FV=Feixe vascular; Ep=Epiderme; PF= Parênquima fundamental; FI= Floema; Xi= Xilema e Col= Colênquima.

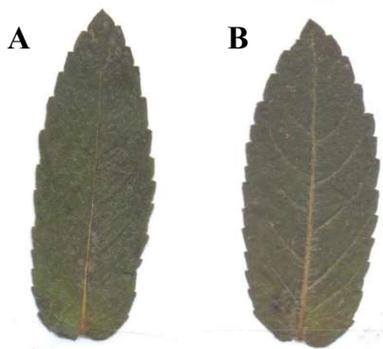


### *Stachytarpheta sanguinea*

As folhas de *S. sanguinea* possuem limbo com forma linear, estreita e comprida, ápice agudo, base truncada e margem serrada (Figura 4). A área foliar, o comprimento máximo e a largura máxima da lâmina foliar foram maiores na área em regeneração há 22 anos (R22), já a

área foliar específica foi maior em R44 ( $383 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$ ) e em R22 ( $304 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$ ) que na área em regeneração há mais de 60 anos ( $231 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$ ) (Tabela 3).

**Figura 4: Folhas de *Stachytarpheta sanguinea* coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (A) face adaxial; (B) face abaxial.**



As folhas dessa espécie são anfiestomáticas, os estômatos são do tipo diacítico (Figura 5A), apenas em R44 a densidade estomática diferiu significativamente entre as faces da folha, sendo maior na face abaxial. Entre as áreas, a densidade de estômatos apresentou diferenças significativas apenas quando considerada a face adaxial, com o maior número de estômatos ocorrendo nas folhas da caatinga mais antiga.

Os tricomas em *S. sanguinea* também estão presentes nas duas faces da folha e em R22 e R60 ocorrem em maior densidade na face abaxial. Eles são tricomas não glandulares, simples, em forma de gancho e tricomas não glandulares pluricelulares, estes últimos em maior quantidade das nervuras da folha (Figura 5B, C e D). Entre as áreas, a densidade de tricomas variou apenas quando considerada a face adaxial da folha, com a maior densidade ocorrendo na caatinga mais antiga (Tabela 4).

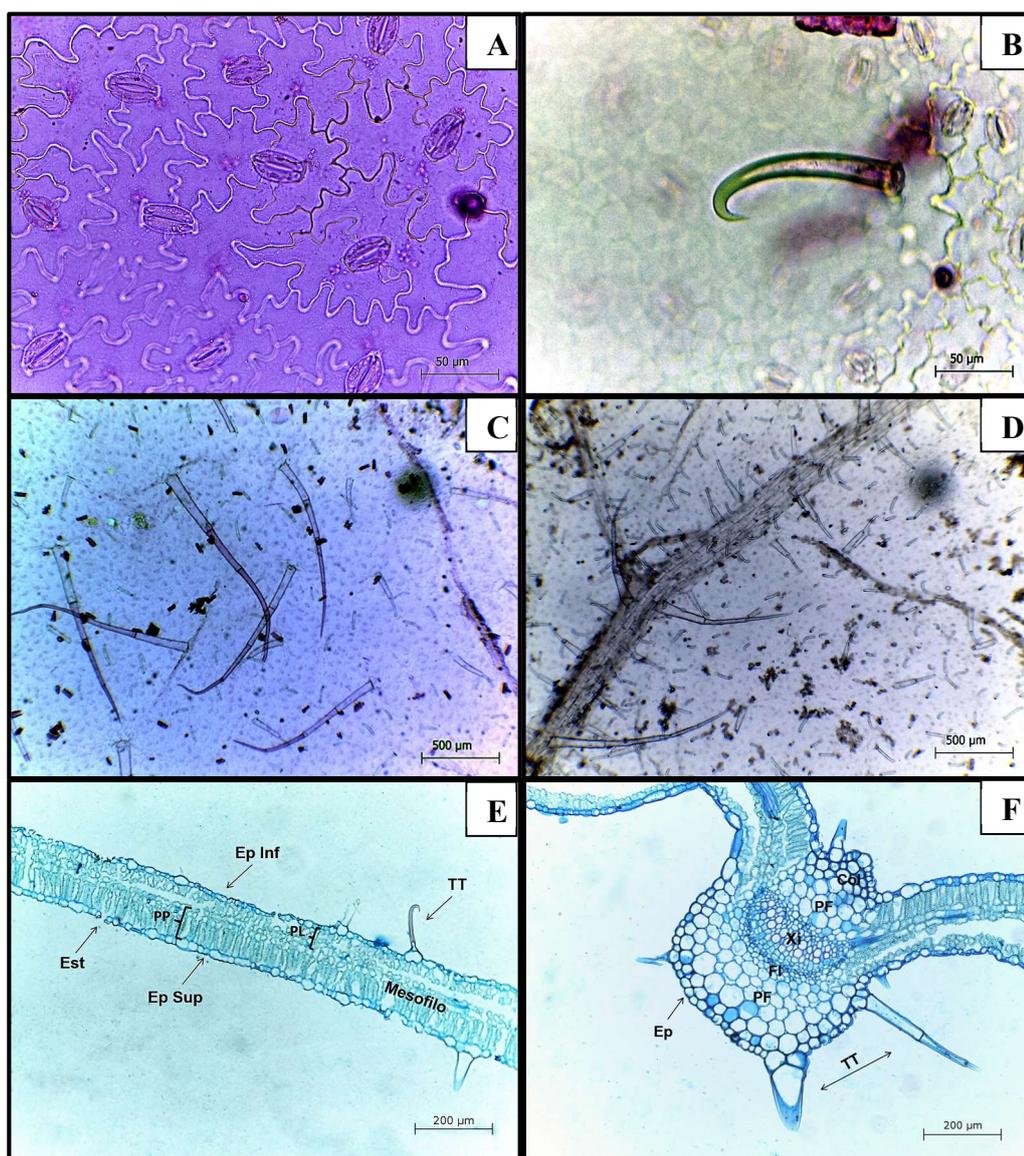
Em secção transversal, a epiderme é uniestratificada, revestida por cutícula delgada na parede periclinal externa. A espessura da cutícula variou entre as áreas apenas quando considerada a face adaxial, sendo mais espessa em R22 ( $1,3 \mu\text{m}$ ) e mais delgada em  $R>60$  ( $1,0 \mu\text{m}$ ). A espessura da epiderme foi maior nas folhas dos indivíduos coletados em  $R>60$  que em R22 e R44, tanto na face abaxial quanto na adaxial (Tabela 4).

O mesofilo de *S. sanguinea* é dorsiventral, formado por parênquima paliádico voltado para a face adaxial, que, em corte transversal, apresenta-se uniestratificado. O parênquima lacunoso é multiestratificado com cinco a seis camadas de células (Figura 5E). A espessura do mesofilo foi maior nas folhas em  $R>60$  ( $89,9 \mu\text{m}$ ) e menor em R44 ( $69,9 \mu\text{m}$ ), com o

parênquima paliçádico mais espesso em R22 (31,1  $\mu\text{m}$ ) e em R>60 (30,5  $\mu\text{m}$ ) que em R44 (26,8  $\mu\text{m}$ ) e o parênquima lacunoso com maior espessura em R>60 (42,9  $\mu\text{m}$ ), seguido de R22 (35,5  $\mu\text{m}$ ) e de R44 (28,8  $\mu\text{m}$ ) (Tabela 4).

A nervura principal é biconvexa, apresentando parênquima fundamental constituído por células arredondadas. O feixe vascular é do tipo colateral, o xilema ocupa a região central da nervura e está organizado em arco, com a abertura voltada para a face adaxial foliar, enquanto o floema está localizado na região externa do xilema. O colênquima é do tipo angular multisseriado com cerca de quatro camadas (Figura 5F).

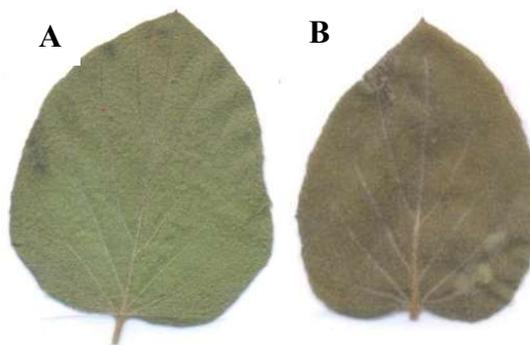
**Figura 5:** Estômatos diacíticos da face adaxial (A), tricoma tector em forma de gancho (B) e tricomas tectores pluricelulares (C) tricomas tectores com alta densidade na nervura (D) em vista frontal, e, corte transversal da lâmina foliar (E) e da nervura principal (F) das folhas de *Stachytarpheta sanguinea*, coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (E) PP=Parênquima Paliçádico; PL=Parênquima lacunoso; TT=Tricoma tector; Est=Estômato; Ep aba=Epiderme abaxial; Ep ada=Epiderme adaxial; (F) FV=Feixe vascular; Ep=Epiderme; PF= Parênquima fundamental; Fl= Floema; Xi= Xilema e Col= Colênquima; TT=Tricoma tector.



*Jacquemontia evolvuloides*

As folhas de *J. evolvuloides* têm limbo em forma orbicular, ápice obtuso, base cordiforme e margem inteira (Figura 6).

**Figura 6: Folhas de *Jacquemontia evolvuoides* coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba. (A) face adaxial; (B) face abaxial.**



A área foliar específica foi maior nas caatingas mais antigas ( $>60$ ,  $241 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ; R44 anos,  $192 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ), que na área em regeneração há 22 anos ( $87 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ) (Tabela 3).

A folha é anfiestomática, com estômatos do tipo paracítico (Figura 7A). A densidade de estômatos diferiu significativamente apenas na face adaxial foliar, com o maior número de estômatos ocorrendo nas folhas de R22 (Tabela 4). Tanto a densidade estomática como a de tricomas apresentaram maior densidade na face abaxial da folha, mas apenas nas áreas R44 e R60. Os tricomas também estão presentes nas duas faces da folha, eles são do tipo não glandular, pluricelular estrelado e do tipo peltado, este último só ocorrendo na face abaxial (Figura 7 B e C). Entre as áreas, a densidade de tricomas diferiu apenas quando considerada a face abaxial da folha, com o maior número de tricomas nas folhas da caatinga mais antiga (Tabela 4).

Em secção transversal, a epiderme é uniestratificada com células em formato poliédrico, sendo revestida por cutícula delgada na parede periclinal externa, que não variou entre as áreas. A espessura da epiderme não apresentou diferença significativa entre as áreas e nem entre as faces abaxial e adaxial da folha (Tabela 4).

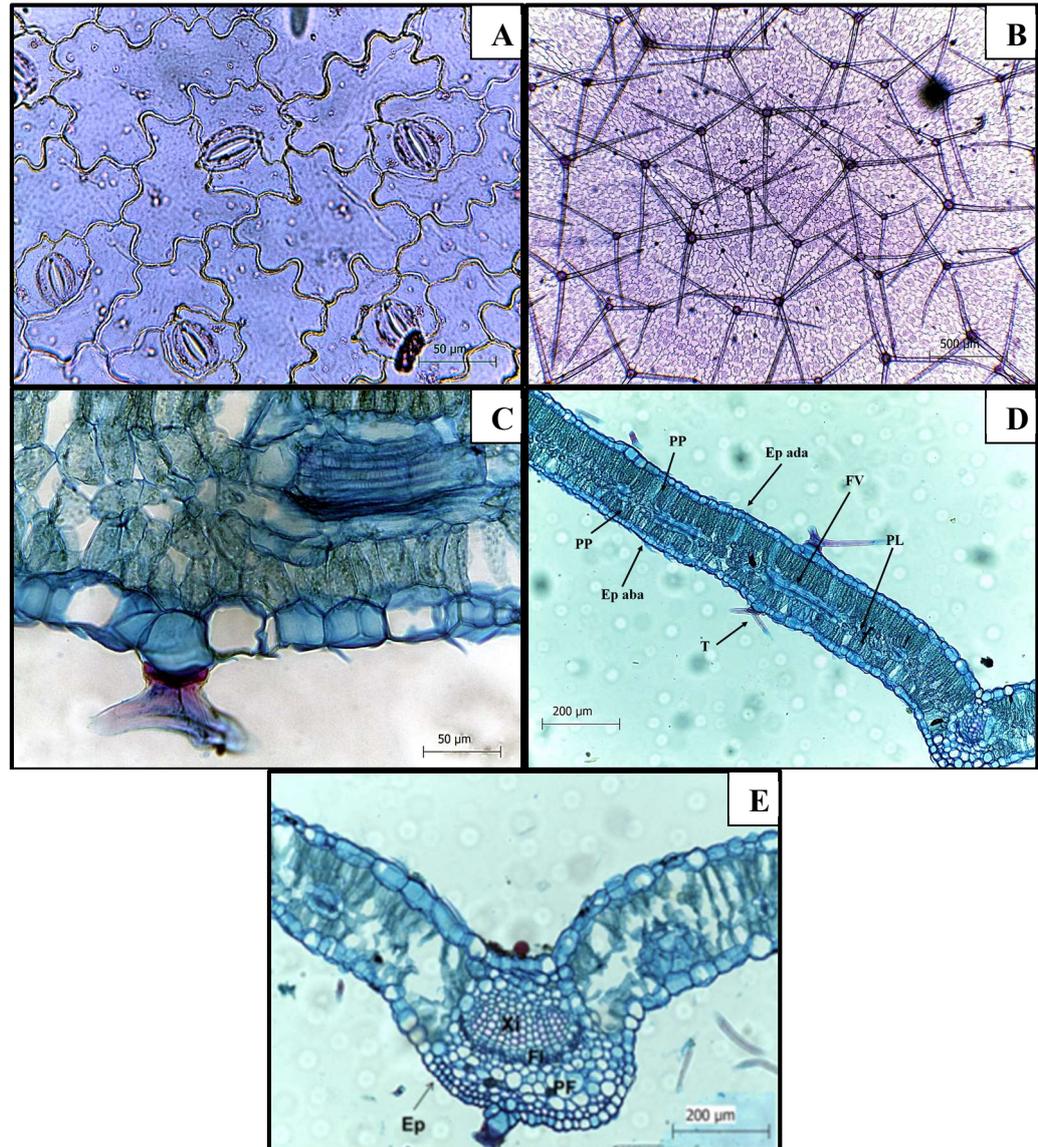
O mesofilo de *J. evolvuoides* é isobilateral, com parênquima paliçádico formado por duas camadas de células na face adaxial e uniestratificado na face abaxial da folha. O parênquima lacunoso é multiestratificado, apresentando duas a três camadas de células arranjadas frouxamente em distribuição irregular (Figura 7D). O mesofilo é mais espesso em  $R>60$  ( $81,3 \mu\text{m}$ ), seguido de R22 ( $74,2 \mu\text{m}$ ), diferindo significativamente de R44 ( $65,2 \mu\text{m}$ ) (Tabela 4). A espessura do parênquima paliçádico, tanto da face adaxial como da abaxial da

folha foi maior em R22 e em R>60 que em R44. O parênquima lacunoso teve maior espessura em R>60 (16,0  $\mu\text{m}$ ) e menor em R44 (12,6  $\mu\text{m}$ ) (Tabela 4).

A nervura principal é biconvexa, apresentando parênquima fundamental constituído por células arredondadas. Os feixes vasculares são do tipo colateral e o xilema ocupa a região central da nervura e está organizado em arco, com a abertura voltada para a face adaxial foliar (Figura 7E).

