

**ESTRATÉGIAS ACLIMATATIVAS DE ATRIBUTOS FOLIARES DE
ESPÉCIES EM FITOFISIONOMIAS DISTINTAS NA ILHA GRANDE, RJ**

LUCAS LIMA DOS REIS

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO
(UENF)

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO/2025

**ESTRATÉGIAS ACLIMATATIVAS DE ATRIBUTOS FOLIARES DE
ESPÉCIES EM FITOFISIONOMIAS DISTINTAS NA ILHA GRANDE, RJ**

LUCAS LIMA DOS REIS

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recurso Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Dra. Maura Da Cunha

Coorientadora: Dra. Laís de Almeida Bezerra

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO
(UENF)**

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO/2025

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

R375

Reis, Lucas Lima dos.

Estratégias aclimatativas de atributos foliares de espécies em fitofisionomias distintas na Ilha Grande, RJ / Lucas Lima dos Reis. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2025.

94 f. : il.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2025.

Orientadora: Maura da Cunha.

Coorientadora: Laís de Almeida Bezerra.

1. aclimatação. 2. atributos funcionais. 3. microclimas contrastantes. 4. mudanças climáticas. 5. variabilidade fenotípica. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

ESTRATÉGIAS ACLIMATATIVAS DE ATRIBUTOS FOLIARES DE ESPÉCIES EM FITOFISIONOMIAS DISTINTAS NA ILHA GRANDE, RJ

LUCAS LIMA DOS REIS

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recurso Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovado em: 19/02/2025

Banca examinadora:

Documento assinado digitalmente
 ANGELA PIERRE VITORIA
Data: 16/05/2025 08:33:24-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Ângela Pierre Vitória - UENF

Documento assinado digitalmente
 AMANDA FREITAS CERQUEIRA
Data: 16/05/2025 14:32:53-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Amanda Freitas Cerqueira - UESC

Documento assinado digitalmente
 CLAUDIA FRANCA BARROS
Data: 15/05/2025 10:36:18-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Claudia Franca Barros - Instituto Jardim Botânico do Rio de Janeiro

Documento assinado digitalmente
 MAURA DA CUNHA
Data: 16/05/2025 15:17:55-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Profa. Dra. Maura Da Cunha- UENF (Orientadora)

Documento assinado digitalmente
 LAIS DE ALMEIDA BEZERRA
Data: 16/05/2025 15:28:36-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dra. Laís de Almeida Bezerra - UENF (Coorientadora)

Epígrafe

Nada é real, o amor é
tudo, e eu não sei nada - Kesha

Dedicatória

Dedico esta dissertação aos meus amados avós maternos, Ercilia e Sebastião, e paternos, Dinah e Alípio.

Agradecimentos

Agradeço à Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF) pelo ensino, formação acadêmica e oportunidades concedidas de forma gratuita e de qualidade.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN/UENF) e seu corpo docente pelo acolhimento e conhecimento compartilhados.

Ao Laboratório de Biologia Celular e Tecidual (LBCT) pela infraestrutura disponível que possibilitou o desenvolvimento deste trabalho,

Às técnicas do LBCT, Bia, Giovana e Marcia Adriana, pelo suporte e ensinamento, e principalmente paciência, dos processos essenciais para o desenvolvimento do trabalho.

À professora e orientadora Dra. Maura Da Cunha, pela oportunidade concedida em me orientar e pelos conhecimentos compartilhados desde minha iniciação científica.

À minha coorientadora Dra. Laís de Almeida Bezerra, por todo o ensinamento, tempo, amizade, e, principalmente, paciência nessa caminhada juntos, sempre focando no meu crescimento e desenvolvimento profissional.

Ao Setor de Biologia Vegetal e os colegas de laboratório, Camilla Alexandrino, Saulo Pireda, Fernanda Trindade, Priscila Simioni, Rodrigo Feitoza, Gabriel Amaral, Renata Pegoral, Vanessa Xavier, Jaqueline Amorim, Marcela Rezende, Gustavo Duncan, Diana Neres, Viviane, Cleiton, Amanda Victorino, João Marcelo, Bruna, Larissa, Lukas, pelas contribuições, parcerias e ensinamentos.

Ao meu pequeno grupo de amigos, Ana Luiza Silva, Nicolly Bautz e Nataly Duarte, pela amizade, companhia e compartilhamento de informações, angústias e risadas nesta fase que estamos passando juntos.

Ao Marcelo Castilhori, cuja presença em todas as coletas foi indispensável para a identificação das espécies e guia nas trilhas. Sua dedicação foi fundamental para a realização deste trabalho.

Às professoras Dra. Ângela Pierre Vitória, Dra. Amanda Cerqueira, e Dra. Claudia Franca Barros, e aos suplentes Dra. Fernanda Trindade e Dr. João Castelar, por aceitarem participar da banca, colaborando e compartilhando um pouco do conhecimento de vocês para meu crescimento acadêmico.

Ao meu namorado Thaigor, por ser essa pessoa incrível e companheira, me acolhendo, suportando, cuidando e amando durante toda esta fase caótica do mestrado, mas que independente de qualquer coisa, sempre esteve ao meu lado.

Aos meus pais Elizabete e Djalma, meu irmão Felipe e minha cunhada Diandra, que mesmo estando fisicamente distantes, sempre me incentivaram a estudar e crescer, além de serem meu apoio e segurança.

Este estudo foi financiado, em parte, pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001; pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq); e pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro (FAPERJ CNE E-26/203.955/2024; E-26/211.339/2021). Maura Da Cunha recebeu uma bolsa de produtividade do CNPq (308267/2021-4). Agradecemos ao Centro Multusuário CME-LBCT por fornecer infraestrutura e a B. F.

Sumário	
Lista de Figuras.....	15
Lista de Tabelas	17
Lista de Siglas.....	18
Resumo	21
Abstract.....	23
INTRODUÇÃO.....	24
OBJETIVO GERAL.....	29
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	29
METODOLOGIA	30
<i>Área de Estudo.....</i>	30
<i>Seleção das espécies</i>	34
<i>Análise Morfológica.....</i>	36
<i>Eficiência Fotoquímica</i>	36
<i>Análises Anatômicas.....</i>	37
<i>Análise de Dados.....</i>	39
<i>Descrição Anatômica</i>	41
<i>Teste histoquímico.....</i>	49
<i>Variação dos atributos morfoanatômicos</i>	54
DISCUSSÃO.....	70
<i>Atributos Morfológicos.....</i>	70
<i>Atributos Anatômicos</i>	71
<i>Eficiência fotoquímica do fotossistema II</i>	75
<i>Variação dos Atributos</i>	76
CONCLUSÃO.....	80
REFERÊNCIAS.....	82
MATERIAL SUPLEMENTAR	97

Lista de Figuras

Figura 1 - Caracterização das áreas de estudo, com as diferentes condições climáticas e edáficas das áreas de floresta (A), e de restinga (B)	31
Figura 2 - Localização e identificação da área de estudo.	34
Figura 3 - Secção transversal da lâmina foliar das espécies de restinga (A, C, E, G) e de floresta (B, D, F, H), mostrando suas diferenças anatômicas.....	44
Figura 4 - Micromorfologia da face abaxial da lâmina foliar das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), evidenciando suas estruturas epidérmicas abaxiais.	45
Figura 5 - Micromorfologia da face adaxial da lâmina foliar das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), evidenciando suas estruturas epidérmicas adaxiais.	46
Figura 6 - Secção transversal da nervura central da lâmina foliar das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), mostrando suas diferenças anatômicas.....	47
Figura 7 - Distribuição do padrão de nervação das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), apresentando suas diferenças anatômicas	48
Figura 8 - Detalhes da estrutura do mesofilo e das epidermes das espécies. A,B – Mesofilo de <i>E. pulchrum</i> corado com Reagente de Wagner evidenciando seus alcaloides.	51
Figura 9 - Boxplots referentes aos atributos comparando as espécies.	57
Figura 10 – Boxplots referentes aos atributos comparando as espécies	58
Figura 11 - Boxplots dos atributos que apresentam diferença estatística entre as áreas.....	59
Figura 12 - Gráfico de tamanho de efeito, representando a magnitude das diferenças entre os grupos analisados. Os valores do coeficiente <i>rank-biserial</i> variam de -1 a 1, indicando a direção e a força da relação entre as variáveis. Valores mais próximos de -1 ou 1 refletem diferenças mais expressivas entre os grupos, enquanto valores próximos de 0 indicam diferenças pequenas ou inexistentes.	61
Figura 13 - Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando o agrupamento das espécies em função dos atributos analisados.....	62

Figura 14 - Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando o agrupamento das áreas em função dos atributos analisados.....	63
Figura 15 - Matriz de correlação e rede de integração dos atributos funcionais das espécies para a área de restinga.....	65
Figura 16 - Correlações entre os atributos funcionais das espécies estudadas representadas por matriz de correlação e rede de integração para a área de floresta.....	67
Figura 17 - Análise de agrupamento hierárquico das espécies estudadas (A), com base na similaridade das características, e tabela de presença e ausência das variáveis analisadas (B)	69

Lista de Tabelas

Tabela 1 - Propriedades físico-químicas do solo das áreas de estudo.....	32
Tabela 2 - Características e condição das espécies selecionadas para a coleta	35
Tabela 3 - Reagentes utilizados para os testes histoquímicos	38
Tabela 4 - Testes histoquímicos realizados na lâmina foliar das espécies das duas áreas.....	52
Tabela 5 - Atributos mensurados nas espécies de Restinga e Floresta, e os resultados dos testes estatísticos realizados com o teste de Mann-Whitney	97

Lista de Siglas

AF – Área Foliar

Al – Alumínio

B – Boro

C – Carbono

CO – Célula oleífera

CO₂ – Dióxido de Carbono

Col – Colênquima

CRA – Conteúdo Relativo De Água Na Folha

CRAF - Conteúdo Relativo De Água Na Folha

Crs – Cristais

Cu – Cobre

Cut – Cutícula

Ctab – Cutícula Abaxial

Ctad – Cutícula Adaxial

DS – Ducto Secretor

DEAb – Densidade Estomática Abaxial

DEAd – Densidade Estomática Adaxial

DEN – Densidade Foliar

EB – Epiderme Bisseriada

EMBRAPA – Empresa Brasileira De Pesquisa Agropecuária

Epab – Epiderme Abaxial

Epad – Epiderme Adaxial

Esc – Estrutura Secretora

ESP – Espessura Foliar

Est – Estômato

F.F – $\Delta Fv/Fm$

$\Delta Fv/Fm$ - Variação Da Eficiência Quântica Potencial Do Fotossistema II

Fe²⁺ – Ferro

Fl – Floema

FUNDENOR – Fundação Norte Fluminense De Desenvolvimento Regional

FV – Feixe Vascular

H.AI –Acidez Potencial Do Solo

ISNa – Índice De Saturação De Sódio

K⁺ – Potássio

Lac – Parênquima Lacunoso

LMA – Massa Por Unidade De Área

M – Índice De Saturação De Alumínio

Mg²⁺ – Magnésio

Mes – Mesofilo

Mn – Manganês

MO – Matéria Orgânica

Na⁺ – Sódio

Nsb – Nervuras Subsidiárias

NTL – Nervura Com Terminações Livres

NT – Nervura Terciária

NQ – Nervura quaternária

P – Fósforo

Pal – Parênquima Paliçádico

PL – Parênquima Lacunoso

PP – Parênquima Paliçádico

S.SO₄ – Ânion Sulfato

SB – Soma De Bases Trocáveis

Sub – Subdivisão Na Epiderme Adaxial

TE – Tricoma Estrelado

TEb – Tamanho Dos Estômatos Abaxial

TEd – Tamanho Dos Estômatos Adaxial

TG – Tricoma Glandular

TGab – Tricoma Glandular Abaxial

TL – Terminações Livres

TT – Tricoma Tector

TTab – Tricoma Tector Abaxial

TTad – Tricoma Tector Adaxial

V – Índice De Saturação De Bases

Zn – Zinco

Resumo

A variabilidade fenotípica observada em diferentes microclimas possibilita estratégias que garantem a sobrevivência das espécies em diferentes cenários. Os atributos funcionais permitem avaliar a aclimatação das espécies, e suas alterações refletem mudanças específicas de diferentes grupos filogenéticos às pressões ambientais. As mudanças climáticas alteram os índices de precipitação, luz e temperatura, tornando essencial entender as respostas das plantas para prever seus impactos. A Ilha Grande, com sua diversidade de habitats, serve como modelo ideal para estudar a variabilidade funcional. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi analisar os atributos morfológicos e anatômicos de espécies de diferentes famílias ocorrentes na Mata Atlântica na Ilha Grande, desenvolvidas em ambientes com microclimas contrastantes, para identificar as estratégias aclimatativas convergentes. O estudo foi realizado na Ilha Grande, no município de Angra dos Reis (RJ), em uma floresta ombrófila submontana, identificada como floresta, e uma restinga antropizada e reestabelecida, denominada de restinga. Foram coletadas variáveis edafoclimáticas das duas áreas. Cinco espécies foram coletadas: *Erythroxylum pulchrum* A.St.-Hil. (Erythroxylaceae), *Nectandra membranacea* (Sw.) Griseb. (Lauraceae), *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), tanto na área de floresta como na restinga, *Stachytarpheta speciosa* (Verbenaceae), apenas na área de restinga, e *Siparuna guianensis* Aubl. (Siparunaceae), apenas na área de floresta. Fragmentos foliares foram coletados de adultos saudáveis para análises morfoanatômicas e para avaliar a perda da eficiência fotoquímica da fotossíntese em consequência da desidratação foliar. Os dados foram analisados estatisticamente no software R. A lâmina foliar das espécies de restinga desenvolveram cutícula mais espessa, maior densidade de tricomas e ajustes que podem influenciar a regulação da transpiração, promovendo a resistência à perda de água. Nos indivíduos de floresta, a maior área foliar e o maior tamanho dos estômatos sugerem estratégias voltadas à captação de luz e eficiência fotossintética. Na análise histoquímica, alcaloides, compostos fenólicos e proteínas totais foram mais abundantes nos indivíduos de restinga. Embora as espécies coocorrentes apresentem diversas características em comum, os atributos avaliados não as distinguem em grupos distintos. Por outro lado, as espécies exclusivas demonstraram ajustes anatômicos e fisiológicos específicos. A restinga, com condições mais limitantes, favoreceu espécies com atributos focados em defesa e economia de recursos, mas com uma limitação fisiológica na resistência à seca. A floresta, com condições menos restritivas, adota uma estratégia focada no crescimento e eficiência fotossintética. Este estudo evidenciou como espécies de diferentes famílias da Mata Atlântica na Ilha Grande ajustam seus atributos foliares diante de microclimas contrastantes, revelando estratégias aclimatativas distintas e, por vezes, convergentes. As análises revelaram um *trade-off* entre crescimento e defesa, com espécies de restinga investindo mais em proteção e aquelas de floresta priorizando o crescimento. A diferenciação entre espécies coocorrentes e exclusivas evidenciou a influência da plasticidade fenotípica, da especialização ecológica e da filogenia nas estratégias aclimatativas.

Palavras-chave: aclimatação, atributos funcionais, microclimas contrastantes, mudanças climáticas, variabilidade fenotípica.

Abstract

The phenotypic variability observed across different microclimates enables strategies that ensure species survival under varying scenarios. Functional traits allow for the evaluation of species acclimation, and their changes reflect specific responses of different phylogenetic groups to environmental pressures. Climate change alters precipitation, light, and temperature patterns, making it essential to understand plant responses to better predict its impacts. Ilha Grande, with its diverse habitats, serves as an ideal model for studying functional variability. In this context, the objective of this study was to analyze the morphological and anatomical traits of species from different families occurring in the Atlantic Forest on Ilha Grande, developed under contrasting microclimatic conditions, to identify convergent acclimatory strategies. The study was conducted on Ilha Grande, in the municipality of Angra dos Reis (RJ), in a submontane ombrophilous forest, referred to as "forest," and in a reestablished anthropized Restinga, referred to as "Restinga." Edaphoclimatic variables were collected from both areas. Five species were selected: *Erythroxylum pulchrum* A.St.-Hil. (Erythroxylaceae), *Nectandra membranacea* (Sw.) Griseb. (Lauraceae), and *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), all found in both the forest and Restinga areas; *Stachytarpheta speciosa* (Verbenaceae), found only in the Restinga area; and *Siparuna guianensis* Aubl. (Siparunaceae), observed only in the forest area. Leaf fragments were collected from healthy adult individuals for morphoanatomical analyses and to assess the loss of photochemical efficiency of photosynthesis due to leaf dehydration. The data were statistically analyzed using R software. The leaf blades of the Restinga species developed a thicker cuticle, a higher trichome density, and adjustments that may influence transpiration regulation, promoting resistance to water loss. In the forest individuals, the larger leaf area and greater stomatal size suggest strategies geared towards light capture and photosynthetic efficiency. In histochemical analyses, alkaloids, phenolic compounds, and total proteins were more abundant in the Restinga individuals. Although co-occurring species shared several characteristics, the evaluated traits did not separate them into distinct groups, with exclusive species exhibiting specific anatomical and physiological adjustments. The Restinga, characterized by more limiting conditions, favored species with traits focused on defense and resource conservation, but with physiological limitations regarding drought resistance. The forest, with less restrictive conditions, supported a strategy focused on growth and photosynthetic efficiency. This study highlighted how species from different families in the Atlantic Forest on Ilha Grande adjust their leaf traits under contrasting microclimatic conditions, revealing distinct and, at times, convergent acclimatory strategies. The analyses demonstrated a trade-off between growth and defense, with Restinga species investing more in protection and forest species prioritizing growth. The differentiation between co-occurring and exclusive species underscored the influence of phenotypic plasticity, ecological specialization, and phylogeny on acclimatory strategies.

Keywords: acclimation, climate change, contrasting microclimates, functional traits, phenotypic variability.

INTRODUÇÃO

Compreender a variabilidade, tanto intraespecífica quanto interespecífica, é essencial para entender como os organismos respondem e se ajustam a variadas condições ambientais. A variação intraespecífica nos atributos funcionais das espécies é particularmente importante, pois fornece um leque de estratégias aclimatativas que, quando favorecidas por pressões ambientais, permitem à espécie persistir e se reproduzir em uma ampla gama de cenários ambientais (Pritzkow *et al.*, 2020). Assim, analisar a variabilidade funcional das espécies emerge como um componente fundamental para entender os mecanismos que garantem sua capacidade de manutenção e a continuidade diante de desafios ambientais em constante mudança.

As variações ambientais impactam significativamente as plantas, induzindo alterações estruturais e fisiológicas que afetam seu crescimento e desenvolvimento (Andrianasolo, *et al.*, 2016; Zargar *et al.* 2017; Barroso Neto *et al.*, 2018; 2021; Zarei, 2022). Compreender essas alterações é essencial para avaliar as respostas das plantas às mudanças climáticas, tema amplamente investigado por diversos autores (Simioni *et al.*, 2017; Pireda *et al.*, 2019; 2020; Bezerra *et al.*, 2020; Li *et al.*, 2021; Wagg *et al.*, 2021; Oliveira *et al.*, 2023).

Dentre os parâmetros utilizados para avaliar a resposta das plantas a alterações no ambiente, os atributos funcionais são um dos mais utilizados (Pireda *et al.*, 2020; Simioni *et al.*, 2020, Oliveira *et al.*, 2023). Estes atributos são características fenotípicas que se mostram determinantes na seleção do ambiente onde a planta conseguirá se estabelecer, enquanto sua plasticidade definirá o grau de restrição ou flexibilidade diante das condições ambientais (Xavier *et al.*, 2023). No contexto dessas mudanças ambientais, os fatores abióticos são um dos responsáveis pelas alterações nos atributos funcionais, visto que diferentes disponibilidades de recursos em um ambiente desencadeiam diversas estratégias ecológicas das plantas para sua sobrevivência (Vitória *et al.*, 2019).

O estudo dos atributos funcionais revela como diferentes grupos filogenéticos desenvolveram características específicas ao longo de sua história evolutiva, influenciando a aclimatação das espécies diante das mudanças climáticas (Cianciaruso *et al.*, 2009). Pressões ambientais e competição

limitaram as combinações de atributos mantidas, resultando na estrutura funcional atual e na possível convergência adaptativa entre grupos distintos (Cianciaruso *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2016). Tais convergências podem ser observadas em plantas de grupos filogenéticos distintos que, quando expostas a condições ambientais similares, como solos pobres, alta incidência de luz e baixa disponibilidade hídrica, desenvolvem adaptações funcionais semelhantes, como a redução da área foliar específica e o aumento da lignificação dos tecidos foliares (Díaz *et al.*, 2016).

Outro parâmetro utilizado para avaliar a resposta das plantas a alterações no ambiente são as estruturas secretoras, sendo amplamente presentes entre diferentes famílias, desempenhando um papel essencial na interação das plantas com o ambiente e com outros organismos (Fahn, 1979). Por serem imóveis, as plantas as utilizam para produzir metabólitos que auxiliam na defesa contra estresses, sejam eles abióticos, como limitações na disponibilidade de água, luz, e nutrientes, como bióticos, gerados por herbívoros e patógenos, além de atrair polinizadores (Fahn, 1988). Presentes em diversos órgãos vegetais, estas variam em localização e na produção de metabólitos secundários (Fahn, 1979; Evert, 2013). Os metabólitos secundários fazem uma interface química entre a planta e o ambiente a qual está inserida, auxiliando em seu crescimento, sobrevivência e reprodução (Yamane *et al.*, 2010; Tresmondi *et al.*, 2015). Estudos recentes têm demonstrado uma conexão entre os metabólitos produzidos pelas estruturas secretoras das plantas e o ambiente onde estas se desenvolvem (Ramawat & Goyal, 2020), permitindo estabelecer uma associação direta entre as características secretoras das plantas e sua sobrevivência em diferentes ambientes.

Nesse sentido, compreender a relação entre estrutura secretora e ambiente torna-se especialmente relevante em regiões tropicais, onde a diversidade de condições ambientais favorece o surgimento de diferentes estratégias adaptativas, se mostrando como as regiões com maior biodiversidade do planeta (Gaston, 2000). Um exemplo desta região é a Mata Atlântica, a segunda maior floresta tropical da América do Sul (Marques & Grelle, 2021). Este bioma exibe diversas fitofisionomias marcadas por alta heterogeneidade de clima, água e solo, sendo reconhecida como um dos

hotspots mundiais de biodiversidade (SOS Mata Atlântica, 2019). Essa variação ambiental cria condições que favorecem a coexistência de diferentes mecanismos de aclimatação, permitindo que algumas espécies consigam se estabelecer simultaneamente em diferentes fitofisionomias (Pireda *et al.*, 2020; Castelar *et al.*, 2022, 2023; Xavier *et al.*, 2023).

Essa riqueza ecológica, no entanto, encontra-se sob crescente ameaça devido às mudanças climáticas globais, intensificadas por atividades antrópicas. A ação humana tem provocado alterações nos níveis de precipitação, disponibilidade de luz e temperatura (Dusenge, *et al.*, 2019; Barroso Neto *et al.*, 2021; Wagg *et al.*, 2021), intensificando eventos climáticos extremos, que estão se tornando cada vez mais frequentes. Essas mudanças impactam os padrões de chuvas e influenciam diretamente a qualidade do solo (Silva *et al.*, 2017; Syam *et al.*, 2024). As projeções realizadas por De Moraes *et al.* (2023) indicam uma redução de 2% a 3% na precipitação e apontam para uma alta probabilidade de avanço da desertificação na região Sudeste do Brasil até o final do século.

