

Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil

Maria Regina Torres Boeger¹ & Renata Maria Gluzezak²

¹ Laboratório de Anatomia Ecológica, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, UFPR.
Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, PR, Brasil. rboeger@ufpr.br

² Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, UFPR.
Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, PR, Brasil

RESUMO – A vegetação litorânea que ocupa a região entre o limite superior da maré alta e as dunas, conhecida como vegetação halófila-psamófila, é caracterizada pelas condições estressantes como altas temperaturas, solos arenosos e bem drenados, ventos e sprays marinhos, condições aparentemente responsáveis pela baixa riqueza específica. Com o objetivo de identificar as características estruturais foliares da vegetação halófila-psamófila associada à colonização e sobrevivência nas condições de influência marinha, estudou-se a morfologia foliar de sete espécies (*Acicarpa spathulata* R. Br.; *Alternanthera maritima* (Mart.) A. St.-Hil.; *Canavalia rosea* (Sw.) DC.; *Hydrocotyle bonariensis* Lam.; *Ipomoea pes-caprae* (L.) R.Br.; *Blutaparon portulacoides* (A. St.-Hil.) Mears. e *Remirea maritima* Aubl.) ocorrentes na praia do Tabuleiro, Município de Barra Velha, SC. As características analisadas foram: forma de vida, grau de succulência, espessura foliar, área foliar, área foliar específica, peso seco, conteúdo de água, densidade e posição estomática, tipo de mesófilo e espessura dos tecidos da lâmina. As espécies, na sua maioria, possuem folhas succulentas, nanófilas (área foliar pequena), anfiestomáticas, espessas (> 600 µm), apresentam tecido aquífero, mesófilo dorsiventral com poucos espaços intercelulares. Algumas características foliares são peculiares em algumas espécies como presença de anatomia Kranz e microfilia. As folhas micrófilas de *H. bonariensis*, *C. rosea* e *I. pes-caprae* estão mais orientadas verticalmente em relação à superfície do solo do que as folhas das demais espécies. As características morfológicas acima mencionadas são, aparentemente, estratégias das folhas para reduzir a perda da água, diminuir a ação da intensidade de luz e das temperaturas mais altas durante algumas horas do dia, principalmente nos meses mais quentes do ano, permitindo, assim, uma maior eficiência nos processos fisiológicos.

Palavras-chave: vegetação de dunas, morfologia foliar, anatomia foliar.

ABSTRACT – **Structural adaptations of seven plant species to the environmental conditions of sand dunes in Santa Catarina, Brazil.** The coastal vegetation that occupies the area between the superior limit of the high tide and the dunes, known as halophyte-psammophyllous vegetation, is characterized by stressful environmental conditions such as high temperatures, sandy and well drained soils, winds and sea sprays, conditions seemingly responsible for the low species diversity in the area. In order to identify the strategies used by this vegetation to colonize and to survive in these conditions, leaf morphology of seven species (*Acicarpa spathulata* R. Br.; *Alternanthera maritima* (Mart.) A. St.-Hil.; *Canavalia rosea* (Sw.) DC.; *Hydrocotyle bonariensis* Lam.; *Ipomoea pes-caprae* (L.) R.Br.; *Blutaparon portulacoides* (A. St.-Hil.) Mears. and *Remirea maritima* Aubl.) which occur on Tabuleiro Beach, Barra Velha Municipality, SC, was studied. The characteristics analyzed are: life form, succulence degree, leaf thickness, leaf area, leaf specific area, dry weight, water content, stomata density and position, mesophyll type, and leaf blade tissue thickness. Most species have succulent leaves, nanophyll (small leaf area), amphistomatic leaves, thick (> 600 µm), water-storage tissue, and dorsiventral mesophyll with few intercellular spaces. Some leaf characteristics are peculiar to some of the species such as the presence of Kranz anatomy and microphyllous. The microphyllous leaves of *H. bonariensis*, *C. rosae* and *I. pes-caprae* are more vertically oriented in relation to the soil's surface than the leaves of the remaining species. The morphological characteristics mentioned above are, apparently, strategies of the leaves to reduce water loss, and the effects of the high light intensity and temperatures during some hours of the day, mainly in the hottest months of the year, thus allowing greater efficiency in the physiological processes.

Key words: dune vegetation, leaf morphology, leaf anatomy.

INTRODUÇÃO

Na região litorânea, ocorre uma estreita faixa arenosa entre a zona das marés e as dunas, a qual é freqüentemente umedecida pela água salgada, pela ação das ondas e pelo vento. Esta faixa é ocupada por pequenas elevações irregulares de areia que na ocasião das marés e/ou ventos são deslocadas (Barros, 1960).

A vegetação que ali ocorre é denominada de halófila-psamófila ou, ainda, de vegetação pioneira de dunas (Barros *et al.*, 1991; Almeida & Araújo, 1997) e caracteriza-se pela baixa riqueza específica. As plantas são consideradas halófitas pela tolerância ao sal e psamófitas pela tolerância a alta mobilidade do substrato. Além disso, os ambientes onde estas plantas ocorrem podem apresentar baixa disponibilidade de matéria orgânica, drenagem rápida da água, luz solar direta e intensa causando supraaquecimento durante algumas horas do dia, principalmente nos meses mais quentes (Andrade, 1966).

As halófitas muitas vezes são classificadas como um subgrupo das xerófitas, devido à absorção de água ser dificultada pela concentração de sal no solo e por apresentarem algumas características morfológicas semelhantes, como a presença do parênquima aquífero (Fahn & Cutter, 1992). Devido às condições ambientais estressantes, esta vegetação tem um caráter constante de comunidade pioneira (Seeliger, 1992) e o ambiente onde ocorre é considerado estocástico (Barbour, 1992).