**Figura 7: Estômatos paracíticos (A), Tricomas tectores estrelados (B) e tricoma peltado (C) em vista frontal, e, corte transversal da lâmina foliar (D) e da nervura principal (E) das folhas de *Jacquemontia evolvuloides*, coletadas em áreas em regeneração da caatinga, em Santa Teresinha,**

**Paraíba. (D) PP=Parênquima Paliçádico; PL=Parênquima lacunoso; T=Tricoma; Ep aba=Epiderme abaxial; Ep ada=Epiderme adaxial; (E) FV=Feixe vascular; Ep=Epiderme; PF=Parênquima fundamental; FI= Floema e Xi= Xilema.**



**Tabela 3: Caracteres morfológicos de três espécies crescendo em áreas em diferentes períodos de regeneração na caatinga de Santa Teresinha, Paraíba.**

<b>Espécie</b>	<b>22 anos</b>	<b>44 anos</b>	<b>&gt; 60 anos</b>
<b>Área foliar (cm<sup>2</sup>)</b>			
<i>Hyptis suaveolens</i>	11,9 ± 3,8 A	12,6 ± 5,6 A	11,9 ± 3,3 A
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	9,45 ± 3,24 A	6,97 ± 1,77 B	5,9 ± 1,3 B
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	6,83 ± 2,18 A	7,38 ± 1,73 A	7,97 ± 2,58 A
<b>Área foliar específica (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>)</b>			
<i>Hyptis suaveolens</i>	196,3 ± 20,3 A	164,02 ± 27,7 A	156,2 ± 27,2 A
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	304,1 ± 41,7 B	383,2 ± 54,4 A	231,27 ± 28,9 C
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	87,1 ± 10,8 C	191,6 ± 18,01 B	240,61 ± 26,2 A
<b>Comprimento da lâmina foliar (cm)</b>			
<i>Hyptis suaveolens</i>	4,49 ± 0,86 B	5,38 ± 0,99 A	4,98 ± 0,70 AB
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	5,38 ± 1,04 A	4,65 ± 0,64 B	4,250 ± 0,47 B
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	3,55 ± 0,62 A	3,66 ± 0,44 A	3,38 ± 0,51 A
<b>Largura da lâmina foliar (cm)</b>			
<i>Hyptis suaveolens</i>	3,41 ± 0,62 A	3,67 ± 0,73 A	3,59 ± 0,55 A
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2,38 ± 0,49 A	2,03 ± 0,33 B	1,87 ± 0,26 B
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2,68 ± 0,48 A	2,752 ± 0,38 A	2,82 ± 0,54 A

Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas, entre as áreas, pelo teste Tukey (5%), n=50 ± DP.

**Tabela 4: Caracteres morfométricos de três espécies herbáceas crescendo em áreas em diferentes períodos de regeneração na caatinga de Santa Teresinha, Paraíba.**

Espécies		22 anos	44 anos	> 60 anos
<b>Espessura da epiderme (<math>\mu\text{m}</math>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	Abaxial	6,5 $\pm$ 1,4Aa	7,2 $\pm$ 2,35Aa	6,3 $\pm$ 1,73Ab
	Adaxial	6,9 $\pm$ 1,7Aa	7,75 $\pm$ 2,14Aa	7,7 $\pm$ 2,53Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	Abaxial	6,72 $\pm$ 1,4Ba	7,0 $\pm$ 1,8Ba	8,2 $\pm$ 1,3Aa
	Adaxial	6,92 $\pm$ 1,44Ba	7,3 $\pm$ 1,6Ba	8,13 $\pm$ 2,08Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	Abaxial	10,1 $\pm$ 2,86Aa	10,7 $\pm$ 2,1Aa	11,64 $\pm$ 2,4Aa
	Adaxial	10,9 $\pm$ 2,48Aa	11,2 $\pm$ 2,6Aa	11,28 $\pm$ 1,7Aa
<b>Espessura da cutícula (<math>\mu\text{m}</math>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	Abaxial	1,3 $\pm$ 0,4Aa	1,2 $\pm$ 0,5Aa	1,1 $\pm$ 0,3Aa
	Adaxial	1,3 $\pm$ 0,4Aa	1,3 $\pm$ 0,4Aa	1,2 $\pm$ 0,4Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	Abaxial	1,1 $\pm$ 0,3Aa	1,1 $\pm$ 0,3Aa	1,0 $\pm$ 0,0Aa
	Adaxial	1,3 $\pm$ 0,3Aa	1,2 $\pm$ 0,4Aa	1,03 $\pm$ 0,1Ba
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	Abaxial	1,2 $\pm$ 0,4Aa	1,1 $\pm$ 0,3Aa	1,1 $\pm$ 0,3Aa
	Adaxial	1,3 $\pm$ 0,5Aa	1,0 $\pm$ 0,0Aa	1,3 $\pm$ 0,4Aa
<b>Densidade estomática (n mm<sup>-2</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	Abaxial	275,1 $\pm$ 73,1ABa	247,8 $\pm$ 41,0Ba	301,8 $\pm$ 54,1Aa
	Adaxial	183,6 $\pm$ 25,0Ab	135,7 $\pm$ 15,5Bb	183,0 $\pm$ 40,4Ab
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	Abaxial	175,7 $\pm$ 35,0Aa	196,9 $\pm$ 32,3Aa	195,1 $\pm$ 34,9Aa
	Adaxial	154,5 $\pm$ 33,1Ba	155,7 $\pm$ 24,6Bb	192,7 $\pm$ 57,9Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	Abaxial	105,4 $\pm$ 18,9Aa	123,0 $\pm$ 23,0Aa	124,84 $\pm$ 32,4Aa
	Adaxial	100,0 $\pm$ 20,7Aa	76,3 $\pm$ 13,1Ab	56,96 $\pm$ 12,4Bb
<b>Densidade de tricomas (n mm<sup>-2</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	Abaxial	5,0 $\pm$ 7,9Aa	0,3 $\pm$ 0,2Ba	1,1 $\pm$ 0,4Ba
	Adaxial	1,14 $\pm$ 0,6Ab	1,1 $\pm$ 0,3Aa	1,7 $\pm$ 0,5Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	Abaxial	12,1 $\pm$ 8,3Aa	14,28 $\pm$ 15,1Aa	15,1 $\pm$ 3,48Aa
	Adaxial	0,8 $\pm$ 0,4Bb	1,6 $\pm$ 0,5Bb	7,3 $\pm$ 3,3Ab
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	Abaxial	3,0 $\pm$ 0,7Ba	3,8 $\pm$ 1,2Ba	7,4 $\pm$ 1,6Aa
	Adaxial	2,7 $\pm$ 1,0Aa	2,5 $\pm$ 0,6Ab	3,4 $\pm$ 0,5Ab
<b>Tamanho dos tricomas (<math>\mu\text{m}</math>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	Abaxial	58,8 $\pm$ 10,8Aa	43,4 $\pm$ 5,02Ba	44,4 $\pm$ 6,5Ba
	Adaxial	48,0 $\pm$ 7,38Aa	56,2 $\pm$ 6,2Aa	52,4 $\pm$ 7,9Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	Abaxial	31,9 $\pm$ 23,6Aa	28,4 $\pm$ 18,0Aa	26,7 $\pm$ 19,8Ab
	Adaxial	35,0 $\pm$ 26,4Aa	33,4 $\pm$ 25,2Aa	45,3 $\pm$ 34,0Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	Abaxial	22,6 $\pm$ 2,07Aa	23,4 $\pm$ 2,7Aa	16,8 $\pm$ 4,7Ab
	Adaxial	27,2 $\pm$ 3,7Aa	33,6 $\pm$ 7,09Aa	33,8 $\pm$ 8,1Aa
<b>Mesofilo (<math>\mu\text{m}</math>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>		78,1 $\pm$ 17,6B	89,6 $\pm$ 9,3A	93,8 $\pm$ 5,5A

<i>Stachytarpheta sanguinea</i>		79,8±8,7B	69,9±12,4C	89,9±16,15A
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>		74,2±8,1 <sup>a</sup>	65,2±11,8B	81,3±7,7A
<b>Parênquima paliçádico (µm)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>		31,4±10,3A	32,5±4,1A	35,6±5,1A
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>		31,16±4,57A	26,8±7,07B	30,5±7,02AB
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	Abaxial	12,1±2,0Ab	11,2±3,6Bb	14,2±3,3Ab
	Adaxial	23,5±3,9Aa	19,1±5,5Ba	27,0±2,6Aa
<b>Parênquima lacunoso (µm)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>		33,2±8,8B	43,8±5,7A	43,6±4,9A
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>		35,5±6,4B	28,8±5,7C	42,9±11,8A
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>		13,6±3,1AB	12,6±2,8B	16,0±3,4A

Letras diferentes indicam diferenças estatísticas significativas pelo teste Tukey (5%), n=90± DP. Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam as faces.

#### 4.1.2 Discussão

O fato das áreas com diferentes tempos de regeneração estarem sob as mesmas condições de temperatura e disponibilidade de água e as espécies possuírem ciclo de vida curto pode ter contribuído para que não houvesse variações na forma das células e das folhas, entre as áreas. É possível que estas espécies invistam mais em características de aclimação que exijam menor gasto de energia, como ajustes nos tamanhos e na densidade estomática e de tricomas que em modificações que exigiriam maior tempo e gasto de energia.

A descrição morfológica externa das folhas de *Hyptis suaveolens* condiz com a morfologia descrita por Lorenzi & Mattos (2002) e Zoghbi et al. (2001), com exceção da base do limbo, que em Santa Teresinha foi descrita como obtusa ao invés de cordiforme. O comprimento e a largura máximos das folhas dessa espécie também foram descritos por Basílio et al. (2006) e os valores são próximos dos encontrados por este trabalho (4,0 - 8,0 x 3,0 - 5,5 cm contra 11,9 - 12,6 x 3,4 - 3,6 cm). A área foliar e a área foliar específica de *H. suaveolens* não variaram entre as áreas, provavelmente por ser uma espécie adaptada a diversas condições ambientais (FELIPPE & POLO, 1983; SILVA et al., 2003; MARTINS & POLO, 2009).

A maior densidade estomática na face abaxial das folhas de *H. suaveolens*, assim como ocorreu nas outras duas espécies estudadas, é uma característica comumente observada em ambientes ensolarados (MAIA, 2006; BASÍLIO et al., 2006), já que os estômatos tendem a se concentrar em maior número na face foliar oposta à fonte luminosa (SILVA, 2012). Esta tendência tem sido atribuída à adaptação para minimizar a perda de água (DICKSON, 2000; SMITH et al., 1998).

As maiores densidades estomáticas na caatinga mais antiga e mais fechada, que ocorreram não só nas folhas de *H. suaveolens*, mas também nas de *S. sanguinea*, poderiam ser creditadas à menor incidência luminosa. Entretanto, há autores (SCHULZE et al., 1972) que relatam menores densidades de estômatos em folhas de indivíduos que vivem em ambientes mais sombreados.

Os tricomas tectores e glandulares encontrados nas folhas de *H. suaveolens* foram descritos por vários autores, como Metcalfe e Chalk (1988), Buvat (1989) e Fahn (1990), como típicos da família Lamiaceae. Enquanto os tricomas tectores contribuem para manter a temperatura foliar mais baixa devido à reflexão da radiação, os tricomas glandulares secretam substâncias químicas que podem ser importantes na defesa contra herbívoros (FAHN 1986, FAHN & CUTLER 1992).

O maior comprimento e a maior densidade dos tricomas nas folhas de *H. suaveolens* em R22, área que possui maior abertura no dossel (40%) e, portanto, maior incidência luminosa sobre as herbáceas, pode ser uma forma de aumentar a reflexão da radiação e com isso manter menor temperatura, retendo mais vapor de água em torno da folha (FAHN, 1986; FAHN & CUTLER, 1992; LARCHER, 2000; EHLERINGER & MOONEY, 1978).

A epiderme uniestratificada e o maior tamanho das células na face adaxial das folhas de *H. suaveolens* também foi descrita por Basílio et al. (2006) e Silva (2000), enquanto Maia (2006) não encontrou diferenças significativas entre os tamanhos das células epidérmicas das faces abaxial e adaxial das folhas. A maior espessura da epiderme adaxial nas folhas de *H. suaveolens* na caatinga mais antiga de Santa Teresinha, provavelmente deve-se ao fato desta face estar mais exposta à incidência luminosa que a face abaxial, sendo o maior tamanho das células, e, portanto, a maior espessura da epiderme adaxial uma característica de aclimatação em resposta à condição de luminosidade (BRANT, et al., 2011).

O mesofilo dorsiventral de *H. suaveolens* também foi descrito por Maia (2006). Em geral, a espessura do mesofilo, assim como a dos parênquimas paliçádico e lacunoso, é maior em plantas que estão expostas a maior incidência luminosa (CASTRO, 2002). Entretanto, nas três espécies estudadas, o mesofilo e os parênquimas foram mais espessos na caatinga mais antiga e com maior cobertura de copas de plantas arbóreas e arbustivas. Como nesta caatinga a densidade de herbáceas é menor que nas caatingas de regeneração mais recente, é possível que a competição entre herbáceas tenha um papel no desenvolvimento desta adaptação.

A maior espessura do mesofilo na caatinga mais antiga pode estar sendo compensada pela maior densidade de estômatos, presentes nas duas faces da folha, que nas outras áreas Segundo Boeger & Gluzezak (2006), a maior espessura das folhas impõe uma limitação na

difusão interna de CO<sub>2</sub>, causada pela maior distância a ser percorrida pelos gases, dentro do mesófilo. A ocorrência de estômatos nas duas faces da folha permite que esta distância seja reduzida, otimizando a condutância foliar para o CO<sub>2</sub> (MOTT et al., 1982; THOMPSON et al., 1992).

A presença de drusas de oxalato de cálcio no parênquima lacunoso de *H. suaveolens* em R22 e R44 pode ser um mecanismo de defesa, já que as drusas podem proteger a planta contra herbivoria (METCALFE & CHALK, 1988). Além disso, a presença de cristais nas plantas é a maneira mais comum de neutralizar o excesso de cálcio transportado pelo fluxo hídrico. Este íon é acumulado nas folhas quando ocorre a perda de água pelo xilema através da transpiração (LERSTEN & HORNER, 2008).

As descrições morfológicas de *Stachytarpheta sanguinea* diferiram de descrições anteriores. Santos et al. (2009) descreveram *Stachytarpheta microphylla* Walp., sinônimo de *S. sanguinea*, como tendo limbo ovado, base aguda, margem serrada e ápice agudo, apenas a última característica coincidindo com a morfologia em Santa Teresinha.

A maior área foliar de *S. sanguinea* nas áreas de regeneração mais recentes, que têm copas de arbóreas e arbustivas mais espaçadas, sugere uma adaptação importante para a sua sobrevivência em áreas com maior incidência luminosa, já que algumas espécies investem em maior área foliar nos ambientes mais ensolarados (HLWATIKA & BHAT, 2002). Entretanto, não há consenso quanto a esta característica e a maioria dos trabalhos sugere que as plantas que crescem em ambientes mais ensolarados tendem a possuir menor área foliar para diminuir a perda de água por transpiração (LAMBERS et al. 1998; NIINEMETS, U. 1999; PONS et al., 2001; JAMES & BELL, 2001; FALEIRO & SAIKI, 2007). A estratégia de aclimação de *S. sanguinea* ao aumentar sua área foliar em R22 pode estar associada à menor densidade estomática nas folhas dos indivíduos desta mesma área. O aumento da área foliar e a menor densidade de estômatos possibilitariam maior produção de fotossintatos, sem perda adicional de água.

Tanto a densidade de estômatos quanto sua distribuição entre as faces das folhas de *S. sanguinea* ainda não haviam sido descritas na literatura. No entanto, várias espécies da família Verbenaceae (*Lippia turbinata* f. *magnifolia* Moldenke, ARÁOZ & PONESSA, 2007; *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold., PUPO et al., 2008; *Lantana radula* Swatz, PASSOS et al., 2009; *Priva lappulacea* L., BRAGA et al., 2009; *Lantana camara* L. Voucher, PASSOS et al., 2009; CASTELLANOS et al., 2013), são caracterizadas por possuírem folhas anfiestomáticas (METCALFE & CHALK, 1950; INAMDAR, 1969), e, de acordo com Greulach (1973), geralmente apresentam a maior quantidade de estômatos na face abaxial.

