

# CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DA ECOLOGIA DA MATA PLUVIAL TROPICAL

*Estudo do balanço d'água de sua vegetação.*

LEOPOLDO MAGNO COUTINHO

Departamento de Botânica,  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras,  
Universidade de São Paulo.

## INTRODUÇÃO

A maior parte da zona de distribuição das matas pluviais está compreendida entre os trópicos de Cancer e Capricórnio; algumas regiões extra-tropicais sem dúvida existem, porém, suas áreas são bem mais restritas (Cf. os mapas apresentados por Rawitscher 92 e Dansereau 17). Estas matas encontram-se em diversas regiões, especialmente na América do Sul, na África, na Ásia e no arquipélago malaio, onde formam extensos maciços florestais. No Brasil as matas pluviais cobrem cerca de 50% de seu território, o que as torna, sem dúvida, uma das formações vegetais de maior destaque dentro da flora brasileira. O mapa apresentado na Fig. 1, baseado no mapa de 1950 do Conselho Nacional de Geografia, fornece-nos algumas informações sobre a distribuição das florestas pluviais neste país<sup>(1)</sup>. Podemos aí observar, ao norte e a noroeste, a floresta amazônica; na costa oriental e sul-oriental, as matas atlânticas. Embora essas duas regiões de matas pluviais apresentem um mesmo tipo de vegetação, muitas diferenças existem, particularmente no que se refere à sua composição florística e estrutura, o que, aliás, levou Martius (61) a separá-las em duas províncias distintas, "Naiades" e "Dria-

---

(1) — Preferimos o mapa de 1950 aos mapas mais recentes, pois que, tanto quanto conhecemos da vegetação brasileira, aquele pareceu-nos representar melhor a atual distribuição das nossas matas pluviais.

des”, respectivamente. Vê-se ainda no mapa, além de pequenas ilhas mais ao sul, outra zona de mata pluvial, entre o paralelo de 20° S e o trópico de Capricórnio, em longitudes próximas de 50° W. Gr. Esta zona, que no mapa fitogeográfico de Martius (61) não aparece como uma província especial, mas está incluída na “Napaea”, estende-se desde o oeste do estado de São Paulo, atravessa o noroeste do estado do Paraná e atinge, por fim, a região de Misiones, na

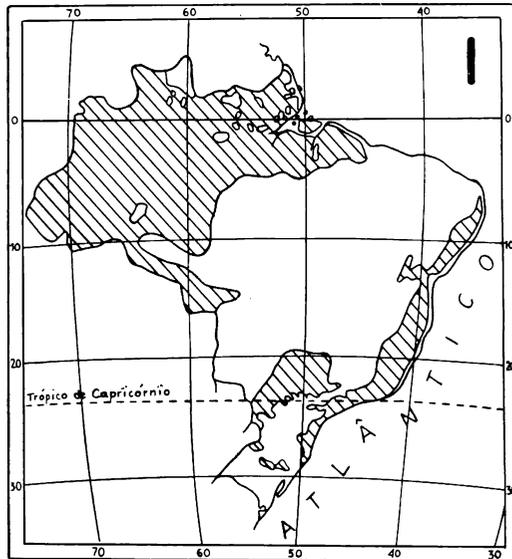


Fig. 1 — Mapa indicando a distribuição aproximada das florestas pluviais no Brasil. Baseado no mapa de 1950 do Conselho Nacional de Geografia. Seg. Ferri (26).

Argentina, onde recebe o nome de “selva misionera” (veja Parodi 84). Sobre estas selvas assim se referem Smith e Johnston (109): “The well known hygrophilous forests of Misiones and the adjacent regions are essentially tropical rain-forests, differing from those of the Amazon and the Brazilian coast only in degree.” Maiores detalhes sobre a fitogeografia desta região de matas pluviais, no estado do Paraná, podem ser encontrados nos trabalhos de Stellfeld (115) e Maack (60).

Como se observa, duas das três zonas de matas pluviais brasileiras estão localizadas em bacias hidrográficas — a do Amazonas e a do Paraná — sendo a terceira situada ao longo da costa, desde

o Rio Grande do Norte até as serras do Herval e dos Tapes, no Rio Grande do Sul (veja Sampaio 99, Smith 108 e Domingues 20).

Nas regiões tropicais úmidas que, além da elevada pluviosidade, não estão sujeitas a um período de seca definido, nem tampouco a invernos rigorosos, as florestas pluviais desenvolvem-se com extraordinária exuberância. Tais condições são encontradas no Brasil em quase toda a região amazônica, em certas partes da bacia do Paraná e na costa oriental e sul-oriental.

A grandeza e a uniformidade de distribuição das precipitações, bem como o elevado grau de umidade, na zona costeira, devem-se

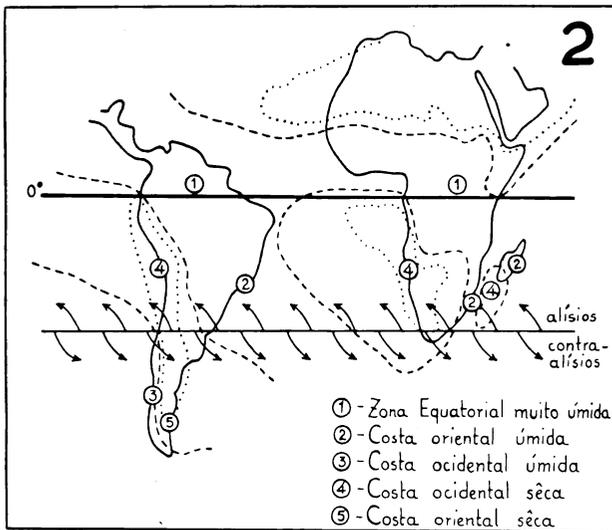


Fig. 2 — Mapa mostrando a influência dos ventos alísios e contra-alísios na distribuição de regiões secas e úmidas na América do Sul e sul da África. Seg. Koeppen (52), modificado.

à interceptação dos ventos alísios por uma cordilheira que corre paralelamente ao litoral, a cordilheira do Mar. Servindo de barreira a êsses ventos, que, vindos de sudeste, sopram constantemente do oceano para o continente e arrastam consigo grandes quantidades de vapor d'água, tais montanhas "obrigam" as massas de ar a se elevarem. Com esta elevação o ar se resfria e o vapor d'água nele em excesso se condensa formando densos nevoeiros ou precipitando-se como chuvas torrenciais. Esta influência dos ventos alísios e contra-alísios sôbre as condições de umidade de regiões continentais

é. sem dúvida, bastante conhecida. Quando tais ventos caminham dos oceanos para os continentes, criam, nas zonas costeiras, condições de clima úmido, pois, aí depositam grande parte da umidade que trazem; continuando em seu movimento para o interior dos mesmos, vão perdendo gradualmente sua umidade, transformando-se então em ventos secos, que determinam agora, nas regiões por eles atingidas, condições de clima mais árido. Na Fig. 2 representa-se a influência desses ventos na distribuição de regiões úmidas e áridas na América do Sul e sul da África.

Além da ação dos alísios, as brisas marinhas, que durante o dia sopram em direção ao continente, contribuem ainda mais para a constante umidade da costa oriental e sul-oriental brasileira. A temperatura aí apresenta valores médios em geral superiores a 18°C, sendo a diferença entre o mês mais quente e o mais frio da ordem de 1 a 6°C (veja Koeppen 52). Em consequência destes fatores, o clima é do tipo Af, isto é, "clima tropical chuvoso de selva, sem temporada de seca bem definida" (id.).

A existência de tal tipo de clima possibilita o desenvolvimento, nessa região, de uma floresta pluvial luxuriante, extremamente rica em lianas e epífitas, e de estrutura bastante complexa, a "mata pluvial tropical", nome este criado por Schimper (102). Embora este tipo de mata ocorra também em outras regiões do Brasil, como na Amazônia e em certas partes da bacia do Paraná, as florestas pluviais tropicais costeiras parecem conter, segundo Souza (107), nossas melhores essências florestais. Segundo este autor, nelas podemos encontrar o "pau brasil" (*Caesalpinia echinata* Lam.), o jacarandá (*Dalbergia nigra* (Benth.) Allem.), a cangerana (*Cabralea cangerana* Saldanha), a braúna (*Melanoxylon brauna* Schott.), a cabreúva (*Myrocarpus fastigiatus* Fr. All.), o jequitibá (*Couratari legalis* Mart.), o vinhático (*Plathymentia reticulata* Benth.), o guarantan (*Esenbeckia leiocarpa* (Engl.)), o jatobá (*Hymenaea courbaril* Linn.), o óleo vermelho (*Myroxylon toluiferum* H. B. K.), o óleo pardo (*Myrocarpus frondosus* Fr. All.), diversas canelas (*Ocotea* spp. e *Nectandra* spp.), ipês (*Tabebuia* spp.), etc. Esta riqueza em essências é, sem dúvida alguma, uma das principais causas da intensa devastação a que estão sujeitas estas matas desde os primórdios de nossa colonização. Outra importante causa foi a vizinhança do lito-

ral, que, de um lado facilitou a exportação, e, de outro, o estabelecimento de uma população mais densa.