Diante das crescentes alterações impostas pelas mudanças climáticas, compreender as respostas fisiológicas das plantas se torna essencial para prever sua resiliência frente a cenários de estresse ambiental mais frequentes e intensos. A eficiência fotoquímica do fotossistema II, utilizada para avaliar a capacidade de aclimatação das espécies a variações em fatores como disponibilidade hídrica, luminosidade e temperatura (Guidi & Degl'Innocenti, 2012; Mielke *et al.*, 2023), reflete uma estratégia funcional de proteção do aparato fotossintético e de regulação da perda de água, frequentemente ajustadas conforme as condições do ambiente. Assim, a análise de parâmetros fisiológicos, especialmente quando associada a características morfológicas, anatômicas e químicas, oferece subsídios valiosos para investigações que comparam espécies em ambientes com diferentes graus de conservação e pressões ambientais.

O estudo de plantas em ambientes contrastantes ajuda a prever suas respostas às mudanças climáticas, sendo um tema amplamente investigado (Rabelo *et al.*, 2012, 2013; Campbell *et al.*, 2018; Pireda *et al.*, 2019, 2020; Bezerra *et al.*, 2020; Costa *et al.*, 2020). Entre estes ambientes, ilhas naturais são sistemas modelos ideias, devido ao isolamento geográfico e alta

heterogeneidade abiótica, resultante de variações altitudinais e climáticas (Kueffer & Fernández-Palacios, 2010). A Ilha Grande, localizada no município de Angra dos Reis, no Rio de Janeiro, é uma das principais áreas de preservação da Mata Atlântica, abrangendo cerca de 19.300 hectares (Araújo & Oliveira, 1988). A maior parte de sua extensão territorial é classificada como área de proteção ambiental, devido à importância ecológica das diversas espécies que habitam a região (Esbérard *et al.*, 2006). A Ilha apresenta uma grande diversidade de fitofisionomias, que variam de Restinga a Florestas Ombrófilas, resultando em uma heterogeneidade ambiental, favorecendo diferentes formas de vida e biodiversidade (Callado *et al.*, 2009). Embora grande parte do território seja destinada à preservação, algumas áreas passaram por intensos processos de antropização, onde atualmente é possível observar a vegetação se recuperando nesses locais. Essas áreas oferecem um importante contexto para estudos sobre sucessão vegetacional e a seleção de espécies em ambientes degradados (Castelar *et al.*, 2023).

Neste sentido, algumas perguntas guiam este trabalho, como: Quais são os ajustes anatômicos e morfológicos da lâmina foliar de espécies ocorrentes em dois ambientes contrastantes da Ilha Grande? Quais os principais grupos de metabólitos presentes nas secreções das estruturas secretoras dessas espécies, e como esses compostos podem estar relacionados às condições ambientais em que as plantas se desenvolvem? Os atributos foliares encontrados são distribuídos nas famílias ou são exclusivos? Essas características são consistentes em diferentes ambientes, ou é possível observar uma plasticidade?

A hipótese central deste estudo postula que as espécies, mesmo sendo filogeneticamente diferentes, desenvolveram atributos funcionais semelhantes, refletindo estratégias aclimatativas que favorecem sua sobrevivência nos ambientes em que estão inseridas. Espera-se que, ao comparar indivíduos de áreas de restinga com aqueles de ambientes florestais, seja observado um conjunto diferente de estratégias, moldadas pelas condições específicas de cada ambiente.

Além disso, presume-se que as plantas em ambientes com menor disponibilidade de recursos apresentem variações significativas em estruturas, como maior quantidade de tricomas e cristais, cutículas mais espessas, e menor

área foliar, características vistas como fundamentais para oferecer proteção contra uma série de desafios ambientais, incluindo dessecação, alta disponibilidade de luz, herbivoria, dentre outras condições. As estruturas secretoras podem exibir variações em termos de quantidade ou tamanho, influenciadas pelo ambiente em que a planta se encontra. Essa hipótese ressalta a complexidade e a multifuncionalidade das características relacionadas à sua aclimatação, sugerindo que as plantas desenvolvem uma gama de mecanismos estruturais e fisiológicos para sobreviver em diferentes ambientes.

OBJETIVO GERAL

Analisar os atributos foliares de espécies de diferentes famílias ocorrentes na Mata Atlântica na Ilha Grande, desenvolvidas em ambientes com microclimas diferentes, para identificar as estratégias aclimatativas convergentes entre elas.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Mensurar as características morfológicas das espécies nas duas áreas, avaliando seus atributos foliares;
- Descrever a estrutura anatômica foliar das espécies, identificando as estruturas secretoras presentes e os principais grupos de compostos químicos secretados;
- Comparar a ocorrência de características anatômicas foliares em cada área de estudo, buscando possíveis convergências que refletem as condições do ambiente em que se inserem;
- Analisar a variação intraespecífica e interespecífica das características anatômicas da folha, a fim de identificar a existência de atributos que favorecem a aclimatação das espécies nos ambientes que estão inseridas.

METODOLOGIA

Área de Estudo

O estudo foi conduzido na Ilha Grande, localizada na costa sul do estado do Rio de Janeiro, na Baía da Ilha Grande, município de Angra dos Reis ($23^{\circ}04'31''$ - $23^{\circ}13'36''$ S; $44^{\circ}05'27''$ - $44^{\circ}22'43''$ W), a aproximadamente 100 km do centro da cidade do Rio de Janeiro e 250 km do centro da cidade de São Paulo, no Brasil. O clima é tropical quente e úmido, sem estação de seca definida, assim como estabelecido por Köppen (Alvares *et al.* 2014). Possui uma pluviosidade não uniforme, podendo variar de 1.245 mm a até 4.531 mm, com temperatura variando entre 20 °C e 26 °C, chegando a até 39 °C nos períodos de verão e 15 °C no inverno (Salgado & Vasquez, 2009).

A preservação do patrimônio genético de diversas espécies e sua importância ecológica levou a Ilha a ser designada, por lei, como área de proteção ambiental em quase toda a sua extensão (Esberard *et al.*, 2006). Nesta área, encontra-se o Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG), que em reconhecimento a sua riqueza biológica, a UNESCO, em 2019, classificou a Ilha Grande como parte do primeiro patrimônio cultural e de biodiversidade do Brasil (Callado *et al.*, 2020).

Na Ilha, foram realizados estudos em duas áreas com microclimas diferentes (Figura 1, Figura 2). A primeira área, denominada como floresta, está localizada em uma fitofisionomia de Floresta Ombrófila Submontana, caracterizada por uma vegetação mais fechada e úmida, favorecendo espécies adaptadas a condições de sub-bosque, estando mais afastada e elevada em comparação ao nível do mar. A segunda área, denominada como restinga, está a 750m de distância da área de floresta, e é um ambiente que passou por um processo significativo de antropização, mas que atualmente a vegetação restabelecida possui características de uma restinga, com mata menos densa, solo arenoso e influência marinha. As diferenças no microclima, disponibilidade hídrica, composição florística e estrutura da vegetação entre essas duas fitofisionomias representam condições ambientais contrastantes que influenciam diretamente as estratégias aclimatativas observadas nas espécies estudadas.

As diferenças edafoclimáticas entre as áreas estão listadas na Tabela 1 e Figura 1.

Dentre os fatores climáticos, a disponibilidade de luz se destacou como a variável com maior diferença entre as áreas, sendo significativamente mais elevada na restinga, que se deve à menor cobertura vegetal e o porte reduzido dos indivíduos nesse ambiente, em comparação à floresta.

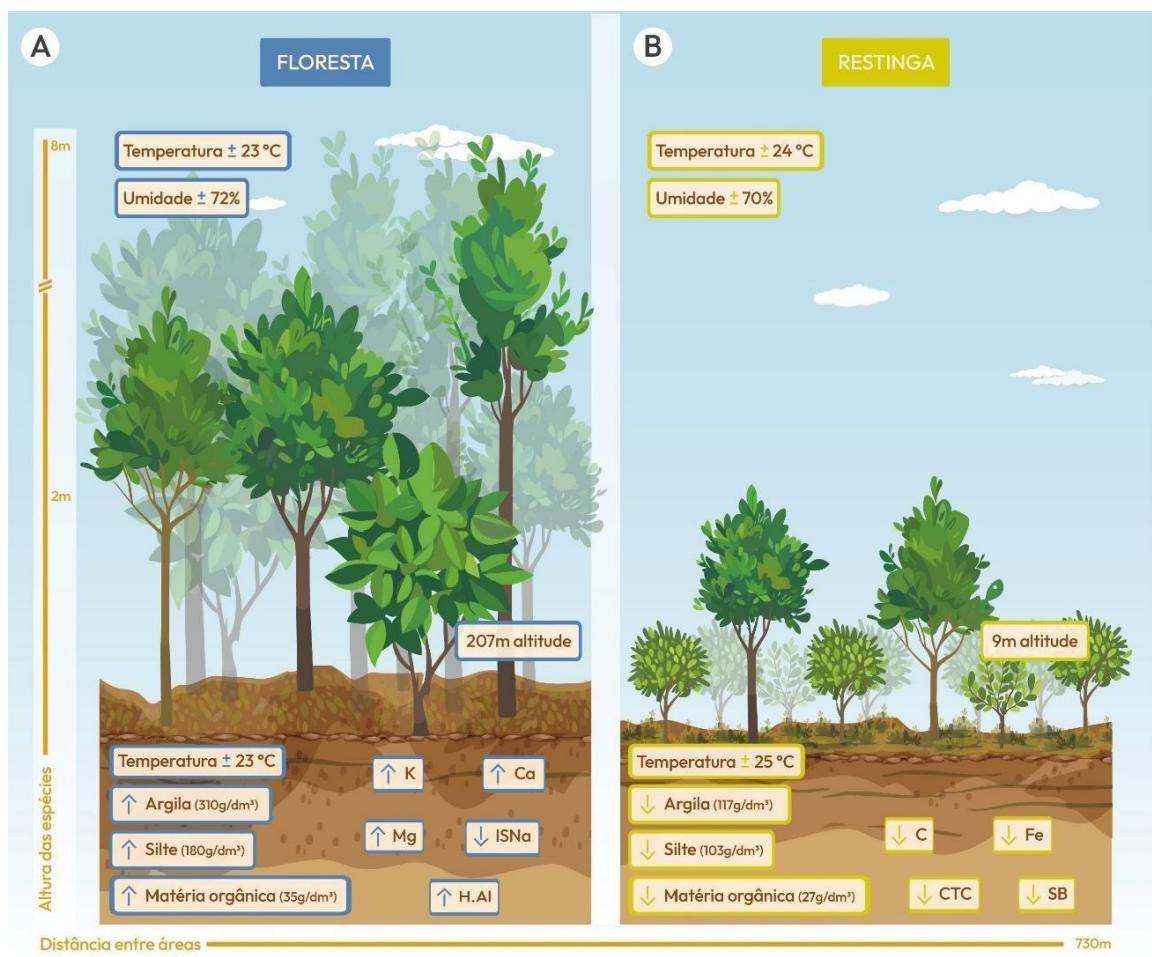


Figura 1 - Caracterização das áreas de estudo, com as diferentes condições climáticas e edáficas das áreas de floresta (A), e de restinga (B).

Tabela 1 - Propriedades físico-químicas do solo das áreas de estudo.

Parâmetros do Edafoclimáticos	Área				Valor de P
	Média	DP	Média	DP	
Temperatura (°C)	24.29	1.61	23.34	0.50	0.2593
Umidade (%)	70.61	2.15	72.64	1.14	0.09732
Temperatura do solo (°C))	25.29	1.43	23.44	1.56	0.08248
Disponibilidade de Luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	3.2603	5.0625	0.5683	0.8258	0.02966 *
Condutividade Elétrica ($\mu\text{S/cm}$)	1761.5250	595.6742	1368.2031	463.2071	0.09633
Argila (g/dm³)	117.6224	70.6456	310.8687	72.9688	0.001166 *
Silte (g/dm³)	103.3061	70.5378	180.8952	29.2786	0.01107 *
pH	4.88	0.10	4.79	0.20	0.1079
S.SO⁴ (mg/dm³)	2.8673	1.5781	6.7490	4.0991	0.05502
P (mg/dm³)	14.7551	17.5085	3.2565	1.2154	0.401
K (mmolc/dm³)	0.5745	0.0600	1.2314	0.0744	0.002141 *
Ca (mmolc/dm³)	4.8571	1.3701	12.0444	7.2409	0.002331 *
Mg (mmolc/dm³)	1.9949	0.4853	6.8174	2.4877	0.0005828 *
Al (mmolc/dm³)	5.8204	1.6169	7.1567	2.3813	0.2086
H.Al (mmolc/dm³)	37.1684	6.6835	59.6846	5.7629	0.0005828 *
Na (mmolc/dm³)	0.5878	0.0524	0.5539	0.2401	0.561
C (g/dm³)	15.7510	1.6250	20.2618	2.5392	0.004079 *
MO (g/dm³)	27.1567	2.8002	34.9324	4.3781	0.004079 *
CTC (mg/dm³)	45.4337	6.7774	80.3316	9.4824	0.0005828 *
SB (mg/dm³)	8.0143	1.6476	20.6471	9.6614	0.002141 *
V (%)	18.3980	5.0427	24.8537	8.6278	0.09732
m (%)	42.5816	9.5071	29.2714	12.4857	0.05303
ISNa (%)	1.3265	0.3164	0.7762	0.2898	0.01393 *
Fe (mg/dm³)	72.7486	29.3845	118.5437	24.3191	0.01107 *
Cu (mg/dm³)	1.1218	1.1249	0.4157	0.3228	0.1282
Zn (mg/dm³)	4.8237	4.2892	2.5468	1.2552	0.9015
Mn (mg/dm³)	8.3733	3.4028	11.9393	3.9535	0.1282
B (mg/dm³)	0.2121	0.0396	0.2402	0.0547	0.4057

* Representa uma diferença significativa com um intervalo de confiança de 95% (p); MO: Matéria orgânica; CTC: Capacidade de troca catiônica a pH 7,0; SB: Soma de bases trocáveis; V: Índice de saturação de bases; m: Índice de saturação de alumínio; ISNa: Índice de saturação de sódio.

Algumas condições edáficas variaram significativamente entre as áreas. O solo da área de floresta apresentou maior quantidade de argila e silte,

conferindo maior capacidade de retenção de água e potencial elétrico do que na área de restinga (Figura 1A). Além disso, esta área apresentou valores médios maiores de matéria orgânica, soma de bases trocáveis e de capacidade de troca catiônica, que implicam em uma maior quantidade de íons disponíveis, destacando K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , e Fe^{2+} . O solo de restinga apresentou menor acidez e maior concentração de Na^+ em comparação à área de floresta (Figura 1B). Essas diferenças resultaram em composições vegetais distintas entre os ambientes analisados.

Após a seleção dos ambientes, foram instaladas em cada uma das áreas de amostragens miniaturas de estações meteorológicas (Data loggers Perseptec DHT1400) com sensores de temperatura e umidade relativa, que realizaram a medição em intervalos de 2 horas durante o período de 1 ano. As determinações dos parâmetros microclimáticos foram feitas mediante medições em pontos distintos, com distância média de 3 metros de um ponto para o outro. Com os dados coletados, foi calculada a média absoluta de cada parâmetro microclimático.

Para a medição de variáveis ambientais, foi utilizado o radiômetro LI-250 acoplado a um sensor LI-190 para a disponibilidade de luz ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Termohigrômetro Digital Impac TH01 para a temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade do ar (%), e o sensor de variáveis edáficas WET-150 para a condutividade elétrica ($\mu\text{S/cm}$) e temperatura do solo ($^{\circ}\text{C}$). Os valores obtidos para disponibilidade de luz e variáveis do solo foram mensurados próximo de cada indivíduo selecionado, sendo realizada a média absoluta por espécie.

Amostras de solo a 30 centímetros de profundidade, próximos aos indivíduos selecionados, foram coletadas com o auxílio de um trado holandês, seguindo o protocolo estabelecido pela Empresa Brasileira Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) e foram analisadas pela Fundação Norte Fluminense de Desenvolvimento Regional (FUNDENOR) em relação a porosidade, pH, granulometria, índice de saturação do solo, umidade, quantidade de bases trocáveis.

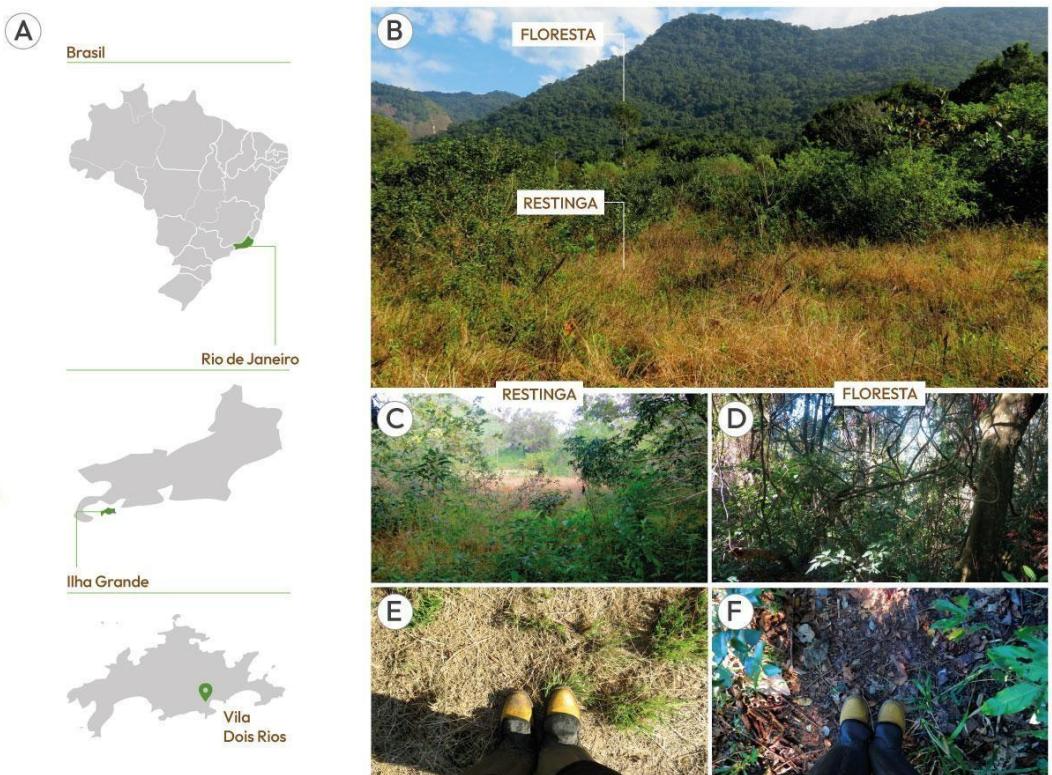


Figura 2 - Localização e identificação da área de estudo. A – Mapa do Brasil destacando a região onde foi realizado o estudo; B – Comparação dos dois ambientes avaliados; C-F – Detalhes das áreas selecionadas, mostrando as diferenças de restinga e de floresta

Seleção das espécies

As espécies selecionadas para este estudo são nativas e apresentam ampla representatividade em inventários florísticos, fitossociológicos e etnobotânicos previamente realizados na Ilha Grande (Araújo & Oliveira, 1988; Callado *et al.*, 2009; Galvão *et al.*, 2009; Manão, 2011; Rosa, 2013; Vianna Filho *et al.*, 2020). A definição das espécies de interesse foi feita com base nessas referências e em visitas técnicas ao local, nas quais foram identificadas aquelas distribuídas ao longo das áreas de estudo. A partir dessa seleção, indivíduos adultos, com aparência saudável, foram escolhidos de forma aleatória para compor a amostragem, conforme listado na Tabela 2.

Tabela 2 - Características e condição das espécies selecionadas para a coleta

Família	Espécie	Nome popular	Área	Hábito	Média Altura (m)	DAP
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum pulchrum</i> A.St.-Hil.	Cocão	RES	Árvore	3,0	10,4
			FOS		5,2	27,6
Lauraceae	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	Canela branca	RES	Árvore	3,6	10,3
			FOS		6,7	36,3
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Pau-pombo	RES	Árvore	5,3	11,6
			FOS		4,5	51,7
Verbenaceae	<i>Stachytarpheta speciosa</i> Pohl ex Schauer		RES	Subarbusto	0,7	-
Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Negramina	FOS	Árvore	1,8	2,0

Erythroxylum pulchrum, conhecida popularmente como cocão, pertencente à família Erythroxylaceae, é uma espécie arbustiva ou subarbórea, podendo atingir até 5 metros de altura (Santos *et al.*, 1999). *Nectandra membranacea*, conhecida popularmente como canela-preta, é uma espécie arbórea nativa da família Lauraceae, podendo atingir até 15 metros de altura. Tradicionalmente, suas partes são utilizadas na medicina popular devido ao seu potencial terapêutico (Bustos-Rangel *et al.*, 2023). *Tapirira guianensis*, popularmente conhecida como pau-pombo, é uma espécie arbórea nativa da família Anacardiaceae, podendo atingir até 20 metros de altura. Muito comum em florestas tropicais úmidas, bordas de matas e áreas em recuperação, essa espécie se destaca por sua ampla distribuição e aplicações medicinais (Silva *et al.*, 2020). Estas três espécies foram encontradas tanto na área de floresta como na restinga.

Stachytarpheta speciosa é uma espécie da família Verbenaceae que se destaca por seu valor ornamental. As espécies pertencentes ao gênero *Stachytarpheta* são herbáceas, podendo alcançar até 1 metro de altura, e são utilizadas em práticas tradicionais devido às suas propriedades anti-inflamatórias

e antimicrobianas (Penido *et al.*, 2006). No presente estudo, esta espécie foi registrada exclusivamente na área de restinga.

Siparuna guianensis, popularmente conhecida como negramina ou capitiú, pertence à família Siparunaceae e é uma espécie arbustiva ou arbórea que pode atingir até 6 metros de altura. Esta espécie é nativa das florestas tropicais da América do Sul e pode ser encontrada em uma diversidade de habitats (Santos *et al.*, 2022). No presente estudo, esta espécie foi registrada exclusivamente na área de floresta.

Nas áreas selecionadas, os indivíduos foram identificados individualmente, e anotando suas coordenadas em um GPS. Foram coletadas amostras foliares de sete indivíduos de cada espécie, e amostras testemunhas foram coletadas para depósito no Herbário da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (HUENF).

Análise Morfológica

Folhas totalmente expandidas e expostas ao sol de sete indivíduos de cada espécie em cada área foram padronizadas quanto ao teor de clorofila com o auxílio do medidor portátil SPAD-502, e então coletadas e armazenadas em sacos plásticos para manter sua umidade. Para o cálculo da área foliar (LA), dez folhas de cada indivíduo foram coletadas e digitalizadas utilizando o software Image-Pro Express 6.0. Discos de 0.5 cm de diâmetro do terço mediano destas folhas foram retirados e mensurados quanto a sua espessura (ESP-mm) com o auxílio de um paquímetro digital (Stainless, Hardened). Após, os discos foram submetidos à hidratação por 24 h para determinação da massa saturada (Msaturada) em balança digital (AY220, Shimadzu). Em seguida, foram colocados em estufa a 55 °C por 72 h e pesados para obtenção da massa seca (Mseca). A partir desses parâmetros foram calculados: o conteúdo de água na folha ($CRAF^{-g} m^{-2}$) = Msaturada – Mseca/Areadisco; massa foliar por unidade de área ($LMA^{-g} m^{-2}$) = Mseca/Areadisco (Kluge e Ting, 1978); e a densidade foliar ($DEN^{-mg} mm^{-3}$) = LMA/ESP (Witkowski e Lamont, 1991).