Tanto em *S. sanguinea* como em *Jacquemontia evolvuloides*, a maior densidade de tricomas ocorreu na face oposta (abaxial) à face com tricomas de maior tamanho (adaxial), ou seja, quanto menor a densidade de tricomas, maior foi o tamanho destes. A maior densidade e o maior tamanho dos tricomas das folhas de *S. sanguinea* e *J. evolvuloides* na caatinga mais antiga não era esperada, já que em geral a maior densidade e tamanho de tricomas ocorre em áreas com algum nível de estresse, como alta luminosidade e/ou carência de nutrientes e água. Em folhas de *Lippia graveolens* Kunth (Verbenaceae), Martínez-Natarén et al. (2011) também encontraram resultados contrários ao esperado, com o menor número de tricomas ocorrendo em ambientes com maior nível de aridez e sugeriram que poderia ser resultado da baixa disponibilidade de água e nutrientes no solo, limitando a produção de fotossintatos a um nível que resultaria na redução da formação dos tricomas. Assim, as plantas desenvolveriam outros mecanismos de resposta ao estresse, como, por exemplo, maior eficiência no fechamento dos estômatos, o que seria uma estratégia importante para plantas anuais de caatinga. Entretanto, vale destacar que estes resultados são contrários aos da maioria das espécies, assim como em *H. suaveolens*, o que demonstra que as modificações fenotípicas são respostas específicas para cada espécie, que ocorrem em determinadas condições ambientais e não podem ser generalizadas.

Dentre os mecanismos de aclimação das folhas de *S. sanguinea* também está a espessura da cutícula, que na face adaxial da folha foi mais espessa na caatinga mais recente, sendo uma das estratégias morfoanatômicas adotadas pelas folhas para minimizar os efeitos das altas luminosidade e temperatura (HANBA et al., 2002; HLWATIKA & BHAT, 2002). Por outro lado, na face adaxial das folhas dos indivíduos da caatinga mais antiga, a cutícula foi mais delgada, característica que pode ter sido compensada pelo maior tamanho e densidade de tricomas que também ocorreram na face adaxial das folhas dos indivíduos nesta caatinga.

O número de camadas na epiderme de *S. sanguinea* ainda não havia sido descrito, mas há registros de outras espécies da mesma família que apresentam epiderme uniestratificada, como *Lippia sidoides* (NUNES et al., 2000), que também apresenta as células epidérmicas da face adaxial maiores.

A espessura da epiderme foi maior nas folhas da caatinga mais antiga, tanto na face abaxial como na adaxial, o que não seria esperado se for considerado que esta caatinga tem maior cobertura de copa das árvores e arbustos. Uma explicação pode ser a competição inter-específica, que muda de acordo com a estrutura da vegetação. É possível que na caatinga mais recente ocorra maior competição por luz entre *S. sanguinea*, que em Santa Teresinha mede no máximo 40 cm, e as outras espécies herbáceas, muitas das quais possuem altura maior, como

*H. suaveolens*. Na caatinga mais antiga, a competição entre as espécies herbáceas seria menor, já que há menor densidade de ervas nesta área, e a competição mais acirrada provavelmente ocorreria entre as herbáceas e as árvores, de forma que as ervas crescem nas maiores aberturas entre copas das árvores, onde há maior passagem de luz.

As folhas de *Jacquemontia evolvuloides*, crescendo em área de cerrado (MOREIRA 2014), tinham limbo em formato oval, oblongo ou elíptico, ápice agudo e base arredondada a cordada, em contraste com limbo em forma orbicular, ápice obtuso e base cordiforme, na caatinga de Santa Teresinha. As diferenças na disponibilidade hídrica e de nutrientes podem ter causado a diferenciação na morfologia desta espécie.

A área foliar específica de *J. evolvuloides* foi menor na caatinga mais recente devido à maior massa das folhas nesta área, que pode ser resultado da maior incidência luminosa na área, já que alguns autores sugerem que quanto maior a incidência luminosa, maior a produção de massa seca (FELFILI et al., 1999).

A distribuição de estômatos entre as faces das folhas de *J. evolvuloides* ainda não havia sido descrita, mas *Operculina macrocarpa* (Linn.) Urb. (SILVA et al. 2012), que pertence a mesma família, também foi descrita como possuindo estômatos em ambas as faces da folha. Já o tipo de tricoma representa uma característica da espécie, sendo o tricoma tector do tipo estrelado encontrado em *J. evolvuloides* a característica mais marcante dentro da família (BURIL, 2013), adotado para a distinção genérica em Convolvulaceae (AUSTIN, 1998).

A epiderme uniestratificada de *J. evolvuloides* ainda não havia sido descrita, mas há registros de outras espécies da mesma família que também apresentam epiderme uniestratificada, como *Merremia tomentosa* (PEREIRA, 2009). *J. evolvuloides* teve a maior espessura da epiderme entre as três espécies estudadas. O fato de *J. evolvuloides* ser uma trepadeira pode ter contribuído para este resultado, já que ela cresce por cima das outras espécies herbáceas nas três áreas e pode receber mais luz. Para Castro (2002), plantas cultivadas a pleno sol possuem epidermes mais espessas que as cultivadas em sombra. O hábito trepador de *J. evolvuloides* poderia explicar não só a maior espessura da epiderme entre as espécies, mas também a ausência de diferença significativa na espessura da epiderme entre as áreas, ou, esta pode ser uma característica com pouca plasticidade para esta espécie.

Outra característica de aclimação importante para o desenvolvimento de *J. evolvuloides* em áreas de caatinga é o mesofilo isobilateral, que já havia sido descrito por Pereira (2009) para *Merremia tomentosa* (Choisy) Hall. (Convolvulaceae), sendo o que lhe permite sobreviver em áreas com clima semiárido (FAHN, 1985). A presença do parênquima paliçádico em ambas as faces de *J. evolvuloides*, preenchendo grande parte do mesofilo e deixando poucos

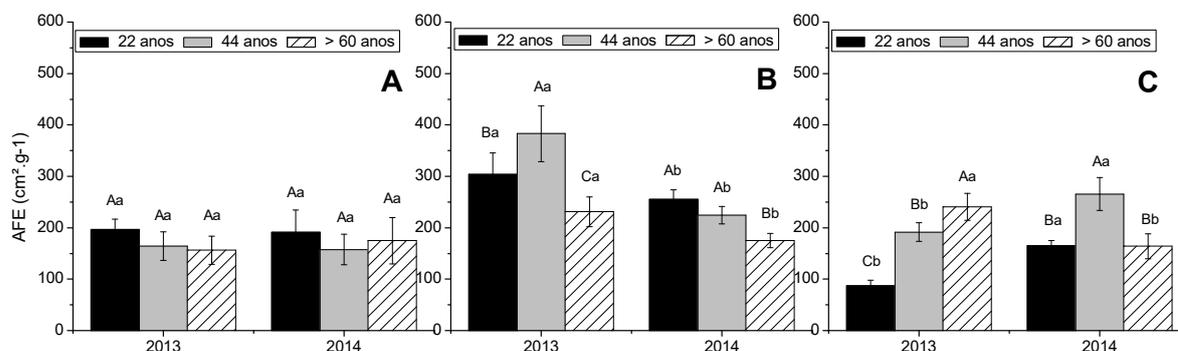
espaços vazios, significa investimento em tecidos fotossintéticos, o que indica grande atividade fotossintética, devido à forte radiação recebida, o que é característico de plantas expostas a altas intensidades luminosas (FAHN & CUTLER, 1992; KUMMEROV, 1973).

## 4.2 Experimento 2 - Estratégias ecofisiológicas de herbáceas em florestas secas em regeneração

### 4.2.1 Resultados

A área foliar específica (AFE) de *Hyptis suaveolens* variou entre 156,2  $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ , na área em regeneração há mais de 60 anos (R>60), e 196,3  $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ , na área em regeneração há 22 anos (R22), ambas em 2013, mas não apresentou diferenças significativas entre as áreas com diferentes idades de regeneração e entre os anos. *Stachytarpheta sanguinea* apresentou a menor AFE no ano de 2014 em relação ao ano de 2013 para cada área de regeneração, além disso, em 2013 a maior AFE ocorreu em R44 seguida por R22 e R>60; em 2014, R>60 também teve AFE menor que as outras duas áreas. Já *Jacquemontia evolvuloides* teve maiores AFEs em R>60, em 2013, e R44, em 2014, com a menor AFE ocorrendo na área R22 em 2013 (Figura 8).

**Figura 8:** Área foliar específica de plantas de *Hyptis suaveolens* (A), *Stachytarpheta sanguinea* (B) e *Jacquemontia evolvuloides* (C), em 2013 e 2014, crescendo em áreas com diferentes períodos de regeneração (22 anos, 44 anos e >60 anos) de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.



Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste Tukey (5%),  $n=15 \pm$  DP. Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam os anos.

Em 2014, *H. suaveolens* teve as maiores concentrações de compostos fenólicos em R22 e R44, mas sem diferenças significativas entre as áreas, enquanto em 2013 a caatinga mais antiga teve a maior concentração (0,41 g/kg). Já em *S. sanguinea* as concentrações não diferiram significativamente entre as áreas em 2013, mas em 2014 a maior concentração de compostos fenólicos ocorreu em R>60 (0,46 g/kg). A caatinga mais antiga, em 2013, também apresentou as maiores concentrações de compostos fenólicos em plantas de *J. evolvuloides* (0,43 g/kg), enquanto em 2014, a maior concentração ocorreu em R44 (0,40 g/kg) (Tabela 5).

As concentrações de nitrogênio em *H. suaveolens* foram maiores em 2013 que em 2014, em todas as áreas, mas sem diferenças significativas entre elas. Já as concentrações de fósforo não diferiram entre as áreas em 2014, mas em 2013 elas foram maiores na caatinga mais antiga, enquanto as concentrações de potássio tiveram resultado inverso, não diferindo entre as áreas em 2013 e com as maiores concentrações em R44 e R>60 em 2014 (Tabela 5).

As plantas de *S. sanguinea* tiveram as maiores concentrações de nitrogênio em R22, nos dois anos, mas em 2014 as concentrações das plantas desta área não diferiram significativamente das concentrações em R>60. As concentrações de fósforo e potássio nas plantas de *S. sanguinea* não foram significativamente diferentes em 2014, mas em 2013 a concentração de fósforo foi maior na caatinga mais antiga, enquanto a concentração de potássio foi maior em R22 (Tabela 5).

Em *J. evolvuloides* as maiores concentrações de nitrogênio ocorreram em R22 nos dois anos. Esta espécie também teve maiores concentrações de nitrogênio em 2013 que em 2014, mas apenas em R44 e R>60, não apresentando diferenças significativas entre os anos em R22. As concentrações de fósforo em 2013 foram maiores em R44 e em R>60, e em 2014 em R22 e em R>60. Já o potássio não diferiu entre as áreas, nos dois anos, mas foi maior em 2014 que em 2013 em todas as áreas (Tabela 5).

Em todas as espécies, a razão N:P não diferiu significativamente entre as áreas em 2014. Entretanto, em 2013, *H. suaveolens* teve as maiores razões N:P nas áreas R22 e R44, e *S. sanguinea* e *J. evolvuloides* em R22 (Tabela 5).

**Tabela 5: Concentração de compostos fenólicos, nitrogênio, fósforo e potássio, em 2013 e 2014, em espécies em áreas com diferentes períodos de regeneração na caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.**

<b>Espécies</b>	<b>Ano</b>	<b>22 anos</b>	<b>44 anos</b>	<b>&gt; 60</b>
<b>Compostos fenólicos (g kg<sup>-1</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	0,28±0,02Bb	0,28±0,07Bb	0,41±0,05Aa
	2014	0,51±0,06Ba	0,51±0,05Ba	0,64±0,07Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	0,32±0,04Aa	0,36±0,06Aa	0,35±0,02Ab
	2014	0,26±0,05Ba	0,25±0,04Bb	0,46±0,06Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	0,29±0,02Ca	0,36±0,025Ba	0,43±0,035Aa
	2014	0,25±0,03Ba	0,40±0,04Aa	0,25±0,3Bb
<b>Nitrogênio (g kg<sup>-1</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	16,5±2,06Aa	16,23±1,2Aa	14,27±1,6Aa
	2014	10,25±2,09Ab	11,10±2,04Ab	12,46±0,91Ab
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	15,5±1,5Aa	12,7±1,6Aa	8,6±3,1Bb
	2014	12,4±2,8Aa	9,06±3,2Bb	13,1±3,9Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	13,29±0,67Ab	12,72±1,2Aba	11,8±0,90Ba
	2014	14,97±1,65Aa	9,25±0,49Bb	8,75±0,41Bb
<b>Fósforo (g kg<sup>-1</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	0,39±0,14Bb	0,35±0,06Bb	1,59±0,11Aa
	2014	1,39±0,3Aa	1,38±0,14Aa	1,58±0,33Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	0,27±0,02Bb	0,56±0,37Bb	0,91±0,19Aa
	2014	1,01±0,29Aa	1,1±0,16Aa	1,02±0,28Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	0,25±0,02Bb	0,84±0,10Aa	0,76±0,09Ab
	2014	1,33±0,2Aa	0,84±0,13Ba	1,19±0,2Aa
<b>Potássio (g kg<sup>-1</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	12,4±1,7Ab	13,6±1,7Ab	12,1±2,8Ab
	2014	23,43±3,8Ba	34,7±3,3Aa	33,5±3,08Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	19,3±2,2Aa	12,6±1,3Bb	12,1±2,8Bb
	2014	16,7±4,4Aa	16,6±3,1Aa	16,9±3,6Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	13,6±1,3Ab	13,6±0,8Ab	12,8±1,07Ab
	2014	18,1±1,1Aa	18,2±1,5Aa	17,7±1,06Aa
<b>N:P</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	43,10±8,71Aa	48,8±5,72Aa	9,32±1,32Ba
	2014	7,45±2,16Ab	9,15±1,9Ab	7,40±1,96Aa
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	57,29±5,02Aa	49,20±3,70Ba	9,12±3,08Ca
	2014	11,40±3,04Ab	7,40±2,18Ab	11,34±2,93Aa
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	53,59±5,34Aa	14,28±4,04Ba	12,17±1,93Ba
	2014	12,00±3,04Ab	13,48±3,45Aa	14,30±4,00Aa

Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste Tukey (5%), n=10± DP. Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam os anos.

As plantas de *H. suaveolens* e de *S. sanguinea*, em 2013, tiveram as maiores concentrações de clorofilas *a* e *b* e carotenóides nas áreas R44 e R>60, enquanto em 2014 as concentrações dos pigmentos foram maiores em R22. Já em *J. evolvuloides* as concentrações das clorofilas *a* e *b* e carotenóides foram maiores em 2013 que em 2014 em todas as áreas, apresentando diferenças entre elas apenas em 2014, com as menores concentrações na caatinga mais antiga que em R22 e R44 (Tabela 6).