Se as matas exercem qualquer influência sobre o clima da região, é um problema ainda aberto. Koeppen (52) não se pronuncia a respeito. Navarro de Andrade (77), entretanto, afirma que, a grande transpiração das matas baixa e modera a temperatura, elevando assim a umidade. Acreditamos, como Rawitscher (88), na veracidade de tal afirmação. Se admitimos que um lago, pela sua evaporação eleva as condições de umidade nas regiões a êle vizinhas, maior razão temos, então, para admitir o mesmo em relação à mata, uma vez que a evaporação através desta é superior à de um lago de idênticas dimensões. Quanto à influência deste aumento de umidade sobre as precipitações, transcrevemos, a seguir, um pequeno trecho de Rawitscher: "A influência das florestas sobre a umidade relativa não deve necessariamente resultar numa influência sobre as precipitações de uma região porque estas podem depender de outros fatores, como o aquecimento da superfície da terra que é maior nos campos do que nas matas e que por sua vez influi sobre as correntes atmosféricas responsáveis pelas precipitações d'água". A esta mesma conclusão chegou o próprio Navarro de Andrade, que apresenta dados e menciona muitos autores que discutiram o problema.

A mata pluvial tropical de longa data despertou e mantém vivo o interesse de inúmeros botânicos, que a exploraram em seus mais variados aspectos morfológicos, sistemáticos, fisiológicos ou ecológicos. São notáveis as obras de Schimper (102), Schenck (100), Bünning (11), Richards (98), além de outros como Martius (62) que, com sua "Flora Brasiliensis" prestou inestimáveis serviços ao conhecimento da flora de nossas matas pluviais e Wettstein (131), que descreveu de maneira exemplar as florestas da região sul brasileira. Mais recentemente, Bouillenne e col. (9), Sampaio (99), Cain e col. (13) e outros, muito têm contribuído para o conhecimento da fitogeografia e da fitossociologia das matas pluviais, principalmente da região amazônica. Menção especial merecem as "Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon", de Ducke e Black (21), que contêm preciosas informações colhidas durante muitos anos de pesquisa na hiléa.

Estudos de fitoecologia, com base experimental, ligados particularmente ao balanço d'água da vegetação, foram iniciados no Brasil, há perto de vinte anos, por Rawitscher e col. (94). A partir de então, diversos trabalhos foram realizados, procurando esclarecer problemas relativos à economia d'água da vegetação dos nossos campos cerrados. (Veja Ferri 24, Rachid 87, Rawitscher 91, Coutinho e Ferri 15, Ferri e Coutinho 31, Arens, Ferri e Coutinho 7, Arens 5, Coutinho e Ferri 16, Andrade e col. 4, e Ferri e Lamberti 29). Tais pesquisas, não se limitando apenas a êsse tipo de associação, estenderam-se também à vegetação das caatingas do nordeste (veja Rawitscher e col. 96, Ferri e Labouriau 30, Ferri 25, Morello 74). Nm estudo comparativo do balanço hídrico d'esses dois tipos de associação foi feito por Ferri (26). Mais recentemente, êste mesmo autor iniciou estudos desta natureza nas "caatingas do Rio Negro", um tipo de vegetação relativamente aberta e pouco desenvolvida, que aparece na região amazônica, no meio de exuberantes matas pluviais (veja Ferri 27).

Dada a escassez de informações sôbre o balanço d'água das matas pluviais tropicais em suas condições naturais, não só no Brasil mas em todo o mundo, pareceu-nos interessante estudar, sob êsse aspecto, as florestas da nossa costa sul-oriental. McLean (66) realizou um trabalho desta natureza nas florestas do sul do Brasil. Seus dados são, entretanto, de muito pequeno valor, pois, a técnica por êle empregada para as determinações de transpiração é suscetível de sérias e numerosas críticas. O próprio autor, aliás, reconhece tal fato em seu trabalho: "The imperfection of these investigations I regretfully acknowledge, and I give them solely because they are the first attempt of any sort to deal ecologically with this subject". Êste é o único trabalho sôbre balanço d'água de mata pluvial tropical brasileira de que temos informação.

A parte experimental do presente trabalho foi realizado em 1958 e 1959, principalmente nos períodos de menor pluviosidade, quando o balanço hídrico das plantas pode ser mais seriamente afetado.

Informações sôbre morfologia, anatomia, assim como condições de solo e clima, foram também obtidas, uma vez que se tornam

complementos indispensáveis à compreensão do balanço d'água de uma vegetação.

### CARACTERIZAÇÃO GERAL DA FLORESTA PLUVIAL TROPICAL

Chamada também de "Hylaea" (terra de floresta) por Humboldt (citado por Richards 98), ou de "Pluviisilva", a mata pluvial tropical foi definida por Schimper (102) como uma floresta "sempre verde, de caráter higrófilo, de trinta metros de altura ao menos, geralmente mais alta, rica em lianas de caules espessos e em epífitas tanto erbáceas quanto lenhosas".

Um dos aspectos que mais impressiona quando se penetra na mata pluvial tropical é a grande densidade da sua vegetação. Não menos notável é, também, o aspecto caótico com que tal vegetação se apresenta; de início, parece não haver ali nenhuma ordem ou estrutura definida. Referindo-se a uma frase de Junghuhn sobre essa floresta, assim se expressa Richards (98): "In the often quoted phrase of Junghuhn, nature seems to show here a *horror vacui* and to be anxious to fill every available space with stems and leaves".

O franco predomínio de plantas lenhosas é, sem dúvida, uma das características mais acentuadas da mata pluvial tropical. Entre elas encontram-se não somente árvores, que constituem sua porção mais conspícua, mas também muitas lianas e epífitas. A cobertura do solo, que à primeira vista nos parece ser feita apenas por plantas erbáceas, na realidade mostra-se constituída, em grande parte, por "seedlings" e plantas jovens de espécies arbóreas. A abundância de lianas e epífitas, que revestem os troncos das árvores e entrelaçam seus ramos, dando à mata um aspecto caótico, constitui um característico não menos notável dessa vegetação. O grande número de espécies, distingue, também, a mata pluvial tropical de outras associações, como a mata temperada, onde este número é muito mais limitado. Frequentes vezes é difícil, realmente, encontrar dois exemplares da mesma espécie, notadamente tratando-se de indivíduos arbóreos.

Uma análise mais detalhada da vegetação da mata pluvial tropical, permite encontrar, entretanto, dentro da comunidade que cons-

titui, grupos de plantas com certas características em comum. Richards (98) distingue, assim, várias sinúsias<sup>(2)</sup> na mata pluvial tropical. Inicialmente separa as plantas autótrofas das heterótrofas. Entre as autótrofas mecânicamente independentes considera as árvores e arbustos, e as ervas terrestres; entre as mecânicamente dependentes coloca as lianas, as epífitas e as estranguladoras (mata-paus)<sup>(3)</sup>. Quanto às heterótrofas distingue as parasitas e as saprófitas.

A sinúsia das árvores caracteriza-se por plantas de porte relativamente grande, porém, ao contrário do que comumente se ouve dizer, de troncos não muito espessos. Em geral, formam dois ou mais estratos, parecendo haver, segundo palavras de Humboldt (citado por Richards 98), “uma floresta sôbre outra floresta”. Despidas de seus ramos inferiores, que foram naturalmente eliminados devido ao sombreamento, as árvores mais altas da mata apresentam-se esguias, com uma copa, relativamente reduzida, apenas no topo. Êste aspecto é devido à “luta pela luz” que se processa no interior da mata. Os ramos, que forem sombreados e que apresentarem um balanço negativo entre produção e consumo de materiais, serão logo eliminados. As palmeiras, que constituem um grupo muito típico da mata pluvial tropical, não formam ramificações caulinares vegetativas, desenvolvendo logo suas longas estipes, que freqüentemente sobrepõem as copas das outras árvores. Estas, aliás, tocam-se mutuamente, formando um verdadeiro mosaico, o teto da floresta (canopy). Abaixo dêste primeiro estrato de árvores encontram-se geralmente um ou mais estratos formados por árvores menores, de troncos mais delgados, pouco ramificados e de aparência débil. A impressão que temos destes estratos é que são formados por plantas fortemente estioladas. Suas folhas comumente se reúnem em tufos no ápice dos ramos, que avidamente procuram a luz.