Eficiência Fotoquímica

Cinco folhas de cada indivíduo foram coletadas, armazenadas mantendo sua umidade, e levadas ao laboratório. Foi então calculada a perda da eficiência fotoquímica da fotossíntese em consequência da desidratação foliar (relação Fv/Fm), utilizando um fluorímetro portátil (OS5p, Opti-Sciences, Hudson, NH, USA) no tempo inicial em que as folhas estavam completamente hidratadas, e após 24 horas de desidratação, após a adaptação das folhas ao escuro por pelo menos 30 minutos. A variação entre os dois tempos foi calculada subtraindo o valor final com o inicial (Δ Fv/Fm).

Análises Anatômicas

Amostras da região mediana de sete folhas completamente expandidas foram fixadas à temperatura ambiente, em uma solução aquosa contendo glutaraldeído 2,5 %, formaldeído 4,0 % e tampão cacodilato de Sódio 0,05 M em pH 7,2 por 24 horas. As amostras foram desidratadas e infiltradas com Resina sintética Historesina®. Posteriormente, as amostras foram seccionadas em micrótomo rotativo, nas espessuras de 5 μm . Os cortes histológicos foram corados utilizando Azul de Toluidina O, montados em Entellan® e observados sob microscopia óptica (Axioplan ZEISS, Alemanha). Os seguintes parâmetros foliares foram avaliados nas análises anatômicas: espessura da epiderme nas faces adaxial e abaxial (em μm), do parênquima paliçádico (em μm), do parênquima lacunoso (em μm) e do mesofilo (em μm); comprimento dos estômatos (em μm); frequência/ mm^2 de estômatos e de tricomas.

A densidade do padrão de nervação foi mensurada a partir da diafanização de cinco fragmentos foliares por indivíduo seguindo o método adaptado de Strittmatter (1973). O material fixado foi inserido em etanol 96% e fervido em placa aquecedora por 10 minutos. Em seguida, o material foi transferido para uma mistura de hidróxido de sódio 5% e etanol 96%, em uma proporção 1:1, e fervido em placa aquecedora de 5-10min, o tempo para ferver pode variar de acordo com a consistência do material. Após ferver, o material foi lavado em água corrente, depois em água destilada e transferido para água sanitária 50% até tornar-se transparente, o tempo para clarificar varia de acordo com o material. Por fim, o material clarificado foi corado com Safranina, montado em lâminas semipermanentes e visualizado em microscópio óptico. As análises

foram realizadas com o auxílio do microscópio óptico (Axioplan, ZEISS, Alemanha) e as imagens foram obtidas com o auxílio de uma câmera de vídeo Moticam Pro 282B(Hong Kong) acoplada ao mesmo microscópio.

Para a detecção de metabólitos secundários presentes na lâmina foliar, fragmentos foliares fixados em formaldeído, ácido acético e álcool etílico (FAA) foram seccionados à mão livre e realizados testes histoquímicos. Secções não expostas a reagentes específicos foram utilizadas como branco, e os reagentes estão expostos na Tabela 3. Os testes histoquímicos foram realizados mais de cinco vezes, observados em um microscópio óptico em campo claro.

Tabela 3 - Reagentes utilizados para os testes histoquímicos

Reagentes	Metabólitos	Autores
Cloreto Férrico 10%	Substâncias fenólicas	(Johansen, 1940)
Sudan IV	Lipídios totais	(Pearse, 1980)
Vermelho de Rutênio	Polissacarídeos ácidos	(Johansen, 1940)
Lugol	Amido	(Johansen, 1940)
Azul Brilhante de Coomassie	Proteínas Totais	(Fisher, 1968)
Reagente de Wagner	Alcaloides	(Furr & Mahlberg, 1891)

Para observação e mensuração das estruturas externas foliares, o material foi fixado e desidratado, como descrito anteriormente. Em seguida, as amostras foram secas pelo método do ponto crítico utilizando o aparelho Bal-Tec CPD030. Após esta etapa, os fragmentos foram colocados em fita adesiva de carbono e cola de prata em suportes adequados. As amostras foram cobertas com uma fina camada de ouro, aproximadamente 20 nm, utilizando o metalizador Bal-Tec – SCD050. A observação e imagens foram feitas no microscópio eletrônico de varredura (EVO 40, ZEISS, Alemanha), a uma aceleração de voltagem variando até 25 kV.

Após a aquisição das imagens pelas diferentes técnicas de microscopia, a frequência de estruturas anatômicas foliares foram realizadas com auxílio do software Image-Pro Express 6.0, que possibilitou a quantificação das estruturas por unidade de área. Os dados de frequência foram expressos como número de estruturas por milímetro quadrado (mm^2), a partir da média de contagens realizadas em vinte e cinco campos de cada amostra.

Análise de Dados

As análises dos dados foram realizadas na linguagem R (R Core Team, 2024). Inicialmente, a normalidade das variáveis foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk, e a homogeneidade das variâncias pelo teste de Levene, utilizando, respectivamente, os pacotes *RVAideMemoire* (Herver, 2023) e *car* (Fox & Weisberg, 2019). A presença de outliers foi verificada por meio de *boxplots* gerados com o pacote *stats*, base do R.

Após a verificação dos pressupostos, constatou-se que os dados apresentavam distribuição não paramétrica. Assim, para as análises de variância pareadas, utilizou-se o teste de Mann-Whitney, disponível no pacote *stats*, seguido da estimativa do tamanho do efeito por meio dos ranks-biseriais, calculados com o pacote *effectsize* (Ben-Shachar *et al.*, 2020). Para as análises de variância múltiplas, aplicou-se o teste de Kruskal-Wallis, também do pacote *stats*.

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi utilizada para comparar as variáveis quantitativas entre áreas e espécies. Para garantir a robustez da análise, foram selecionadas as 10 variáveis que melhor explicam os componentes da PCA, respeitando a recomendação de Hair *et al.* (1998), segundo a qual deve haver, aproximadamente, cinco observações por variável independente. A seleção dessas variáveis e a construção da PCA foram realizadas com o pacote *factoextra* (Kassambara & Mundt, 2020).

Para a construção dos clusters hierárquicos, primeiramente foi gerada uma matriz de presença e ausência, a fim de identificar o compartilhamento de atributos entre as espécies. As distâncias entre as espécies foram calculadas pelo método euclidiano, utilizando o pacote *factoextra*. O agrupamento foi realizado com o método *ward.D2*, disponível no pacote *stats*, e a visualização do dendrograma foi feita com o *factoextra*.

Por fim, a matriz de correlação foi construída a partir dos coeficientes de correlação de Spearman, calculados com o pacote *corrplot* (Taiyn & Simko, 2021).

RESULTADOS

Descrição Anatômica

A lâmina foliar de *Erythroxylum pulchrum* apresenta epiderme unisseriada, ocasionalmente com subdivisões com secreção nas células epidérmicas na face adaxial (Figura 3B), hipoestomáticas, com estômatos paracíticos, cutícula espessa e tricomas tectores unicelulares, com formato cônico, e glandulares peltados na face abaxial (Figura 4A, B; Figura 5A, B). As células epidérmicas dos indivíduos de floresta apresentaram paredes mais retas, enquanto os indivíduos da área de restinga eram mais retas na face adaxial e sinuosas na face abaxial. O mesofilo apresenta organização dorsiventral, sendo composto por uma única camada de parênquima paliçádico e de cinco a oito camadas de parênquima lacunoso, ambas contendo substâncias no interior de suas células (Figura 3A, B). Os feixes vasculares são colaterais e estão envolvidos por uma bainha de esclerênquima, com os indivíduos de restinga apresentando maior tamanho do que os indivíduos de floresta. A nervura central é biconvexa, com a superfície adaxial menos proeminente comparada com a superfície abaxial, com colênquima lamelar nas regiões marginais (Figura 6A, B). A região cortical da nervura apresenta de três a seis camadas de esclerênquima, circundando o feixe vascular fechado, composto por xilema na porção interna e floema na porção externa. O padrão de nervação demonstrou clara distinção entre as nervuras quaternárias e as subsidiárias, sendo estas últimas mais abundantes (Figura 7A, B), formando aréolas de formato irregular. Suas terminações livres ocorrem tanto de forma simples como ramificadas, sem distinção entre as áreas.

A lâmina foliar de *Nectandra membranacea* apresenta epiderme unisseriada, com estômatos paracíticos restritos à face abaxial, cutículas pouco espessas e tricomas tectores unisseriados com formato cônico, e glandulares peltados presentes em ambas as faces (Figura 4C, D; Figura 5C, D). As células epidérmicas dos indivíduos da área de restinga apresentam paredes mais retas na face adaxial e sinuosas na face abaxial comparadas com os indivíduos de floresta, que apresentam paredes mais retas (Figura 3C, D). O mesofilo é dorsiventral, composto por uma a duas camadas de parênquima paliçádico e

quatro a seis camadas de parênquima lacunoso, ambos contendo substâncias armazenadas no interior celular. Células oleíferas estão distribuídas nos parênquimas (Figura 3C, D; Figura 7C, D). Os feixes vasculares são colaterais e estão envolvidos por uma bainha esclerenquimática, mais proeminente nos indivíduos de restinga do que na floresta. Sua nervura central é biconvexa, com a face abaxial dos indivíduos de restinga mais curvada, ao passo que nos indivíduos de floresta são mais retos, com colênquima anelar em ambas as faces (Figura 6C, D). A nervura possui feixe vascular aberto, com células esclerenquimáticas predominando na região inferior. A nervação de sua lâmina foliar apresentou maior quantidade de nervuras quaternárias nos indivíduos de floresta em comparação à restinga. As nervuras subsidiárias são as menos numerosas em relação às demais espécies analisadas (Figura 7C, D). As aréolas formadas apresentam contornos retos e irregulares, sem variações entre os indivíduos das diferentes áreas.

A lâmina foliar de *Tapirira guianensis* apresenta epiderme unisseriada, com células epidérmicas apresentando paredes levemente sinuosas nos indivíduos de restinga, e mais acentuadamente sinuosas nos indivíduos de floresta. A cutícula é presente em ambas às faces, sendo mais espessa nos indivíduos de restinga, os estômatos do tipo paracítico eram restritos à face abaxial, e apresentaram tricomas tectores unisseriados e glandulares peltados (Figura 4E, F; Figura 5E, F). O mesofilo é dorsiventral, composto por uma a duas camadas de parênquima paliçádico com conteúdo em seu interior, e seis a oito camadas de parênquima lacunoso, com espaços intercelulares reduzidos (Figura 3E, F). Idioblastos cristalíferos são observados próximos à epiderme adaxial (Figura 7E, F; Figura 8H), e ductos próximos ao xilema e floema, composto por epitélio unisseriado revestindo o lúmen, e uma bainha composta por uma ou duas camadas concêntricas de células achataadas (Figura 3E; Figura 8G). A nervura central é biconvexa, apresentando tricomas tectores, com colênquima angular nas regiões marginais, e o feixe vascular era fechado, revestido por uma camada de esclerenquima, com ductos localizados no seu interior (Figura 6E, F). Seu padrão de nervação apresentou maior quantidade de nervuras quaternárias nos indivíduos de restinga, mas em menor abundância que as subsidiárias (Figura 7E, F). As aréolas formadas são irregulares e

assimétricas, com terminações livres de forma simples e ramificadas, sem diferenças entre as áreas avaliadas.

A lâmina foliar de *Stachytarpheta speciosa* exibe uma epiderme unisseriada com paredes sinuosas na face adaxial e muito sinuosas na face abaxial, coberta por uma cutícula espessa (Figura 3G). Apresenta tricomas tectores unisseriados com formato cônico, e com glandulares do tipo peltado e capitado em ambas as superfícies da folha (Figura 8I – K), e estômatos diacíticos que ocorreu predominantemente na face abaxial (Figura 4G; Figura 5G). O mesofilo é dorsiventral, composto por uma única camada de parênquima paliçádico e de três a quatro camadas de parênquima lacunoso, com ambos os parênquimas contendo substâncias armazenadas. A nervura central é biconvexa e possuía colênquima anelar nas regiões marginais (Figura 6G). O feixe vascular era aberto, sem fibras, com o floema circundando o xilema. As nervuras subsidiárias, embora pouco frequentes, foram mais numerosas que as quaternárias (Figura 7G). As terminações livres ocorrem de forma simples, e as aréolas resultantes foram retas e pouco regulares.

A lâmina foliar de *Siparuna guianensis* possui epiderme unisseriada, ocasionalmente bisseriada (Figura 8L), com paredes anticlinais externas levemente sinuosas em ambas as faces, e cutícula delgada. Os estômatos paracítico estão presentes predominantemente na face abaxial, e houveram tricomas tectores unisseriados cônicos, estrelados com 2 a 8 braços, e glandulares peltados, distribuídos em ambas as faces (Figura 4H; Figura 5H). O mesofilo é dorsiventral, com uma camada de parênquima paliçádico e de três a cinco camadas de parênquima lacunoso, ambos contendo substâncias no interior celular (Figura 3H). A nervura central é biconvexa, com colênquima lamelar, apresentando tricomas tectores em sua epiderme (Figura 6H). O feixe vascular é fechado, com o floema circundando o xilema. O padrão de nervação mostrou que as nervuras quaternárias possuem tamanho e formato semelhantes com as subsidiárias (Figura 7H). As terminações livres simples foram pouco frequentes, e as aréolas formadas mostraram-se assimétricas e irregulares.

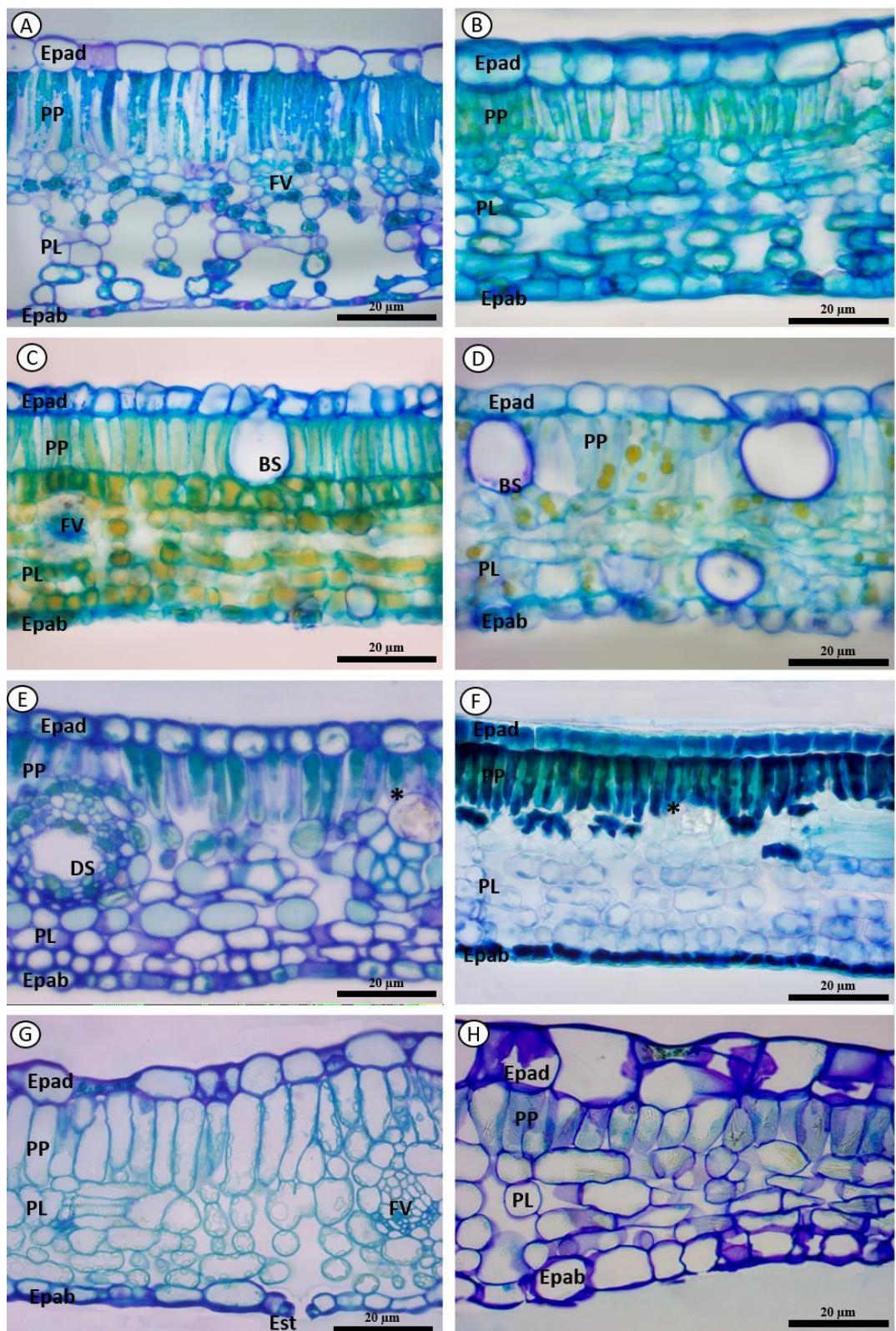


Figura 3 - Secção transversal da lâmina foliar das espécies de restinga (A, C, E, G) e de floresta (B, D, F, H), mostrando suas diferenças anatômicas. A, B – Mesofilo de *E. pulchrum*; C, D – Mesofilo de *N. membranacea*; E, F – Mesofilo de *T. guianensis*; G – Mesofilo de *S. speciosa*; H – Mesofilo de *S. guianensis*. Legenda: CO: célula oleífera; DS: ducto secretor; Epad: epiderme adaxial; Epab: epiderme abaxial; Est: estômato; FV: feixe vascular; PP: parênquima paliçádico; PL: parênquima lacunoso; *: cristais.

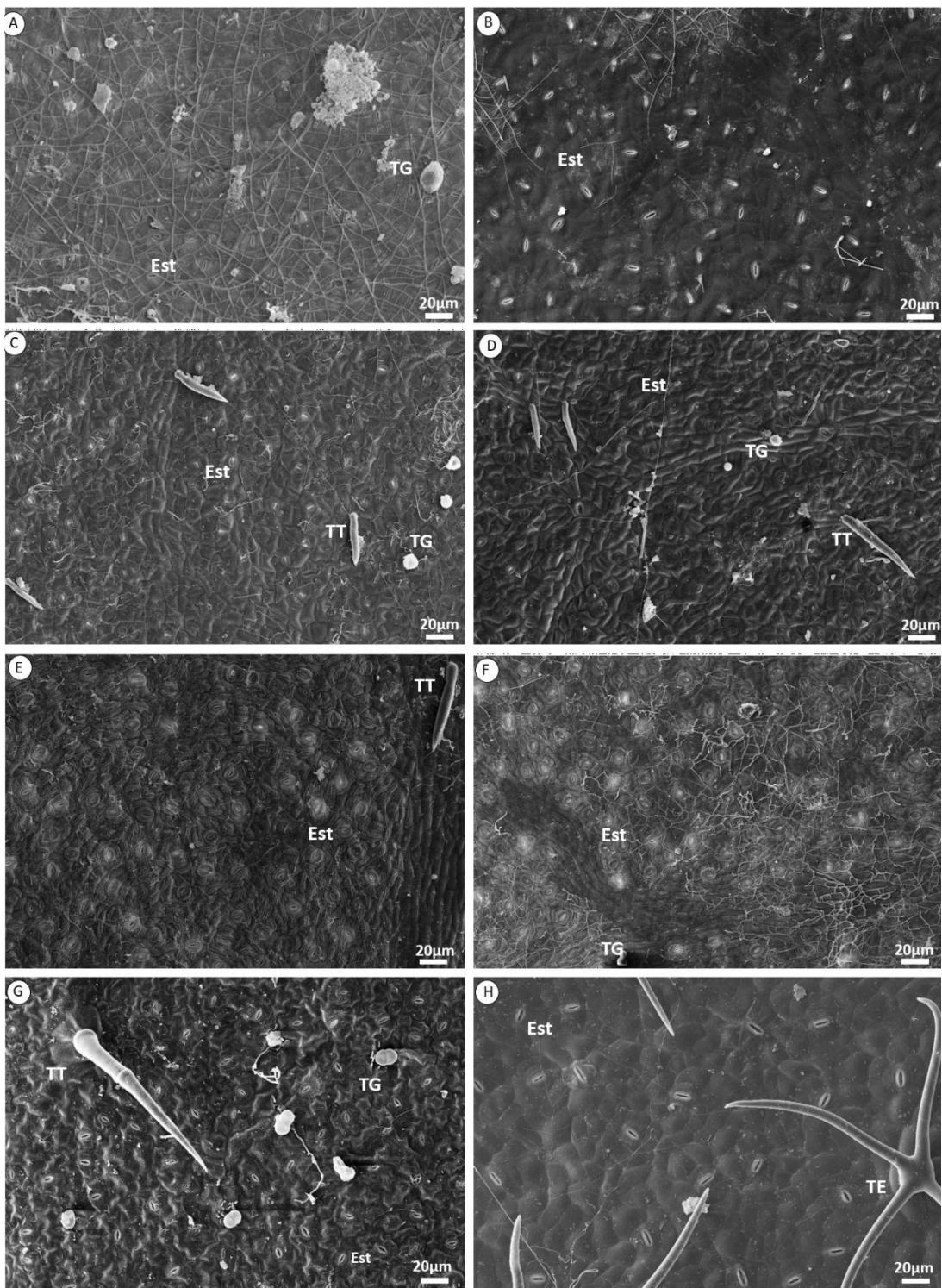


Figura 4 - Micromorfologia da face abaxial da lâmina foliar das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), evidenciando suas estruturas epidérmicas abaxiais. A, B – Epiderme abaxial de *E. pulchrum*; C, D – Epiderme abaxial de *N. membranacea*; E, F – Epiderme abaxial de *T. guianensis*; G – Epiderme abaxial de *S. speciosa*; H – Epiderme abaxial de *S. guianensis*. Legenda: Est: estômato; TG: tricoma glandular; TE: tricoma estrelado; TT: tricoma tector.