**Tabela 6: Clorofilas *a* e *b*, razão clorofila *a/b* e carotenoides, em 2013 e 2014, em plantas de três espécies crescendo em áreas em diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.**

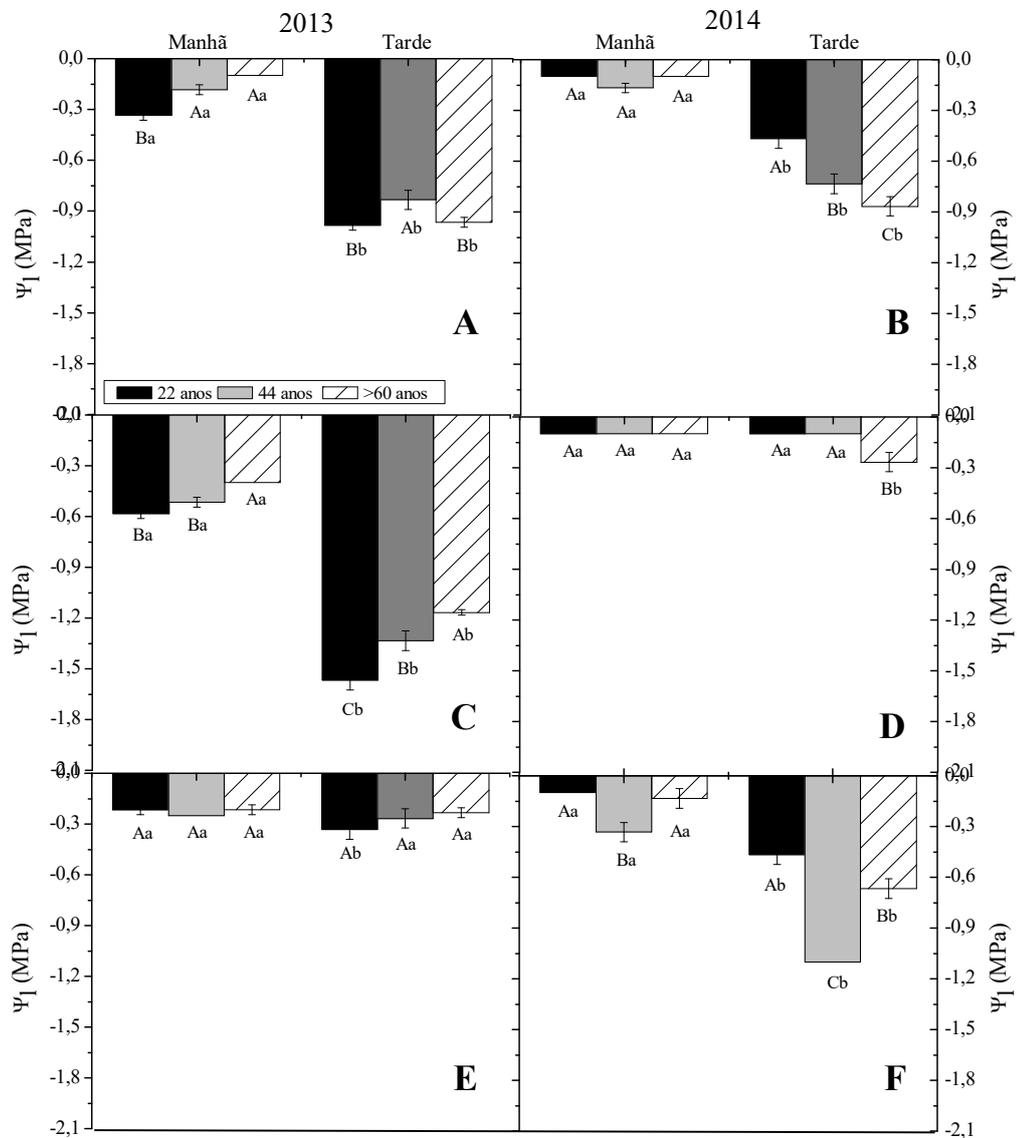
Espécies	Ano	22 anos	44 anos	> 60
<b>Clorofila a (g kg<sup>-1</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	1,44±0,29Cb	3,92±0,5Aa	2,99±0,56Ba
	2014	3,07±0,4Aa	1,24±0,22Bb	0,61±0,13Bb
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	3,21±0,39Ab	3,64±0,56Aa	3,34±0,26Aa
	2014	4,58±0,4Aa	1,47±0,17Bb	0,65±0,08Cb
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	3,12±0,52Aa	2,86±0,23Aa	3,30±0,48Aa
	2014	1,13±0,22Ab	1,33±0,27Ab	0,50±0,25Bb
<b>Clorofila b (g kg<sup>-1</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	0,44±0,08Cb	1,25±0,18Aa	0,85±0,11Ba
	2014	0,98±0,15Aa	0,41±0,06Bb	0,22±0,09Bb
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	0,95±0,13Ab	1,1±0,18Aa	0,98±0,08Aa
	2014	1,51±0,22Aa	0,50±0,05Bb	0,25±0,07Bb
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	0,89±0,14Aa	0,86±0,03Aa	1,08±0,16Aa
	2014	0,37±0,17Ab	0,41±0,10Ab	0,18±0,05Bb
<b>Carotenoides (g kg<sup>-1</sup>)</b>				
<i>Hyptis suaveolens</i>	2013	0,48±0,09Bb	1,1±0,1Aa	0,90±0,14Aa
	2014	1,01±0,11Aa	0,43±0,05Bb	0,23±0,06Bb
<i>Stachytarpheta sanguinea</i>	2013	0,97±0,14Ab	1,11±0,13Aa	1,07±0,10Aa
	2014	1,32±0,09Aa	0,47±0,03Bb	0,23±0,04Cb
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	2013	0,92±0,17Aa	0,74±0,3Aa	0,92±0,15Aa
	2014	0,34±0,12Ab	0,39±0,07Ab	0,15±0,06Bb

Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste Tukey (5%), n=5± DP. Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam os anos.

Em 2013, o potencial hídrico nas plantas de *H. suaveolens* e de *S. sanguinea* foi maior nas áreas com mais tempo em regeneração no período da manhã. Já em *J. evolvuloides* não

houve diferença significativa entre as áreas, nos dois turnos, mas R22 teve maior potencial hídrico no período da manhã que no da tarde. Em 2014, pela manhã, *H. suaveolens* e *S. sanguinea* não apresentaram diferenças significativas entre as áreas, enquanto *J. evolvuloides* teve os maiores potenciais hídricos em R22 e R>60. No período da tarde, os maiores potenciais hídricos ocorreram em R22, em todas as espécies (Figura 9).

**Figura 9: Potencial hídrico, em 2013 e 2014, nos turnos da manhã e tarde, em folhas de *Hyptis suaveolens* (A e B), *Stachytarpheta sanguinea* (C e D) e *Jacquemontia evolvuloides* (E e F) em áreas com diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.**

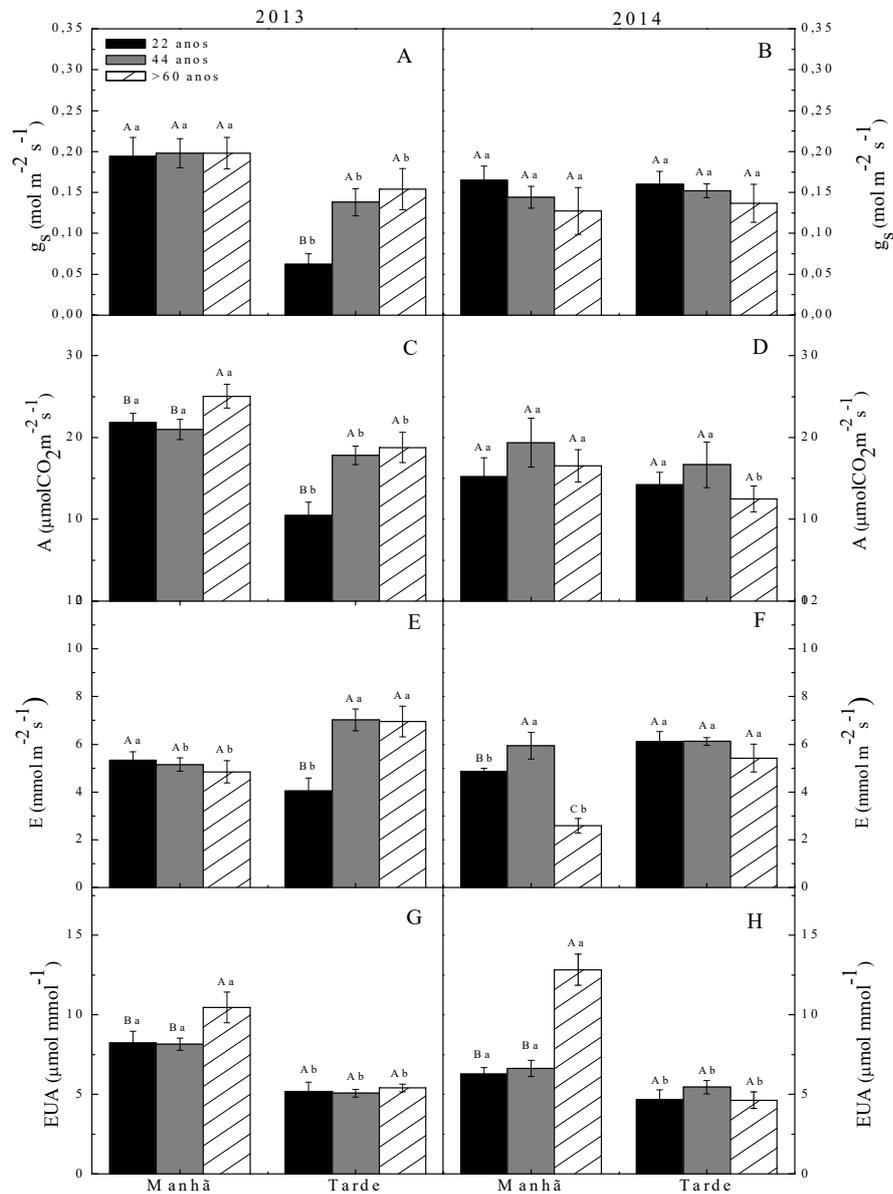


Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste Tukey (5%),  $n=4 \pm DP$ . Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam os turnos.

Em 2013, a condutância estomática e a transpiração foliar em *H. suaveolens* diferiram entre as áreas apenas no período da tarde, com os maiores valores em R44 e em R>60. A

assimilação de CO<sub>2</sub> no período da tarde, em 2013, seguiu o resultado da condutância estomática e da transpiração, mas, pela manhã a assimilação foi maior em R>60. Já em 2014, R>60 teve maior assimilação pela manhã que pela tarde, a transpiração diferiu significativamente pela manhã, com o maior valor em R44 e o menor em R>60. A eficiência no uso da água foi maior na caatinga mais antiga pela manhã, sem diferenças significativas entre as áreas no período da tarde, tanto em 2013 como em 2014 (Figura 10).

**Figura 10: Condutância estomática (A e B), assimilação de CO<sub>2</sub> (C e D), taxa de transpiração foliar (E e F) e eficiência no uso da água (G e H), em 2013 e 2014, em plantas de *Hyptis suaveolens*, em áreas com diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.**

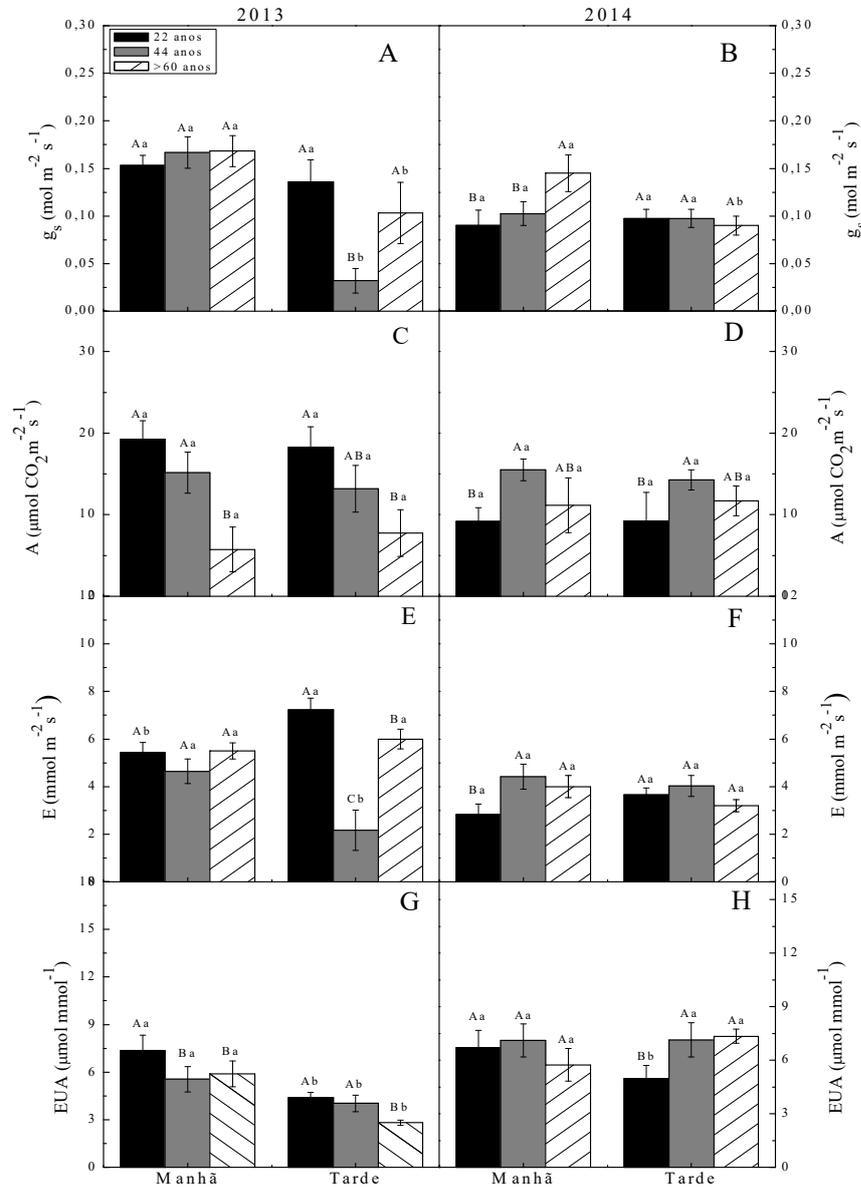


Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste Tukey (5%),  $n=4 \pm DP$ . Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam os turnos.

Assim como *H. suaveolens*, em 2013, as plantas de *S. sanguinea* tiveram diferenças na condutância estomática e na transpiração entre as áreas pela tarde e os maiores valores ocorreram em R22 e R>60 e o menor em R44. A assimilação de CO<sub>2</sub> e a eficiência no uso da água diferiram entre as áreas nos dois turnos, com os maiores valores da assimilação ocorrendo nas áreas em regeneração mais recentes e o menor valor na caatinga mais antiga, pela tarde. A eficiência no uso da água seguiu o mesmo resultado da assimilação, mas no período da manhã

R22 teve maior eficiência no uso da água que R44 e R>60. Em 2014, a condutância estomática e a transpiração foliar tiveram resultados contrários aos de 2013, diferindo entre as áreas somente pela manhã e com maiores valores nas áreas com maiores tempos de regeneração que em R22. A assimilação de CO<sub>2</sub> também foi maior nas áreas mais antigas que em R22, mas isso ocorreu nos dois turnos, enquanto a eficiência no uso da água seguiu o mesmo resultado da assimilação, mas apenas no período da tarde (Figura 11).