As formas de vida predominantes são as caméfitas reptantes ou geófitas rizomatosas. As características destas plantas permitem-nas sobreviver mesmo com a instabilidade do substrato (Almeida & Araújo, 1997). Assim, espera-se que as espécies que se desenvolvem nestas áreas apresentem características peculiares. Barbour (1992) estabeleceu algumas relações de formas de vidas e morfologia foliar com regime climático e geomorfologia das praias norteamericanas. Praias menos úmidas, quentes e com baixa energia (ventos e ondas fracas) tendem a ter um maior número de caméfitas, com características tais como folhas largas e metabolismo C_4 , e baixa incidência de geófitas, cujas plantas possuem espinhos e as folhas são lineares, pubescentes e esclerófilas. Ainda segundo o mesmo autor, características como suculência, pubescência, hábito prostrado e esclerofilia não agrupam-se de acordo com o clima. Assim, a natureza adaptativa destas características precisa ser melhor investigada.

Além das formas de vida, o êxito das espécies nestes ambientes também depende das características estruturais dos seus órgãos vegetativos, as quais permitem a manutenção dos processos fisiológicos vitais. Dentre eles, a folha, por ser o órgão primário de síntese, é o que apresenta maior plasticidade e o que mais responde, estruturalmente, às variações impostas pelo meio (Smith *et al.*, 1997). A estrutura a ser desenvolvida pela folha está intimamente relacionada com o balanço entre o ganho de carbono via fotossíntese e a perda de água, via transpiração (Givnish, 1984).

Com o objetivo de identificar as características estruturais foliares da vegetação halófila-psamófila associada à colonização e sobrevivência nas condições de influência marinha, estudou-se a morfologia foliar de sete espécies ocorrentes na praia do Tabuleiro, Município de Barra Velha, SC.

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo está localizada na praia de Tabuleiro, Município de Barra Velha, Santa Catarina – Brasil sob as coordenadas 26°40'02" S e 48°41'24" W. O clima da região é classificado segundo Köppen como Af (clima tropical superúmido), sem estação seca, com temperatura média em todos os meses superior a 18° C (megatérmico). O mês mais seco apresenta precipitação média acima de 60 mm e isento de geadas. Os dados climáticos foram obtidos na estação meteorológica de Joinville e encontram-se disponíveis em forma eletrônica (CCJ Rio Cubatão Joinville, 2004).

O local de coleta encontra-se parcialmente preservado devido ao isolamento da área por se tratar de uma propriedade particular. As espécies (*Acicarpa spathulata* R. Br. – Calyceraceae; *Alternanthera maritima* (Mart.) A. St.-Hil. – Amaranthaceae, *Blutaparon portulacoides* (A. St.-Hil.) Mears. – Amaranthaceae; *Canavalia rosea* (Sw.) DC. – Leguminosae; *Hydrocotyle bonariensis* Lam. – Apiaceae; *Ipomoea pes-caprae* (L.) R.Br. – Convolvulaceae; e *Remirea maritima* Aubl. – Cyperaceae) ocorrem no cordão arenoso, entre a linha de praia e as dunas, não apresentando distribuição espacial bem definida.

As coletas foram realizadas no mês de novembro de 2004 e foram selecionados dez indivíduos de cada espécie, sendo que, para cada indivíduo, foram coletadas quatro folhas, sem indícios aparentes de lesões, entre o quarto e quinto nó, no sentido ápice-base, totalizando 40 folhas por espécie. Para as es-

espécies *C. rosea*, *I. pes-caprae* e *H. bonariensis*, que apresentavam as folhas orientadas verticalmente em relação ao solo, foi medido o ângulo de inclinação entre as folhas e o solo com um transferidor, para dez folhas por indivíduo, ainda no local de coleta.

As folhas coletadas foram borrifadas com água, acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para o laboratório, onde imediatamente dez folhas por espécie foram separadas para a medição da espessura com paquímetro digital. Posteriormente estas folhas foram embebidas em água por 12 horas. Após este período, foram pesadas (peso fresco em saturação) e posteriormente desidratadas em estufa a 60° C até atingirem peso constante (peso seco). O grau de suculência (GS), expresso em g.cm⁻², foi calculado a partir da relação conteúdo de água (peso fresco em saturação – peso seco) e a área foliar.

Vinte folhas foram prensadas em papel jornal e desidratadas em estufa a 60° C até atingirem peso constante. Posteriormente, as folhas foram pesadas em balança analítica. Após a pesagem das folhas, calculou-se a área foliar através de imagem digitalizada em scanner de mesa acoplado ao programa Sigma Scan Pro (version 4.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA). A área foliar específica (AFE, cm².g⁻¹) foi determinada a partir da área e peso seco foliar. O tamanho foliar seguiu a classificação de Raunkiaer, modificada por Webb (1959), a qual considera as seguintes categorias: nanofilia: 0,25-2,24 cm²; microfilia: 2,25-20,24 cm²; notofilia: 20,25-44 cm²; mesofilia: 45-182,24 cm²; macrofilia: 182,25-1640,24 cm²; megafilia > 1640,25 cm².

Para a contagem de estômatos, foi utilizada a técnica de modelagem com esmalte incolor na região do terço médio das folhas previamente desidratadas. A densidade estomática foi determinada através da contagem de estômatos situada numa área de 1 mm², em microscópio óptico acoplado com câmera clara.