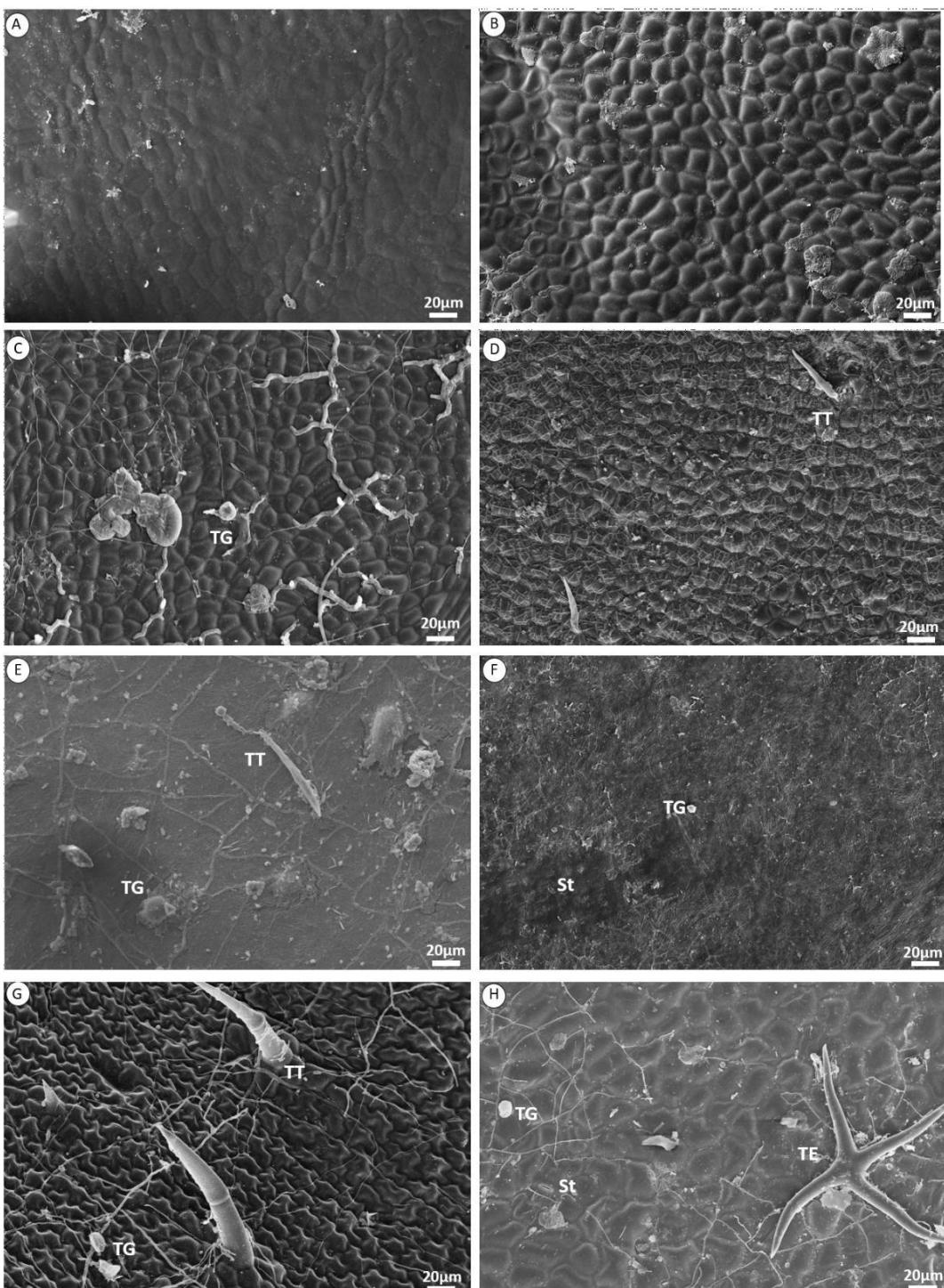


Figura 5 - Micromorfologia da face adaxial da lâmina foliar das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), evidenciando suas estruturas epidérmicas adaxiais. A, B – Epiderme adaxial de *E. pulchrum*; C, D – Epiderme adaxial de *N. membranacea*; E, F – Epiderme adaxial de *T. guianensis*; G – Epiderme adaxial de *S. speciosa*; H – Epiderme adaxial de *S. guianensis*. Legenda: Est: estômato; TG: tricoma glandular; TE: tricoma estrelado; TT: tricoma tector.

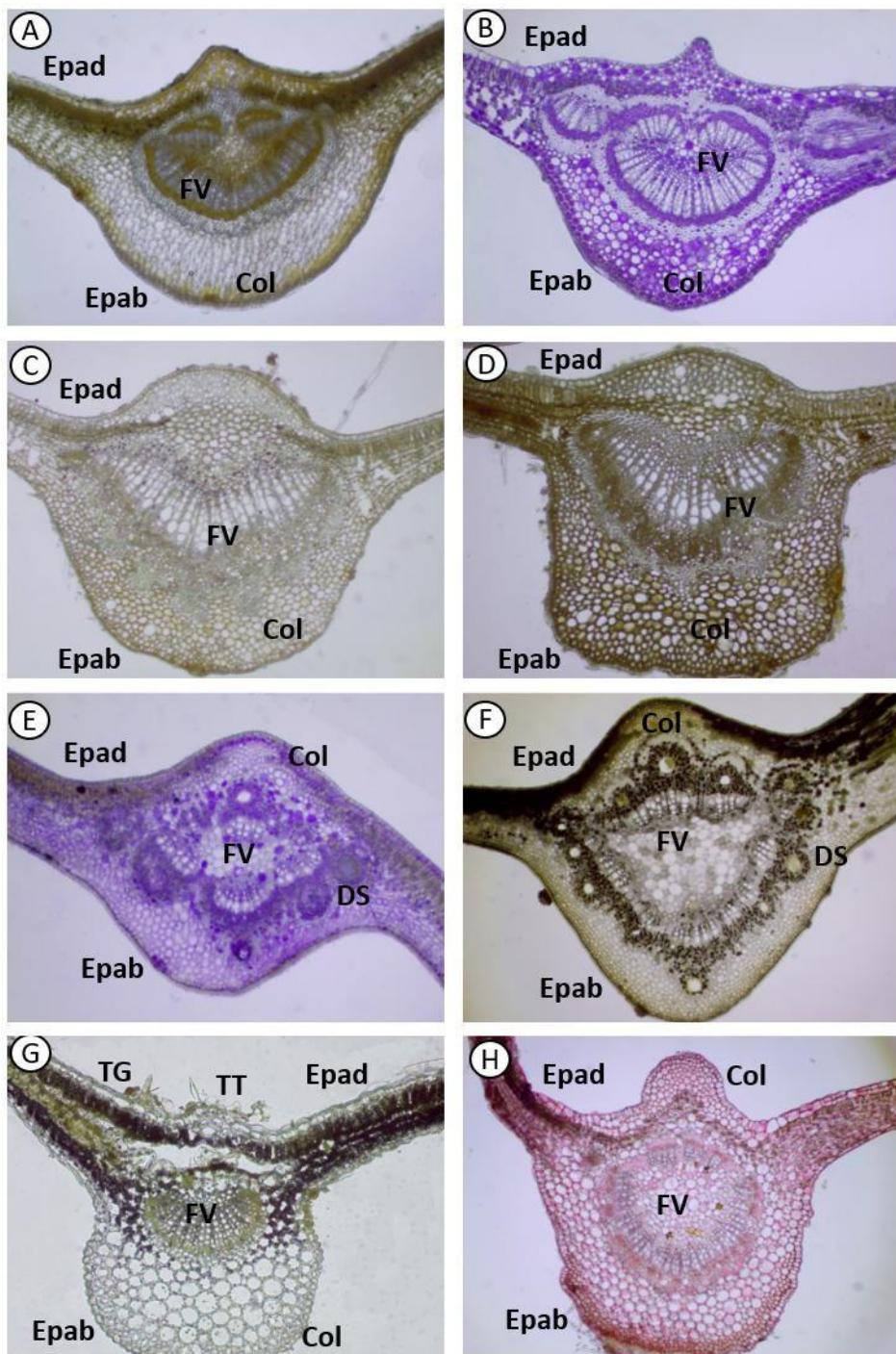


Figura 6 - Secção transversal da nervura central da lâmina foliar das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), mostrando suas diferenças anatômicas. A, B – Nervura central de *E. pulchrum* em branco (A), e corada com Azul de Coomassie; C, D – Nervura central de *N. membranacea* em branco (C) e corado com Lugol (D); E, F – Nervura central de *T. guianensis* corado com Azul de Coomassie (E) e com Cloreto Férrico (F); G – Nervura central de *S. speciosa* corado com reagente de Wagner (G); H – Nervura central de *S. guianensis* corado com Vermelho de Rutênio. Legenda: Col: colênhima; DS: ducto secretor; Epab: epiderme abaxial; Epad: epiderme adaxial; FV: feixe vascular; TG: tricoma glandular; TT: tricoma tector.

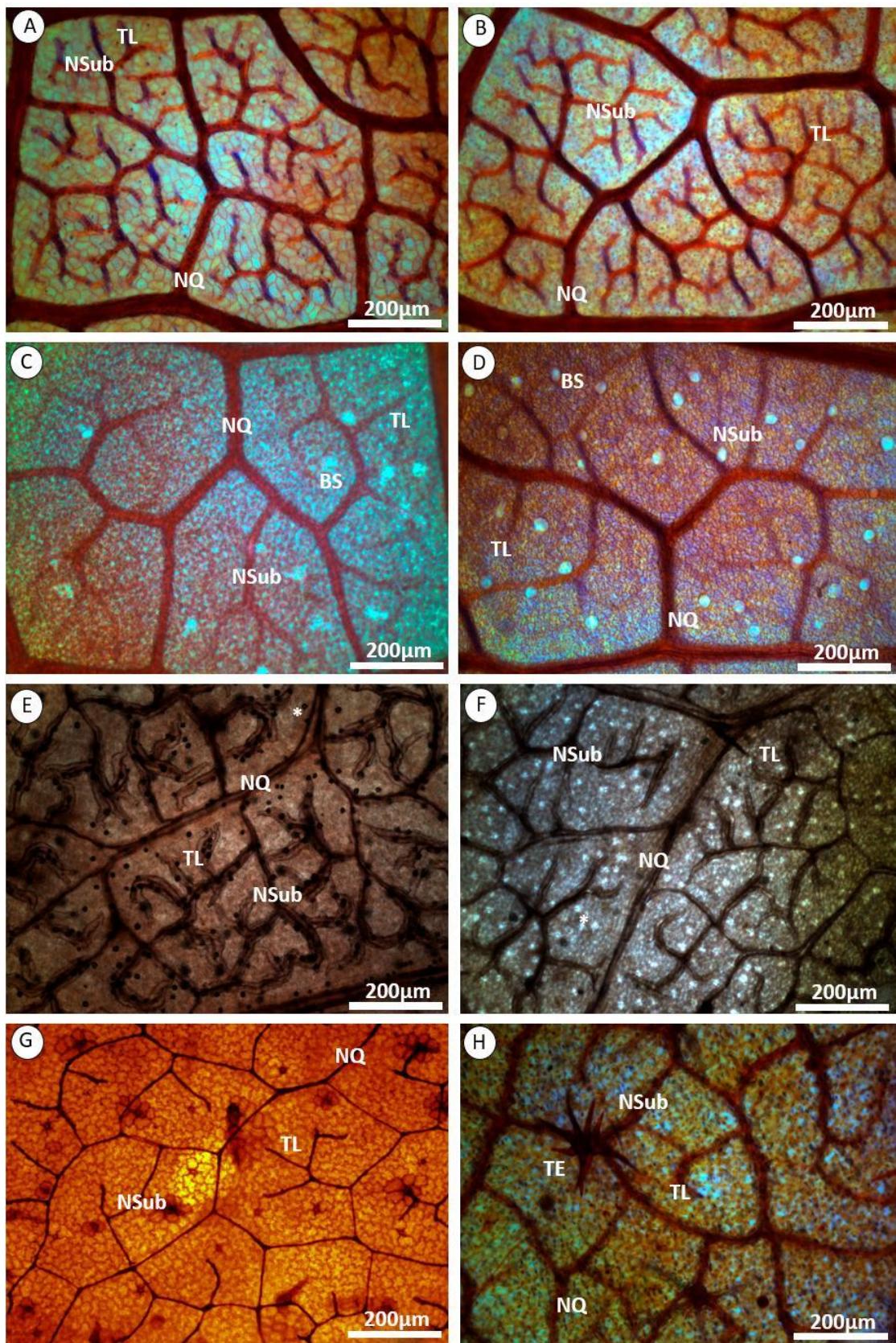


Figura 7 - Distribuição do padrão de nervação das espécies da área de restinga (A, C, D, E) e de floresta (B, D, F, H), apresentando suas diferenças anatômicas. A, B – Padrão de nervação de *E. pulchrum*; C, D – Padrão de nervação de *N. membranacea*; E, F – Padrão de nervação de *T. guianensis*; G – Padrão de nervação de *S. speciosa*; H – Padrão de nervação de *S. guianensis*.

Legenda: CO: célula oleífera; NSub: nervuras subsidiárias; NQ: Nervura Quaternária; TE: tricoma estrelado; TL: terminações livres; *: cristal.

Teste histoquímico

Os resultados da análise histoquímica mostraram variações entre os indivíduos de restinga e de floresta (Tabela 4). Os principais compostos detectados foram os alcaloides, compostos fenólicos e proteínas totais. As folhas de *E. pulchrum* testaram positivo para alcaloides, compostos fenólicos e proteínas totais, com variações entre as áreas analisadas (Figura 8A). Nos indivíduos de restinga, foram detectados alcaloides e compostos fenólicos por todo o mesofilo, e proteínas totais apenas no parênquima paliçádico, já nos indivíduos de floresta, os compostos fenólicos foram detectados apenas no parênquima paliçádico, e as proteínas totais apenas no parênquima lacunoso, com a epiderme de ambas as áreas revelando compostos fenólicos e proteínas totais.

Na espécie *N. membranacea*, foram detectados alcaloides, amido e proteínas totais em suas folhas. Nos indivíduos de restinga, a lâmina foliar apresentou alcaloides e proteínas totais por todo seu mesofilo, com sua epiderme testando positivo para proteína, e nos indivíduos de floresta foram detectados alcaloides e amido em ambos os parênquimas, e proteínas totais apenas no parênquima paliçádico.

Nos testes realizados com *T. guianensis*, observou-se alcaloides, compostos fenólicos e proteínas totais em sua lâmina foliar. Os indivíduos de restinga apresentaram compostos fenólicos por todo o mesofilo e alcaloides no parênquima paliçádico, enquanto nas folhas dos indivíduos de floresta, apenas compostos fenólicos foram observados em seu mesofilo. A epiderme de ambas as áreas apresentou compostos fenólicos e proteínas.

Para *S. speciosa*, que ocorre na restinga, foram detectados alcaloides e amido apenas no mesofilo. A espécie ocorrente apenas na floresta, *S. guianensis*, testou negativo para todos os reagentes utilizados (Figura 8L).

A presença de estruturas secretoras internas foi observada apenas nas espécies *N. membranacea* e *T. guianensis*, apresentando células e ductos

secretores, respectivamente. As células oleíferas testaram positivo exclusivamente para polissacarídeos ácidos em ambas as populações das duas áreas (Figura 8D). Já os ductos apresentaram atividade positiva para todas as substâncias testadas, exceto para polissacarídeos ácidos (Figura 8G). Em nenhuma das espécies estudadas foi observada secreção com lipídios nos tecidos foliares (Tabela 4).

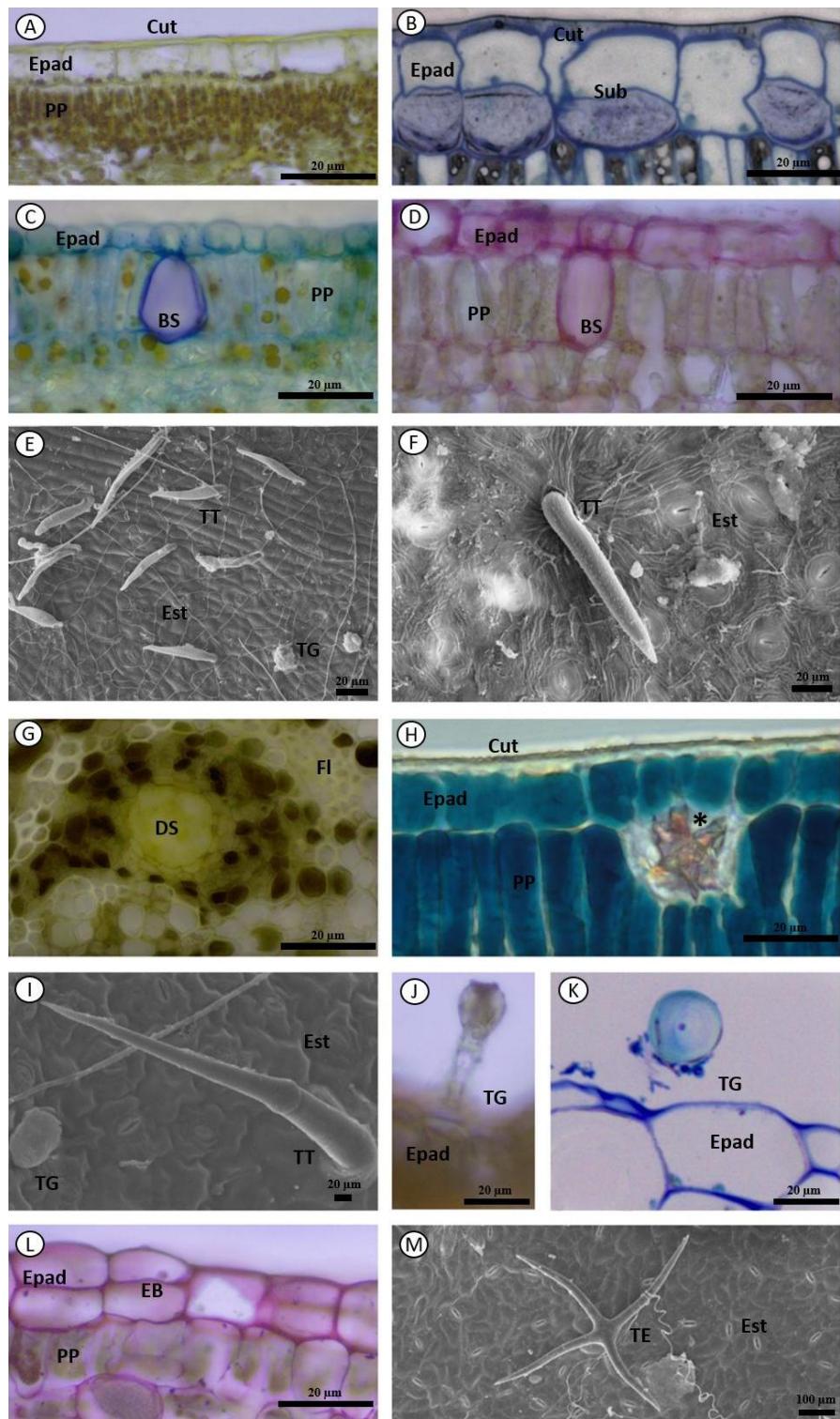


Figura 8 - Detalhes da estrutura do mesofilo e das epidermes das espécies. A,B – Mesofilo de *E. pulchrum* corado com Reagente de Wagner evidenciando seus alcaloides. (A) e Azul de Toluidina mostrando as subdivisões em sua epiderme adaxial (B); C-E – Lâmina foliar de *N. membranacea* com mesofilo corado com azul de toluidina (C) e Vermelho de Rutênio (D), evidenciando suas células oleíferas, e detalhes de sua epiderme abaxial (E), com tricomas; F-G: Lâmina foliar de *T. guianensis* com sua epiderme abaxial mostrando em detalhes seu tricoma tector (F), ducto com compostos fenólicos em seu lúmen (G), e idioblasto cristalífero próximo a sua epiderme (H); I – J: Detalhes da lâmina foliar de *S. speciosa*, com tricomas em sua epiderme adaxial (I), e tricoma glandular capitado (J); K – M: Lâmina foliar de *S. guianensis* evidenciando seu tricoma peltado (K), epiderme bisseriada (L), e epiderme abaxial com tricomas estrelados (M). Legenda: CO:

célula oleífera; Cut: cutícula; DS: ducto secretor; EB: epiderme bisseriada; Epad: epiderme adaxial; Est: estômato; Fl: floema; PP: parênquima paliçádico; Sub: subdivisão na epiderme adaxial; TE: tricoma estrelado; TG: tricoma glandular; TT: tricoma tector; *: cristal.

Tabela 4 - Testes histoquímicos realizados na lâmina foliar das espécies das duas áreas

Espécie	<i>Erythroxylum pulchrum</i>		<i>Tapirira guianensis</i>		<i>Nectandra membranacea</i>		<i>Stachytarpheta speciosa</i>		<i>Siparuna guianensis</i>
Área	RES	FOS	RES	FOS	RES	FOS	RES	RES	FOS
Alcaloides	Epi	-	-	-	-	-	-	-	-
	PP	+	-	-	-	+	+	+	-
	PL	+	-	+	-	+	+	+	-
	ES I	0	0	+	+	-	-	0	0
Amido	Epi	-	-	-	-	-	-	-	-
	PP	-	-	-	-	-	+	+	-
	PL	-	-	-	-	-	+	+	-
	ES I	0	0	+	+	-	-	0	0
Compostos fenólicos	Epi	+	+	+	+	-	-	-	-
	PP	+	+	+	+	-	-	-	-
	PL	+	-	+	+	-	-	-	-
	ES I	0	0	+	+	-	-	0	0
Lipídios	Epi	-	-	-	-	-	-	-	-
	PP	-	-	-	-	-	-	-	-
	PL	-	-	-	-	-	-	-	-
	ES I	0	0	+	+	-	-	0	0
Polissacarídeos ácidos	Epi	-	-	-	-	-	-	-	-
	PP	-	-	-	-	-	-	-	-
	PL	-	-	-	-	-	-	-	-
	ES I	0	0	-	-	+	+	0	0
Proteínas Totais	Epi	+	+	+	+	+	-	-	-
	PP	-	-	-	-	+	+	-	-
	PL	+	+	-	-	+	-	-	-

ES	0	0	+	+	-	-	0	0
I								

RES: Restinga; FOS: Floresta; Epi: Epiderme; PP: Parênquima Paliçádico; PL: Parênquima Lacunoso;
ESI: Estrutura Secretora Interna.

Variação dos atributos morfoanatômicos

Alguns atributos morfológicos e anatômicos foram mensurados entre as espécies (Figura 9) e entre as áreas estudadas (Figura 10). Quando comparado entre as espécies, a área foliar de *S. guianensis* foi estatisticamente superior, e *S. speciosa* inferior, e as populações de *N. membranacea* e *T. guianensis* presentes na floresta apresentaram valores médios significativamente maiores do que os indivíduos de restinga (Figura 9A). A espessura foliar foi significativamente maior para *E. pulchrum* e *N. membranacea* em indivíduos de restinga, com *S. speciosa* exibindo os menores valores comparados às demais espécies (Figura 9B). O conteúdo relativo de água na folha (CRAF) destacou-se em *E. pulchrum* em indivíduos de restinga e em *S. guianensis*, enquanto *S. speciosa* obteve os menores valores (Figura 9C). A massa foliar por unidade de área (LMA) teve distribuição significativamente mais elevada para *E. pulchrum* em indivíduos de restinga e para *N. membranacea* em indivíduos de floresta (Figura 9D). A densidade foliar apresentou maiores valores em *N. membranacea* na floresta e para *E. pulchrum* em indivíduos de restinga, enquanto *S. guianensis* obteve os menores valores (Figura 9E).

A espessura do mesofilo foi estatisticamente superior em *N. membranacea* nos indivíduos de floresta, assim como a espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso (Figura 9F-H). As epidermes foram maiores para *S. guianensis* (Figura 9I,J), enquanto a cutícula nas faces adaxial e abaxial de *S. speciosa* se mostraram maiores (Figura 9K,L). A quantidade de nervuras quaternárias foi estatisticamente superior em *N. membranacea* na floresta, enquanto as de *T. guianensis* apresentaram maiores valores na restinga (Figura 9M). As nervuras subsidiárias e terminações livres foram significativamente mais elevadas para *E. pulchrum* na floresta (Figura 9N, O).

Tricomas tectores e glandulares foram observados na lâmina foliar dos indivíduos de ambas as áreas estudadas. A espécie *S. speciosa*, exclusiva de restinga, apresentou a maior densidade de tricomas glandulares em ambas as faces foliares (Figura 9P-S). *S. guianensis* apresentou uma menor quantidade de estômatos, entretanto possuem os maiores tamanhos. Diferentemente de *N.*

membranacea e *T. guianensis*, que apresentaram maior densidade estomática e estômatos menores (Figura 9T, U).

Com relação eficiência quântica potencial do fotossistema II, os valores do $\Delta Fv/Fm$ foram maiores para *N. membranacea*, independente da área em que ocorreu. *S. speciosa*, seguida pelas outras espécies coocorrentes na área de restinga apresentaram maiores valores. *S. guianensis* apresentou o menor valor (Figura 9V).