**Figura 11: Condutância estomática (A e B), assimilação máxima de CO<sub>2</sub> (C e D), taxa de transpiração foliar (E e F) e eficiência no uso da água (G e H), nos turnos da manhã (esquerda) e tarde (direita), em 2013 e 2014, em plantas de *Stachytarpheta sanguinea* em áreas em diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.**

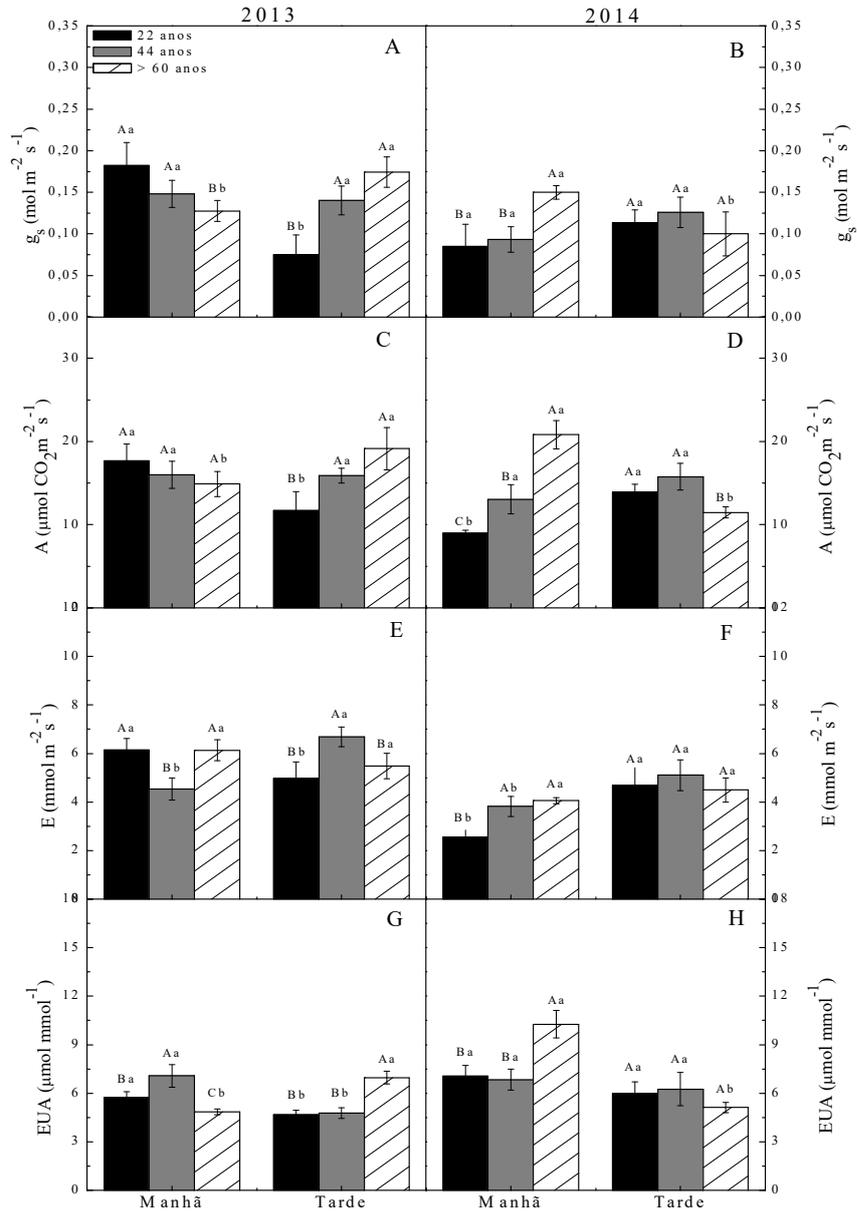


Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste Tukey (5%),  $n=4 \pm$  DP. Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam os turnos.

Pela manhã, em 2013, as plantas de *J. evolvuloides* tiveram as maiores condutâncias estomáticas nas caatingas mais recentes que na mais antiga, enquanto pela tarde maiores valores ocorreram em R44 e R>60 que em R22. A assimilação de CO<sub>2</sub> seguiu o mesmo resultado da condutância, mas apenas no período da tarde, sem apresentar diferenças significativas entre as áreas pela manhã. A transpiração foliar apresentou resultados contrários

entre os dois turnos, sendo maior em R22 e R>60 que R44, pela manhã, e em R44 que R22 e R>60, pela tarde. A eficiência no uso da água foi maior em R44 pela manhã e em R>60 pela tarde. Em 2014, a condutância estomática só diferiu entre as áreas pela manhã, com o maior valor ocorrendo na caatinga mais antiga. A assimilação também foi maior em R>60 pela manhã, mas no período da tarde maiores assimilações ocorreram nas caatingas mais recentes que na mais antiga. A transpiração só diferiu no período da manhã, com os maiores valores em R44 e R>60, assim como a eficiência no uso da água que também diferiu apenas no período da manhã, porém, a caatinga mais antiga apresentou maiores valores que R22 e R44 (Figura 12).

**Figura 12: Condutância estomática (A e B), assimilação máxima de CO<sub>2</sub> (C e D), taxa de transpiração foliar (E e F) e eficiência no uso da água (G e H), nos turnos da manhã e tarde, em 2013 e 2014, em plantas de *Jacquemontia evolvoloides* em áreas com diferentes períodos de regeneração de caatinga, em Santa Teresinha, Paraíba.**



Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste Tukey (5%),  $n=4 \pm$  DP. Letras maiúsculas comparam as áreas e letras minúsculas comparam os turnos.

#### 4.2.2 Discussão

A semelhança da área foliar específica (AFE) entre anos e entre as idades de regeneração em *H. suaveolens* indica que esta é uma característica com baixa plasticidade para esta espécie. Provavelmente, o hábito invasor de *H. suaveolens* lhe permitiu pouca variação com relação a exposição da luz solar, o que pode ter refletido na pouca variação em sua AFE, alternativamente, as variações ambientais entre anos e idades nos locais de ocorrência das plantas podem não ter sido suficientes para provocar essas mudanças anatômicas nesta espécie.

As menores AFEs de *S. sanguinea* na caatinga mais antiga e no ano de maior precipitação não eram esperadas, já que, em geral, plantas que crescem em ambientes mais ensolarados tendem a possuir menor área foliar para diminuir a perda de água por transpiração (PONS et al., 2001; JAMES & BELL, 2001; FALEIRO & SAIKI, 2007), e as áreas iniciais de regeneração possuem maior abertura entre as copas e, conseqüentemente, maior passagem de luz. É possível que esses espaçamentos entre as copas nas áreas com menor tempo de regeneração tenham resultado em maior competição entre as ervas, causando sombreamento nas espécies de menor porte, como *S. sanguinea*, enquanto na caatinga mais antiga a densidade e a competição entre as ervas são menores e, assim, elas crescem mais livremente nos poucos espaçamentos que existem entre as copas da caatinga mais antiga, recebendo maior luminosidade e reduzindo sua área foliar.

As plantas de *Jacquemontia evolvuloides*, que possuem hábito trepador, colocam-se acima das outras herbáceas e, provavelmente por este motivo, tiveram menor área foliar específica na caatinga em regeneração mais recente, que tinha a menor cobertura de copas de arbustivas e arbóreas e, conseqüentemente, maior incidência de luz.

Nas três espécies, a concentração de compostos fenólicos subiu com o aumento do tempo de regeneração da vegetação, com excessão de *J. evolvuloides*, em 2014, que teve concentrações de compostos fenólicos semelhantes em R22 e R>60. É provável que a estrutura mais madura e a maior biomassa na caatinga mais antiga sejam mais propícias para a presença de insetos e outros pequenos animais herbívoros, o que poderia estimular o aumento na produção de compostos secundários.

A precipitação também pode ter influenciado a concentração de compostos fenólicos nas ervas. Em *H. Suaveolens*, a maior concentração de compostos fenólicos ocorreu no ano mais chuvoso (2014) enquanto em *S. sanguinea* foi no ano mais seco (2013). A maior concentração no ano mais chuvoso pode ter sido uma estratégia de defesa contra herbivoria (AERTS, 1995), já que os herbívoros ocorrem em maior número em anos de maior

precipitação (ARAÚJO, 2013). No entanto, mesmo no ano mais chuvoso, as concentrações de compostos fenólicos (0,006%) ficaram abaixo das que ocorrem na mesma espécie, em outros locais, como os 0,05% em uma área de savana na Nigéria (EDEOGA et al., 2006) e os 0,27% no cerrado brasileiro (POVH et al., 2012). A maior concentração em *S. sanguinea* no ano mais seco pode indicar maior sensibilidade desta espécie à baixa disponibilidade hídrica, já que o estresse, especialmente hídrico, leva a aumento na concentração de fenólicos em algumas espécies (KEINANEN et al., 1999; FONSECA et al. 2006).

Tanto *H. suaveolens* como *S. sanguinea* aparentam ter maior plasticidade que *J. evolvuloides* quanto à concentração de pigmentos fotossintéticos, diferindo entre as áreas. As maiores concentrações de clorofilas *a* e *b* e de carotenoides, em *H. suaveolens* e em *S. sanguinea*, na área em regeneração mais recente, mesmo no ano de maior precipitação, não eram esperadas, já que as maiores concentrações de clorofilas e de carotenoides ocorrem em áreas sombreadas, a fim de maximizar a captação de luz para realizar a fotossíntese (YIN & JOHNSON, 2000). Como a caatinga mais recente tem menor cobertura de copas de arbustivas e arbóreas, mas maior densidade de herbáceas, é possível que a competição entre herbáceas esteja exercendo um papel maior que o esperado. Também pode ser que as respostas de herbáceas difiram das respostas de arbóreas, como foi hipotetizado por Skillman et al. (1996), estudando herbáceas perenes em floresta decídua no sudeste do Estados Unidos. Por outro lado, a semelhança entre as áreas quanto às concentrações dos pigmentos nas folhas de *J. evolvuloides* era esperada devido ao hábito trepador desta espécie.

O hábito invasor de *H. suaveolens*, provavelmente influenciou a pouca variação tanto do potencial hídrico como das taxas fotossintéticas entre as áreas, nos dois anos. Mesmo com o deficit de pressão de vapor (DPV) mais alto e a umidade do solo mais baixa em 2013, *H. suaveolens* manteve alta assimilação de CO<sub>2</sub> e alta eficiência no uso da água, nas três áreas e nos dois anos, com os maiores valores ocorrendo na caatinga mais antiga e em 2013. Além disso, *H. suaveolens* teve a maior assimilação de CO<sub>2</sub> entre as três espécies, o que sugere maior eficiência na utilização da luz (SCHULTEN et al., 2014). É provável que a alta assimilação de CO<sub>2</sub> desta espécie seja uma estratégia para seu rápido crescimento e manutenção no ambiente, mesmo em condições hostis. A alta Assimilação de CO<sub>2</sub>, em 2013, nas plantas da caatinga mais antiga pode ainda estar associada à maior concentração de pigmentos fotossintetizantes que também ocorreu neste ano.

*S. sanguinea* foi mais sensível às variações hídricas que *H. suaveolens*, apresentando o mais baixo potencial hídrico, em 2013, principalmente no período da tarde, chegando a -1,73 MPa, quando folhas de herbáceas bem hidratadas possuem valores entre -0,2 a cerca de -1,0

Mpa (TAIZ & ZIEGER, 2013). Provavelmente, as variações nos potenciais hídricos influenciaram as trocas gasosas desta espécie, que diferiram entre as áreas, principalmente no período da tarde em 2013. Entretanto, mesmo no período de menor potencial hídrico, *S. sanguinea* conseguiu manter altas taxas de assimilação de CO<sub>2</sub>, com os maiores valores na caatinga mais recente, área que também teve a maior eficiência no uso da água, o que pode explicar a eficiência fotossintética desta espécie mesmo sob baixa disponibilidade hídrica.

Diferente das outras duas espécies e ao contrário do esperado, o potencial hídrico de *J. evolvuloides*, em 2013, não diferiu significativamente entre as áreas tanto pela manhã como pela tarde, o que sugere que esta espécie está bem adaptada a habitats com baixa disponibilidade hídrica, conseguindo manter alto potencial hídrico nas áreas R44 e R>60 nos dois turnos. Em consequência, manteve altas taxas de fotossíntese, em especial no período da tarde quando manteve alta assimilação de CO<sub>2</sub> na caatinga mais antiga. Em 2014, quando a precipitação foi maior, *J. evolvuloides* não conseguiu manter alto potencial hídrico pela tarde, uma observação para a qual não foi encontrada uma explicação plausível. Entretanto, mesmo com o potencial mais baixo manteve alta eficiência no uso da água, em especial na caatinga mais antiga, pela manhã, o que parece refletir a maior condutância estomática e assimilação de CO<sub>2</sub> desta área.

As concentrações de nitrogênio em *H. suaveolens* não diferiram entre as áreas, mas as concentrações foram maiores no ano de menor precipitação, o que não era esperado, já que o status hídrico da planta é um fator-chave na mobilização de nutrientes do solo para as plantas (DURAND et al., 2010). Uma provável explicação é o menor crescimento das plantas no ano de menor precipitação (2013), o que causaria maior concentração de N, mesmo sem que tenha havido aumento na quantidade total absorvida. O mesmo pode ter ocorrido com as plantas de *S. Sanguinea* e *J. evolvuloides*, que tiveram maiores concentrações de nitrogênio na área em regeneração mais recente e que possuem maior espaçamento entre as copas, podendo o tamanho destas plantas em R22 ter sido reduzido devido à maior competição entre as ervas.

No geral, a maior mobilização de P e K do solo para as plantas ocorreu em 2014, sendo alta a concentração de fósforo também na caatinga mais antiga em 2013, nas três espécies, o que se deve à maior precipitação que ocorreu em 2014 e à possível maior retenção de água que ocorre na caatinga mais antiga, associada à disponibilidade destes nutrientes no solo (GONZALEZ-DUGO et al., 2012).

A alta razão N:P em *H. suaveolens* e *S. sanguinea*, em R22 e R44, e em *J. evolvuloides*, em R22, que foi cerca de cinco vezes maior que na caatinga mais antiga no ano de menor precipitação e que todas as áreas de 2014, refletiu a alta concentração de nitrogênio e a baixa

concentração de fósforo nas áreas iniciais de 2013, ao contrário de 2014, quando a concentração de nitrogênio foi menor e a de fósforo maior que a de 2013.

## 5. CONCLUSÕES

As três espécies apresentaram características anatômicas de folhas de sol. *J. evolvuloides* foi a espécie que apresentou mais características de locais ensolarados, como a menor área foliar específica na área em regeneração mais recente, a maior espessura de epiderme entre as três espécies e parênquima isobilateral.

Algumas variações morfoanatomicas entre as áreas foram comuns às três espécies, como as maiores espessuras dos mesofilos e dos parênquimas na caatinga mais antiga. Outras características foram comuns apenas a *H. suaveolens* e *S. sanguinea*, como a área foliar específica, as trocas gasosas, a eficiência no uso da água e o potencial hídrico sem grandes variações entre as áreas.

Os diferentes tempos de regeneração e conseqüentemente de estrutura das áreas e exposição à luz influenciaram as características ecofisiológicas das três herbáceas, estimulando a competição intra e interespecífica, devido a rápida assimilação de CO<sub>2</sub> e crescimento das plantas, que foi determinante para as variações morfoanatômicas e fisiológicas das ervas.

No geral, *H. suaveolens* e *S. sanguinea* foram espécies mais plásticas que *J. evolvuloides*, com as maiores variações morfofisiológicas entre as áreas e entre os anos. *J. evolvuloides* aparenta ser a espécie mais aclimatada à baixa disponibilidade hídrica e alta incidência luminosa. Entretanto, as três espécies possuem alta eficiência fotossintética, com estratégias de aclimação que depende do hábito de cada uma, respondendo as alterações do ambiente. Provavelmente, devido a essas características, elas sejam as espécies de maior densidade e frequência nas três áreas em regeneração.