De cortiça geralmente delgada e lisa, os troncos das árvores assemelham-se muito uns aos outros, sendo difícil distinguir por êste caráter uma espécie de outra. Esta dificuldade de distinção é ainda

---

(2) — Segundo êste autor “uma sinúsia é um grupo de plantas de forma de vida semelhante, que ocupam o mesmo nicho e desempenham papel semelhante na comunidade da qual fazem parte”. As espécies da mesma sinúsia, embora possam ser diferentes taxonômicamente, são, em geral, ecológicamente equivalentes.

(3) — Schimper (102) considera as estranguladoras como um tipo de epífitas.

agravada pela densa cobertura de musgos, hepáticas, líquens e outras epífitas que aí se desenvolvem. Suas folhas apresentam bordos geralmente lisos, forma elíptica e cor verde intensa, dando à vegetação arbórea da mata uma certa monotonia de aspecto; frequentemente apresentam ápices bastante desenvolvidos, formando as chamadas "pontas goteiras", as quais parecem favorecer um mais rápido escoamento da água das chuvas que se deposita sobre seus limbos. Este último caráter não é, todavia, exclusivo das plantas arbóreas, mas aparece também em plantas de outras sinúsias. Com respeito ao tamanho dos limbos foliares, Richards (98) avalia que cerca de 80% das espécies e indivíduos arbóreos da selva tropical são mesófilas (superfície do limbo entre 2025 e 18225 mm<sup>2</sup>). Plantas leptófilas (limbo com menos de 25 mm<sup>2</sup>) e nanófilas (limbo com 25 a 225 mm<sup>2</sup>) são raras, assim como as megáfilas (limbo com mais de 164.025 mm<sup>2</sup>). Quando possuem folhas compostas, como se não quisessem fugir à monotonia, apresentam folíolos que lembram, pela forma e tamanho, as folhas simples das outras árvores.

Outros caracteres fisionômicos comumente atribuídos à vegetação arbórea da mata pluvial tropical, são a cauliflora, a formação de raízes tabulares (nossas sapopembas) e de raízes escoras. Segundo Bünning (11), a cauliflora seria uma adaptação à polinização e disseminação por meio de morcêgos e pássaros, que nos troncos e nos ramos das árvores encontram maior facilidade de pouso. As raízes tabulares, formadas por uma atividade cambial mais intensa na parte superior de raízes plagiogeotrópicas, apresentam superfície muito grande. O solo das matas pluviais tropicais, devido à temperatura elevada e à alta umidade, é pobremente arejado; como, além disso, há grande competição não só entre as raízes, mas também entre estas e a fauna e a flora do solo, ambas ricas, as raízes tabulares parecem constituir adaptação para um melhor arejamento dos sistemas radiculares. De outro lado, como as árvores que formam tais raízes são, em geral, desprovidas de uma raiz pivotante (Richards 98), devendo a estabilidade da planta ser assegurada pelas raízes laterais, e como o solo não permite, muitas vezes, um bom ancoramento, essa estabilidade é reforçada pela formação das raízes tabulares que aumentam a resistência às pressões e tensões a que es-

tão sujeitas as raízes laterais, quando a copa da árvore é agitada pelo vento. Esta parece ser também a função das raízes escoras.

Possuindo embora um eixo caulinar distinto e desprovido de ramificações vegetativas, as pequenas palmeiras e os samambaiáculos são os representantes de maior destaque da sinúsia arbustiva da mata pluvial tropical. Além dessas plantas, compõem essa sinúsia representantes de algumas famílias de dicotiledôneas, que, ao contrário dos anteriores, apresentam "habitus" tipicamente arbustivo, com numerosas ramificações e praticamente sem um eixo principal. Essa vegetação, em geral não muito densa, vive à sombra dos estratos arbóreos.

As lianas, restritas a um menor número de famílias que a sinúsia das árvores, apresentam extraordinária riqueza de formas e adaptações ao seu tipo de vida. Competindo com a vegetação arbórea pela obtenção de luz, conseguem crescer com grande rapidez e colocar suas copas sobre as das árvores. A grande velocidade de crescimento poderia ser explicada pela economia de materiais que fazem não se ramificando, em geral, antes de terem atingido condições mais favoráveis de iluminação. Acresce ainda que, dispondo das mais diversas adaptações para trepar por sobre outras plantas que lhes possam dar suporte, dispensam, em parte, no crescimento em espessura de seus caules, aliás reduzido, a formação de tecidos que lhes garantam maior resistência mecânica. Este fato, juntamente com o desenvolvimento de estruturas especiais do lenho, propiciam a tais caules grande flexibilidade e resistência a tensões, lembrando, muitas vezes, pelo seu aspecto, verdadeiros cabos de aço. Sobre a biologia e a morfologia dessas plantas, são notáveis os trabalhos de Schenck (100) e Büning (11). Aquê, estudando as lianas, distingue quatro grupos fundamentais, de acordo com a maneira de trepar apresentada: as que trepam à custa de raízes fixadoras, as volúveis, as que formam gavinhas e as que trepam escorando-se e agarrando-se por meio de espinhos, pêlos rígidos, etc.

Diversas espécies que nas clareiras aparecem como plantas terrestres, nas regiões mais densas da mata vivem epifiticamente. Outras há que vivem exclusivamente como epífitas. O desenvolvimento de adaptações à vida epifítica permite muitas vezes a essas plantas obter condições de iluminação tão favoráveis quanto as árvores

e lianas, dispensando, ao mesmo tempo, a formação de longos caules. Tais epífitas, que recobrem os troncos e ramos das árvores e até mesmo suas fôlhas (epífilas), dada a extraordinária abundância com que se desenvolvem, podem criar condições deficientes de iluminação às próprias árvores, levando-as, por vêzes, até à morte.

Segundo Schimper (102), as epífitas podem ser agrupadas em três classes. As protoepífitas, cuja nutrição depende da casca do hospedeiro e do abastecimento direto da atmosfera, como acontece com a maioria de nossas orquídeas e samambáias epífitas. As hemiepífitas, que no início de sua vida comportam-se como as protoepífitas, mas logo formam raízes nutricionais, que, como longos fios, descem até o solo, de onde passam finalmente a suprir-se de água e sais minerais. A êste grupo pertencem os nossos imbês e mata-paus; os primeiros formam, em geral, raízes de fixação, que prendem a planta ao suporte, e raízes nutricionais, que por geotropismo positivo, crescem em direção ao solo, aí se enraizando. As epífitas nidulares, finalmente, apresentam dispositivos especiais para a captação de água e detritos, como é o caso das bromeliáceas, por exemplo, cujas fôlhas, de bases alargadas, se imbricam em roseta, formando verdadeiras "jarras", em cujo interior podem acumular, por vêzes, vários litros de água e grande quantidade de partículas de natureza vegetal e animal. Dentro de tais "jarras" comumente vivem, tôda uma fauna e uma flora, que aí encontram condições adequadas ao seu desenvolvimento. Larvas de insetos, aranhas, rãs, são animais freqüentemente encontrados no interior dessas "jarras". Não seria exagêro, pois, pensar, que estas epífitas representam verdadeiros lagos suspensos.

Em condições mais uniformes de umidade e temperatura acham-se as plantas erbáceas terrestres do interior da mata. Embora estejam adaptadas a viver em condições de mais fraca luminosidade, a cobertura do solo da mata por essas plantas é relativamente pobre. E' nas clareiras, nas margens de riachos e caminhos, onde essa vegetação se acha mais desenvolvida. Isso nos mostra que o sombreamento pelas plantas de maior porte pode ser tão intenso que chega a impedir, muitas vêzes, o desenvolvimento das erbáceas terrestres. Algumas delas, há, porém, que só se desenvolvem em locais muito sombrios da mata, não tolerando mesmo maior exposição à luz; são

as "shade-loving" (Richards 98). Outras causas a que podemos atribuir a relativa escassez de erbáceas terrestres no interior da floresta pluvial tropical são a competição entre as raízes e a queda de fôlhas, ramos e outros detritos dos estratos superiores, os quais se acumulariam sôbre as plantas erbáceas, abafando-as. Daí serem tais plantas mais freqüentes em barrancos íngremes, onde tal acúmulo é impossível. De raízes geralmente pouco desenvolvidas e superficiais, tais plantas têm que competir com os sistemas radiculares das árvores, arbustos e lianas, caso se desenvolvam no interior da mata. Convém, talvez, insistir, aqui, que a competição entre as raízes nas camadas superficiais do solo da floresta pluvial tropical deve ser bastante intensa, visto que as plantas terrestres, mesmo as árvores, limitam suas raízes a essas camadas. E' comum encontrar-se após uma ventania mais forte, árvores completamente arrancadas do solo, com seu sistema radicular totalmente exposto.