Porções medianas das folhas restantes foram fixadas em FAA 50 (Johansen, 1940) e armazenadas em álcool 70% (Jensen, 1962). As lâminas permanentes foram confeccionadas segundo as técnicas usuais para emblocamento em glicolmetacrilato (Feder & O'Brien, 1968). As secções transversais foram seccionadas em micrótomo rotatório com cerca de 5 µm de espessura e coradas com fucsina básica e azul de astra, (Alves de Brito & Alquini, 1996). Para as lâminas semipermanentes, o material botânico foi seccionado à mão livre, com auxílio de lâmina de barbear. As secções foram clarificadas com

hipoclorito a 10%, lavadas em água acidulada e posteriormente coradas com azul de toluidina a 0,05% (O'Brien & McCully, 1981). As observações foram efetuadas em microscópio fotônico Zeiss e as fotografias em máquina digital Cannon 550 acoplada ao microscópio Olympus BH 51.

Para todas as variáveis quantitativas, calculou-se a média e respectivo desvio padrão. Para comparar as médias das densidades estomáticas entre as faces adaxial e abaxial da folha para a mesma espécie, utilizou-se o Teste t, com nível de significância de 5%, com o programa Statistica versão 6.0 (StatSoft, Inc. Tulsa, OK, USA, 1998).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A área foliar apresentou grande amplitude entre as espécies estudadas (Tab. 1) e as folhas podem ser classificadas, quanto ao tamanho foliar, em micrófilas e nanófilas. As micrófilas apresentaram áreas foliares entre 14,1 a 35,9 cm² enquanto que as nanófilas variaram entre 1,3 a 2,2 cm². As áreas foliares das micrófilas não são as esperadas para plantas de ambientes com exposição direta ao sol, em solos arenosos bem drenados e inférteis, como o ambiente estudado. Plantas destes ambientes tendem a ter folhas menores, para minimizar a perda de água por evapotranspiração. Entretanto, estas folhas apresentam uma característica em comum, que é o grau de inclinação das folhas em relação ao solo. As folhas de *C. rosea* e *I. pes-caprae* formam ângulos acentuados de inclinação entre a lâmina foliar e o solo (67,7° ± 8,8 e 72° ± 7,4, respectivamente) e entre as duas metades da lâmina foliar, dobrando-se na região da nervura central. *Hydrocotyle bonariensis* também inclina a sua folha, formando ângulo médio de 73,5° ± 8,1 em relação ao solo.

Folhas verticalmente orientadas são mais frequentes em ambientes com maior exposição solar (Smith *et al.*, 1998). Estas folhas perdem calor por correntes convectivas, o que reduz os níveis de radiação incidente, particularmente durante as horas mais quentes do dia (Lewis, 1972). Conseqüentemente, a transpiração também é reduzida (DeLucia *et al.*, 1991). Além disso, folhas verticalmente orientadas tendem a possuir simetria estrutural, no que se refere ao mesófilo, como em *I. pes-caprae* e anfiestomatismo, como em *I. pes-caprae*, *H. bonariensis* e *C. rosea* (Tab.1). Esta simetria parece servir fundamentalmente para regular a distribuição de luz e níveis de CO₂ dentro da folha, maximizando assim a

fotossíntese por unidade de massa sob condições limitantes de água (Smith *et al.*, 1998).

Porém, é importante salientar que a medição dos ângulos foi pontual (apenas no dia da coleta) e que variações no ângulo das folhas durante o dia e durante as estações do ano podem ocorrer devido às flutuações de temperatura e intensidade luminosa (Ehleringer & Werk 1990).

As demais espécies apresentam área foliar pequena (< 3 cm², Tab. 1). Menores áreas foliares são entendidas como uma estratégia das folhas para evitar a perda de água por transpiração, em condições de temperaturas elevadas e sob intensa luz solar (Lewis, 1972; James & Bell, 2001) ou, ainda, uma resposta à baixa fertilidade do solo (Boeger & Wisniewski, 2003). Adicionalmente, a alta salinidade no solo pode também reduzir a taxa de crescimento, resultando em plantas com menor tamanho e número de folhas, além da redução da área foliar (Shannon & Grieve, 1999). Em resposta à menor área foliar, as folhas podem apresentar-se mais espessas, com mais estratos de tecido fotossintetizante ou armazenadores de água. As menores áreas foliares, neste caso, não implicam na menor superfície de captação de luz, porém representam um elemento aparentemente eficiente na prevenção da transpiração (Givnish & Vermeij, 1976).

A área foliar específica (AFE) variou consideravelmente entre as espécies estudadas (Tab. 1). Para plantas de ambientes com limitação de recursos (baixa disponibilidade de água, solo infértil), como o estudado, espera-se que as espécies possuam menores valores de AFE, quando comparadas com plantas de ambientes com maior disponibilidade de recursos (Vendramini *et al.*, 2002). Os valores de AFE foram negativamente correlacionados com a área foliar ($r = -0,2010$, $p = 0,013$), apesar da correlação ser pequena. A AFE apresentou uma correlação maior e negativa com a espessura ($r = -0,514$, $p = 0,000$). Em xerófitas não suculentas, espera-se que a AFE seja inversamente proporcional ao peso seco (Turner, 1994), em função do maior desenvolvimento de tecido de sustentação. Esta relação não ocorre entre as suculentas, sendo que o tecido predominante é o de armazenamento de água, o que modifica a relação de área foliar e peso seco (AFE). As plantas com tecido de reserva de água geralmente apresentam pouco desenvolvimento de tecido lignificado, o que explica os baixos pesos secos encontrados e os maiores valores de AFE (Tab. 1).

As espécies que apresentaram maior grau de suculência foram *A. maritima*, *B. portulacoides* e

A. spathulata (Tab. 1). O grau de suculência está relacionado com o conteúdo de água nas células e, muitas vezes, as plantas possuem tecidos especializados no armazenamento de água, como o parênquima aquífero. Duas destas espécies apresentam parênquima aquífero constituído de células grandes e paredes finas. Em *B. portulacoides*, o tecido aquífero é sub-epidérmico (Fig. 2), enquanto que em *A. maritima*, o tecido é central, entre os parênquimas clorofilianos (Fig. 9).