## 6. REFERÊNCIAS

- ABRANS, M. D.; KLOEPPPEL, B. D.; KUBISKE, M. E. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus setorina*. **Tree Physiology**, v. 10, n. 4, p. 343-355, 1992.
- AERTS, R. The advantages of being evergreen. **Trends in Ecology & Evolution**, v.10, p. 402-407. 1995.
- ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; SHIPLEY, B.; ARNASON, J. T. Growth and chemical defense in Relation to resource availability: tradeoffs or common responses to environmental stress? **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 2, p.187-194, 2004.
- ALVES, J. J. A.; ARAÚJO, M. A.; NASCIMENTO, S. S. Degradação da Caatinga: uma investigação ecogeográfica. **Revista Caatinga**, v. 22, n. 3, p.126-135, 2009.
- ANDERSEN, A.; LUCCHINI, F.; MORICONI, J.; FERNÁNDEZ, E. A. Variabilidad en la morfo-anatomía foliar de *Lippia turbinata* (Verbenaceae) en la provincia de San Luis (Argentina). **Phyton (Buenos Aires)**, v. 75, p. 137-143, 2006.
- ANDRADE-LIMA, D. The caatinga dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, n. 2, p. 149-153, 1981.
- ARAÓZ, M. V. C.; PONESSA, G. I. Anatomía foliar y caulinar de *Lippia turbinata* f. *magnifolia* Moldenke –Verbenaceae. **Dominguezia**, v. 23, n. 1, p. 5-12, 2007.
- ARAÚJO, E. L.; CASTRO, C. C.; ALBUQUERQUE, U. P. Dynamics of Brazilian Caatinga: A review concerning the plants, environment and people. **Functional Ecosystems and communities**, v. 1, n. 1, p. 15-28, 2007.
- ARAÚJO, E. L.; FERRAZ, E. M. N.; CLAUDINO-SALES, V. Processos ecológicos mantenedores da diversidade vegetal na caatinga: estado atual do conhecimento. **Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação**. Expressão Gráfica, Fortaleza, p.115-128, 2003.
- ARAÚJO FILHO, J. A. **Desenvolvimento sustentável da caatinga**. Sobral: Ministério da Agricultura/ EMBRAPA/CNPC, 1997. 20 p.
- ARAÚJO, W. S. A importância de fatores temporais para a distribuição de insetos herbívoros em sistemas Neotropicais. **Revista da Biologia**, v.10, n. 1, p. 1-7, 2013.
- ARRUDA, D. M.; BRANDÃO, D. O.; COSTA, F. V.; TOLENTINO, G. S.; BRASIL, R. D.; NETO, S. D.; NUNES, Y. R. F. Structural aspects and floristic similarity among tropical dry forest fragments with different management histories in northern Minas Gerais, Brazil. **Revista Árvore**, v. 35, n. 1, p. 131-142, 2011.
- ASCENSÃO, L.; FIGUEIREDO, A. C.; BARROSO, J. G.; PEDRO, L. G.; SCHRIPSEMA, J.; DEANS, S. G.; SCHEFFER, J. J. C. *Plectranthus madagascariensis*: morphology of the glandular trichomes, essential oil composition, and its biological activity. **International Journal Plant Science**, v. 159, n. 1, p. 31-38, 1998.

AUSTIN, D. F. Parallel and convergent evolution in the Convolvulaceae. In: MATHEWS, P.; SIVADASAN, M. (Ed.). **Biodiversity and taxonomy of tropical flowering plants**. Calicut: Mentor Books, v. 201, p. 201-234, 1998.

BAKER, N. R. Light-use efficiency and photoinhibition of photosynthesis in plants under environmental stress. In: SMITH, J. A. C.; GRIFFITHS, H. (Ed.). **Water deficits plant responses from cell community**. Oxford: Bios Scientific Publisher, v. 8, p. 221-236, 1993.

BALL, R.A.; OOSTERHUIS, D.M.; MAUROMOUSTAKOS, A. Growth dynamics of the cotton plant during water-deficit stress. *Agronomy Journal*, Madison, v.86, p. 788-795, 1994.

BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. **Revista Ciência Agronômica**, v. 44, n. 1, p. 192-198, 2013.

BARROSO, G. M.; PEIXOTO, A. L.; ICHASO, C. L. F.; GUIMARÃES, E. F.; COSTA, C. G. **Sistemática das angiospermas do Brasil**. 2. ed. Universidade Federal de Viçosa: Viçosa. v. 1, 2002. 309 p.

BASÍLIO, I. J. L. D.; AGRA, M. F.; ROCHA, E. A.; LEAL, C. K. A.; ABRANTES, H. F. Estudo farmacobotânico comparativo das folhas de *Hyptis pectinata* (L.) Poit. e *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Lamiaceae). **Acta Farmacéutica Bonaerense**, v. 25, n. 4, p. 518-525, 2006.

BIANCHINI, R. S.; FERREIRA, P. P. A. Convolvulaceae. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2012. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>. Acesso em: 20 Ago. 2015.

BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK, R. M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia Série Botânica**, v. 61, n. 1-2, p. 73-82, 2014.

BONZANI, N. E.; COSTAGUTA, M.; BARBOZA, G. E. Estudios anatómicos en especies de *Mentha* (Fam. Lamiaceae) de Argentina. **Arnaldoa**, v. 14, n. 1, p. 77-96, 2007.

BONZANI, N.; ESPINAR, L. A. Estudios anatómicos de tres especies de Lamiaceae usadas en Medicina Popular. **Acta Farmacéutica Bonaerense**, v. 12, n. 3, p. 113-123, 1993.

BRAGA, J. M. F.; PIMENTEL, R. M. M.; FERREIRA, C. P.; RANDAU, K. P.; XAVIER, H. S. Morfoanatomia, histoquímica e perfil fitoquímico de *Priva lappulacea* (L.) Pers. (Verbenaceae). **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 19, n. 2, p. 516-523, 2009.

BRANT, R. S.; PINTO, J. E. B. P.; ROSAL, L. F.; ALVES, C.; OLIVEIRA, C.; ALBUQUERQUE, C. J. B. Adaptações fisiológicas e anatômicas de *Melissa officinalis* L. (Lamiaceae) cultivadas sob malhas termorrefletoras em diferentes intensidades luminosas. **Revista brasileira de plantas medicinais**, v. 13, n. 4, p. 467-474, 2011.

BÜNDCHEN, M. **Estrutura foliar, conteúdo de clorofilas e composição nutricional de espécies arbóreas em uma área de interface floresta ombrófila mista/floresta estacional decidual**. 2012. 111 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 2012

BURIL, M. T.; ALVES, M. A new species of *Jacquemontia* (Convolvulaceae) from northeastern Brazil. **Brittonia**, v. 63, n. 4, p. 436-441, 2011.

BURIL, M. T.; ALVES, M. *Jacquemontia macrocalyx* (Convolvulaceae), a New Species Endemic to the Espinhaço Range, Brazil. Source: **Novon: A Journal for Botanical Nomenclature**, v. 22, n. 2, p. 137-14, 2012.

BURIL-VITAL, M. T. Convolvulaceae. In: ALVES, M.; ARAUJO, M. F.; MACIEL, J. R.; MARTINS, S.(Ed.). **Flora de Mirandiba**. Recife: Associação de Plantas do Nordeste, p. 121-134, 2009.

BURIL, M. T. **Sistemática e filogenia de Jacquemontia Choisy (Convolvulaceae)**. 2013. 336 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 2013.

BURROWS, G. E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia. **International Journal Plant Science**, v. 162, n. 2, p. 411-430, 2001.

BUVAT, R. **Ontogeny, cell differentiation and structure of vascular plants**. New York: Springer Verlag, 1989. 581 p.

CAMPELLO, F. B.; GARIGLIO, M. A.; SILVA, J. A.; LEAL, A. M. A. **Diagnóstico florestal da região Nordeste**. Brasília: IBAMA/PNUD, 1999.

CAO, K. F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, n. 10, p. 1245-1253, 2000.

CARLESSO, R. Absorção de água pelas plantas: água disponível versus extriável e a produtividade das culturas. **Revista Ciência Rural**, Santa Maria, v.25, n.1, p.183-188, 1995.

CASTELLANOS, S. E.; FLORES, M. L.; REINOSO, S. S; CÁCERES, A.; PAREDES, M. E. Morfoanatomía de las hojas de *Lantana camara* L. (Verbenaceae), especie medicinal popularmente usada en Guatemala. **Dominguezia**, v. 29, n. 2, p.15-23, 2013.

CASTRO, E. M. **Alterações anatômicas, fisiológicas e fitoquímicas em Mikania glomerata Sprengel. (Guaco) sob diferentes fotoperíodos e níveis de sombreamento**. 2002. 221 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais. 2002.

CELEP, F.; KAHRAMAN, A.; ATALAY, Z., DOGAN, M. Morphology, anatomy and trichome properties of *Lamium truncatum* Boiss. (Lamiaceae) and their systematic implications. **Australian Journal of Crop Science**, v. 5, n. 2, p. 147-153, 2011.

CHAVES, M. M.; MAROCO, J. P.; PEREIRA, J. S. Understanding plant response to drought: from genes to the whole plant. **Functional Plant Biology**, v. 30, n.3, p. 239-264, 2003.

CHOW, W. S.; ANDERSON, J. M. Photosynthetic responses of *Pisum sativum* to an increase irradiance during growth I: Photosynthetic activities. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 14, n.1, p. 1-18, 1987.

CONCEIÇÃO, G. M.; SANTOS, D. S.; RODRIGUES, M. S. Aspectos florísticos e ecológicos da família Convolvulaceae da área de proteção ambiental municipal do Inhamum, Caxias,

Maranhão, Brasil. **Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities Research Medium**, v. 5, n. 2, p. 595-613, 2014.

CORRÊA, R. M.; PINTO, J. E. B. P.; REIS, E. S.; OLIVEIRA, C.; CASTRO, E. M.; BRANT, R. S. Características anatômicas foliares de plantas de orégano (*Origanum vulgare* L.) submetidas a diferentes fontes e níveis de adubação orgânica. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 31, n. 3, p. 439-444, 2009.

COSTA, G. F.; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**. v. 37, n. 2, p. 229-234, 2007.

CUTTER, E.G. **Anatomia vegetal**. 2 ed. São Paulo: Roca. 1986. 299 p.

DAUBENMIRE, R. F. **Plants and Environment: A Textbook of Plant Autecology**. 3rd. ed. John Wiley & Sons Incorporation 1974. 432p.

DICKISON, W.C. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press. 2000. 533p.

DI SAPIO, O.; BUENO, M.; BUSILACCHI, H.; QUIROGA, M.; SEVERIN, C. Caracterización morfoanatômica de hoja, tallo, fruto y semilla de *Salvia hispanica* L. (Lamiaceae). **Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y aromáticas**, v. 11, n. 3, p. 249-268, 2012.

DRESSLER, R. L. **Phylogeny and Classification of the Orchid Family**. Cambridge: Cambridge University Press. 1993. 314p.

DRUMOND, M.A.; KIILL, L.H.P.; LIMA, P.C.F.; OLIVEIRA, M.C.; OLIVEIRA, V.R.; ALBUQUERQUE, S.G.; NASCIMENTO, C.E.S; CAVALCANTE, J. Estratégias para o uso sustentável da biodiversidade da caatinga. **Seminário para avaliação e identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga**. Embrapa/Cpatsa, UFPE e Conservation International do Brasil, Petrolina. 2000. 23 p.

DUARTE, M. R.; LOPES, J. F. Morfoanatomia foliar e caulinar de *Leonurus sibiricus* L., Lamiaceae. **Acta Farmaceutica Bonaerense**, Buenos Aires, v. 24, n. 1, p. 68-74, 2005.

DURAND, J. L.; GONZALEZ-DUGO, V.; GASTAL, F. How much do water deficits alter the nitrogen nutrition status of forage crops? **Nutrient Cycling in Agroecosystems**. v. 88, n. 2, p. 231-243, 2010.

EDEOGA, H.O.; OMOSUN, G.; UCHE, L.C. Chemical composition of *Hyptis suaveolens* and *Ocimum gratissimum* hybrids from Nigeria. **African Journal of Biotechnology**. v. 5, n. 10, p. 892-895, 2006.

EGBERT, K.J., MARTIN, C.E.; VOGLEMANN, T.C. The influence of epidermal windows on the light environment within the leaves of six succulents. **Journal of Experimental Botany**, v.59, n. 7, p. 1863-1873, 2008.

EHLERINGER, J. R.; COOK, C. S., Photosynthesis in *Enceliafarinosa* Gray in response to decreasing leaf water potential. **Plant Physiology**, v. 75, n. 3, p. 688-693, 1984.

EHLERINGER, J.R.; MOONEY, H.A. Leaf hairs: effect on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. **Oecologia**, v. 37, n. 2, p. 183-200, 1978.

EL-GAZZAR, A.; WATSON, L. A taxonomic study of Labiatae and related genera. **New phytologist**, v. 69, n. 2, p. 451-486, 1970.

ELVIN, M.A.; ANDERSON, J.L.; SANDERS, A.C. *Monardella eplingii*, a New Species from the Black Mountains of Northwestern Arizona, USA. **Madroño**, v. 60, n. 1, p. 46-54, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3120/0024-9637-60.1.46>>

EMBRAPA. Comunicação para Transferência de Tecnologia (Brasília). Fábio César da Silva. **Manual de Análises Químicas de Solos, Plantas e Fertilizantes**. 1. ed., 1999.

ENGEL, V.C.; STIEGLITZ, M.; WILLIAMS, M.; GRIFFIN, K.L. Forest canopy hydraulic properties and catchment water balance: observations and modeling. **Ecological Modeling**, v. 154, n. 3, p. 263-288, 2002.

FAHMY, G. M. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. **Journal of Arid Environments**, v. 36, n. 3, p. 499-525, 1997.

FAHN, A. **Anatomía vegetal**. 3. ed. Madrid: Ediciones Pirámide S. A. 1985. 599 p.

FAHN, A. **Plant anatomy**. Madrid: Pergamon Press, 1990. 599 p.

FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, v. 57, n. 5, p. 631-637, 1986.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. Xerophytes. *Encyclopedia of plant taxonomy* Berlin: Gebuder Borntraeger, v. 13, 1992. 176 p.

FALCÃO, D. Q.; MENEZES, F. S. Revisão etnofarmacológica, farmacológica e química do gênero *Hyptis*. **Revista Brasileira de Farmácia**, v. 84, n. 3, p. 69-74, 2003.

FALEIRO, W; SAIKI, P.T.O. Morfologia Foliar em Cinco Fitofisionomias de Cerrado do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, n. 1, p. 687-689, 2007.

FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. **FRA 2000: Global ecological zoning for the global forest resources assessment**. 2001. Disponível em: <<http://www.fao.org/docrep/006/ad652e/ad652e00.HTM>>

FEITOZA, M.O.M. **Variação interanual do componente herbáceo em áreas de caatinga preservada e manejada no sertão pernambucano**. 2013. 107 f. Tese (Doutorado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife. 2013.

FELFILI, J. M.; HILGBERT, L.F.; FRANCO, A.C.; SOUSA-SILVA, J.C.; RESENDE, A.V.; NOGUEIRA, M.V.N. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubinosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, n. 2, p. 297-301, 1999.

FELIPPE, G.M.; POLO, M. Germinação de ervas invasoras: efeito de luz e escarificação. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 6, n. 1, p. 55-60, 1983.