A ocorrência de estruturas secretoras se mostrou maior para ambas as populações de *N. membranacea*, que apresentou células oleíferas e tricomas glandulares, seguida por *S. speciosa*, com tricomas glandulares (Figura 9W). Os indivíduos de *T. guianensis* da área de restinga possuíram maior quantidade de cristais do que os indivíduos de floresta (Figura 9X).

Ao analisar as relações entre esses atributos, uma variação foi observada entre forma das células epidérmicas, densidade estomática, CRAF e espessura foliar. Células epidérmicas com parede periclinais externas mais sinuosas foram associadas a folhas mais espessas, com maior CRAF, e menor densidade estomática, enquanto células epidérmicas com parede periclinal externa reta estiveram relacionadas a folhas mais finas, com menor CRAF, e uma maior densidade estomática.

Erythroxylum pulchrum e *N. membranacea* apresentaram uma variação semelhante em alguns dados morfológicos, onde ambas apresentaram maior espessura foliar, menor densidade estomática e células epidérmicas mais sinuosas na restinga. Por outro lado, nos indivíduos de floresta, apresentaram menor espessura foliar, maior densidade estomática e células epidérmicas retas. Entretanto, as duas espécies divergiram em relação ao CRAF. Em *E. pulchrum*, os indivíduos de restinga apresentaram valores mais elevados de CRAF, enquanto *N. membranacea* não houve diferença significativa entre as áreas. Já *T. guianensis* não apresentou diferenças nos valores de espessura, CRAF e densidade estomática entre as áreas, no entanto o formato de suas células epidérmicas variou, sendo pouco sinuosas nos indivíduos de restinga e mais sinuosas nos indivíduos de floresta. No entanto, as espécies não coocorrentes apresentaram respostas distintas. *S. speciosa* apresentou folhas com menor

espessura, menor CRAF e alta densidade estomática. Em contraste, *S. guianensis* apresentou maior espessura foliar, maior CRAF e baixa densidade estomática, com ambas as faces da epiderme apresentando células sinuosas.

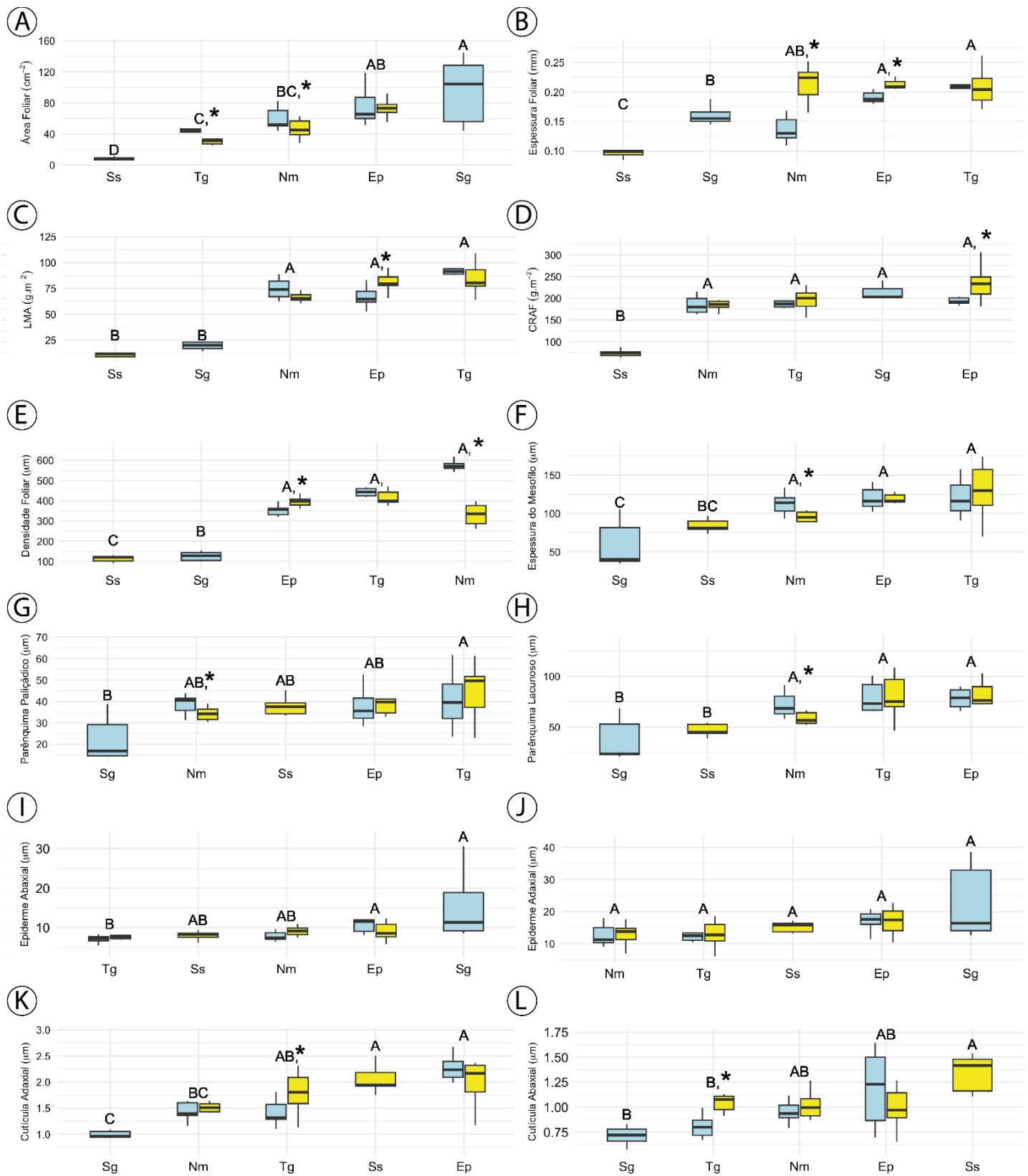


Figura 9 - Boxplots referentes aos atributos comparando as espécies. A – Área foliar; B – Espessura foliar; C – LMA; - D – CRAF; - E – Densidade foliar; F – Espessura do mesofilo; G – Parênquima paliçádico; - H – Parênquima lacunoso; I – Epiderme adaxial; J – Epiderme abaxial; K – Cutícula adaxial; L – Cutícula abaxial.

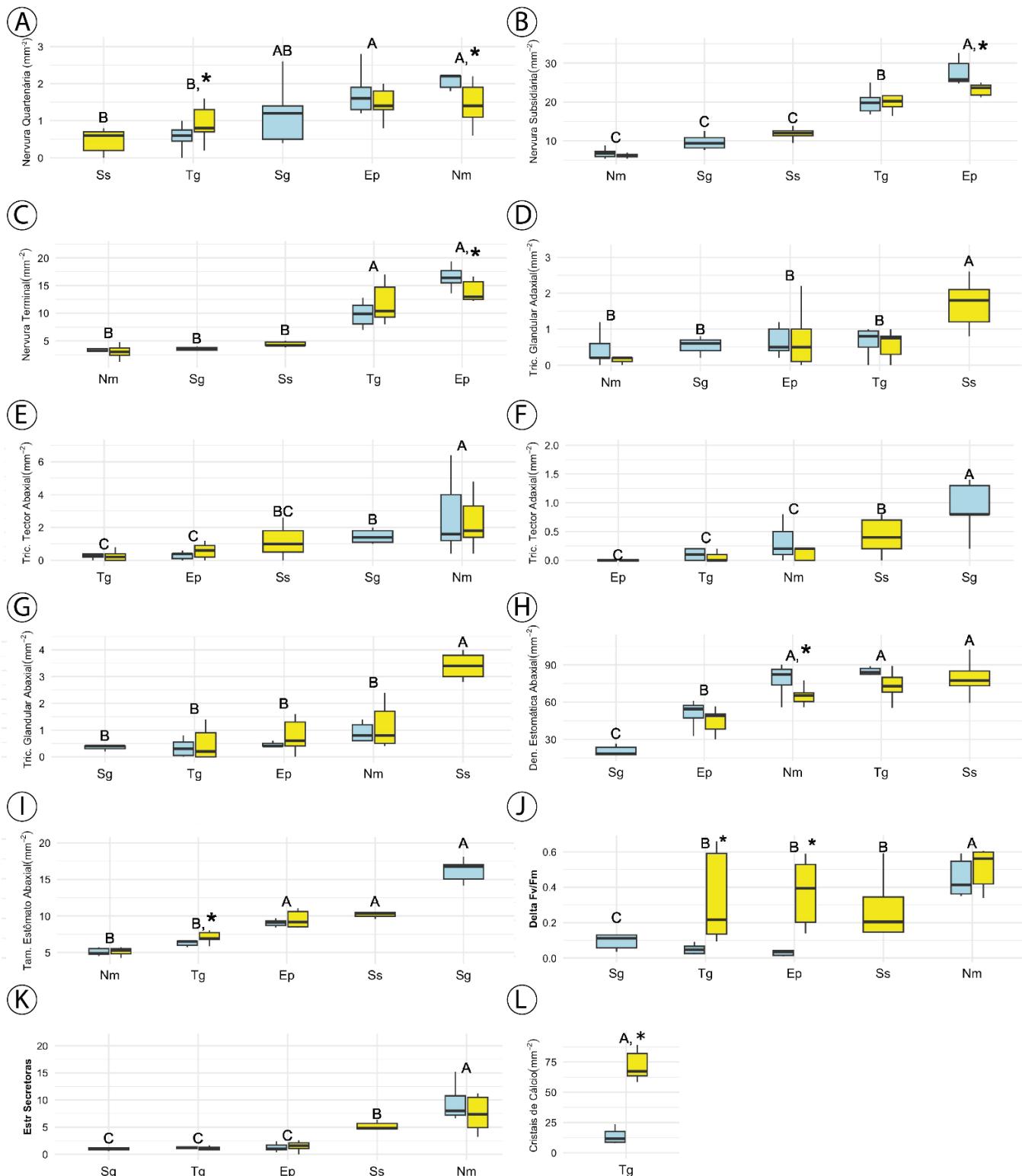


Figura 10 – Boxplots referentes aos atributos comparando as espécies. A – Nervura quaternária; B – Nervuras subsidiárias; C – Nervura Terminal; D – Tricoma glandular adaxial; E – Tricoma tector abaxial; F – Tricoma tector adaxial; G – Tricoma glandular abaxial; H – Densidade estomática abaxial; I – Tamanho dos estômatos abaxial; J - $\Delta Fv/Fm$; K – Estruturas secretoras; L – Cristais de cálcio.

Quando comparado os atributos entre as áreas (Figura 10; Tabela 5), foi observado que a espessura da cutícula, tanto adaxial quanto abaxial, a quantidade de tricomas glandulares localizados na face abaxial, e o $\Delta Fv/Fm$ apresentaram valores significativamente maiores nos indivíduos de restinga. Na área de floresta, os atributos com maiores valores foram a área foliar e o tamanho dos estômatos da face adaxial.

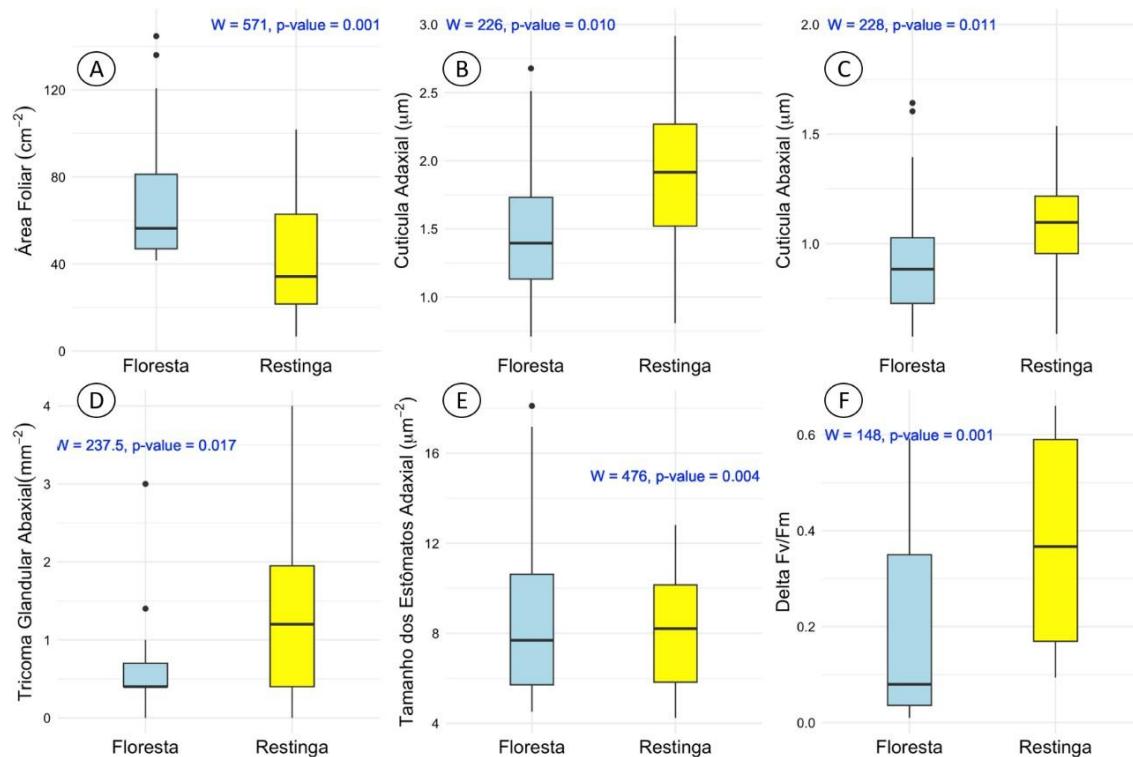


Figura 11 - Boxplots dos atributos que apresentam diferença estatística entre as áreas – A – Área foliar com valores maiores na floresta; B, C – Cutícula adaxial (B) e abaxial (C) maiores na área de restinga; D – Tricomas glandulares da face abaxial em maior quantidade na área de restinga; E – Tamanho dos estômatos adaxiais maiores na floresta; F – $\Delta Fv/Fm$ com maiores valores na restinga.

Ao analisar os principais atributos dos indivíduos de restinga, observou-se que as características com maior magnitude estavam relacionadas à resistência à perda de água. Esse fator foi evidenciado por uma maior espessura da cutícula, maior presença de tricomas e ajustes que podem influenciar a regulação da transpiração. Além disso, observou-se uma maior eficiência no uso de recursos, manifestada pela redução da área foliar, maior densidade e menor investimento nos tecidos do mesofilo. Essas aclimatações contribuem para um maior suporte estrutural, refletido pela presença aumentada de cristais e folhas

mais rígidas. Os atributos observados nos indivíduos de floresta indicam um conjunto de características voltadas para um crescimento mais rápido. Este fato se reflete na redução da espessura foliar, no menor investimento em estruturas e na eficiência do uso de recursos. Além disso, foram notadas estratégias relacionadas a uma maior eficiência fotossintética, como uma maior área foliar e pela presença de ajustes estruturais para otimizar a captura de luz. Também foi observada uma otimização no transporte de água, com ajustes na nervação foliar que favorecem a máxima distribuição hídrica com menor custo energético.

A análise de tamanho de efeito, baseada no coeficiente *rank-biserial* (Figura 11), permitiu estimar a magnitude das diferenças entre os grupos, quantificando a proporção de comparações em que os valores de um grupo superam os do outro. Ela destaca os atributos com maiores contrastes entre as áreas. O teste revelou que em indivíduos de restinga, a cutícula adaxial apresentou tamanho de efeito grande dentre os atributos, com efeito de 0,94, seguido pelo $\Delta Fv/Fm$, com efeito de 0,62, e cutícula abaxial, com efeito próximo a 0,5. Os tricomas glandulares e tectores na face abaxial apresentaram tamanho de efeito moderado, com valores próximos a 0,3. Em indivíduos de floresta, o atributo com maior tamanho de efeito foi a área foliar, com efeito próximo a -0,5, e os demais atributos apresentaram pequeno tamanho de efeito, e por consequência, não diferiram significativamente nos testes estatísticos. Este teste ressalta a alta influência de atributos, como espessura da cutícula, $\Delta Fv/Fm$, e quantidade de tricomas nas espécies ocorrentes de restinga, demonstrando um maior ajuste fisiológico e anatômico a esta área, enquanto a área foliar e tamanho dos estômatos foram os que tiveram maior influência nas espécies da área de floresta, refletindo em estratégias que geram uma maior captação de luz.

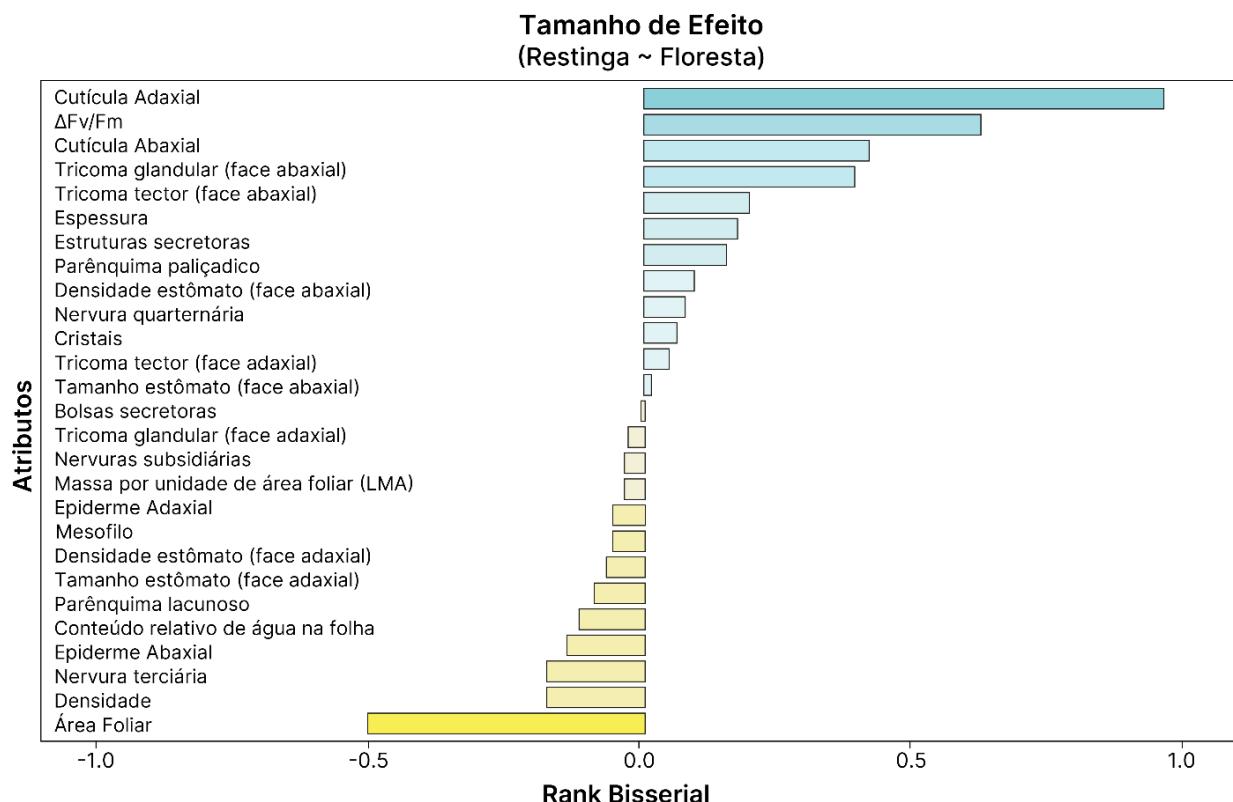


Figura 12 - Gráfico de tamanho de efeito, representando a magnitude das diferenças entre os grupos analisados. Os valores do coeficiente *rank-biserial* variam de -1 a 1, indicando a direção e a força da relação entre as variáveis. Valores mais próximos de -1 ou 1 refletem diferenças mais expressivas entre os grupos, enquanto valores próximos de 0 indicam diferenças pequenas ou inexistentes.

A análise de componentes principais (PCA) comparando os atributos entre espécies demonstrou que as espécies coocorrentes se sobrepunderam (Figura 12), mostrando que os atributos avaliados não foram capazes de separá-los em grupos distintos. Dentre eles, os estatisticamente superiores foram a espessura da lâmina foliar, do parênquima lacunoso e do mesofilo, massa foliar por unidade de massa, densidade foliar, densidade estomática da face abaxial, células oleíferas e estruturas secretoras. As espécies não coocorrentes formaram grupos separados entre eles e entre as outras espécies, onde a espécie exclusiva de floresta, *S. guianensis*, foi influenciada pelos tamanhos dos estômatos da face abaxial, e a espécie exclusiva de restinga, *S. speciosa*, teve um menor investimento em biomassa.

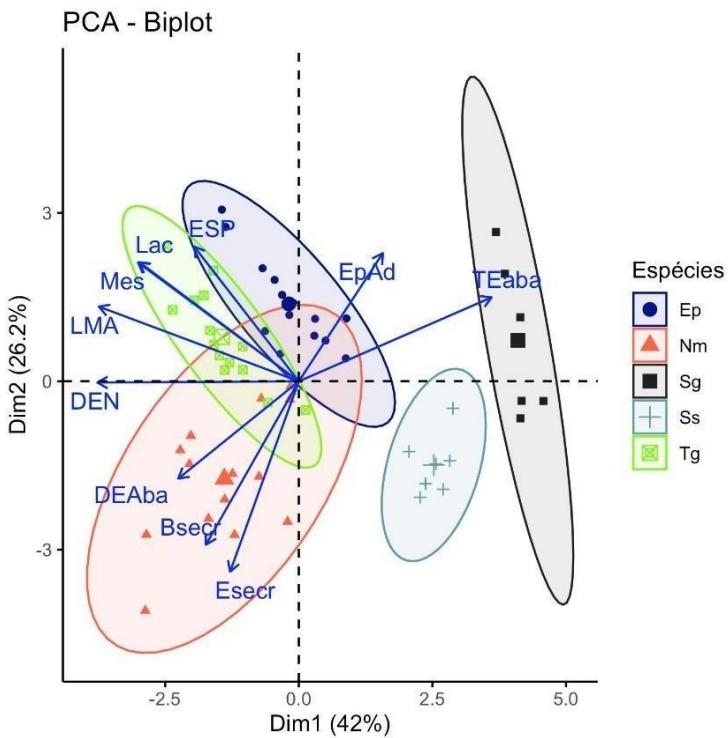


Figura 13 - Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando o agrupamento das espécies em função dos atributos analisados.

Quando comparada entre as áreas, a PCA não separou em grupos distintos (Figura 13), uma vez que houve a sobreposição dos indivíduos das duas áreas. Os atributos que estiveram mais relacionados ao PC1 foram massa foliar por unidade de área, densidade foliar, espessura do mesofilo, e a espessura da lâmina foliar, explicando 42% da variância. Os atributos mais relacionados ao PC2 foram estruturas secretoras, tamanho dos estômatos e densidade estomática da face abaxial, células oleíferas e epiderme adaxial, explicando 26,2% da variância.