Acicarpa spathulata e *I. pes-caprae* não apresentaram parênquima aquífero diferenciado, porém as células do parênquima paliádico são grandes e de parede celular fina o que, aparentemente, indica maior conteúdo de água (Figs. 4, 6 e 7). *Remirea maritima* e *C. rosea* também apresentaram tecido aquífero diferenciado (Figs. 1 e 5, respectivamente), entretanto, apresentaram baixo grau de suculência. O grau de suculência é calculado pela relação de conteúdo de água com a superfície foliar. Assim, para folhas com maiores áreas foliares (como as micrófilas) espera-se um menor grau de suculência do que para as nanófilas.

A suculência em halófitas age como um mecanismo de regulação do balanço salino (Larcher, 2000) e o grau de suculência é fortemente influenciado pela disponibilidade de água no solo. Assim, o conteúdo de água das plantas estudadas pode apresentar variações dependendo das condições ambientais como precipitação e salinidade ao longo do ano. Estudos com *Blutaparon portulacoides*, em condições experimentais, mostraram que plantas cultivadas em soluções nutritivas isentas de sal (NaCl) apresentaram menor suculência quando comparadas com plantas cultivadas em presença de sal (Dillenburg *et al.*, 1986).

As folhas das espécies estudadas são, na sua maioria, suculentas e semisuculentas, sendo que apenas *R. maritima* apresentou textura coriácea. A textura das folhas está relacionada com a espessura e os tecidos constituintes da lâmina foliar (Roth, 1984; Turner, 1994).

A espessura foliar variou de 0,63 a 1,95 mm, sendo que *B. portulacoides* apresentou a folha mais espessa e *H. bonariensis* a folha mais fina (Tab. 1). Entretanto, todas as folhas podem ser consideradas bem espessas quando comparadas com outras formações vegetacionais. A espessura média das folhas de florestas tropicais varia de 0,080 a 0,360 mm (Pyykkö, 1979; Bongers & Popma, 1990) e para as formações vegetacionais mais xéricas como

campinaranas, florestas esclerófilas e restingas a espessura varia de 0,273 a 0,578 mm (Sobrado & Medina, 1980; Medina *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 1995).

A maior espessura das folhas estudadas é decorrente da presença de tecidos armazenadores de água, tanto na posição sub-epidérmica como na região central da lâmina foliar e da organização do tecido fotossintetizante, que pode conter vários estratos, constituindo o mesofilo. O tecido aquífero e sub-epidérmico de *R. maritima* (Fig. 1) e *B. portulacoides* (Fig. 2), assim como o tecido aquífero na região central da lâmina foliar de *A. maritima* (Figs. 8 e 9), ocupam aproximadamente a metade da lâmina, em secção transversal. As células são grandes, com parede fina, mais longas do que largas e organizadas em vários estratos. As camadas subepidérmicas de *R. maritima* e *B. portulacoides* incrementam consideravelmente a espessura da folha mas, por serem aclorofiladas, reduzem a quantidade de tecido fotossintetizante foliar. A espessura é considerada como um dos elementos responsáveis pela variação AFE em suculentas, devido ao número e tamanho dos estratos celulares (Vendramini *et al.*, 2002).

O mesofilo dorsiventral, encontrado em *H. bonariensis*, *A. spathulata*, *C. rosea* e *A. maritima*, é constituído de parênquima paliçádico típico, com células mais longas do que largas, formando vários estratos e o parênquima lacunoso por células de forma irregular, também com vários estratos (Figs. 3, 4, 5, 8 e 9, respectivamente). Em *C. rosea*, o parênquima paliçádico é interrompido por células longas e mais largas, de parede fina, sem cloroplastos e que se conectam com o tecido vascular. Estas células são, provavelmente, armazenadoras de água (Fig. 5). Em *I. pes-caprae*, a organização do mesofilo não é dorsiventral. As células mais periféricas próximas à epiderme, tanto da face adaxial como da face abaxial, são mais curtas e irregulares do que as células mais internas do mesofilo (Figs. 6 e 7). A presença de várias camadas do parênquima paliçádico é uma das características que mais contribui para o aumento da espessura foliar (Lewis, 1972; Smith *et al.*, 1997).

Outro tipo de organização do mesofilo, presente em duas espécies, é o mesofilo radiado, caracterizando a anatomia Kranz. Em *R. maritima*, os feixes vasculares estão envoltos por uma bainha parenquimática e uma esclerenquimática (Fig. 1) enquanto que em *B. portulacoides*, os feixes vasculares apresentam-se envolvidos apenas por uma bainha parenquimática de células grandes (Fig. 2). Os fei-

xes de ambas espécies e as suas respectivas bainhas estão em contato com o mesofilo radiado. Apesar da ocorrência da anatomia Kranz nem sempre estar relacionada com o padrão C_4 de fotossíntese, outras espécies das famílias Amaranthaceae e Cyperaceae têm sido reportadas como plantas C_4 (Fahn & Cutler, 1992). As plantas C_4 , que apresentam maior eficiência fotossintética (Taiz & Zeiger, 2004), ocorrem principalmente em ambientes quentes, secos e com alta intensidade luminosa (Press, 1999). Para ambientes costeiros do hemisfério norte, as plantas C_4 são mais freqüentes em praias quentes e secas, com ventos e ondas fracas, consideradas praias de baixa energia (Barbour, 1992).