Encontrando um ambiente quase sempre úmido, de temperatura muito estável e luminosidade relativamente baixa, as plantas erbáceas, ao lado de algumas epífitas e lianas que se limitam aos estratos mais baixos, dão à mata formas e côres as mais variadas, quebrando assim a monotonia criada pela vegetação arbórea. Geralmente desenvolvem fôlhas grandes e delicadas, porquanto estão protegidas contra a ação mecânica do vento. E' comum encontrar-se entre elas fôlhas variegadas, de coloridos muitas vêzes atraentes. Nas florestas decíduas européias, as plantas erbáceas são geralmente criptófitas. Na mata pluvial tropical são, ao contrário, essencialmente fanerófitas (Richards 98).

As plantas talosas terrestres, muitas vêzes abundantes em regiões mais abertas da mata pluvial, parecem constituir uma outra sinúsia, diversa de tôdas as descritas até agora. Depedendo mais intimamente da existência de água sob forma líquida, particularmente para a realização da reprodução sexuada, tais plantas desenvolvem-se de preferência sôbre barrancos úmidos, nos vales de pequenos riachos, nas proximidades das quedas d'água, em concavidades das rochas, etc., onde a umidade é quase sempre elevada. Muitas conseguem desenvolver-se em regiões bastante sombrias da mata. Nesta sinúsia incluímos algas, liquens, inúmeras hepáticas e musgos.

O grupo das plantas heterótrofas é representado especialmente pelas saprófitas, embora parasitas sejam às vezes freqüentes. Encontrando no interior da mata uma grande quantidade de material orgânico, que decompõem, as saprófitas, principalmente bactérias e fungos, desenvolvem-se em grande abundância. São aspectos da mata bastante conhecidos a todos, aquêles de troncos mortos, de cuja superfície brotam inúmeras "orelhas de pau" e "cogumelos de chapéu".

Dentre as parasitas têm merecido menção especial as que atacam raízes, sendo encontradas geralmente só quando florescem, por reduzirem seu corpo vegetativo a um sistema quase invisível de apresórios e haustórios.

### O AMBIENTE

Para a realização do presente trabalho escolhemos as matas pluviais tropicais da Estação Biológica do Alto da Serra, em Paranapiacaba, município de Santo André, Estado de São Paulo.

Pelo que se depreende das informações de Joly (46), conjectura-se que, nos primórdios da nossa colonização, as matas da região de Paranapiacaba, hoje restritas às encostas da Serra do Mar, estendiam-se, também, por parte do planalto. Seus limites com os campos, ao que parece, foram assinalados naquela época, pela fundação de uma vila, a qual recebeu o nome de Santo André da Borda do Campo (hoje Município de Santo André). A ação devastadora do homem, provavelmente, fêz com que êstes limites recuassem em direção à serra, favorecendo a invasão dos terrenos do planalto pela vegetação dos campos. Limitadas hoje praticamente às escarpas da serra, estas matas acham-se protegidas, há cinqüenta anos, pelo estabelecimento ali, de uma reserva florestal, com a criação da Estação Biológica do Alto da Serra. Desde Hermann von Ihering, seu criador, até hoje, esteve esta Estação a cargo de várias instituições, sendo atualmente dirigida pelo Instituto de Botânica da Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo.

Paranapiacaba fica a 46° e 18' de longitude oeste de Greenwich e a 23° e 46' de latitude sul, muito próximo, portanto, do trópico de Capricórnio. A altitude, na estação da Estrada de Ferro Santos a Jundiá, é de 801 metros. A situação desta localidade, assim co-

mo a topografia da região, acham-se representadas no mapa da Fig. 3 (4). Note-se aí a extensa cadeia de montanhas que forma a Serra do Mar, a qual corre paralelamente ao litoral. A cidade de Para-

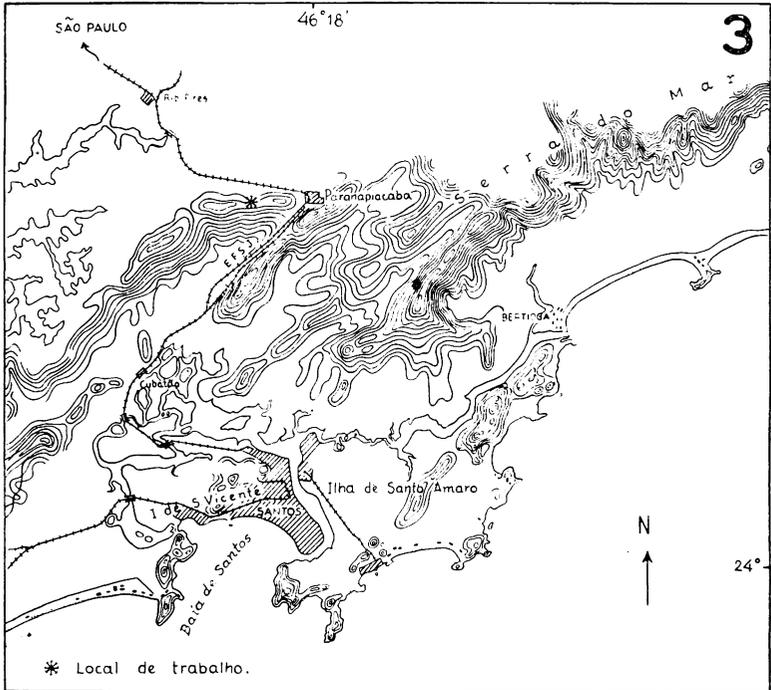


Fig. 3 — Mapa topográfico da região de Santos e Paranapiacaba baseado no mapa de Hidrografia e Navegação da Marinha do Brasil, 1939.

napiacaba situa-se bem no topo da serra, daí seu primitivo nome — Alto da Serra — Próximo a ela acha-se assinalado o local onde se realizou a parte experimental do presente trabalho.

Consultas ao Atlas Pluviométrico do Brasil (Ministério da Agricultura, Departamento Nacional da Produção Mineral. Divisão de Águas, Seção de Hidrologia. Boletim n.º 5, 1948) informam-nos que Paranapiacaba está situada na região de maior pluviosidade do Brasil. Um mapa desta região forneceu o excerto representado na Fig. 4, onde aquela localidade aparece entre as isoietas anuais de

(4) — Os dados de longitude e latitude, assim como o mapa da Fig. 3, foram obtidos do mapa de Hidrografia e Navegação da Marinha do Brasil, publicado em 1939.

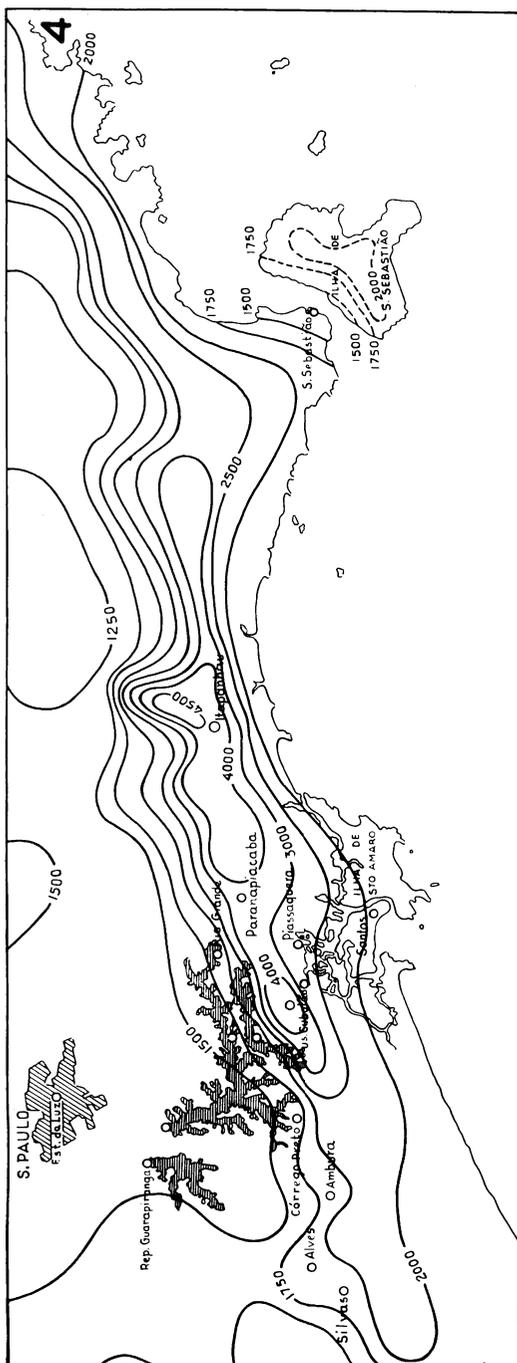


Fig. 4 — Mapa de distribuição das chuvas na região de maior pluviosidade do Brasil, 1943.