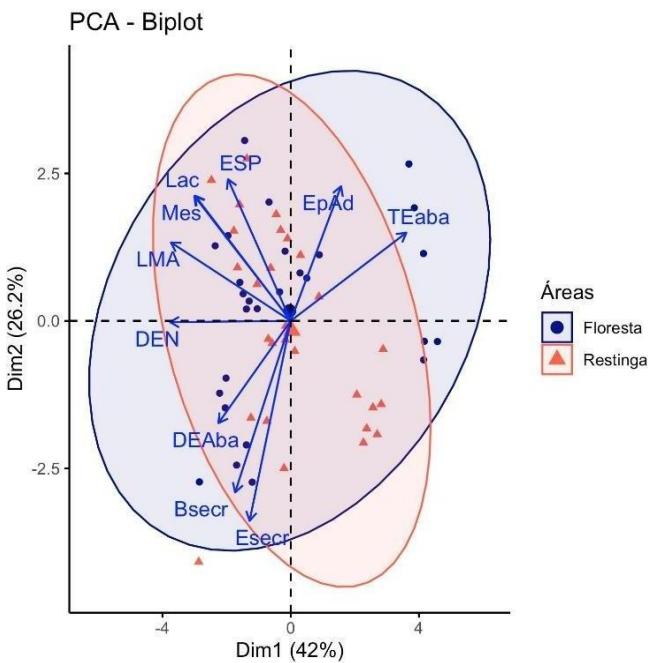


Figura 14 - Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando o agrupamento das áreas em função dos atributos analisados.

A matriz de correlação da área de restinga revelou tanto correlações positivas quanto negativas entre os atributos analisados (Figura 14A). O gráfico de redes de integração apresentou 28 nós, resultando em 60 correlações positivas e 6 negativas, todas com magnitude de 0,7 (Figura 14B). Entre as correlações positivas mais relevantes, destacam-se aquelas entre atributos morfológicos, como área foliar, espessura do mesófilo, CRAF, LMA e densidade foliar, além da relação entre o tamanho e a densidade dos estômatos na face adaxial. As correlações negativas mais marcantes envolvem o tricoma glandular, que se correlaciona inversamente com CRAF, LMA e densidade foliar.

Na área de floresta, a matriz de correlação evidenciou as relações entre os atributos (Figura 15A), enquanto o gráfico de redes de integração apresentou 28 nós, gerando 62 correlações positivas e 8 negativas, todas com magnitude de 0,7 (Figura 15B). As correlações positivas mais expressivas foram observadas entre as epidermes adaxial e abaxial, entre a densidade estomática abaxial e os atributos LMA e densidade foliar, e entre a densidade e o tamanho dos estômatos na face adaxial. Além disso, houve correlações positivas entre as nervuras subsidiárias e as terminações livres com a cutícula adaxial e a espessura foliar, bem como entre o tamanho dos estômatos abaxiais e as epidermes, além da densidade estomática da face abaxial. Já as correlações

negativas mais relevantes ocorreram entre LMA e área foliar, entre o tamanho dos estômatos abaxiais e CRAF, e entre LMA e a densidade estomática da face adaxial.

Um dendrograma (Figura 16A), baseado em características presentes e ausentes (Figura 16B), revelou que as diferenças observadas nos indivíduos das espécies coocorrentes não foram suficientes para separá-las em grupos distintos. As duas populações de *E. pulchrum*, agruparam-se com as duas populações de *T. guianensis*, visto que as espécies a possuírem muitas características similares, como cutícula espessa, folhas hipoestomáticas, nervura central fechada, e testarem positivo para compostos fenólicos. *S. guianensis*, espécie exclusiva de floresta, formou um grupo isolado, por ser a única espécie que apresenta tricomas estrelados e epiderme bisseriada. As duas populações de *N. membranacea* agruparam-se com *S. speciosa*, espécie de restinga, constituindo o terceiro grupo, por semelhanças quanto ao número de camadas do parênquima paliçádico, por possuírem nervura central aberta, e por apresentarem amido em seus tecidos foliares.

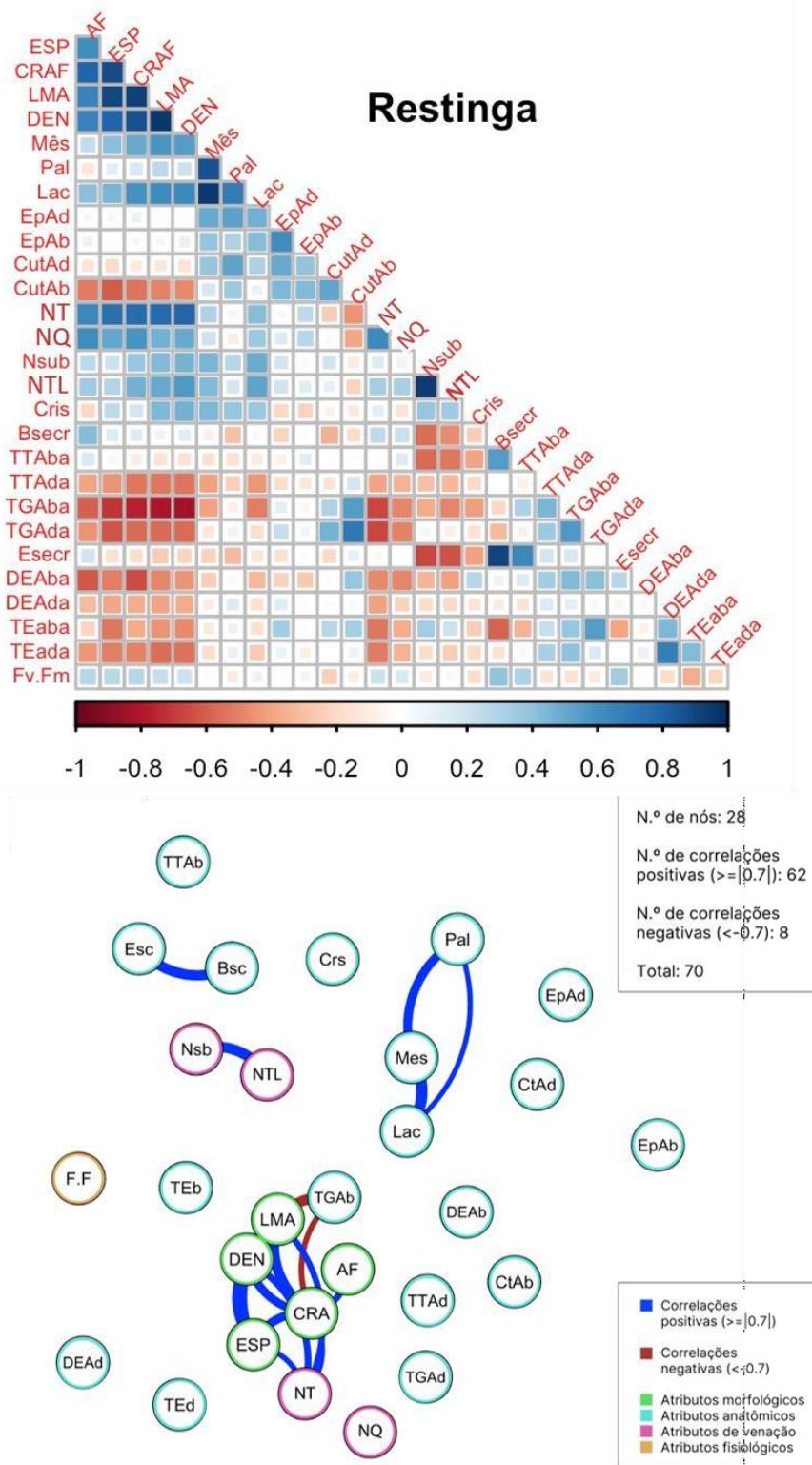


Figura 15 - Matriz de correlação e rede de integração dos atributos funcionais das espécies para a área de restinga. A – Matriz de correlação dos atributos morfoanatômicos e fisiológicos, onde a intensidade da cor representa a magnitude e direção das correlações entre os atributos analisados; B - Gráfico de redes de integração dos atributos, com nós representando os atributos e arestas indicando correlações significativas (positivas em linhas azuis e negativas em linhas vermelhas), evidenciando as interações funcionais. Legenda: AF – área foliar; CO – célula oleífera; Crs – cristais; CRA – conteúdo relativo de água na folha; CtAb – cutícula abaxial; CtAd – cutícula adaxial; DEAb – densidade estomática abaxial; DEAd – densidade estomática adaxial;

DEN – densidade foliar; Esc – estrutura secretora; EpAb – epiderme abaxial; EpAd – epiderme adaxial; ESP – espessura foliar; F.F – $\Delta Fv/Fm$; Lac – parênquima lacunoso; LMA – massa por unidade de área; Mes – mesófilo; Nsb – nervuras subsidiárias; NTL – nervura com terminações livres; NQ – nervura quaternária; NT – nervura terciária; Pal – parênquima paliçádico; TEb – tamanho dos estômatos abaxial; TEd – tamanho dos estômatos adaxial; TGAb – tricoma glandular abaxial; TGAd – tricoma glandular adaxial; TTAb – tricoma tector abaxial; TTAd – tricoma tector adaxial.

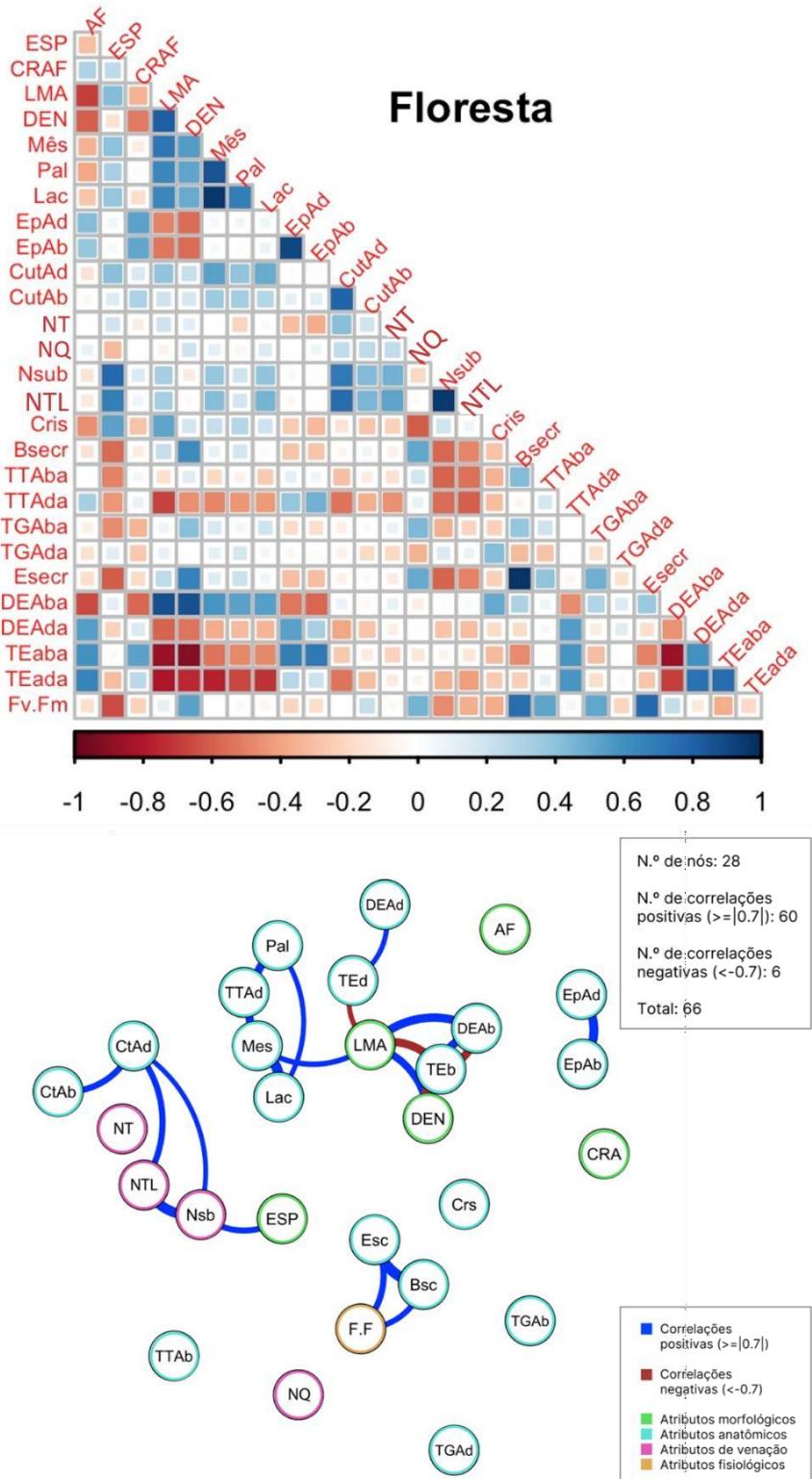
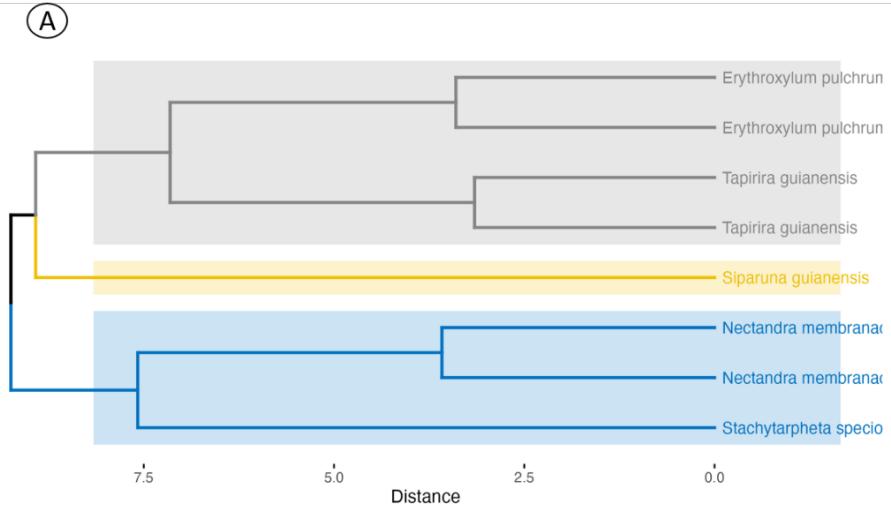


Figura 16 - Correlações entre os atributos funcionais das espécies estudadas representadas por matriz de correlação e rede de integração para a área de floresta. A – Matriz de correlação, onde a cor das células indica a intensidade e direção das relações entre os atributos analisados; B - Rede de integração, com nós representando os atributos e as arestas ilustrando as correlações significativas (positivas e negativas), destacando as interações entre as características funcionais. Legenda: AF – área foliar; CO – célula oleífera; Crs – cristais; CRA – conteúdo relativo de água na folha; CtAb – cutícula abaxial; CtAd – cutícula adaxial; DEAd – densidade estomática abaxial; DEAd – densidade estomática adaxial; DEN – densidade foliar; Esc – estrutura secretora; EpAb – epiderme abaxial; EpAd – epiderme adaxial; ESP – espessura foliar; F.F –

$\Delta Fv/Fm$; Lac – parênquima lacunoso; LMA – massa por unidade de área; Mes – mesófilo; Nsb – nervuras subsidiárias; NTL – nervura com terminações livres; NQ – nervura quaternária; NT – nervura terciária; Pal – parênquima paliçádico; TEb – tamanho dos estômatos abaxial; TEd – tamanho dos estômatos adaxial; TGAb – tricoma glandular abaxial; TGAd – tricoma glandular adaxial; TTAb – tricoma tector abaxial; TTAd – tricoma tector adaxial.



(B)

Atributos	<i>Erythroxylum pulchrum_Res</i>	<i>Erythroxylum pulchrum_Flor</i>	<i>Tapirira guianensis_Res</i>	<i>Tapirira guianensis_Flor</i>	<i>Nectandra membranacea_Res</i>	<i>Nectandra membranacea_Flor</i>	<i>Stachytarphe speciosa_Res</i>	<i>Siparuna guianensis_Flor</i>
Epiderme Unisseriada	■	■						
Cutícula espessa	■							
Mais 1 camadas de pp		■						
Tricomas Tectores	■							
Tricomas Glandulares								
Tricomas Estrelados							■	
Ductos			■	■				
Bolsa Secretora	■							
Hipoestomática	■							
Cristais		■						
Nervura Fechada	■							
Nervura Biconvexo	■							
Colênquima	■							
Alcaloides	■		■					
Amido								
Compostos fenólicos	■	■		■				
Lipídios								
Mucilagem								
Proteínas	■							
Estômato Paracítico	■	■	■	■	■			
Epi. Ada. Reta	■							
Epi. Aba. Reta		■						

Figura 17 - Análise de agrupamento hierárquico das espécies estudadas (A), com base na similaridade das características, e tabela de presença e ausência das variáveis analisadas (B).

DISCUSSÃO

Atributos Morfológicos

Em ambientes potencialmente limitantes, alterações morfológicas são fundamentais para a sobrevivência das plantas. Entre elas, destacam-se as folhas esclerófilas, que são duras e resistentes, ajustadas a condições ambientais severas, como baixa disponibilidade hídrica, fortes ventos, excesso de luminosidade e com altas taxas de herbivoria (Read & Sanson, 2003). Suas características estruturais incluem menor tamanho foliar, maior massa foliar por unidade de área, alta densidade de tricomas, cutícula mais espessa, e maior teor de fibras, conferindo proteção contra desidratação, herbivoria, e danos mecânicos (Edwards *et al.*, 2000; Read & Sanson, 2003, Sardans & Peñuelas, 2013). A correlação entre a forma das células epidérmicas, densidade estomática, CRAF e espessura foliar foi encontrada em quatro das espécies avaliadas, corroborando com o que foi observado por Rury (1981). Essa correlação reflete as estratégias de algumas espécies, especialmente em habitats com baixa disponibilidade hídrica.

Dentre as espécies estudadas, a lâmina foliar dos indivíduos de restinga apresentou combinações destas características, com os indivíduos de *E. pulchrum* apresentando folhas com maior LMA, maior espessura, e com bainha esclerificada, os indivíduos de *N. membranacea* exibiram folhas mais espessas, com alta densidade de tricomas e bainha esclerificada, e os indivíduos de *T. guianensis* apresentaram folhas menores e com cutículas mais espessas. Já *S. speciosa*, espécie exclusiva de restinga, não apresentava folhas espessas e densas, mas exibia alta densidade de tricomas, área foliar reduzida e cutículas espessas. Nos indivíduos de *E. pulchrum* de restinga, a LMA teve correlação positiva com a densidade foliar, enquanto nos indivíduos de *N. membranacea* de floresta, a densidade se correlacionou positivamente com a espessura dos tecidos do mesofilo. Esta relação entre os valores de massa foliar por unidade de área e densidade e espessura dos tecidos foliares, já observada por John *et al.* (2017), representa diferentes estratégias de alocação de recursos entre as espécies.

Uma característica observada para *E. pulchrum* e *N. membranacea* foi a diferença no tamanho da bainha esclerenquimática que recobrem os feixes vasculares entre as áreas em que elas ocorrem, onde os indivíduos de restinga apresentaram maior número de camadas de fibras do que os indivíduos de floresta, relacionada com uma maior esclerofilia da folha (Rury, 1981), uma vez que ambas apresentaram folhas com maior espessura nesta área. A ocorrência de folhas esclerófilas é comum em diversos ambientes, mas estando principalmente relacionadas com sua tolerância a ambientes abertos e com alta disponibilidade de luz solar, uma vez que altos níveis de luminosidade podem gerar investimento em paredes celulares (De Azeredo *et al.*, 2018).

Atributos Anatômicos

Todas as espécies estudadas apresentam tricomas tectores na lâmina foliar, com maior densidade nos indivíduos de restinga. No entanto, em indivíduos de *T. guianensis* ocorrentes no bioma Cerrado, a presença desses tricomas não foi registrada (Bieras & Sajo, 2008). No teste de tamanho de efeito, os tricomas tectores na face abaxial tiveram efeito moderado e os tricomas tectores na face adaxial tiveram efeito baixo, ambos com maior efeito para as espécies de restinga. Essa estrutura desempenha funções como proteção contra luminosidade, déficit hídrico, temperaturas extremas, salinidade e herbivoria (Çelik *et al.*, 2018; Karabourniotis *et al.*, 2020; Li *et al.*, 2022).

Entre as diversas funções atribuídas aos tricomas tectores, uma delas é auxiliar na captação de água do ambiente (Berry *et al.*, 2018). Bickeford (2016) relata que algumas espécies possuem tricomas capazes de absorver água líquida proveniente da chuva, orvalhos ou névoa, disponibilizando-a para as folhas em condições de baixa disponibilidade hídrica. Em biomas áridos, esta função se mostra efetiva mesmo quando inseridas em regiões com pouca umidade (Bickeford, 2016; Araújo *et al.*, 2020). Na Mata Atlântica, especialmente nas áreas de estudo (Tabela 1), a alta taxa de umidade do ar pode permitir que os tricomas exerçam esta mesma função, garantindo uma absorção suficiente de água para que as plantas se mantenham nesse ambiente.

Stachytarpheta speciosa, exclusiva de restinga, apresenta a maior densidade de tricomas glandulares em ambas as faces da lâmina foliar. Por ser uma espécie com menor porte, seus indivíduos ocorriam sempre em áreas mais abertas, sem influência de sombras, o que no contexto da área estudada, sugere que essa espécie esteja aclimatada à alta incidência de radiação UV-B, característica já relatada para outras espécies do gênero (Cardoso *et al.*, 2023a,b). A presença de tricomas na face adaxial pode ter sido um atributo que favoreceu a ocupação da espécie em locais com alta luminosidade e solo arenoso, considerando que os tricomas abaxiais desempenham um papel importante na reflexão da luz (Thitz *et al.*, 2017; Martínez-Natarén *et al.*, 2011). Neste estudo foi identificada nesta espécie um maior investimento em estratégias de defesa, à custa de seu crescimento. Esta estratégia é comum em ambientes mais limitantes, onde a baixa disponibilidade hídrica e as temperaturas elevadas promovem o ajuste de suas características anatômicas, gerando maior investimento em defesa a partir da produção de metabólitos (Dias *et al.*, 2024), em detrimento de um menor investimento estrutural (Sardans & Peñuelas, 2013).

Embora estejam na mesma área, as outras espécies presentes na restinga apresentam uma baixa densidade de tricomas glandulares, refletindo os diferentes mecanismos de tolerância às condições ambientais às quais estão expostas (Thitz *et al.*, 2017). Os ajustes podem ocorrer em diferentes níveis, como o aumento da espessura foliar, CRAF, LMA e densidade foliar, além de um maior investimento no fortalecimento dos tecidos vasculares e no espessamento estrutural (Farooq *et al.*, 2009b; Sardans & Peñuelas, 2013). As respostas fisiológicas envolvem a síntese de metabólitos secundários e alterações voltadas a uma maior regulação estomática, otimizando as trocas gasosas e a conservação da água (Barroso Neto *et al.*, 2021).

As folhas de *T. guianensis* apresentam cutícula espessa na restinga, estando frequentemente associada a altas taxas de disponibilidade luminosa (Jordan *et al.*, 2005). Dentre os atributos, a cutícula foi a que apresentou um efeito de maior magnitude na área de restinga. Paralelamente, alguns estudos relacionaram a espessura da cutícula com a quantidade de nervações (Sack & Frole, 2006), assim como observado neste estudo, mostrando que folhas com

maior densidade de nervações apresentam folhas com cutículas mais espessas. Isso pode gerar maior eficiência no transporte e distribuição de água nos tecidos, além de oferecer proteção contra dessecação (Sack *et al.*, 2012).

Mantuano *et al.* (2006) observaram em espécies de *Erythroxylum* características anatômicas que permanecem inalteradas independentemente do micro-habitat, como epiderme adaxial unisseriada, ocasionalmente com duas camadas, mesofilo dorsiventral e folhas hipoestomáticas com estômatos paracíticos. Estas características foram igualmente descritas em espécies que ocorrem em vegetação de Cerrado (Bieras & Sajo, 2004), sugerindo tendências filogenéticas do grupo. Além disso, a presença de subdivisões em algumas células epidérmicas da face adaxial nos indivíduos das duas áreas destaca-se como um importante marcador taxonômico para o gênero, assim como apontado por Rury (1981) e Mantuano *et al.* (2006), reforçando o padrão filogenético dessa característica anatômica.