A maioria das espécies apresenta folha anfiestomática (Tab. 1). O anfiestomatismo é considerado comum em espécies de ambientes ensolarados e xéricos (Fahn & Cutler, 1992) e também em folhas espessas (> 0,5 mm de espessura). A maior espessura das folhas impõe uma limitação na difusão interna de CO_2 devido a maior distância a ser percorrida pelos gases, dentro do mesofilo. A ocorrência de estômatos na face adaxial da folha permite que esta distância seja diminuída, otimizando a condutância foliar para o CO_2 , pois uma nova camada limitrofe em paralelo com a face abaxial é adicionada (Mott *et al.*, 1982; Thompson *et al.*, 1992). Isto é especialmente importante em folhas espessas com tecido fotossintetizante distribuído de maneira uniforme na lâmina foliar (Parkhurst, 1978).

Remirea maritima é a única espécie que apresentou folhas hipoestomáticas. A disposição dos estômatos apenas na face abaxial da folha está associada com a ocorrência da camada subepidérmica bem desenvolvida na face adaxial e a presença do mesofilo radiado, característico da anatomia Kranz, já comentado anteriormente.

Em *B. portulacoides*, as folhas são epiestomáticas. O epiestomatismo está associado à organização do mesofilo desta espécie. O mesofilo radiado está voltado para a face adaxial da folha, enquanto que o parênquima aquífero, para a face abaxial. Esta organização parece estar relacionada com o hábito estolonífero da planta e a disposição plana das folhas as quais se encontram em contato direto com o substrato arenoso (Dillenburg *et al.*, 1986).

A densidade estomática das folhas anfiestomáticas variou significativamente ($p < 0,05$) entre as duas faces (Tab. 1), exceto em *A. maritima* e *I. pes-caprae*. A epiderme da face abaxial apresentou cerca de 109% mais estômatos do que a face adaxial em

C. rosea, 27,0% em *A. spathulata* e 26,9% em *H. bonariensis*. A diferença na densidade estomática entre as duas faces, com maior número de estômatos por unidade de área na face abaxial, parece ser um mecanismo de prevenção de perda de água, pois nesta face, a temperatura tende a ser menor do que na face adaxial, mesmo nos períodos mais quentes do dia. Resultados semelhantes foram encontrados para plantas de ambientes semi-áridos (Zhao & Huang, 1981; Dong & Zhang, 2000).

A densidade estomática por unidade de área, encontrada para todas as espécies neste estudo, pode ser considerada baixa (Tab. 1), quando comparada com outras halófitas-psamófitas, como em *Borreria cymosa* (313 estômatos. mm⁻²) e *Chicocca brachiata* (353 estômatos. mm⁻²) (Gusmão *et al.*, 1992). Entretanto, variações na densidade estomática também foram encontradas para uma comunidade vegetal de 20 espécies vegetais não suculentas do deserto egípcio (Fahmy, 1997). Segundo Fahm e Cutler (1992), as xerófitas suculentas possuem menos estômatos por unidade de área do que as não suculentas.

As espécies estudadas, na sua maioria, possuem folhas suculentas, nanófilas, anfiestomáticas, espessas, apresentam tecido aquífero, mesófilo dorsiventral e com poucos espaços intercelulares. Algumas características foliares são peculiares em algumas espécies como presença de anatomia Kranz e microfilia. As folhas microfilas de *H. bonariensis*, *C. rosea* e *I. pes-caprae* estão mais orientadas verticalmente em relação à superfície do solo do que as folhas das demais espécies.

Estas características, nas suas diversas combinações, parecem representar os ajustes morfológicos das folhas para reduzir a perda da água, diminuir a ação da intensidade de luz e das altas temperaturas, permitindo uma maior eficiência, ou ainda, a manutenção dos processos fisiológicos durante as horas mais quentes do dia, principalmente nos meses mais quentes do ano. Este conjunto de caracteres foi certamente fundamental na colonização e sobrevivência destas espécies em ambientes estressantes, como as regiões costeiras tropicais e subtropicais.

AGRADECIMENTOS

As autoras agradecem ao Biólogo Nilson Belém Filho no auxílio da execução das lâminas e aos mestrandos José Antonio Leite de Queiroz, Ana Cristina Oltramari Toledo, Silvana Cruz da Rocha, Sonia Marisa Hefler e Luiz Henrique Mantovani de Farias pelo auxílio na coleta de dados.