3000 e 4000 mm. Em Itapanhaú, cidade próxima à anterior, as precipitações são mais abundantes, ficando entre as isoietas de 4000 e 4500 mm. anuais.

Segundo o mesmo Atlas, a média das precipitações anuais em Paranapiacaba, de acôrdo com dados de 1914 a 1938, é de 3666,4 mm. Os três meses de precipitação máxima são dezembro, janeiro e fevereiro, perfazendo um total de 1262,7 mm. Os três meses de precipitação mínima são junho, julho e agosto, com um total de 547,4 mm. O mês de menor pluviosidade, julho, conta ainda com 166,8 mm. de chuva, em média. Como se nota, não só são elevadas as precipitações médias anuais nessa localidade, mas também, sua distribuição é bem uniforme; chove o ano todo, não existindo, em geral, um período de sêca regular e nítido. Tal uniformidade é, aliás, mais acentuada aqui que em muitas regiões da hiléa amazônica, como podemos observar pelo gráfico da Fig. 5. Note-se que os valores da curva 1, referentes aos meses de junho, julho e agosto em Paranapiacaba, são bem mais elevados que os respectivos das curvas 2 e

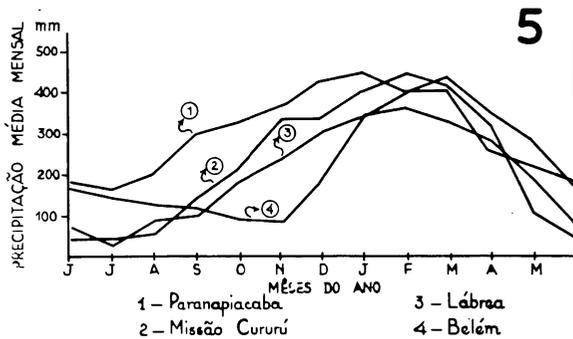


Fig. 5 — Comparação da distribuição das precipitações médias mensais entre Paranapiacaba e diversas localidades da região amazônica.

3. Em Belém, no Pará (curva 4), o período de menor pluviosidade ocorre em outubro e novembro, sendo a precipitação nesta época também inferior à do período correspondente em Paranapiacaba<sup>(5)</sup>.

Para que possamos avaliar quão diferentes podem ser as condições médias de pluviosidade reinantes em algumas regiões do Brasil, apresentamos o gráfico da Fig. 6, onde se pode comparar as cur-

(5) — As curvas foram obtidas do Atlas Pluviométrico acima referido.

vas de precipitação média mensal de Paranapiacaba (Estado de São Paulo), Emas (Estado de São Paulo) e Paulo Afonso (Estado da Bahia), regiões estas cobertas por mata pluvial tropical, cerrado e caatinga, respectivamente (6). Como se pode aí observar, as condições

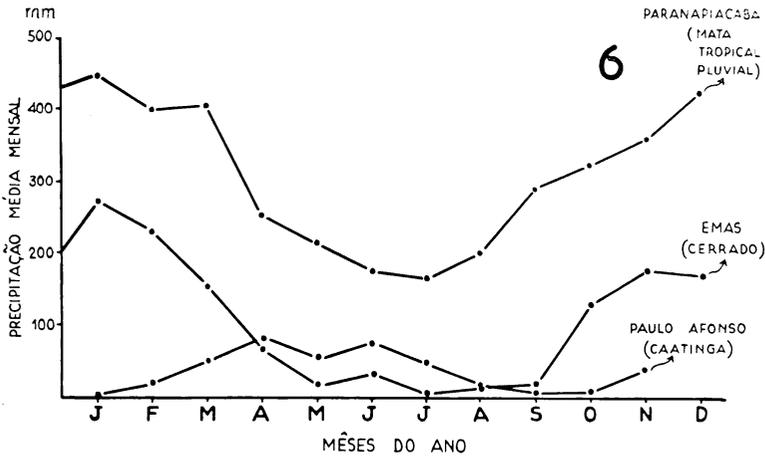


Fig. 6 — Comparação da distribuição das precipitações médias mensais entre Paranapiacaba (mata pluvial tropical), Emas (cerrados) e Paulo Afonso (caatinga).

médias de pluviosidade em Paranapiacaba, durante todo o ano, são muito mais favoráveis que aquelas encontradas em Emas e Paulo Afonso. Assim, o valor máximo da média de precipitação mensal em Emas é pouco superior a apenas a metade do valor correspondente em Paranapiacaba; seu período de menor pluviosidade não só é mais extenso, como também seus valores são aproximadamente dez vezes menores que aquele do mesmo período em Paranapiacaba; enquanto no mês mais sêco, em Emas chove, em média 7,5 mm, em Paranapiacaba esse valor é da ordem de 160 mm, isto é, mais de vinte vezes superior. Em Paulo Afonso as condições são muito mais severas ainda. A sêca é muito mais intensa e tem duração muito maior. É bastante observar que a precipitação do mês de janeiro, em Paranapiacaba, equivale, muitas vezes, à precipitação total anual de Paulo Afonso.

(6) — Os dados referentes a Emas e Paulo Afonso foram obtidos de Ferri (26).

TABELA I  
Precipitações, mm Paranapiacaba

Meses	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	Média
JANEIRO	635,0	617,9	421,6	243,8	167,7	360,2	70,7	314,9	307,8	431,7	337,13
FEVEREIRO	253,9	345,5	706,1	369,8	137,9	149,9	408,9	286,8	131,9	556,3	342,40
MARÇO	385,9	233,6	284,5	279,3	223,7	360,8	673,1	263,6	365,7	373,3	344,89
ABRIL	330,2	317,5	106,7	388,6	353,1	251,4	185,3	236,1	396,2	137,2	270,23
MAIO	101,5	109,2	249,0	220,9	274,3	248,9	241,2	73,7	347,9	236,2	210,28
JUNHO	104,1	55,9	264,0	43,2	119,3	167,7	238,7	78,8	185,5	5,1	126,23
JULHO	35,6	99,0	139,7	355,6	152,4	126,9	106,9	149,8	7,6	81,3	125,48
AGOSTO	137,1	134,5	155,1	180,3	139,7	175,1	233,9	256,6	86,4	322,5	182,12
SETEMBRO	231,1	259,0	287,0	185,4	312,4	124,5	137,2	413,9	213,3	180,5	234,43
OUTUBRO	286,9	330,2	350,5	391,3	330,3	269,2	239,3	363,2	604,7	155,0	337,06
NOVEMBRO	284,4	370,8	363,3	350,4	40,6	365,7	391,1	327,5	210,9	—	300,50
DEZEMBRO	363,2	386,1	198,1	266,7	246,2	409,1	299,7	218,5	396,1	—	309,30
Total anual	3148,9	3259,2	3525,6	3302,3	2552,6	3009,4	3276,0	2983,4	3254,0	—	3145,7

Muito embora as condições médias de pluviosidade em Parapiacaba sejam tão favoráveis, pareceu-nos interessante obter também informações sobre os valores absolutos das precipitações mensais, durante diversos anos, naquela localidade. Isto justifica a apresentação da Tabela 1, onde encontramos tais valores, obtidos nos últimos dez anos (1950-1959) (7). A primeira observação que podemos fazer é que, os totais anuais desses anos apresentam-se um pouco mais baixos que a média anual fornecida pelo Atlas Pluviométrico. O que nos parece ser mais importante, todavia, é analisar a distribuição das chuvas durante os meses do ano. Como já dissemos, essa distribuição é bastante homogênea, não existindo um período de seca regular e nítido. Entretanto, em alguns anos, no período de menor pluviosidade, um mês (junho ou julho) pode apresentar forte queda nos seus valores de precipitação, constituindo, assim, uma aberração das condições médias. Como se observa na Tabela 1, essa "seca eventual" ocorreu em julho de 1958 e em junho de 1959. Em 1958 esse período de seca estendeu-se desde o dia 20 de junho até 28 de agosto, sendo que apenas nos dias 17 de julho e 2 de agosto houve ligeira precipitação (7,6 e 20,3 mm respectivamente). Assim, no decurso de quase 70 dias, choveu em apenas dois. Em 1959, no período de 20 de maio a 1.º de julho, apenas no dia 9 de junho caíram 5,1 mm de chuva. Em anos anteriores encontramos, esporadicamente, casos comparáveis; durante todo o mês de junho de 1948 choveu apenas 2,5 mm. Por feliz coincidência, foi justamente nos períodos de seca de 1958 e 1959 que realizamos a maior parte de nossos trabalhos experimentais. Pudemos assim estudar o balanço d'água das matas pluviais tropicais de Parapiacaba, exatamente num desses períodos de seca, que, embora eventuais, são os que mais seriamente podem afetar a economia hídrica dessa vegetação.