A lâmina foliar de *T. guianensis* é a única a apresentar ductos e idioblastos cristalíferos, possivelmente para evitar a intoxicação por acúmulo de Ca^{2+} em solos ricos nesse mineral (Franceschi & Nakata, 2005), principalmente em tecidos que podem ser descartados, como as folhas (Paiva, 2019). Reforçando essa hipótese, a área com menor teor de Ca^{2+} no solo apresentou menor quantidade de cristais nas folhas, sugerindo uma estratégia de armazenamento e reabsorção quando necessário (Handro, 1966; Webb, 1999). Além disso, o acúmulo de cristais pode estar associado ao aumento de CO_2 atmosférico, que estimula o influxo de Ca^{2+} para as células vegetais, regulado pela formação de cristais de oxalato (Fink, 1991).

A quantidade de nervação das folhas dessas espécies foi influenciada pelo ambiente em que ocorriam. Tanto *E. pulchrum* como *N. membranacea* apresentam menor quantidade de nervuras na área de restinga, o que está relacionado à redução do tamanho das lâminas foliares, sugerindo uma estratégia de ajuste estrutural para lidar com condições ambientais mais restritivas (Dias *et al.*, 2024). Em ambientes mais secos ou com maior exposição à luz, como frequentemente ocorre na restinga, a redução da lâmina foliar pode atuar como um mecanismo para minimizar a transpiração e o risco de superaquecimento.

O investimento em nervura quaternária foi maior na área de floresta, com *N. membranacea*, *E. pulchrum* e *S. guianensis* apresentando os maiores valores. Em ambientes mais úmidos, as plantas desenvolvem maior densidade de nervuras foliares, com maior área foliar e densidade de nervação, aumentando a eficiência na captação de luz e trocas gasosas (Gvozdevaite, 2018). Por outro lado, em ambientes áridos, as plantas têm menor densidade de nervação, reduzindo os custos energéticos e hídricos, mas com alterações estruturais, como bainhas reforçadas, para suportar o estresse hídrico (De Azeredo *et al.*, 2018).

Dentre os metabólitos testados, os alcaloides encontrados na lâmina foliar das espécies estudadas ocorreram predominantemente na restinga. A biossíntese de alcaloides está relacionada a diversos fatores ambientais, como alterações na disponibilidade hídrica (Jaleel *et al.*, 2007; Liang *et al.*, 2020), características edáficas (Yahyazadeh *et al.*, 2021, Yesi *et al.*, 2022), radiação UV-B (Binder *et al.*, 2009), e herbivoria (Matsuura & Fett-Neto, 2015), condições essas mais acentuadas na área de restinga e que podem induzir sua produção. Em contrapartida, os indivíduos de *N. membranacea* apresentaram este metabólito independente das áreas em que ocorreram. A presença de alcaloides, além de ser frequentemente encontrada no gênero *Nectandra*, é amplamente difundida por toda a família Lauraceae. Um estudo de Bagnarello *et al.* (2018) com as folhas de *N. membranacea*, desenvolvidas em condições climáticas e topográficas semelhantes às da área de floresta deste estudo, também encontrou alcaloides em seus tecidos foliares. Essas evidências sugerem que a ocorrência de alcaloides nos tecidos foliares de *N. membranacea* pode não estar exclusivamente relacionada à área onde os indivíduos se encontram.

A presença de células oleíferas distribuídas no parênquima paliçádico foi observada apenas em *N. membranacea*, característica já relatada em espécies do gênero (Marques, 2001; Ceolin *et al.*, 2009; Fagundes *et al.*, 2015; Costa *et al.*, 2019). Os testes histoquímicos detectaram que estas estruturas apresentaram polissacarídeos ácidos, metabólito amplamente documentado em estruturas secretoras da família (Solereder, 1908; Esau, 1960; Buvat, 1989; Toledo, 2000). A presença deste metabólito pode auxiliar a espécie a suportar as condições ambientais, visto que sua secreção pode contribuir na manutenção

de água e na proteção tanto mecânica quanto contra patógenos e herbívoros (de Deus Bento *et al.*, 2024). De maneira semelhante, a produção de amido no mesofilo das folhas de floresta pode ter garantido uma reserva de energia, permitindo que os indivíduos se desenvolvam mesmo em condições mais sombreadas (Orzechowski, 2008).

A ocorrência de compostos fenólicos foi observada apenas nas espécies *E. pulchrum* e *T. guianensis*, independente da área em que ocorreram. Tölke *et al* (2021, 2022) relatam que a produção deste metabólito é amplamente difundida no grupo das Sapindales, podendo ser sintetizado tanto em seu mesofilo, como combinado a outros compostos nas resinas secretadas em seus ductos. Da mesma forma, compostos fenólicos também já foram descritos em outras espécies do gênero *Erythroxylum* (Soobrattee *et al.*, 2008; Silva-Filha *et al.*, 2022).

Eficiência fotoquímica do fotossistema II

A análise da eficiência fotoquímica do fotossistema II é um indicador sensível do estresse ambiental (Guidi & Degl'Innocenti, 2012). Os indivíduos de restinga apresentaram um $\Delta Fv/Fm$ maior do que os de floresta, indicando maior vulnerabilidade em condições de possível restrição hídrica. Apesar das estratégias morfológicas e anatômicas observadas nos indivíduos de restinga, podemos perceber um impacto significativo das condições ambientais na resposta da eficiência fotoquímica do fotossistema II em condições de desidratação. As condições ambientais da área de restinga, como menor disponibilidade nutricional e capacidade de retenção de água, podem ter influenciado a resposta estrutural das folhas a vulnerabilidade por desidratação.

Nectandra membranacea apresentou maior vulnerabilidade no fotossistema II sob desidratação, independentemente da área em que ocorreu, sendo a espécie em que foi observada uma maior quantidade de diferenças significativas dos atributos entre as áreas. Sua maior densidade estomática e a maior área foliar observadas nos indivíduos de floresta podem ter representado uma desvantagem quando expostos à restrição hídrica, uma vez que essas

características estão associadas a ambientes com maior disponibilidade de água (Sardans & Peñuelas, 2013). A vulnerabilidade dessa espécie em ambas as áreas sugere que sua sensibilidade pode estar mais relacionada aos atributos estruturais do que ao ambiente de ocorrência, evidenciando que certas características morfológicas podem não ser favoráveis em contextos específicos (Bell *et al.*, 2007).

Com relação a *S. guianensis*, espécie ocorrente apenas na floresta, destaca-se a resposta da eficiência fotoquímica do fotossistema II em condições de desidratação, apresentando menores valores de $\Delta Fv/Fm$. A menor densidade estomática e o maior tamanho dos estômatos observados na espécie podem estar relacionados a menor necessidade de estratégias para minimizar a perda de água, uma vez que essas condições favorecem a captação de luz e a eficiência no uso de água (Rossatto *et al.*, 2009).

Variação dos Atributos

A partir dos dados obtidos na análise de componentes principais (PCA), foi possível observar que, apesar das diferenças ambientais entre a área de floresta e de restinga, as espécies coocorrentes apresentaram sobreposição nos atributos analisados, sugerindo uma convergência funcional nas estratégias utilizadas para lidar com as condições específicas de cada ambiente. Essa sobreposição pode ser resultado tanto da variabilidade fenotípica, que permite ajustes morfoanatômicos e fisiológicos em resposta a variações ambientais, como a disponibilidade de água e de luz, quanto da conservação de características herdadas, que conferem às espécies uma capacidade intrínseca de tolerar diferentes condições ambientais.

A análise de PCA também sugeriu que, enquanto o grupo de floresta foi mais influenciado pelo PC1, refletindo um maior investimento estrutural nas folhas, o grupo de restinga foi mais influenciado pelo PC2, que refletiu ajustes fisiológicos e metabólicos. As espécies de floresta ajustaram-se para otimizar a fotossíntese com mais recursos e menos luz, enquanto as espécies de restinga adaptaram-se metabolicamente para enfrentar um ambiente mais árido com

menos água. Essas aclimatações funcionais refletem a importância da variabilidade de atributos em responder a diferentes pressões seletivas, como baixa disponibilidade hídrica e alta disponibilidade luminosa (Farooq *et al.*, 2009b; Martínez-Natarén *et al.*, 2011). Assim, os resultados sugerem que, apesar de suas variações estruturais, as espécies adotam estratégias convergentes para lidar com as condições ambientais locais, priorizando, de forma complementar, a defesa ou a eficiência fotossintética. Esse equilíbrio reflete a importância de determinados atributos para a sobrevivência em ambientes contrastantes, que são moldados por uma combinação de fatores, incluindo a disponibilidade de recursos e os estresses ambientais (Rossatto *et al.*, 2009).

O padrão observado nos indivíduos restinga, onde atributos como área foliar, espessura do mesofilo, LMA e densidade foliar apresentam fortes correlações positivas, sugere uma estratégia de investimento em estruturas foliares robustas para lidar com condições de maior disponibilidade luminosa (Sardans e Peñuelas, 2013). A presença de correlações negativas entre os tricomas glandulares e atributos como LMA e densidade foliar pode indicar um *trade-off* entre produção de metabólitos secundários e investimento em biomassa foliar (Karabourniotis *et al.*, 2014). Na floresta, os resultados mostram correlações mais expressivas entre atributos relacionados à estrutura epidérmica e à eficiência estomática, como a relação positiva entre a densidade estomática abaxial e a espessura foliar, sugerindo uma maior plasticidade na regulação da transpiração e da absorção de CO₂.

A integração destas características mostra que as espécies utilizam de diferentes estratégias nas diferentes áreas em que ocorrem. Enquanto os indivíduos de restinga há uma maior ênfase na conservação de recursos e na proteção contra condições adversas, nos indivíduos de floresta a prioridade parece ser a otimização da eficiência fotossintética e da capacidade de captação de carbono (Karabourniotis *et al.*, 2014; Schell *et al.*, 2024),

A análise de agrupamento revelou que algumas espécies apresentaram características anatômicas suficientemente similares para se agruparem nos dendrogramas, como ocorreu as populações de *E. pulchrum* e *T. guianensis*,

enquanto outras formaram grupos isolados devido a particularidades estruturais, como *S. guianensis*. Silva *et al.* (2021) relataram que os indivíduos das espécies coocorrentes, mesmo ocupando áreas diferentes e contrastantes, não foram suficientes para separá-las em grupos distintos, possivelmente devido a atributos compartilhados que refletem estratégias ecológicas comuns. Esta proximidade observada entre *E. pulchrum* e *T. guianensis* pode ser devido à proximidade filogenética entre as espécies, visto que ambas fazem parte do grupo das Rosídeas (Cole *et al.*, 2016), e da convergência funcional, uma vez que condições ambientais extremas podem promover aclimatações funcionais semelhantes entre espécies distintas (Silva & Batalha, 2008; Cianciaruso *et al.*, 2009).

Siparuna guianensis, espécie exclusiva de floresta, formou um grupo isolado devido à presença de tricomas estrelados e epiderme bisseriada, refletindo a influência de características anatômicas mais específicas da espécie associadas às condições ambientais como menor disponibilidade de luz e maior umidade disponível. O agrupamento das populações de *N. membranacea* com *S. speciosa*, espécie de restinga, também reforça a importância de características anatômicas como determinantes na resposta ao ambiente. Ambas compartilham características que podem estar associadas a estratégias de tolerância a condições ambientais, mostrando que certas características estruturais podem ter evoluído de forma convergente em diferentes linhagens filogenéticas como resposta a desafios ambientais comuns (Nóbrega *et al.*, 2011).

A combinação de análises morfoanatômicas e filogenéticas, aliada à aplicação de métodos de agrupamento, permite uma compreensão mais detalhada da plasticidade e da conservação de características estruturais em diferentes ambientes (Nóbrega *et al.*, 2011). A compreensão de como esses fatores influenciam a diversidade funcional das comunidades vegetais é fundamental para o manejo e conservação dos ecossistemas, especialmente em um cenário de mudanças climáticas, onde a preservação de espécies e suas características funcionais é essencial para a manutenção da biodiversidade (Vitória *et al.*, 2019; Silva *et al.*, 2021). Deste modo, embora as espécies coexistam nas mesmas áreas e buscam equilibrar a conservação de água com

a eficiência fotossintética, suas diferenças filogenéticas dentro da comunidade influenciam significativamente a capacidade de sobreviverem, com cada uma adotando uma combinação única de atributos que reflete sua estratégia específica de aclimatação (Sardans & Peñuelas, 2013; Bell *et al.*, 2007).

CONCLUSÃO

As espécies estudadas evidenciaram diferentes estratégias aclimatativas frente aos microclimas contrastantes da Ilha Grande. As coocorrentes, *Erythroxylum pulchrum*, *Nectandra membranacea*, e *Tapirira guianensis*, demonstraram sua capacidade de aclimatação nas duas áreas, evidenciando a variabilidade fenotípica e as diferentes estratégias adotadas para lidar com as condições específicas de cada ambiente. Por outro lado, as espécies não coocorrentes, *Stachytarpheta speciosa* e *Siparuna guianensis*, se mostraram especializadas nas áreas onde ocorrem.

A análise das espécies estudadas demonstra a existência de um *trade-off* entre crescimento e defesa. As espécies que ocorreram na área de restinga tenderam a investir seus recursos principalmente em defesa estrutural e química em detrimento de seu crescimento em uma área mais limitante, resultando em indivíduos com folhas mais robustas com defesas químicas e físicas, mas com crescimento reduzido e uma maior vulnerabilidade fotossintética. De maneira contrária, as espécies que ocorreram na floresta foram associadas a estratégias de crescimento e eficiência fotossintética em condições mais favoráveis, onde as espécies se mostraram mais altas e com maior capacidade de manutenção, com menor investimento em tecidos de defesa. Esses resultados reforçam que os atributos das plantas podem variar dependendo das condições ambientais, demonstrando diferentes abordagens para lidar com o dilema entre crescimento e defesa dentro de seus habitats específicos. A variedade de estratégias observadas ressalta tanto a influência das condições ambientais quanto o papel da divergência filogenética na aclimatação e no desempenho das espécies em seus habitats. Além disso, a comparação entre ambientes revelou que muitas características são plásticas, ajustando-se conforme as pressões ambientais.

Os achados deste trabalho contribuem para o conhecimento ecológico, taxonômico e evolutivo ao evidenciar como diferentes espécies ajustam suas estratégias funcionais em resposta às condições ambientais. No âmbito taxonômico, a descrição anatômica e histoquímica das espécies analisadas contribui para um entendimento mais aprofundado de como o ambiente pode influenciar características estruturais e químicas úteis para a identificação e

classificação dos grupos estudados. Do ponto de vista ecológico, os resultados reforçam a importância da plasticidade fenotípica na adaptação a ambientes contrastantes, demonstrando como diferentes investimentos em crescimento e defesa influenciam a distribuição das espécies. A distinção entre espécies generalistas e especializadas amplia a compreensão sobre os fatores que determinam suas distribuições e nichos ecológicos. Já sob a perspectiva evolutiva, a divergência nas estratégias aclimatativas entre as espécies coocorrentes e exclusivas sugere a atuação de pressões seletivas distintas ao longo do tempo, moldando suas respostas fisiológicas e morfoanatômicas. Assim, este estudo contribui para a compreensão da dinâmica aclimatativa das espécies vegetais em diferentes ambientes, fornecendo *insights* valiosos sobre sua resiliência e vulnerabilidade diante das mudanças ambientais.

REFERÊNCIAS

Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, 22(6), 711–728.

Andrianasolo, F. N.; Casadebaig, P.; Langlade, N.; Debaeke, P.; Maury, P. Effects of plant growth stage and leaf aging on the response of transpiration and photosynthesis to water deficit in sunflower. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 8, p. 797–805, 2016. doi:10.1071/FP15235.

Araújo, D. S. D.; Oliveira, R. R. Reserva Biológica Estadual da Ilha Grande, Estado do Rio de Janeiro: lista preliminar da flora. **Acta Botânica Brasilica**, v. 1, n. 2, p. 83–94, 1988.

Araújo, K.; Souza, B.; Carvalho, E.; Freire, R.; Teixeira, A.; Muniz, C.; Martins, F.; Oliveira, R.; Eller, C.; Soares, A. (2020). The multiple roles of trichomes in two *Croton* species. **Plant, Cell & Environment**, v. 47, 2024. doi:10.1111/pce.14829.

Atkins, S. The genus *Stachytarpheta* (Verbenaceae) in Brazil. **Kew Bulletin**, p. 161–272, 2005.

Bagnarello, V.; Rodríguez-Chaves, D.; Alpizar-Cordero, J.; Calvo-Vargas, A.; Cordero, M.; Chinchilla, M.; Valerio-campos, I.; Sanchez Porras, R. Antimalarial activity of an alkaloid mixture isolated from the tender leaves of *Nectandra membranacea* (Lauraceae). **Journal of Life Science**, v. 12, p. 134–140, 2018.

Barroso Neto, J.; Hermínio, P. J.; Amorim, T. L.; Morato, R. P. Influência da temperatura nas respostas fotossintéticas de *Pereskia aculeata* crescidas em ambiente semiárido. In: **Anais III SIMPROVS – Simpósio Nacional de Estudos para Produção Vegetal no Semiárido**, Campina Grande, PB, Brasil, 2018. (ISSN 978-85-7946-272-6).

Barroso Neto, J.; Silva, J. R. I.; Bezerra, C. W. Drought and climate change impacts on plant metabolism: a review. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 8, p. e16710817060, 2021.

Bell, L.W., Williams, A.H., Ryan, M.H., et al. (2007). Water relations and adaptations to increasing water deficit in three perennial legumes, *Medicago sativa*, *Dorycnium hirsutum* and *Dorycnium rectum*. **Plant and Soil**, 290, 231–243.

Berry, Z. C.; Emery, N. C.; Gotsch, S. G.; Goldsmith, G. R. Foliar water uptake: Processes, pathways, and integration into plant water budgets. **Plant Cell and Environment**, 2018, 42: 410–423.

Bezerra, L. A., Gomes, B. M., Silva, L. C., Souza, V. C., & Meira, R. M. S. A. (2020). Does an urban environment affect leaf structure of *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae)? **Acta Botanica Brasilica**, 34(2), 266–276.

Bieras, A. C.; Sajo, M. G. Anatomia foliar de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do Cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 2004, 18(3): 601–612.

Bieras, A. C.; Sajo, M. D. G. Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. **Trees**, v. 23, p. 451–471, 2009.

Binder, B. Y.; Peebles, C. A.; Shanks, J. V.; San, K. Y. The effects of UV-B stress on the production of terpenoid indole alkaloids in *Catharanthus roseus* hairy roots. **Biotechnology Progress**, v. 25, n. 3, p. 861–865, 2009.

Bickford, C. P. Ecophysiology of leaf trichomes. **Functional Plant Biology**, v. 43, p. 807–814, 2016.

Bouvat, R. **Ontogeny, cell differentiation and structure of vascular plants**. New York: Springer-Verlag, 1989.

Bustos-Rangel, A.; Muñoz-Cabrera, J.; Cuca, L.; Arboleda, G.; Ávila Murillo, M.; Sandoval-Hernández, A. G. Neuroprotective and antioxidant activities of Colombian plants against paraquat and C2-ceramide exposure in SH-SY5Y cells. **Frontier in Natural Products**, v. 2, art. 1169182, 2023.

Callado, C. H. E Bastos, M. P. **O ambiente da Ilha Grande**. Rio de Janeiro: Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2009. p. 93–146.

Cardoso, P. H.; O'Leary, N.; Menini Neto, L.; Trovó, M. Redefinition of *Stachytarpheta sprucei* (Verbenaceae) reveals a remarkable geographic

disjunction in tropical forests of South America. **Acta Botanica Brasilica**, v. 37, e20220252, 2023a.

Cardoso, P. H.; Silva, G. B. da; Melo, P. H. A. de; Menini Neto, L.; Trovó, M. *Stachytarpheta lajedicola* (Verbenaceae), a new species from the Caatinga of Minas Gerais state, Brazil: the first report of the genus in limestone outcrops. **Acta Botanica Brasilica**, v. 37, e20230039, 2023b.

Castelar, J. V. S.; Da Cunha, M.; Simioni, P. F.; Castilhori, M. F.; Lira-Martins, D.; Giles, A. L.; Costa, W. S.; Alexandrino, C. R.; Callado, C. H. Functional traits and water-transport strategies of woody species in an insular environment in a tropical forest. **American Journal of Botany**, v. 110, n. 9, e16214, 2023.

Ceolin, G. B., Rosito, J. M., & Canto-Dorow, T. S. (2009). Leaf surface characters applied to Lauraceae taxonomy in a seasonal forest of southern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 52(6), 1453–1460.

Cerqueira, A., Souza, A., Alencar de Oliveira, C., Oliveira, G., Sousa, C., Schilling, A., Santos, M., Dalmolin, A., Gaiotto, F., & Mielke, M. (2021). Landscape conservation and maternal environment affect genetic diversity and the physiological responses of *Euterpe edulis* (Arecaceae) progenies to light availability. **Environmental and Experimental Botany**, 194, 104722.

Cianciaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93–103, 2009.

Cole, T. C. H.; Hilger, H. H. Angiosperm phylogeny poster–flowering plant systematics, 2016.

Ceolin, G. B., Rosito, J. M., & Canto-Dorow, T. S. (2009). Leaf surface characters applied to Lauraceae taxonomy in a seasonal forest of southern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 52(6), 1453–1460.

Çelik, Ö.; Atak, Ç.; Suludere, Z. Comparative transcriptional profiling of soybean orthologs of *Arabidopsis* trichome developmental genes under salt stress. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 36, p. 82–93, 2018.

De Azeredo, R. M. A.; Mendes, M. A.; Joko, C. Y.; Delgado, M. N. Effect of expansion time and sunlight radiation on the functional and anatomical traits of mango tree leaves. **Revista Agrogeoambiental**, v. 9, n. 4, 2018.

De Moraes, J. B., Wanderley, H. S., Delgado, R. C. Areas susceptible to desertification in Brazil and projected climate change scenarios. **Nat Hazards**. 116, 1463–1483. 2023.

Dias, M. V. D. F.; Silva-Sene, A. M. D.; Gavilanes, M. L.; Lira, M. F. P. Foliar plasticity of *Erythroxylum tortuosum* (Erythroxylaceae) in the Cerrado: a representative neotropical genus with medicinal importance. **Rodriguésia**, v. 75, e01512023, 2024.

Díaz, S.; Kattge, J.; Cornelissen, J. H.; Wright, I. J.; Lavorel, S.; Dray, S.; Garnier, E. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167–171, 2016.

De Deus Bento, K. B.; Canaveze, Y.; Machado, S. R. Oil and mucilage idioblasts co-occur in the vegetative organs of *Ocotea pulchella* (Lauraceae): comparative development, ultrastructure and secretions. **Protoplasma**, v. 261, p. 877–895, 2024.

Dusenge, M. E.; Duarte, A. G.; Way, D. A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. **New Phytologist**, v. 221, p. 32–49, 2019.

Edwards, C.; Read, J.; Sanson, G. Characterising sclerophyll: some mechanical properties of leaves from heath and forest. **Oecologia**, v. 123, n. 2, p. 158–167, 2000.

Ellis, B.; Daly, D. C.; Hickey, L. J.; Johnson, K. R.; Wilf, P. **Manual of Leaf Architecture**. Ithaca: Cornell University Press, 2009.

Esau, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blücher, 1960.