REFERÊNCIAS

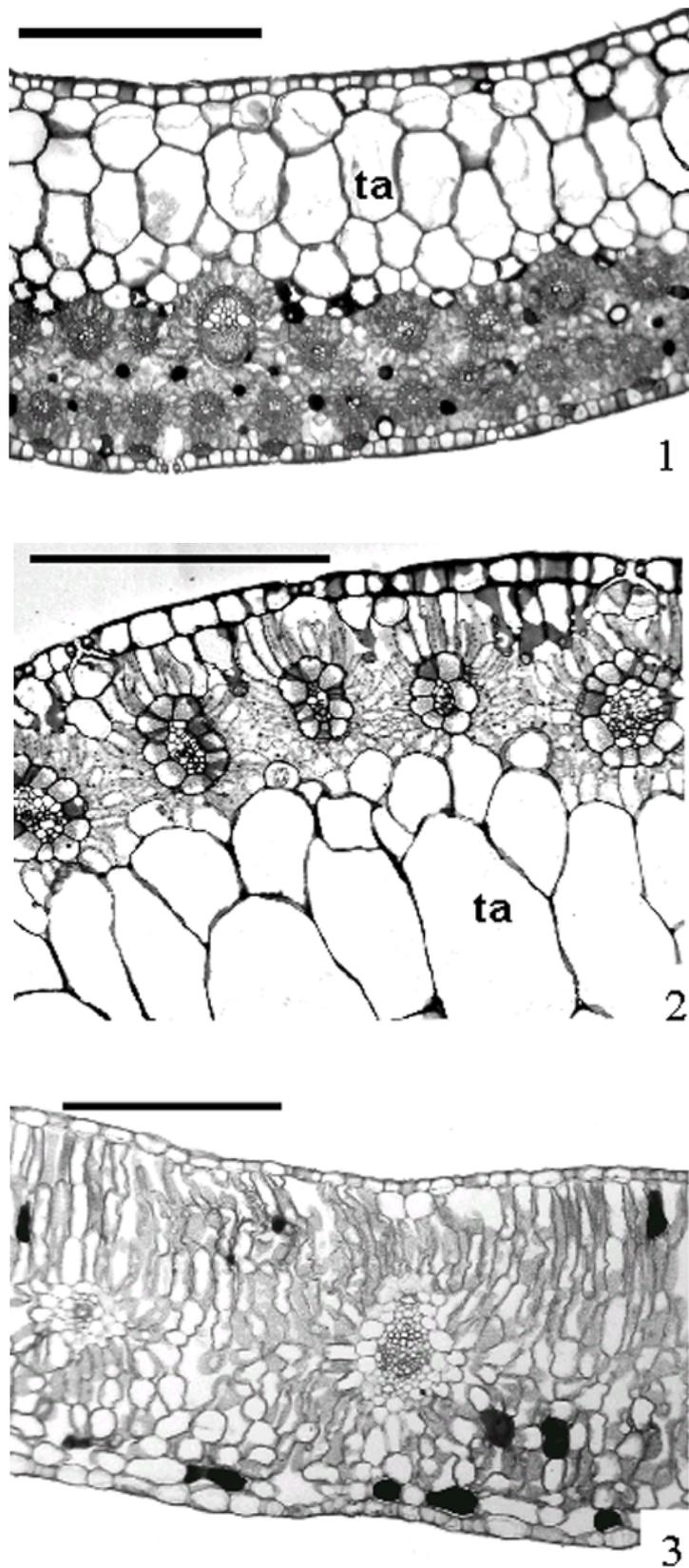
- ALVES DE BRITO, C.J.F.; ALQUINI, Y. 1996. A new method for staining botanical material embeded in glycol methacrylate (GMA). *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, Curitiba, v. 39, n. 4, p. 949-950.
- ALMEIDA, A.L.; ARAÚJO, D.S.D. 1997. Comunidades Vegetais do Cordão Arenoso Externo da Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Saquarema, RJ. *Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, v. 3, p. 47-63.
- ANDRADE, M.A. 1966. Anatomia foliar de algumas plantas freqüentes nas praias arenosas do Estado de São Paulo. *Ciência e Cultura*, São Paulo, v. 28, n. 11, p. 1297-1305.
- BARBOUR, MG. 1992. Life at the Leading Edge: The Beach Plant Syndrome. In: SEELIGER, U. (Ed.): *Coastal Plant Communities of Latin America*. San Diego: Academic Press. p. 291-307.
- BARROS, M. 1960. Las Cyperaceas del Estado de Santa Catarina 181. *Sellowia*, Itajaí, v. 12, p. 54-63.
- BARROS, F. de; MELO, M.M.R.F. de; CHIEA, S.A.C.; KIRIZAWA, M.; WANDERLEY, M. das G.L.; JUNG-MEN-DAÇOU, S.L. 1991. *Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso*: caracterização geral da vegetação e listagem de espécies ocorrentes. São Paulo. v. 1. 84p.
- BOEGER, M.R.T.; WISNIEWSKI, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 26, n. 1, p. 61-72.
- BONGERS, F.; POPMA, J. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette*, Chicago, v. 151, n. 3, p. 354-365.
- CCJ RIO CUBATÃO JOINVILLE. Climatologia. Disponível em: <<http://www.cubataojoinville.org.br>>. Acessado em: 2004.
- DELUCIA, E.H.; SHENOI, H.D.; NAIDU, S.L.; DAY, T.A. 1991. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. *Oecologia*, Berlin, v. 87, p. 51-57.
- DILLENBURG, L.R.; ROSA, L.M.G.; OLIVEIRA, P.L. de 1986. Anatomia foliar de *Blutaparon portulacoides* (St. Hil.) Mears (AMARANTHACEAE) sob condições salinas e não salinas. *Iheringia*, Série Botânica, Porto Alegre, v. 35, p. 151-164.
- EHLERINGER, J.R.; WERK, K.S. 1990. Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: GIVNISH, T. J. (Ed.). *On the economy of plant form and function*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 57-82.
- DONG, X.; ZHANG, X. 2000. Special stomatal distribution in *Sabina vulgaris* in relation to its survival in a desert environment. *Trees*, Berlin, v. 14, p. 369-375.
- FAHMY, G.M. 1997. Of anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. *Journal of Arid Environments*, London, v. 36, p. 499-525.
- FAHN, A.; CUTLER, D.I. 1992. *Xerophytes*. Berlin: Gebrüder Broentaeger. 176 p.
- FEDER, N.; O'BRIEN, T.P. 1968. Plant Microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, Columbus, v. 55, n.1, p. 123-142.
- GIVNISH, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: MEDINA, E.; MOONEY; H.A.; VASQUES-