No gráfico da Fig. 7 comparamos a distribuição das precipitações médias mensais, segundo os dados do Atlas Pluviométrico, com os valores absolutos do ano de 1958, o que mostra quão diferente pode ser uma curva média de uma curva absoluta. Isto nos faz ver que, embora o conhecimento das condições médias ambientes seja

---

(7) — Dados fornecidos pela Estrada de Ferro Santos a Jundiáí.

necessário para a realização de um trabalho de ecologia, dados sobre as condições absolutas não devem merecer menor atenção. As condições médias ambientes não revelam toda a realidade e por isso não bastam aos estudos fitogeográficos e fitoecológicos.

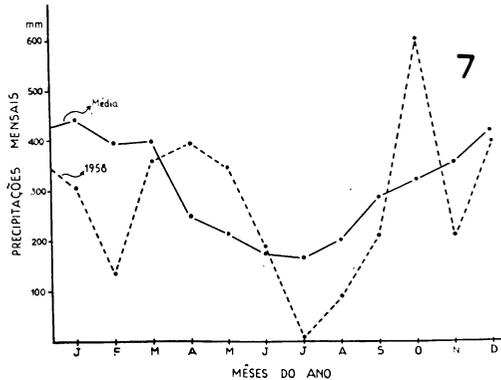


Fig. 7 — Distribuição das precipitações mensais em Paranapiacaba. Comparação dos valores médios com os valores absolutos do ano de 1958.

Como o posto meteorológico da Estrada de Ferro Santos a Jundiá, em Paranapiacaba, não efetua medidas de umidade relativa, nem de evaporação, os únicos dados desta natureza de que dispomos são os que obtivemos em diversos dias em que permanecemos naquela localidade, nos anos de 1958 e 1959, especialmente nos períodos de seca. Podemos adiantar, entretanto, que os valores médios de umidade relativa são bastante elevados durante todo o ano. São extremamente comuns, durante todos os meses, dias em que tais valores ficam muito próximos de 100%. Todavia, nos períodos de seca ocorridos naquêles dois anos, a umidade relativa, embora mais elevada pelas manhãs e às tardinhas, em várias horas dos dias permanecia abaixo de 70%, atingindo, às vészes, valores inferiores a 50%.

A temperatura em Paranapiacaba é bastante amena, não apresentando condições médias extremas em qualquer época do ano. Na Tabela 2 acham-se reunidas as médias mensais das temperaturas máximas de três anos consecutivos (1952, 1953, 1954) <sup>(8)</sup>. Podemos observar que tais valores não são muito elevados, ficando, em

(8) — Dados fornecidos pela Estrada de Ferro Santos a Jundiá.

geral, ao redor de 25°C. As médias mensais das temperaturas mínimas daqueles mesmos anos, que figuram na Tabela 3, ficam ao redor de 10°C nos meses mais frios, e em torno de 15°C nos demais meses. Comparando-se as Tabelas 1, 2 e 3, verifica-se que o período de menor pluviosidade coincide com o de temperaturas mais baixas.

Infelizmente não dispomos de informações sobre as temperaturas absolutas, o que seria, sem dúvida, de grande valia para a constatação das condições extremas a que podem estar sujeitas as matas daquela região.

Quanto à ventilação, esta é, em geral, de pouca intensidade, constituída por leves brisas que sopram de preferência à tarde. Nos períodos de seca, entretanto, fortes rajadas de vento seco, dirigindo-se do continente para o mar, agitam a vegetação durante as noites. Até mesmo a vegetação erbácea terrestre, protegida pelas copas das árvores, pode ser atingida.

Por falta de instrumentos adequados não pudemos obter informações sobre o grau de luminosidade existente no interior da mata em estudo. Podemos afirmar apenas que o sombreamento não é muito intenso, nem uniforme, em virtude da irregularidade de distribuição das copas das árvores.

O solo, um tanto arenoso, aparenta relativa fertilidade. As camadas mais superficiais apresentam, em geral, bastante húmus, ficando seu pH entre 4,0 e 5,0. Essa acidez encontrada nos primeiros dez centímetros de solo, de onde coletamos material para a determinação de pH, é devida, provavelmente, à abundância de ácidos húmicos.

O substrato que serve como fonte de elementos minerais às epífitas é constituído, em geral, de material orgânico. Material inorgânico pode também existir nesse substrato. Certas espécies de formigas, que vivem em associação com algumas epífitas, constroem seus ninhos junto delas e para isso acumulam grande quantidade de partículas orgânicas e inorgânicas. Hertel (43) estudou as propriedades físicas, químicas e biológicas dos substratos de algumas epífitas da mata pluvial tropical. A macrofauna encontrada por ele em tais substratos compreende, entre outros, diversos insetos, gasterópodos, lumbricidas, etc. Diante dos resultados da análise química

TABELA 2

Médias da temperatura máxima, °C. Paranapiacaba.

Meses	1952	1953	1954
JANEIRO	26,4	29,2	30,0
FEVEREIRO	25,1	26,4	27,9
MARÇO	26,1	27,2	28,5
ABRIL	23,8	25,2	24,0
MAIO	25,2	22,9	22,0
JUNHO	23,8	23,3	22,8
JULHO	21,7	20,1	21,8
AGOSTO	23,5	23,1	25,0
SETEMBRO	21,0	23,2	22,7
OUTUBRO	22,5	23,7	21,3
NOVEMBRO	23,7	24,3	23,4
DEZEMBRO	27,2	23,3	25,7

TABELA 3

Médias da temperatura mínima, °C. Paranapiacaba.

Meses	1952	1953	1954
JANEIRO	16,2	16,3	17,3
FEVEREIRO	16,4	16,9	17,6
MARÇO	16,3	16,4	17,0
ABRIL	12,3	14,5	13,0
MAIO	11,7	12,9	12,9
JUNHO	10,8	11,2	12,5
JULHO	10,3	8,5	11,3
AGOSTO	11,5	9,7	10,7
SETEMBRO	12,3	13,1	13,5
OUTUBRO	14,5	14,5	14,5
NOVEMBRO	15,5	13,5	13,2
DEZEMBRO	15,2	15,3	14,3

dêsses substratos concluiu que são relativamente ricos, podendo sustentar uma vegetação exuberante.

Para a nutrição das epífitas certamente contribui, também, a excreção cuticular das fôlhas das árvores (veja Arens e Lausberg 6). O freqüente umedecimento destas pelas chuvas e nevoeiros possibilitaria a excreção de sais pela cutícula foliar, os quais seriam arrastados com o água que escorre e goteja no interior da mata. Recebendo tais gotas, as epífitas encontrariam aí uma fonte de elementos necessários à sua nutrição mineral.