Esbérard, C. E. L.; Nogueira, T. J.; Luz, J. L.; Melo, G. G. S.; Mangolin, R.; Jucá, N.; Raíces, D. S. L.; Enrici, M. C.; Bergallo, H. Morcegos da Ilha Grande,

Angra dos Reis, RJ, Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoociências**, 2006, 8: 147-153.

Fahn, A. **Secretory tissues in plants**. London: Academic Press Inc., 1979.

Fahn, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**, v. 108, p. 229–257, 1988.

Farooq, M.; Wahid, A.; Basra, S. M. A.; Islam-ud-Din. Improving water relations and gas exchange with brassinosteroids in rice under drought stress. **Journal of Agronomy and Crop Science**, 2009a, 195: 262-269.

Farooq, M.; Wahid, A.; Kobayashi, N.; Fujita, D.; Basra, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: Lichtfouse, E.; Navarrete, M.; Debaeke, P.; Véronique, S.; Alberola, C. (eds.). **Sustainable Agriculture**. Springer, Dordrecht, 2009b.

Ficklin, D. L.; Novick, K. A. Historic and projected changes in vapor pressure deficit suggest a continental-scale drying of the United States atmosphere. **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**, v. 122, n. 4, p. 2061–2079, 2017.

Fink, S. Unusual patterns in the distribution of calcium oxalate in spruce needles and their possible relationships to the impact of pollutants. **New Phytologist**, 1991, 119(1): 41-51.

Fisher, D. B. Protein staining of ribboned epon sections for light microscopy. **Histochemistry**, 1968, 16: 92-96.

Fortuna-Perez, A. P.; Marinho, C. R.; Vatanparast, M.; de Vargas, W.; Iganci, J. R. V.; Lewis, G. P.; Candido, E. S.; Moura, T. M.; Cobra e Monteiro, T.; Miotto, S. T. S.; Teixeira, S. P. Secretory structures of the *Adesmia* clade (Leguminosae): implications for evolutionary adaptation in dry environments. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 48, p. 125588, 2021.

Fox, J.; Weisberg, S. *An R companion to applied regression*. 3. ed. Thousand Oaks, CA: Sage, 2019. Disponível em: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

Franceschi, V. R.; Nakata, P. A. Calcium oxalate in plants: formation and function. **Annual Review of Plant Biology**, 2005, 56(1): 41–71.

Fundação SOS Mata Atlântica. SOS Mata Atlântica. Disponível em: <https://www.sosma.org.br>. Acesso em: 29 out. 2024.

Fujita, H.; Mochizuki, A. The origin of the diversity of leaf venation pattern. **Developmental Dynamics**, 2006, 235: 2710-2721.

Furr, M.; Mahlberg, P. G. Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. **Journal of Natural Products**, 1981, 44: 153-159.

Galvão, M. N.; Pereira, A. C. M.; Gonçalves-esteves, V.; Esteves, R. L. Palinologia de espécies de Asteraceae de utilidade medicinal para a comunidade da Vila Dois Rios, Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, p. 247–258, 2009.

Giolai, M., Laine, A.-L. (2024). A trade-off between investment in molecular defense repertoires and growth in plants. **Science**, 386, 677–680.

Guidi, L., Degl'Innocenti, E. (2012). Chlorophyll a Fluorescence in Abiotic Stress. In: Venkateswarlu, B., Shanker, A., Shanker, C., Maheswari, M. (eds) **Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies**. Springer, Dordrecht.

Gvozdevaite, A. *The role of economic, venation and morphological leaf traits in plant and ecosystem function along forest-savanna gradients in the tropics*. University of Oxford, 2018.

Hair, J. F. Jr.; Anderson, R. E.; Black, W. C.; Tatham, R. L. **Multivariate data analysis**. 4. ed. London: Prentice Hall, 1998.

Handro, W. Escleromorfismo foliar e nutrição mineral de *Gomphrena prostata* (Mart.). **An. Acad. Bras. Cienc.**, 1966, 38: 225–242.

Herve, M. *RVAideMemoire: testing and plotting procedures for biostatistics*. R package version 0.9-83-7, 2023. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>.

Hue, N.; Mai, Y. Manganese toxicity in watermelon as affected by lime and compost amended to a Hawaiian acid Oxisol. **HortScience**, 2002, 37: 656-661.

Jaleel, C. A., Manivannan, P., Sankar, B., Kishorekumar, A., Gopi, R., Somasundaram, R., Panneerselvam, R. (2007). Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*: Effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, 60(1), 110–116.

Jamil, M., Rehman, S., Lee, K., Kim, J., Kim, H.-S., & Rha, E. (2007). Salinity reduced growth, PSII photochemistry, and chlorophyll content in radish. **Scientia Agricola**, 62(2), 111-118.

Johansen, D. A. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York, 1940, 523 p.

John, G. P.; Scoffoni, C.; Buckley, T. N.; Villar, R.; Poorter, H.; Sack, L. The anatomical and compositional basis of leaf mass per area. **Ecology Letters**, 2017, 20(4): 412-425.

Jordan, G. J.; Dillon, R. A.; Weston, P. H. Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in *Proteaceae*. **American Journal of Botany**, 2005, 92(5): 789-796.

Karabourniotis, G.; Liakopoulos, G.; Nikolopoulos, D. et al. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure–function coordination. **Journal of Forestry Research**, 2020, 31: 1–12.

Kassambara, A.; Mundt, F. *factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses*. R package version 1.0.7, 2020. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>.

Kueffer, C.; Fernández-palacios, J. M. Pesquisa ecológica comparativa em ilhas oceânicas. **Perspectiva. Planta Eco. Evoluir Sistema**, v. 12, p. 81–162, 2010.

Li, Y.; Liu, Z.; Shi, Q.; Yang, F.; Wei, M. Mixed red and blue light promotes tomato seedlings growth by influencing leaf anatomy, photosynthesis, CO₂ assimilation and endogenous hormones. **Scientia Horticulturae**, v. 290, p. 110500, 2022.

Liang, J., Quan, M., She, C., He, A., Xiang, X., & Cao, F. (2020). Effects of drought stress on growth, photosynthesis and alkaloid accumulation of *Lycoris aurea*. **Pakistan Journal of Botany**, 52(4)

Manão, C. Y. G. Composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de um trecho de Floresta Submontana na vertente sudeste do Parque Estadual da Ilha Grande, Angra dos Reis/RJ. 2011. 148 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade Estadual do Rio de Janeiro.

Mantuano, D. G.; Barros, C. F.; Scarano, F. R. Leaf anatomy variation within and between three "restinga" populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (*Erythroxylaceae*) in Southeast Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, 2006, 29(2): 209–215.

Macías-Villamizar, V. E., Cuca-Suárez, L. E., & Coy-Barrera, E. D. (2015). *Genus Nectandra: Phytochemistry and Biological Activity*. **Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas**, 14(4), 317-342.

Marques, C. A. (2001). *Anatomia foliar aplicada à taxonomia de espécies de Lauraceae Lindl.* (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil.

Martínez-Natarén, D. A.; Parra-Tabla, V.; Dzib, G.; Calvo-Irabién, L. M. Morphology and density of glandular trichomes in populations of Mexican oregano (*Lippia graveolens* HBK, Verbenaceae), and the relationship between trichome density and climate. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, 2011, 138(2): 134-144.

Marques, M. C. M., & Grelle, C. E. V. (Eds.). (2021). ***The Atlantic Forest***.

Matsuura, H.N., Fett-Neto, A.G. (2015). Plant Alkaloids: Main Features, Toxicity, and Mechanisms of Action. In: Gopalakrishnakone, P., Carlini, C., Ligabue-Braun, R. (eds) *Plant Toxins*. Toxinology. Springer, Dordrecht.

McDowell, N.; Allen, C. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. **Nature Climate Change**, v. 5, p. 669–672, 2015.

Mielke, M., Oliveira, L., Santos, M., Pérez-Molina, J., Cerqueira, A., Dalmolin, A., Sousa, C., & Reis de Brito, C. (2023). Photochemical efficiency and lethal leaf dehydration in seedlings of nine tropical tree species. **New Forests**, 55, 1-17.

Nóbrega, G. A., Eisenlohr, P. V., Paciência, M. L. B., Prado, J., & Aidar, M. P. M. (2011). A composição florística e a diversidade de pteridófitas diferem entre a floresta de restinga e a floresta ombrófila densa das terras baixas do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP?. **Biota Neotropica**, 11(2), 153–164.

Paiva, E. A. S. Are calcium oxalate crystals a dynamic calcium store in plants? **New Phytologist**, 2019, 223: 1707-1711.

Pearse, E. ***Histochemistry, Theoretical and Applied***. 4. ed. Churchill Livingstone, Edinburgh, New York, 1980, v. 3.

Penido, C., Costa, K. A., Futuro, D. O., Paiva, S. R., Kaplan, M. A. C., Figueiredo, M. R., Henriques, M. G. M. O. Anti-inflammatory and anti-ulcerogenic properties of *Stachytarpheta cayennensis* (LC Rich) Vahl. **Journal of Ethnopharmacology**, 104(1-2), 225-233. 2006

Peixoto, A.L., Lirio, E.J., & Pignal, M. (2020). Siparunaceae in ***Flora do Brasil*** 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Pirasteh-Anosheh, H., Saed-Moucheshi, A., Pakniyat, H., & Pessarakli, M. (2016). Stomatal responses to drought stress. In **Water Stress and Crop Plants**, P. Ahmad (Ed.).

Pireda, S.; Oliveira, D. S.; Borges, N. L.; Ferreira, G. A.; Barroso, L. M.; Simioni, P.; Vitória, A. P.; da Cunha, M. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. **Environmental and Experimental Botany**, v. 164, p. 190–202, 2019.

Pireda, S.; da Silva Oliveira, D.; Borges, N. L. et al. Data on leaf structural, physiological and nutritional characteristics of species co-occurring in restinga and semideciduous seasonal forest ecosystems. **Data in Brief**, v. 30, p. 105484, 2020.

Pritzkow, C.; Williamson, V.; Szota, C.; Trouvé, R.; Arndt, S. K. Phenotypic plasticity and genetic adaptation of functional traits influences intra-specific variation in hydraulic efficiency and safety. **Tree Physiology**, v. 40, n. 2, p. 215–229, 2020.

Orzechowski, S. (2008). Starch metabolism in leaves. **Acta Biochimica Polonica**, 55(3), 435-445.

R Core Team. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.

Rabelo, G. R.; Klein, D. E.; da Cunha, M. Does selective logging affect the leaf structure of a late successional species? **Rodriguésia**, v. 63, p. 419–427, 2012.

Rabelo, G. R.; Vitória, Â. P.; da Silva, M. V.; Cruz, R. A.; Pinho, E. I.; Ribeiro, D. R.; Freitas, A. V.; da Cunha, M. Structural and ecophysiological adaptations to forest gaps. **Trees**, v. 27, p. 259–272, 2013.

Ramawat, K. G.; Goyal, S. Co-evolution of secondary metabolites during biological competition for survival and advantage: an overview. In: Mérillon, J. M.; Ramawat, K. (eds) **Co-Evolution of Secondary Metabolites**. Reference Series in Phytochemistry. Cham: Springer, 2020.

Rizzini, C. T. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. v.1. Edusp/Hucitec, São Paulo, 1976.

Rosa, L. P. G. Florística e fitossociologia de floresta Atlântica Montanha no Parque Estadual da Ilha Grande, RJ. 2013. 76 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Rossatto, D. R., Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. (2009). Características estomáticas de pares congenéricos de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. **Acta Botanica Brasilica**, 23, 499-508.

Rohwer, J.G. (1993). Lauraceae. In: Kubitzki, K., Rohwer, J.G., Bittrich, V. (eds) **Flowering Plants - Dicotyledons. The Families and Genera of Vascular Plants**, vol 2. Springer, Berlin, Heidelberg.

Rury, P. M. Systematic anatomy of *Erythroxylum* P. Browne: practical and evolutionary implications for the cultivated coca. **Journal of Ethnopharmacology**, 1981, 3(2-3): 229-263.

Sack, L., Frole, K. (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rainforest trees. **Ecology**, 87, 483–491.

Sack, L., Scoffoni, C. (2013). Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. **New Phytologist**, 198(4), 983

Sack, L., Scoffoni, C., McKown, A., Frole, K., Rawls, M., Havran, J. C., Tran, H., & Tran, T. (2012). Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns. **Nature Communications**, 3, 837.

Salgado, C. M.; Vasquez, N. D. Clima. In: Bastos, M. P.; Callado, C. H. (eds.). **O ambiente da Ilha Grande**. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2009, p. 7-20.

Santos, M. F., Ruas, N. R., Ferreira, A. N., Ferrante, M., Gavilanes, M. L., & Carvalho, E. E. N. Análise estomática em folhas de Siparuna guianensis Aubl. (Siparunaceae). **Research, Society and Development**, 11(1): e17111124722. 2022.

Santos, L. A. F.; Lima, J. P. C.; Mello Filho, J. A. Corredor ecológico de regeneração natural na Floresta Nacional "Mario Xavier", em Seropédica, RJ. **Floresta e Ambiente**, v. 6, n. 1, p. 106-117, jan./dez. 1999.

Sardans, J.; Peñuelas, J. Plant–soil interactions in Mediterranean forest and shrublands: impacts of climatic change. **Plant and Soil**, v. 365, p. 1–33, 2013.

Schell, V., Kervroëdan, L., Depeaux, G., Delzon, S., & Faucon, M.-P. (2025). Unravelling the phenotypic plasticity of functional traits in relay-cropping: the case of soybean with winter barley. **Plant and Soil**, 1-18.

Silva, I., & Batalha, M. (2008). Species convergence into life-forms in a hyperseasonal cerrado in central Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 68(2), 329–339.

Silva, E. P. D., David, J. M., David, J. P., Garcia, G. H. T., & Silva, M. T. (2020). Chemical composition of biological active extracts of Tapirira guianensis (Anacardiaceae). **Química Nova**, 43(9), 1216-1219.

Silva, V. P. G. da, Mariano, G. V. P., Santos, A. F. C., Santos, L. C. da S., Costa, J. P., Vaz, A. C. R., Vale, V. S. do, & Rocha, E. C. (2021). Estrutura da comunidade arbórea e efeito de borda em Florestas Estacionais Semideciduais. **Ciência Florestal**, 31(3), 1216–1239.

Silva, R. O. B.; Montenegro, S. M. G. L.; Souza, W. M. de. Tendências de mudanças climáticas na precipitação pluviométrica nas bacias hidrográficas do estado de Pernambuco. **Engenharia Sanitária e Ambiental**, v. 22, n. 3, p. 579–589, 2017.

Silva-Filha, E., Silva, N. L., Macedo, F. N., Santos, L. I. C., Santos, A. S., Santos, M. R. V., Duarte, M. C., Aragão, C. F. S., Nogueira, F. H. A., Lima, A. A. N., Zengin, G., Coutinho, H. D. M., Schimieguel, D. M., Quintans, J. S. S., Quintans-Júnior, L. J. (2022). The effects of ethanolic extract of the leaves of

Erythroxylum mucronatum (Benth.) (Erythroxylaceae) on strength and muscle performance of resistance-trained rats. **Phytomedicine Plus**, 2(2), 100230.

Simioni, P. F.; Eisenlohr, P. V.; Pessoa, M. J. G.; Silva, I. V. Elucidating adaptive strategies from leaf anatomy: do Amazonian savannas present xeromorphic characteristics? **Flora**, v. 246, p. 33–41, 2017.

Simioni, P.; Campbell, G.; Pinto, V. D.; Castelar, J. V. D. S.; Pessoa, M. J. G.; Silva, I. V. D.; da Cunha, M. Do anatomical wood traits suggest adjustments in the hydraulic architecture of dominant species in Amazonian savannah? **Plant Biosystems**, p. 1–12, 2020.

Strittmatter, C. D. Nueva técnica de diafanización. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica**, 1973, 15: 126-129.

Solereder, H. (1908). *Systematic Anatomy of the Dicotyledons*. Claredon Press, Oxford, London.

Soobrattee, M. A., Bahorun, T., Neergheen, V. S., Googoolye, K., & Aruoma, O. I. (2008). Assessment of the content of phenolics and antioxidant actions of the Rubiaceae, Ebenaceae, Celastraceae, Erythroxylaceae and Sterculaceae families of Mauritian endemic plants. **Toxicology in Vitro**, 22(1), 45-56.

Sousa, C., Cerqueira, A., Dalmolin, A., Almeida, Á., Santos, M., Avelino, N., dos Santos, R., Júnior, J., & Mielke, M. (2022). Morphophysiological changes in *Genipa americana* seedlings in response to root deformation and substrate attributes. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, 22.

Thitz, P.; Possen, B. J. H. M.; Oksanen, E.; Mehtätalo, L.; Virjamo, V.; Vapaavuori, E. Production of glandular trichomes responds to water stress and temperature in *Betula pendula* leaves. **Canadian Journal of Forest Research**, 2017, 47(8): 1075-1081.

Toledo, M.G.T. (2000). *Estudo botânico e fitoquímico de Ocotea odorifera (Vell.) Rohwer. (Lauraceae) da região metropolitana de Curitiba*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

Tölke, E. D., Lacchia, A. P. S., Lima, E. A., Demarco, D., Ascensão, L., & Carmello-Guerreiro, S. M. (2021). Secretory ducts in Anacardiaceae revisited: Updated concepts and new findings based on histochemical evidence. **South African Journal of Botany**, 138, 394-405.

Tölke, E.D., Medina, M.C., Souto, A.L. et al. (2022). Diversity and evolution of secretory structures in Sapindales. **Brazilian Journal of Botany**, 45, 251–279.

Tresmondi, F.; Nogueira, A.; Guimarães, E.; Machado, S. R. Morphology, secretion composition, and ecological aspects of stipular colleters in *Rubiaceae* species from tropical forest and savanna. **Naturwissenschaften**, v. 102, n. 11-12, p. 73, 2015.

Vianna Filho, M. D.; Manão, C. Y. G.; Bastos, M.; Callado, C. H. Threatened flora of *Ilha Grande*, Rio de Janeiro State, Brazil. **Hoehnea**, v. 47, 2020.

Vitória, A. P.; Alves, L. F.; Santiago, L. S. Atlantic Forest and leaf traits: an overview. **Trees**, v. 33, p. 1–13, 2019.

Wagg, C.; Hann, S.; Kupriyanovich, Y.; Li, S. Timing of short period water stress determines potato plant growth, yield and tuber quality. **Agricultural Water Management**, v. 247, p. 106731, 2021.

Walls, R. L. Angiosperm leaf vein patterns are linked to leaf functions in a global scale data set. **American Journal of Botany**, 2011, 98: 244–253.

Webb, M. A. Cell-mediated crystallization of calcium oxalate in plants. **The Plant Cell**, 1999, 11(4): 751–761.

Witkowski, E. T. F.; Lamont, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, 1991, 88: 486-493.

Xavier, V.; Pireda, S.; da Silva Oliveira, D.; Vitória, A. P.; da Cunha, M. Leaf and wood functional traits explain the strategies developed by *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) to survive in Atlantic Forest ecosystems under water and light variations. **Flora**, v. 308, p. 152386, 2023.

Yahyazadeh, M., Jerz, G., Winterhalter, P., & Selmar, D. (2021). The complexity of sound quantification of specialized metabolite biosynthesis: the stress related impact on the alkaloid content of *Catharanthus roseus*. **Phytochemistry**, 187, 112774.

Yamane, H.; Konno, K.; Sabelis, M.; Takabayashi, J.; Sassa, T.; Oikawa, H. Chemical defence and toxins of plants. In: BEGON, Michael; FUTUYMA, Douglas J. (Org.). **Encyclopedia of Biodiversity**. 2. ed. San Diego: Elsevier, 2013. Cap. 4.08.

Yeshi, K.; Crayn, D.; Ritmejerytè, E.; Wangchuk, P. (2022). Plant secondary metabolites produced in response to abiotic stress have potential application in pharmaceutical product development. **Molecules**, 27, 313.

Zarei, T. Balancing water deficit stress with plant growth-promoting rhizobacteria: a case study in maize. **Rhizosphere**, p. 100621, 2022.

Zargar, S. M.; Gupta, N.; Nazir, M.; Mahajan, R.; Malik, F. A.; Sofi, N. R.; Shikari, A. B.; Salgotra, R. K. Impact of drought on photosynthesis: molecular perspective. **Plant Genetic**, v. 11, p. 154–159, 2017.
doi:10.1016/j.plgene.2017.04.003.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 5 - Atributos mensurados nas espécies de Restinga e Floresta, e os resultados dos testes estatísticos realizados com o teste de Mann-Whitney

Atributos	Restinga		Floresta		Valor de P
	Média	DP	Média	DP	
Área foliar (cm²)	40.7633	28.6841	50.3305	18.4675	0.0012 *
Espessura foliar (mm)	0.1832	0.0568	0.1753	0.0329	0.1916
CRAF (g.m⁻²)	185.5366	48.6843	196.618 6	13.3697	0.4386
LMA (g/m²)	62.4886	31.1307	63.1946	30.7581	0.8995
DEN (mg/mm³)	330.7472	106.4131	372.563 6	189.2947	0.3330
Espessura do mesofilo (μm)	105.9025	20.9286	104.517 3	30.3653	0.7573
Espessura do parênquima paliçádico (μm)	38.1685	4.8803	34.8958	8.3832	0.2875
Espessura do parênquima lacunoso (μm)	66.2430	15.7302	68.4519	21.0472	0.6221
Espessura da epiderme adaxial (μm)	14.5388	1.9612	16.6071	4.9377	0.6823
Espessura da epiderme abaxial (μm)	8.3166	0.7000	10.4767	3.7517	0.2652
Espessura da cutícula adaxial (μm)	1.8663	0.2042	1.5230	0.5016	0.0108
Espessura da cutícula abaxial (μm)	1.0869	0.1669	0.9329	0.1841	0.0118
Nervura quaternárias (mm⁻²)	1.0857	0.4877	1.3702	0.6551	0.1733
Nervura Subsidiária (mm⁻²)	15.4571	7.8415	16.0235	9.6113	0.8398
Nervura com terminações livres (mm⁻²)	8.4143	5.3752	8.2655	6.3097	0.5782
Frequência de cristais (mm⁻²)	18.0714	36.1429	3.4250	6.8500	0.4835
Frequência de Células Oleíferas (mm⁻²)	1.9071	3.8143	1.9571	3.9143	0.8690
Tricoma Tector Aba (μm⁻²)	1.0857	1.23699	1.2444	1.5584	0.7603
Tricoma Tector Ada (μm⁻²)	0.2214	0.4121	0.3852	0.5112	0.2419
Tricomas Glandulares Aba (μm⁻²)	1.4143	1.2389	0.5833	0.3786	0.0173 *
Tricomas Glandulares Ada (μm⁻²)	0.7804	0.6438	0.7190	0.2555	0.9458
Estruturas Secretoras	4.1018	4.4038	3.32963	4.0153	0.2508
Densidade Estomática Aba (mm⁻²)	65.6429	15.1338	58.7333	28.5419	0.4691
Densidade Estomática Ada (mm⁻²)	0.2714	0.5429	0.0786	0.1571	0.5187
Tamanho dos estômatos Aba (μm⁻²)	8.0793	2.4380	9.0329	4.7989	0.9933

Tamanho dos estômatos Ada (μm^{-2})	3.3161	6.6321	3.0808	6.1617	0.0046 *
$\Delta Fv/Fm$	0.3690	0.1913	0.1575	0.1801	< 0.0001*

* Representa uma diferença significativa com um intervalo de confiança de 95% (p); CRAF: Conteúdo relativo de água na folha; LMA: Massa foliar por unidade de área; DEN: Densidade.