- YANES, C. (Ed.). **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Hague: W. Junk. p. 51-84.
- GIVNISH, T.J.; VERMEIJ, G.J. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. **The American Naturalist**, Chicago, v. 110, p. 743-778.
- GUSMÃO, E.D. de; SOUZA, J.P. de; SILVA, I.M. de S.; SILVA, L.B. de. 1992. Estudo anatomo-morfológico de dicotiledôneas das dunas de Salvador-Bahia. *Borreria cymosa* Cham. et Schl. e *Chiococca brachiata* R. et P. (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasílica**, Rio de Janeiro, v. 6, n. 1 p. 79-98.
- JAMES, S.A.; BELL, D.T. 2001. Leaf morphological and anatomical characteristics of heteroblastic *Eucalyptus globosus* ssp. *globosus* (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, Columbus, v. 49, p. 259-269.
- JENSEN, W. A. 1962. **Botanical Histochemistry, Principles and Practice**. San Francisco, W.H. Freeman. 408 p.
- JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw Hill. 523 p.
- LARCHER, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RiMa. 531 p.
- LEWIS, M.C. 1972. The physiological significance of variation in leaf structure. **Science Progress**, Oxford, v. 60, p. 25-51.
- MEDINA, E.; GARCIA, V.; CUEVAS, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest of the upper Rio Negro region. **Biotropica**, Lawrence, v. 22, p. 51-64.
- MOTT, K.A.; GIBSON, A.C.; O'LEARY, J.W. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 5, p. 455-460.
- O'BRIEN, T. P.; McCULLY, M. E. 1981. **The study of structure principles and selected methods**. Melbourne: Termercarphi Pty. 280 p.
- PARKHUST, D.F. 1978. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both-surfaces of leaves. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 66, p. 367-383.
- PRESS, M.C. 1999. The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. **New Phytologist**, New York, v. 143, p. 213-219.
- PYYKKÖ, M. 1979. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guayana. **Acta Botanica Fennica**, Helsinki, v. 112, p. 1-41.
- ROTH, I. 1984. **Stratification of tropical forest as seen in leaf structure** – Tasks for Vegetation Science. Hague: Ed. H. Lieth. 507 p.
- SEELIGER, U. 1992. Coastal Foredones of Southern Brazil: physiography, habitats, and Vegetation. In: SEELIGER, U. (Ed.). **Coastal Plant Communities of Latin America**. San Diego: Academic Press. p. 367-381.
- SHANNON, M.C.; GRIEVE, C.M. 1999. Tolerance of vegetable crops to salinity. **Scientia Horticulture**, v.78, p. 5-38.
- SMITH, W.K.; VOLGELMANN, T.C.; DELUCIA, E.H.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K.A. 1997. Leaf Form and Photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, Washington, v. 47, p. 785-793.
- SMITH, W.K.; BELL, D.T.; SHEPHERD, K.A. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 85, n. 1, p. 56-63.
- SOBRADO, M.A.; MEDINA, E. 1980. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "bana" vegetation of Amazonas. **Oecologia**, Berlin, v. 45, p. 341-345.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2004. **Fisiologia Vegetal**. Porto Alegre: Artmed. 719 p.
- THOMPSON, W.A.; KRIEDEMANN, P.E.; CRAIG, I. E. 1992. 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.
- TURNER, I.M. 1994. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 21, p. 413-419.
- TURNER, I.M.; ONG, B.L.; TAN, H.T.W. 1995. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. **Biotropica**, Lawrence, v. 27, n. 1, p. 2-12.
- VENDRAMINI, F.; DÍAZ, S.; GURVICH, D.E.; WILSON, P.J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. **New Phytologist**, New York, v. 154, p. 147-157.
- ZHAO, C.; HUANG, Z. 1981. A preliminary study of xeromorphism of some important xerophytes growing in Tungeli Desert. **Acta Botanica Sinica**, Beijing, v.23, p. 278-283.
- WEBB, L.J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. **Journal of Ecology**, v. 47, p. 551-570.

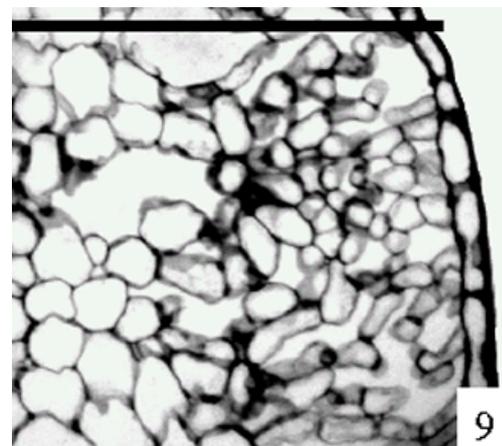
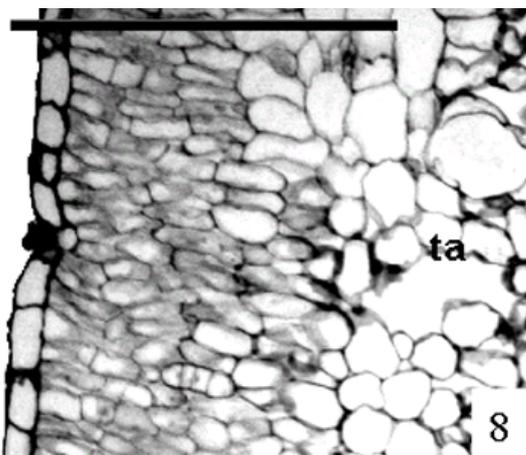
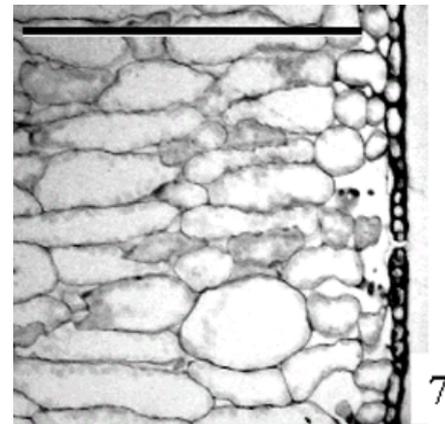
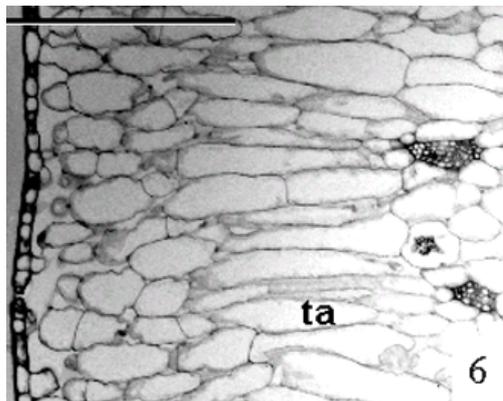
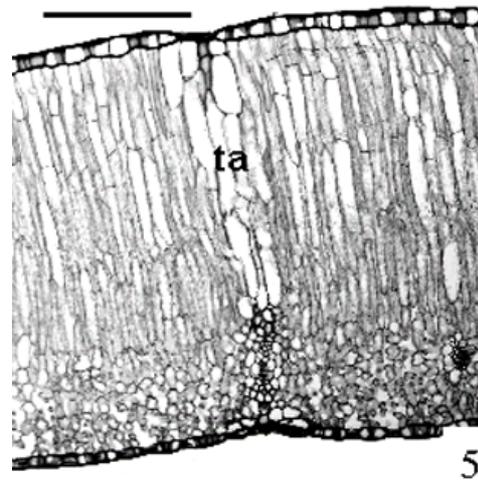
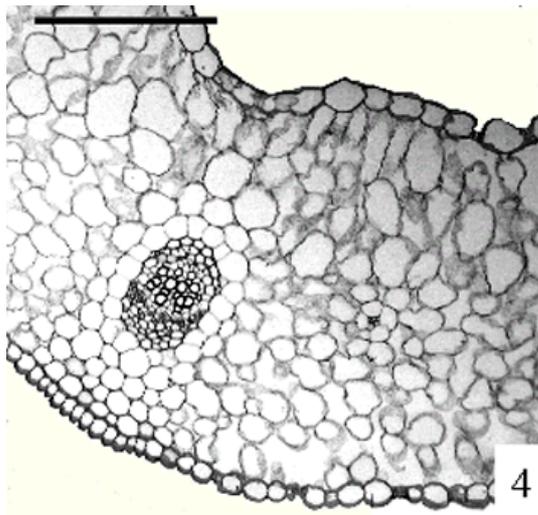
Trabalho recebido em 02.XII.2004. Aceito para publicação em 13.X.2006.