### \*A VEGETAÇÃO

As matas da Estação Biológica do Alto da Serra, de natureza pluvial tropical, são em sua maior parte constituídas por uma vege-

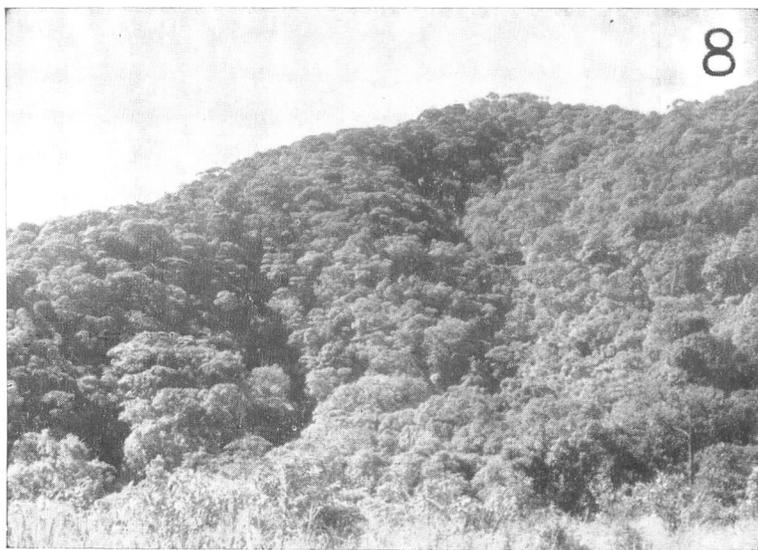


Fig. 8 — “Canopy” da mata de Paranapiacaba.

tação arbórea secundária, relativamente densa. Em locais de topografia mais acidentada restam ainda alguns testemunhos da mata

primária. A sinúsia arbórea é representada, muitas vêzes, por exemplares bem desenvolvidos, de mais de trinta metros de altura. Árvores de menor porte são, entretanto, mais freqüentes. Não se observa nesta sinúsia uma estratificação nítida. Êste fato, assim como



Fig. 9 — Grupo de palmitos crescendo em uma pequena clareira.

a disposição um tanto descontínua das copas das árvores, é devido, ao menos em parte, à topografia acidentada da região. Os sistemas radiculares das árvores são relativamente extensos, porém, superficiais.

A vegetação arbustiva é, em geral, pouco densa. A vegetação epífita é extremamente abundante e rica em espécies. Lianas de caules espessos, são, todavia, bem menos freqüentes. As ervas ter-

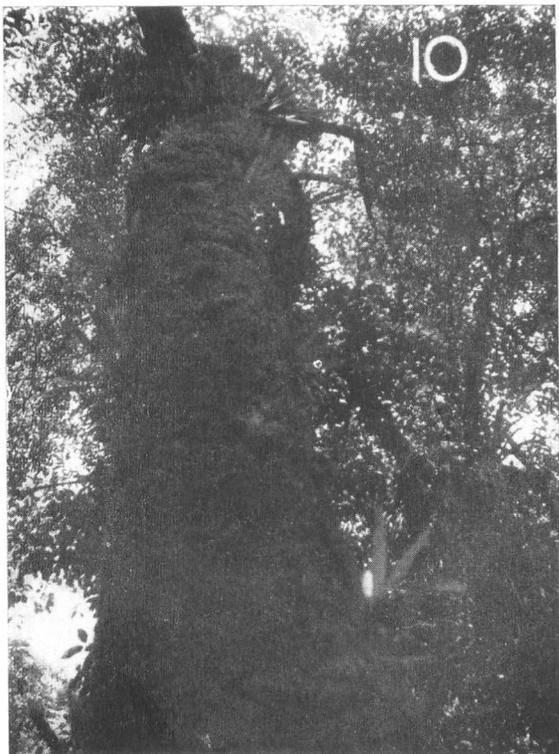


Fig. 10 — Exemplar de *Alchornea triplinervia*.

restres são representadas por um grande número de espécies, desenvolvendo-se em maior abundância especialmente nas partes mais abertas, onde a penetração de luz é maior.

As figuras 8 a 15 são documentos fotográficos de vários aspectos dessa vegetação, os quais, sem dúvida, revelam melhor que qualquer descrição, a sua fisionomia <sup>(9)</sup>.

Quanto à composição florística, são extremamente numerosas as espécies ali existentes. Entre as árvores salientam-se, pelo seu



Fig. 11 — Interior da mata. Note a grande densidade de vegetação e relativa pobreza de luz.

grande porte, *Bombax wittrockianum* K. Schum., *Alchornea triplinervia* (Spreng) M. Arg., *Swartzia langsdorffii* Raddi e outras. *Euterpe edulis* Mart. é uma das espécies mais frequentes. Árvores de menor porte são *Affonsea edwallii* Harms e *Inga sessilis* Mart. À

(9) — Excelente descrição dessas matas encontramos em Wettstein (131). Massart (63) também se refere a elas.

sombra de outras árvores, fazendo parte do segundo estrato arbóreo, encontramos freqüentemente *Bathysa stipulata* Presl, *Coccoloba martii* Meissn. e *Ocotea basicordatifolia* Vattimo. As espécies *Geonoma*

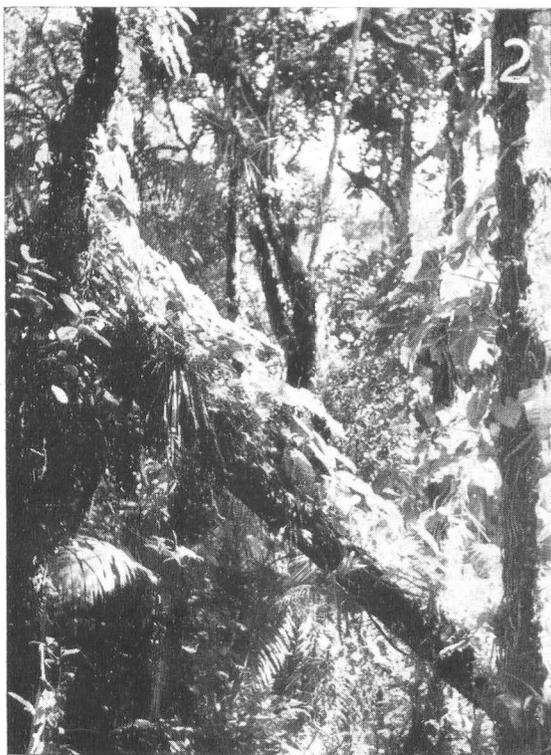


Fig. 12 — Epífitas sôbre um tronco caído.

*schottiana* Mart. e *Geonoma gamiova* Bart. Rodr., ao lado de algumas ciateáceas como *Alsophila longipetiolata* Ros. e *Cyathea schanschin* Mart., constituem grande parte da sinúsia arbustiva. Entre as dicotiledôneas arbustivas figuram, por exemplo, *Psychotria nuda*

(Mart.) Wawra, *Psychotria janeirensis* Muell. Arg. e *Gaylussacia brasiliensis* (Spr.) Meissn. As lianas são representadas especialmente por compostas e aráceas. Algumas bignoniáceas, passifloráceas e menispermáceas, como *Abuta selloana* Eichl. são também frequen-



Fig. 13 — *Vriesia altodaserrae* em floração, à margem de um caminho.

tes. As famílias predominantes entre as epífitas são: bromeliácea, orquidácea, gesnerácea e polipodiácea. Particularmente freqüentes são as espécies *Vriesia inflata* (Wawra) Wawra, *Vriesia altodaserrae* L. B. Smith e *Aechmea distichantha* Lem. Entre as orquídeas merecem destaque *Maxillaria picta* Hook, *Sophronitis coccinea* Reichb.

f., *Gomesa crispa* Kl. & Reichb. f., assim como várias espécies dos gêneros *Octomeria*, *Zygopetalum* e *Pleurothallis*. As gesneráceas são representadas principalmente por *Hypocyrta radicans* Kl. e Hnst., *Hypocyrta bradei* Handro<sup>(10)</sup>, *Codonanthe gracilis* (Mart.) Hnst. e

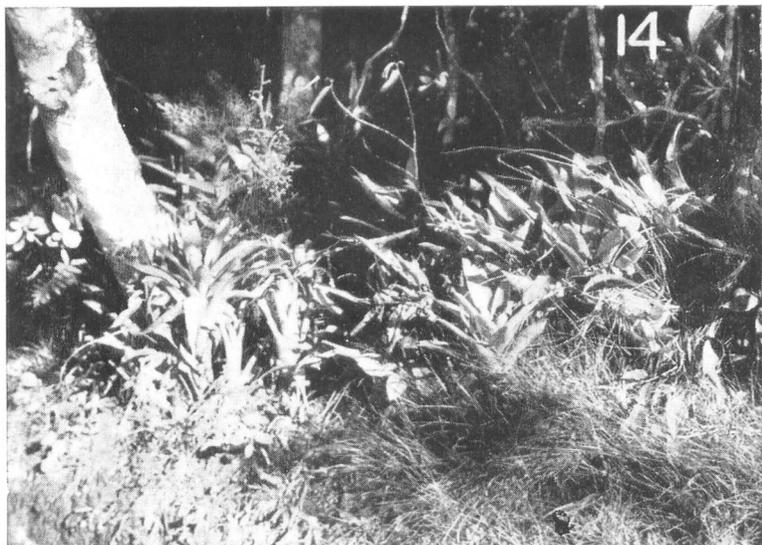


Fig. 14 — Grupo de *Billbergia amoena* desenvolvendo-se no chão, em uma clareira.