- FERMINO-JR, P.C.P. **Densidade estomática e outras características morfométricas em quatro espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Atlântica.** 2002. 44 f. Trabalho de conclusão de curso (Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2002.
- FERNÁNDEZ, C.J.; McINNES, K.J.; COTHREN, J.T. Water status and leaf area production in water and nitrogen stressed cotton. **Crop Science**, v. 36, n. 5, p. 1224-1233, 1996.
- FERREIRA, H.D. **Morfologia, taxonomia, filogenia, anatomia foliar e fitoquímica de espécies do gênero *Hyptis* Jacq. (Labiatae) ocorrentes em Goiás e Tocantins.** 2009. 25 f. Tese (Doutorado em Biologia) - Universidade Federal de Goiás. 2009.
- FIUZA, T.S.; REZENDE, M.H.; SABÓIA-MORAIS, S.M.T.; TRESVENZOL, L.M.F.; FERREIRA, H.D.; PAULA, J.R. Estudo das folhas e caule de *Hyptidendron canum* (Pohl ex Benth.) Harley, Lamiaceae. **Revista Brasileira de Farmacognosia**. v. 20, n. 2, p. 192-200, 2010.
- FONSECA, J. M.; RUSHING, J. W.; RAJAPAKSE, N. C.; THOMAS, R. L.; RILEY, M. B. Potential implications of medicinal plant production in controlled environments: the case of feverfew (*Tanacetum parthenium*). **HortScience**, v. 41, n. 3, p. 531-535, 2006.
- FREITAS, A. D. S.; SAMPAIO, E. V. S. B., SILVA, B. L. R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; MENEZES, R. S. C. How much nitrogen is fixed by biological symbiosis in tropical dry forests? 2. Herbs. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 94, n. 2, p. 181-192, 2012.
- FULLER, D.O. Canopy phenology of some mopane and miombo woodlands in eastern Zambia. **Global Ecology and Biogeography**, v.8, n 3-4, p.199-299, 1999.
- GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; LEITÃO FILHO, H. F. Gaps of deciduousness: cyclical gaps in tropical forests. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 6, n. 2, p. 280-284, 2009.
- GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, n. 2, p. 63-92, 1988.
- GONZALEZ-DUGO, V.; DURAND, J.L.; GASTAL, F.; BARIAC, T.; POINCHEVAL, J. Restricted root-to-shoot translocation and decreased sink size are responsible for limited nitrogen uptake in three grass species under water deficit. **Environmental and Experimental Botany**, v. 75, p. 258-267, 2012. <<http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.07.009>>.
- GREULACH, V. A. **Plant function and structure.** New York: Collier Macmillan, 1973. 575 p.
- GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological an evolutionary theory. **American Naturalist**, v. 111, p. 1169-1195, 1977.
- HALLIER, J. G. H. Versuch einer natürlichen Gliederung der Convolvulaceen. **Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, Stuttgart, Alemanha, v. 16, p. 479-591, 1893.
- HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, L. The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant Cell and Enviroment**. v.25, n. 8, p. 1021-1030, 2002.

- HARLEY, R.; FRANÇA, F.; SANTOS, E.P.; SANTOS, J.S.; PASTORE, J.F. Lamiaceae. **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. v. 2, 2013. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB142>>. Acesso em: 20 Ago. 2015.
- HARLEY, R.M.; FRANÇA, F.; SANTOS, E.P.; SANTOS, J.S. Lamiaceae. **Catálogo de plantas e fungos do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. v. 2, p. 1130-1146, 2010.
- HEYWOOD, V.H. **Flowering Plants of the world**. Oxford: Oxford University Press, 1993. 335 p.
- HLWATIKA, C.N.M.; BHAT, R.B. An ecological interpretation of difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. **Annals of Botany**, London, v. 89, n. 1, p.109-114, 2002.
- HOLDRIDGE, L.R. Life zone ecology. **Tropical Science Center**, San Jose. p. 206, 1967.
- INAMDAR, J. A. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some Verbenaceae. **Annals of Botany**, v. 33, n. 1, p. 55-66, 1969.
- JAMES, S.A.; BELL, D.T. Leaf morphological and anatomical characteristics of heteroblastic *Eucalyptus globosus* ssp. *globosus* (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, Columbus, v. 49, p. 259-269, 2001.
- JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book, 1940.
- JOLY, A.B. **Botânica: introdução à taxonomia vegetal**. São Paulo: Nacional, 2002. 808 p.
- JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOG, E.A.; STEVENS, P.F. **Plant Systematics: a phylogenetic approach**. Sunderland, Sinauer Associates, 1999. 462 p.
- KAHRAMAN, A.; CELEP, F.; DOGAN, M. Anatomy, trichome morphology and palynology of *Salvia chrysophylla* Stapf (Lamiaceae). **South African Journal of Botany**, v. 76, n. 2, p. 187-195, 2010.
- KANDEMİR, N. The morphological, anatomical and karyological properties of endemic *Salvia hypargeia* (Lamiaceae) In Turkey. **Pakistan Journal of Botany**, v. 35, n. 2, p. 219-236, 2003.
- KEINANEN, M.; JULKUNEN-TIITTO, R.; MUTIKAINEN, P.; WALLS, M.; OVASKA, J.; VAPAAVUORI, E. Trade-offs in phenolic metabolism of silver birch: effects of fertilization, defoliation, and genotype. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1970-1986, 1999.
- KRAUS, J.E.; ARDUIN, M. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Edur. 1997. 194 p.
- KUMMEROW, J. Comparative Anatomy of sclerophylls of Mediterranean Climatic Areas. In: Di Castri & H Mooney eds. **Mediterranean Type Ecosystems**. Springer Berlin Heidelberg, p. 157-167, 1973.
- LAKUŠIĆ, B.; LAKUŠIĆ, D.; JANČIĆ, R.; STEVANOVIĆ, B. Morpho-anatomical differentiation of the Balkan populations of the species *Teucrium flavum* L. (Lamiaceae).

**Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 201, n. 2, p. 108-119, 2006.

LAKUSIC, B.; STEVANOVIC, B.; JANCIC, R.; LAKUSIC, D. Habitat-related adaptations in morphology and anatomy of *Teucrium* (Lamiaceae) species from the Balkan peninsula (Serbia and Montenegro). **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 205, n. 10, p. 633-646, 2010.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer Verlag. 1998. 540 p.

LARCHER, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima Artes e Textos, 2000. 531 p.

LAWLOR, D.W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation and integration of mechanisms and processes. **Annals of Botany**, v.103, p. 561-579, 2009.

LEE, D. W.; OBERBAUER, S. F.; JOHNSON, P.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S. K. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 87, n. 4, p. 447-455, 2000.

LEITE, K.R.B. **Aspectos Micromorfológicos das espécies do gênero *Merremia* Dennst. (Convolvulaceae) nativas no estado da Bahia**. 2001. 92 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana. 2001.

LERSTEN, N. R.; HONER, H. T. Crystals macropatterns in leaves of Fagaceae and Nothofagaceae: a comparative study. **Plant Systematic Evolution**, v. 271, n. 3-4, p. 239-253, 2008.

LEWIS, M.G. Physiological significance of variation in leaf structure. **Science Progress Oxford**, v. 60, p. 25-51, 1972.

LIANOPOULOU, V.; BOSABALIDIS, A.M.; PATAKAS, A.; LAZARI, D.; PANTERIS, E. Effects of chilling stress on leaf morphology, anatomy, ultrastructure, gas exchange, and essential oils in the seasonally dimorphic plant *Teucrium polium* (Lamiaceae). **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 36, n. 8, p. 2271–2281, 2014.

LIMA, M. L. P.; LOPES, C. A.; CAFE FILHO, A. C. Padrão estomático de *Capsicum* ssp. resistentes e suscetíveis a *Oidiopsis haplophylli*. **Summa Phytopathol**, v. 36, n. 1, p. 1-29, 2010.

LORENZI, H.; SOUZA, H.S. **Plantas ornamentais do Brasil: arbustivas, herbáceas e trepadeiras**. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2001. 1088 p.

LORENZI, H.; MATOS, F.J.A. **Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas cultivadas**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002. 521 p.

MAIA, S.S.S. **Propagação, adubação orgânica e níveis de radiação nas características anatômicas e composição de óleo essencial em *Hyptis suaveolens* (L.) POIT. Lamiaceae**. 2006. 161 f. Tese (Doutorado em Agronomia) Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais. 2006.

- MARACAJÁ, P. B.; BENEVIDES, D. S. Estudo da flora herbácea da Caatinga no município de Caraúbas no Estado do Rio Grande do Norte. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, v. 6, n. 1, p. 165-175, 2006.
- MARENCO, R. A.; GONÇALVES, J.F.C.; VIEIRA, G. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. **Tree Physiology**, v. 21, n. 18, p. 1311–1318, 2001.
- MARQUES, A.R.; GARCIA, Q.S.; FERNANDES, G.W. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim Botânico**, v.18, p. 21-27, 1999.
- MARTÍNEZ-NATARÉN, D.A.; PARRA-TABLA, V.C; DIZIB, G.; CALVO-IRABIÉN, L.M. Morphology and density of glandular trichomes in populations of Mexican oregano (*Lippia graveolens* H.B.K., Verbenaceae), and the relationship between trichome density and climate. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 138, n. 2, p. 134–144, 2011.
- MARTINS, F.T; POLO, M. Desenvolvimento reprodutivo de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. relação entre fotoperíodo, densidade celular meristemática e padrão de expressão de um ortólogo putativo do gene LEAFY de *Arabidopsis*. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 32, n.1, p.131-142, 2009.
- MARTINS, J.R.; ALVARENGAII, A.A.; CASTRO, E.M; SILVA, A.P.O; OLIVEIRA, C.; ALVES, E. Anatomia foliar de plantas de alfavaca-cravo cultivadas sob malhas coloridas. **Ciência Rural**, v. 39, n. 1, p. 82-87, 2009.
- MARTINS, M. B. G. Estudos de Microscopia óptica e de microscopia eletrônica de varredura em folhas de *Mentha spicata* e de *Mentha spicata* X *suaveolens* (Lamiaceae). **Bragantia**, v. 61, n. 3, p. 205-218, 2002.
- MAYR, E. **O desenvolvimento do pensamento biológico: diversidade, evolução e herança**. Brasília: EDUNB. 1989.
- McCREE, K.J.; FERNÁNDEZ, C.J. Simulation model for studying physiological water stress responses of whole plants. **Crop Science**, Madison, v. 29, n. 2, p. 353-360, 1989.
- MELO, H.C.; CASTRO, E.M.; SOARES, L.A.M. MELO, L.A.; ALVES, J.D. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, v. 34; n. 2, p. 145-153, 2007.
- MENDES, M.R.A.; CASTRO, A.A.J.F. Vascular flora of semiarid region, São José do Piauí, state of Piauí, Brazil. **Check List**, v. 6, n. 1, p. 39-44, 2010.
- MENEZES, N.L.; SILVA, D.C.; PINNA, G.F.M. Folha In: Apezato-da-Gloria, B.; Carmello-Guerreiro, S.M. (eds.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: Editora UFV. 2003.
- METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons: leaves stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses**. Oxford: Claredon Press, v. 2, 1950.
- METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. New York: Oxford University Press, 1979. v. 1. 276 p.

METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford at the Clarendon Press, 1988. 276 p.

MILANEZE-GUTIERRE, M.A.; FAMELLI, M.C.; CAPEL, L.S.; ROMAGNOLO, M.B. Caracterização morfológica dos tricomas foliares e caulinares de duas espécies de Lamiaceae conhecidas popularmente como “falsoboldo”. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, Maringá, v. 29, n. 2, p. 125-130, 2007.

MILANEZE-GUTIERRE, M.A.; MELLO, J.C.; DELAPORTE, R.H. Efeitos da intensidade luminosa sobre a morfo-anatomia foliar de *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. (Verbenaceae) e sua importância no controle de qualidade da droga vegetal. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 13, n. 1, p. 23-33, 2003.

MILES, L.; NEWTON, A.; DE FRIES, R.; RAVILIOUS, C.; MAY, I.; BLYTH, S.; KAPOV, V.; GORDON, J. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3; p. 491-505, 2006.

MORAIS, D.A.E.F.; VASCONCELOS, A. M. Alternativas para incrementar a oferta de nutrientes no semiárido brasileiro. **Revista Verde**, v. 2, n. 1, p. 1-24, 2007.

MOREIRA, A.L.C. *Jacquemontia Choisy* (Convolvulaceae) nos estados de Goiás e Tocantins, Brasil: Estudos florísticos e taxonômicos. 2014. 91 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade de Brasília. Distrito Federal. 2014.

MOTT, K.A.; GIBSON, A.C.; O'LEARY, J.W. The adaptative significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 5, n. 6, p. 455-460, 1982.

MURPHY, F.G.; LUGO, A.E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 67-88, 1986.

MURPHY, J.; RILEY, J.P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. **Analytica Chimica Acta**, v. 27, p. 31-36, 1962. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)>.

NETO, I.L.C.; MARTINS, F.M. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Agave sisalana* Perrine ex Engelm (Agavaceae). **Revista Caatinga, Mossoró**, v. 25, n. 2, p. 72-78, 2012

NICOTRA A.B., LEIGH A., BOYCE C.K., JONES C.S., NIKLAS K.J., ROYER D.L. & TSUKAYA H. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. **Functional Plant Biology**, v.38, p.535-552, 2011.

NIINEMETS, U. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in wood plants. **New Phytologist**, v. 144, n. 1, p. 35-47, 1999.

NUNES, R.S.; XAVIER, H.S.; ROLIM NETO, P.J.; SANTANA, D.P.; ALBUQUERQUE, U.P. Padronização Botânica de *Lippia sidoides* Cham. (Verbenaceae). **Acta Farmacéutica Bonaerense**, v. 19; n. 2, p. 115-8, 2000.

PACHECO, A.C.; CASTRO, P.R.C.; SOUZA, G.M. Deficiência hídrica e aplicação de ABA nas trocas gasosas e no acúmulo de flavonoides em calêndula (*Calendula officinalis* L.). **Acta**

**Scientiarum. Agronomy Maringá**, v. 33, n. 2, p. 275-281, 2011. Disponível em: < DOI: 10.4025/actasciagron.v33i2.6390> .

PAIVA, E.A.S.; ISAIAS, R.M.S.; VALE, F.H.A.; QUEIROZ, C.G.S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. purpurea Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, n. 4, p. 617-624, 2003.

PANG, J.; YANG, J.; WARD, P.; SIDDIQUE, K.H.M.; LAMBERS, H.; TIBBETT, M.; RYAN, M. Contrasting responses to drought stress in herbaceous perennial legumes. **Plant Soil**, v. 348, n. 1-2, p. 299-314, 2011. < DOI 10.1007/s11104-011-0904-x>.

PASSOS, J.L.; MEIRA, R.M.S.A.; BARBOSA, L.C.A. Foliar anatomy of the species *Lantana camara* and *L. radula* (Verbenaceae). **Planta Daninha**, Viçosa - Minas Gerais, v. 27, n. 4, p. 689-700, 2009.

PAULILO, M.T.S. Ecophysiology of seedlings and juvenile plants of *Euterpe edulis* Mart.(Arecaceae): behaviour in relation to variation in solar radiation. **Sellowia**, v. 49/52, p. 93-105. 2000.

PEGORARO, R.L.; FALKENBERG, M.B.; VOLTOLINI, C.H.; SANTOS, M.; PAULILO, M.T.S. Produção de óleos essenciais em plantas de *Mentha x piperita* L. var. piperita(Lamiaceae) submetidas a diferentes níveis de luz e nutrição do substrato. **Revista Brasileira de Botânica**, v.33, n. 4, p. 631-637, 2010.

PEGORARO, R.L.; TECHIO, V.H.; BARP, E.A.; SOARES, G.L.G. Morpho-anatomical changes in leaves of *Mentha x gracilis* Sole (Lamiaceae) submitted to different levels of shade. **INSULARRevista de Botânica Florianópolis**, v. 40, p. 55-69. 2011.

PEGORARO, R.L. **Avaliação do crescimento e produção de óleos essenciais em plantas de *Mentha x piperita* L. var. piperita (Lamiaceae) submetidas a diferentes níveis de luz e nutrição.** 2007. 59 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Santa Catarina. 2007.

PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. In: PENNINGTON, R. T.; RATTER, J. A.; LEWIS, G. P. (Eds.) **Neotropical savannas and dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation.** Boca Raton: CRC Press, v. 69, p.1-29, 2005.

PEREIRA, G.C. **Crescimento e características morfoanatômicas de *Merremia tomentosa* Hallier em condições de radiação.** 2009. 74 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) - Universidade Federal de Lavras. Minas Gerais. 2009.

PEREIRA, R. M. A.; FILHO, J. A. A.; LIMA, R. V.; PAULINO, F. D. G.; LIMA, A. O. N.; ARAÚJO, Z. B. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. **Ciência Agrônômica**, v. 20, n. 1, p.11-20, 1989.

PESSOA, L.M. **Variação espacial e sazonal do banco de sementes no solo em uma área de caatinga, município de Serra Talhada, PE.** 2007. 46 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 2007.

PONS, T.L.; JORDI, W.; KUIPER, D. Acclimation of plants to light gradients in leaf canopies: evidence for a possible role for cytokinins transported in the transpiration stream. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 360, p. 1563-1579, 2001.

POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient; the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, Oxford, v. 13, n. 3, p. 396-410, 1999.

POVH, J.A.; SANTOS, F.B.; SILVA, K.R. Teor de fenóis totais e flavonóides em quatro espécies do gênero *Hyptis* Jacq. ocorrentes no cerrado. **Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium**, Ituiutaba, v. 3, n. 2, p. 520-528, 2012.

PRADO, D. As caatingas da América do sul. In: Leal, I.R.; Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (Eds.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Universidade Federal de Pernambuco, Recife: Editora Universitária, v. 2, p. 3-73, 2003.

PUPO, S.C.; DAVISON, G.P.; SÁNCHEZ, G.M.; TAKEMURA, O.S.; DELAPORTE, R.H.; *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. Verbenaceae). Revisión Bibliográfica. **Latin American Journal of Pharmacy**, v. 27, n. 2, p. 280-285, 2008.

PURVIS, M.; COLLIER, D.; WALLS, D. **Laboratory techniques in botany**. London: Butterworths, 1964. 371 p.

RABELO, G R.; VITORIA, A.P.; SILVA, M.V.A.; CRUZ, R.A.; PINHO, E.I.B.; RIBEIRO, D.R.; FREITAS, A.V.; CUNHA, M. Structural and ecophysiological adaptations to Forest gaps. **Trees**, Berlin, v. 27, n. 1, p. 259-272, 2013.

RADAMBRASIL, P. **Levantamento de recursos naturais**. Rio de Janeiro/ Vitória. Ministério das Minas e Energia, v. 32, p. 23/ 24, 1983.

RAGAZZI, E.; VERONESE, G. Quantitative analysis of phenolic compounds after thin-layer chromatographic separation. **Journal of Chromatography A**, v. 77, n. 2, p. 369-375, 1973.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Ed, 2007.

REZENDE, M.H.; DIAS, H.F.; PEREIRA, D.N.; ZUGARO, P.; COUTINHO, C.A.; LEITE, R.H.S.B.; NASCIMENTO, V.P.; FARIA, M.T.; SCHLIEWE, M.A. Anatomia foliar de quatro espécies de *Hyptis* (Labiatae) ocorrentes em Goiás. **54º Congresso Nacional de Botânica**. Belém, Brasil. 2003.

RHUI-CHENG, F.; STAPLES, G. Convolvulaceae. In: WU, Z. G.; RAVEN, P. H. (Ed.). **Flora of China**. [S.l.]: Missouri Botanical Garden, v. 16, p. 271-325, 1995.

RIBEIRO, P.R.G. **Plasticidade de espécies de fitofisionomias do cerrado à disponibilidade de luz e água**. 2015. 62 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Minas Gerais. 2015.

RIES, L.P.; SHUGART, H.H. Nutrient limitations on understory grass productivity and carbon assimilation in an African woodland savanna. **Journal of Arid Environments**, v. 72, n. 8, p. 1423 -1430, 2008. <doi:10.1016/j.jaridenv.2008.02.013>.

RIVA, A.D.; PETRY, C.; SEVERO, B.M.A. Caracterização anatômica de folhas e inflorescências de espécies de Lavanda (Lamiaceae) utilizadas como medicinais no Brasil. **Ciência e Natura**, v. 36, n. 2, p. 120-127, 2014.

ROBERTSON, K. R. *Odonellia*, a New Genus of Convolvulaceae from Tropical America. **Brittonia**, Bronx, US, v. 34, n. 4, p. 417-423, 1982.

ROBERTSON, K.R. **A Revision of the Genus Jacquemontia (Convolvulaceae) in North and Central America and the West Indies**. 1971. PhD dissertation - Washington University. 1971.

RÔÇAS, G.; SCARANO, F. R.; BARROS, C. F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg.(Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 136, n. 2, p. 231-238, 2001.

ROTONDI, A.; ROSSI, F.; ASUNIS, C.; CESARACCIO, C. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. **Journal Mediterrean Ecology**, v. 4, n. 3-4, p. 25-35, 2003

SABOGAL, C. Regeneration of tropical dry forest in Central America, with examples from Nicaragua. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, N. 3, p. 407-416, 1992.

SALIMENA, F.R.G. *Stachytarpheta* in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB15189>>. Acesso em: 01 Set. 2015

SAMPAIO, E.V.S. Overview of the Brazilian caatinga. In: BULLOCK, S; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. (Eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press, p. 35 -58, 1995.

SAMPAIO, E.V.S.B.; ARAÚJO, M.S.B.; SALCEDO, I.H.; MENEZES, R.S.C. **Manejo sustentável do semiárido nordestino**. Recife: Editora Universitária, 2009. 149 p.

SAMPAIO, E.V.S.B.; COSTA, T.L. Estoques e Fluxos de Carbono no Semiárido Nordeste: Estimativas Preliminares. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 6, N. 6, p. 1275-1291, 2011.

SANTOS, J.S.; MELO, J.I.M.; ABREU, M.C.; SALES, M.F.S. Verbenaceae *sensu stricto* na região de xingó: Alagoas e Sergipe, Brasil. **Rodriguésia**, v. 60, n. 4, p. 985-998, 2009.

SANTOS, R.F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 2, n. 3, p. 287-294, 1998.

SCARIOT, A.; SEVILHA, A. C. Biodiversidade, estrutura e conservação da floresta estacional decidual no Cerrado. Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. **Ministério do Meio Ambiente**, Brasília p. 121-140, 2005.

SCHAUER, J. C. Verbenaceae in Candolle. **Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis**, Vixtor Masson. Paris. v. 11, 1847. 564 p.

SCHLICHTING, C. D.; SMITH, H. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v.166, n. 3, p.189-211, 2002.

SCHORN, L.A.; GALVÃO, F. Dinâmica da regeneração natural em três estágios sucessionais de uma floresta ombrófila densa em Blumenau, Santa Catarina. **Floresta**, v. 36, n. 1, p. 59-74, 2006.

SCHOLANDER, P.F.; HAMMEL, H.T.; HEMMINGSEN, E.A.; BRADSTREET, E.D. Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants. **Proceedings of the National Academy of sciences of the United States of America**, v. 52, n. 1, p. 119-125, 1964. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.52.1.119>.

SCHULTEN, J.R.; COLE, T.C.; CORDELL, S.; PUBLICO, K.M.; OSTERTAG, R.; ENOKA, J.E.; MICHAUD, J.D. Persistence of Native Trees in an Invaded Hawaiian Lowland Wet Forest: Experimental Evaluation of Light and Water Constraints. **Pacific Science**, v.68, n. 2, p. 267-285, 2014.

SCHULZE, E-D.; LANGE, O. L.; BUSCHBOM, U.; KAPPEN, L.; EVENARI, M. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. **Planta**, v. 108, n. 3, p. 259-270, 1972.

SIEMANN, E.; ROGERS, W.E. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. **Journal of Ecology**, v. 91, n. 6, p. 923-931, 2003.

SILVA, A. F. **Anatômia dos órgãos vegetativos aéreos e análise do óleo essencial de *Hyptis suaveolens*(L.) Poit e *H. glomerata* Mart. EX Schrank (Lamiaceae)**. 2000. 91 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. 2000.

SILVA, A.F.; BARBOSA, L.C.A.; SILVA, E.A.M.; CASALI, V. W.D.; NASCIMENTO, E.A. Composição química do óleo essencial de *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. (Lamiaceae). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 6, n. 1, p. 1-7, 2003.

SILVA, A.S.; OLIVEIRA, J.G., DACUNHA, M.; VITÓRIA, A.P. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. Braz. **Brazilian Journal of Plant Pysiology**, v. 22, n. 4, p. 245-254, 2010.

SILVA, E.A.M.; ANDERSON, C.E. Influência da luz no desenvolvimento foliar do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). **RevistaCeres** v. 32, n. 179, p. 1-11, 1985.

SILVA, F. C. **Manual das análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, 2009.

SILVA, K.A.; ARAÚJO, E.L.; FERRAZ, E.M.N. Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, Pernambuco, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 23, n. 1, p. 100-110, 2009.

SILVA, S.O.; CALAÇA, F.J.S.; FIGUEIREDO, A.D.L. Anatomia foliar de *Operculina macrocarpa* L. Urban (Convolvulaceae). **Heringeriana**. Brasília. V.6, n. 1, p. 90-92. 2012.

SIMÃO-BIANCHINI, R.; FERREIRA, P.P.A.; PASTORE, M. Convolvulaceae in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB93>>. Acesso em: 03 Set. 2015.

SIMÃO-BIANCHINI, R.; PIRANI, J.R. Duas novas espécies de Convolvulaceae de Minas Gerais, Brasil. **Hoehe**, v. 32, n. 2, p. 295-300, 2005.

SKILLMAN, J.B.; STRAIN, B.R.; OSMOND, C.B. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation and photoinhibition in two evergreen herbs from a winter deciduous forest. **Oecologia**, v. 107, n. 4, p. 446-455, 1996.

SMITH, W.; BELL, D.; SHEPHERD, K. Associations between leaf structure, orientation and sunligh texposure in five western Australian communities. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 1, p. 56-63, 1998.

SMITH, W.K.; VOGELMANN, T.C.; DELUCIA, E.H.; BELL, D.T.; SHEPHERD, K.A. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, v. 47, p. 785-793, 1997.

SNYDER, K. A.; TARTOWSKI, S. L. Multi-scale temporal variation in water availability: Implications for vegetation dynamics in arid and semiarid ecosystems. **Journal of Arid Environments**, v. 65, n. 2, p. 219-234, 2006.

SOSSAE, F.C. **Anatomia e Fitoquímica Foliar de *Tetradenia riparia* (Hochstetter) Codd.** 1995. 85f. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Instituto de Biociências – Universidade Estadual Paulista, Botucatu. 1995.

SOUZA, G.M.; BALMANT, B.D.; VÍTOLO, H.F.; GOMES, K.B.P.; FLORENTINO, T.M.; TIAGO ARANDA CATUCHI, T.A.; VIEIRA, W.L. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Botânica Brasilica**, v. 23, n. 2, p. 474-485, 2009.

SOUZA, J.A.N.; RODAL, M.J.N. Levantamento florístico em trecho de vegetação ripária de caatinga no rio Pajeú, floresta/Pernambuco-Brasil. **Revista Caatinga**, v. 23, n. 4, p. 54-62, 2010.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática.** Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGIII. Instituto Plantarum: Nova Odessa, 2012.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática.** Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII. Instituto Plantarum: Nova Odessa, 2005. 640 p.

STAPLES, G.W.; BRUMMITT, R.K. Convolvulaceae. In: V.H. Heywood, R.K. Brummitt, A. Culham & O. Seberg (eds.), **Flowering plant families of the world.** Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom. P. 108–110. 2007.

STEFANINI, M.B.; RODRIGUES, S.D.; MING, L.C. Ação de fitorreguladores no crescimento de erva-cidreira-brasileira. **Horticultura Brasileira**, v. 20, n. 1, p. 18-23, 2002.

SULTAN, S.E. 2004. Promising direct in plant phenotypic plasticity. **Perspective in plant Ecology, Evolution and Systematic**, v.6, n. 4, p. 227-233, 2004.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal.** 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

THOMAS, R. L., SHEARD, R. W., MOYER, J. R. Comparison of conventional and automated procedures for nitrogen, phosphorus and potassium analysis of plant material using a single digestion. **Agronomy Journal** v. 59, n. 3, p. 240-247, 1967. Disponível em <<http://dx.doi.org/10.2134/agronj1967.00021962005900030010x>>.

THOMPSON, W.A.; KRIEDEMANN, P.E.; CRAIG, I. E. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 19, p. 1-18, 1992.

TOLEDO, M.G.T.; ALQUINI, Y.; NAKASHIMA, T. Caracterização anatômica das folhas de *Cunila microcephala* Benth. (Lamiaceae). **Revista Brasileira de Ciências Farmacêuticas**, v. 40, n. 4, 2004.

VALLADARES, F.; PEARCY, R. W. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem. California chaparral. **Oecologia**, Berlin, v. 114, n. 1, p. 1-10, 1998.

VIANNA, J. S. **Caracterização anatômica, morfológica e química de quimiotipos de *Ocimum gratissimum* L.** 2009. 78 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Agrárias) – Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária, Universidade de Brasília, 2009.

VIEIRA, R.C. Anatomia da folha de *Bauhinia radiata* Vell. em diferentes ambientes. **Arq. Biol. Tecnol.**, v. 38, p. 63-107, 1995.

VIEIRA, T.O. Plasticidade fenotípica e aclimação de *Siparuna guianensis* em resposta a gradiente de luz. 2013. 89 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Campos dos Goytacazes. Rio de Janeiro. 2013.

VIEIRA, T. O; LAGE-PINTO, F.; RIBEIRO, D.R.; ALENCAR, T.S.; VITÓRIA, A.P. Estresse luminoso em plântulas de jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*, Lecythidaceae): monitoramento da capacidade de aclimação fotossintética sob dias intensidades luminosas. **Vértices**, Campos dos Goytacazes, v. 13, n. 3, p. 129-142, 2012.

VOGELMANN, T.C. Plant tissue optics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.44, n. 1, p. 231-251, 1993.

VOGELMANN, T.C.; BORNMAN, J.F; YATES, D.J. Focusing of light by leaf epidermal cells. **Physiologia Plantarum**, v. 98, n.1, p. 43–56, 1996.

WITKOWSKI, E.T.F.; LAMONT, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, p. 486-493, 1991.

WOLFE, D.W.; HENDERSON, D.W.; HSIAO, T.C.; ALVINO, A. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize: I. Leaf area duration, nitrogen distribution, and yield. **Agronomy Journal**, Madison, v. 80, n. 6, p. 859-864, 1988.

WRIGHT, G.C.; SMITH, R.C.G.; McWILLIAM, J.R. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. I. Crop growth rate and yield response. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 34, p. 615-626, 1983.

XIANG, C.L.; LIU, E.D. A New Species of *Isodon* (Lamiaceae, Nepetoideae) from Yunnan Province, Southwest China. **Systematic Botany**, v. 37, n. 3, p. 811-817, 2012.

YIN, Z.H.; JOHNSON, G.N. Photosynthetic acclimation of higher plants to growth in fluctuating light environments. **Photosynthesis Research**, v. 63, p. 93-107, 2000.

ZAR JH. **Biostatistical Analysis**. 4 ed. New Jersey: Prentice Hall, Inc; 1999.

ZOGHBI, M. G. B.; ANDRADE, E. H. A. & MAIA, J. G. S. **Plantas Aromáticas da Amazônia**. Museu Paraense Emílio Goeldi/Coleção Adolpho Ducke. 2001. 91 p.