TABELA 1 – Valores médios e respectivos desvios-padrão das características morfo-anatômicas das espécies halófitas-psamófitas da Praia do Tabuleiro, Município de Barra Velha, SC. FV: Formas de Vida; AF: Área Foliar (cm²); PS: Peso Seco (g); AFE: Área Foliar Específica (cm².g⁻¹); EF: Espessura Foliar (mm); CA: Conteúdo de Água (g); GS: Grau de Suculência (g.cm⁻²); DEAd: Densidade Estomática na face adaxial (n^o.mm⁻²); DEAb: Densidade Estomática na face abaxial (n^o.mm⁻²); PE: Posição Estomática; TM: Tipo de Mesófilo (N = 10). Letras diferentes, na mesma coluna, indicam diferenças estatisticamente significantes (p < 0,05).

Variáveis analisadas	Espécies						
	<i>A. spathulata</i>	<i>A. maritima</i>	<i>B. portulacoides</i>	<i>C. rosea</i>	<i>H. bonariensis</i>	<i>I. pes-caprae</i>	<i>R. maritima</i>
FV	Caméfito	Caméfito reptante	Caméfito reptante	Caméfito reptante	Geófito radicigema	Caméfito reptante	Geófito rizomatosa
AF	1,5 ± 0,3	1,3 ± 0,6	2,2 ± 0,3	34,6 ± 5,1	14,1 ± 4,6	35,9 ± 9,9	1,6 ± 0,2
PS	0,01 ± 0,003	0,04 ± 0,016	0,02 ± 0,004	0,49 ± 0,131	0,13 ± 0,046	0,46 ± 0,153	0,02 ± 0,002
AFE	160,7 ± 33,5	35,5 ± 7,9	98,7 ± 12,2	73,7 ± 13,6	114,58 ± 26,3	78,9 ± 10,1	89,8 ± 12,5
EF	0,78 ± 0,18	1,81 ± 0,526	1,95 ± 0,34	1,48 ± 0,43	0,63 ± 0,12	1,42 ± 0,27	0,64 ± 0,08
CA	0,14 ± 0,04	0,53 ± 0,19	0,33 ± 0,09	3,52 ± 1,14	1,32 ± 0,30	3,29 ± 0,56	0,08 ± 0,01
GS	0,11 ± 0,03	0,42 ± 0,23	0,22 ± 0,07	0,06 ± 0,02	0,04 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0,063 ± 0,01
DEAd	130 ± 31a	98 ± 26,8a	–	144 ± 30,9a	130 ± 31,6a	79 ± 19,6a	–
DEAb	102 ± 20,2b	93 ± 20,2a	140 ± 29,3	301 ± 38,2b	165 ± 31,1b	80 ± 11,7a	135 ± 9,7
PE	Anfiestomática	Anfiestomática	Epiestomática	Anfiestomática	Anfiestomática	Anfiestomática	Hipoestomática
TM	Dorsiventral	Dorsiventral	Radiado	Dorsiventral	Dorsiventral	Simétrico	Radiado



Figs. 1-3. Secções transversais foliares. 1. *Remirea maritima*. 2. *Blutaparon portulacoides*. 3. *Hydrocotyle bonariensis*. (ta) = tecido aquífero, barra = 300 μm .



Figs. 4-9. Secções transversais foliares. 4. *Acicarpha spathulata*. 5. *Canavalia rósea*. 6 e 7. *Ipomea pes-caprae*. 8 e 9. *Althernanthera maritima*. (ta) = tecido aquífero, barra = 300 μ m.