*Nematanthus fritschii* Hoehne. Diversas espécies dos gêneros *Polypodium*, *Elaphoglossum*<sup>(11)</sup>, ao lado de várias himenofiláceas, representam as pteridófitas epífitas. As espécies mais representativas do

---

(10) — Espécie inédita.

(11) — Grande número de espécies brasileiras de *Elaphoglossum* está reunido no trabalho de Alston (1).

grupo das erbáceas terrestres são: *Gleichenia bifida* (Willd.) Spr., *Lycopodium cernuum* L., *Selaginella macrostachya* Spring., *Alstroemeria insignis* Krzl., *Billbergia amoena* (Lodd.) Ldl., *Coccocypselum cordifolium* Nees & Mart., diversas espécies de *Anthurium*, *Begonia*, *Elaphoglossum*, *Trichomanes*, etc.



Fig. 15 — *Elaphoglossum* e *Vriesia* sôbre um tronco.  
(Fot. Ferri).

A lista seguinte, que reúne algumas das espécies mais frequentes nas matas da Estação Biológica do Alto da Serra e seus arredores, dá melhor idéia da composição florística da vegetação em estudo neste trabalho.

Lista de espécies frequentes nas matas da Estação Biológica do Alto da Serra e arredores.

ESPÉCIE	FAMÍLIA	SINÚSIA das
<i>Aluta selloana</i> Eichl.	Menispermaceae	Lianas
<i>Aechmea coelestis</i> (C. Koch) E. Morr.	Bromeliaceae	Epífitas
<i>Aechmea distichantha</i> Lem.	Bromeliaceae	Epífitas
<i>Afonsea edwallii</i> Harms	Mimosaceae	Árvores
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng) M. Arg.	Euphorbiaceae	Árvores
<i>Alsophila longipetiolata</i> Ros.	Cyatheaceae	Arbustos
<i>Alstroemeria insignis</i> Kizl.	Amaryllidaceae	Ervas terrestres
<i>Anthoceros</i> sp.	Anthocerotaceae	Plantas talosas terrestres
<i>Anthurium longicuspidatum</i> Engl.	Araceae	Ervas terrestres
<i>Anthurium</i> sp.	Araceae	Ervas terrestres
<i>Asterostigma lividum</i> (Lodd.) Engl.	Araceae	Ervas terrestres
<i>Bactris</i> sp.	Palmae	Árvores ou arbustos
<i>Bathysa stipulata</i> (Vell.) Presl	Rubiaceae	Árvores
<i>Begonia angulata</i> Vell.	Begoniaceae	Ervas terrestres
<i>Begonia fruticosa</i> (Kl.) A. DC.	Begoniaceae	Ervas terrestres ou epífitas
<i>Begonia lanceolata</i> Vell.	Begoniaceae	Epífitas
<i>Begonia procumbens</i> Vell.	Begoniaceae	Lianas
<i>Begonia sclananthera</i> A. DC.	Begoniaceae	Lianas
<i>Bertolonia moosensii</i> Cogn.	Melastomaceae	Ervas terrestres
<i>Besleria selloana</i> Kl. & Hanst.	Gesneraceae	Ervas terrestres
<i>Billbergia amoena</i> (Lodd.) Ldl.	Bromeliaceae	Ervas terrestres
<i>Blechnum volubile</i> Kaulf.	Polypodiaceae	Lianas
<i>Bombax wittrockianum</i> K. Schum.	Bombacaceae	Árvores

Bulbophyllum sp.	Orchidaceae	Epífitas
Calathea sp.	Marantaceae	Ervas terrestres
Canistrum cyathiforme (Vell.) Mez	Bromeliaceae	Ervas terrestres
Chusquea sp.	Gramineae	Árastos
Clusia sp.	Cuttiferae	Árastos ou epífitas
Coenogonium sp.	Coenogoniaceae	Epífitas
Coccoloba martii Meissn.	Polygonaceae	Árvores
Coccypselum cordifolium Nees & Mart.	Rubiaceae	Ervas terrestres
Codonanthe gracilis (Mart.) Hnst.	Generaceae	Epífitas
Cura pavonia Fries	Coraceae	Plantas talosas terrestres
Cordia ecalyculata Vell.	Forraginaceae	Árvores
Cyathea schanschin Mart.	Cyathaceae	Árastos
Dichorisandra thyrsiflora Mik.	Commelinaceae	Ervas terrestres ou arbustos
Dictyonema sp.	Dictyonemataceae	Epífitas
Didymopanax sp.	Araliaceae	Árvores
Dioscorea sp.		Lianas
Doryopteris lomariacea (Kze.) Kl.	Polyodiaceae	Ervas terrestres
Drymis brasiliensis Miers	Magnoliaceae	Árvores
Elaphoglossum brevipes (Kunze) Moore	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum craspedariiforme (Fée) Brade	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum crassinerve (Kunze) Moore	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum decoratum (Kunze) Moore	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum glabellum J. Sm.	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum horridulum (Kaulf.) J. Sm.	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum lingua Brack.	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum macrophyllum (Mett.) Christ	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Elaphoglossum nigrescens (Hook.) Moore	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epífitas

<i>Flaphoglossum paulistanum</i> Rosents.	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Elaphoglossum plumosum</i> (Féc) Moore	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Elaphoglossum scolopendrifolium</i> (Raddi) J. Sm.	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Elaphoglossum strictum</i> (Raddi) Moore	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Elaphoglossum subarborescens</i> Rosenst.	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Elaphoglossum tenax</i> Rosenst.	Polyodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Elleanthus brasiliensis</i> (Ldl.) Rechb. f.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Encyclia flabellifera</i> Hoehne & Schltr.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Epidendrum ellipticum</i> Grah.	Orchidaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Eutrope edulis</i> Mart.	Palmae	Árvores
<i>Fuchsia regia</i> (Vand. ex Vell.) Munz.	Onagraceae	Arbustos ou lianas
<i>Cyclussacia brasiliensis</i> (Spr.) Meissn.	Ericaceae	Arbustos
<i>Geonoma gamiova</i> Barb. Rodr.	Palmae	Arbustos
<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	Palmae	Arbustos
<i>Gleichenia bifida</i> (Willd.) Spr.	Gleicheniaceae	Ervas terrestres
<i>Gleichenia furcata</i> (L.) Spr.	Gleicheniaceae	Ervas terrestres
<i>Gleichenia nervosa</i> (Klff.) Spreng.	Gleicheniaceae	Ervas terrestres
<i>Gomesa crispa</i> Kl. & Rechb. f.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Guatteria</i> sp.	Anonaceae	Árvores
<i>Hatiora salicnoides</i> (Haw.) Britton & Rose	Cactaceae	Epifitas
<i>Heliconia latispatha</i> Benth.	Musaceae	Arbustos
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	Rubiaceae	Epifitas
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i> Mart.	Hymenophyllaceae	Epifitas
<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.	Hymenophyllaceae	Epifitas
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> Sw.	Hymenophyllaceae	Epifitas
<i>Hypochaeris</i> sp.	Amaryllidaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Hypocyrta bradeci</i> Handro	Gesneraceae	Epifitas

<i>Lycopodium radicans</i> Kl. et Hnsl.	Gesneraceae	Epifitas
<i>Ilex</i> sp.	Asquifoliaceae	Árvores
<i>Ilex sessilis</i> Mart.	Mimosaceae	Árvores
<i>Lepidotes bicolor</i> Ldl.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Leucobryum longifolium</i> Hpe.	Leucobryaceae	Plantas talosas terrestres
<i>Lindsaea bifida</i> (Kl.) Mett.	Polypodiaceae	Ervas terrestres
<i>Lindsaea botrychioides</i> St. Hil.	Polypodiaceae	Ervas terrestres
<i>Lycopodium alpecurioides</i> L.	Polypodiaceae	Ervas terrestres
<i>Lycopodium carolinianum</i> L. var. <i>paradoxa</i> (Mart.) Spring.	Polypodiaceae	Ervas terrestres
<i>Lycopodium cernuum</i> L. var. <i>eichlerii</i> Glaz.	Polypodiaceae	Ervas terrestres
<i>Lycopodium complanatum</i> L. var. <i>tropicum</i> Spring.	Polypodiaceae	Ervas terrestres
<i>Marattia kaulfussii</i> J. Sm.	Marattiaceae	Árbustos
<i>Marchantia chenopoda</i> L.	Marchantiaceae	Plantas talosas terrestres
<i>Maxillaria picta</i> Hook.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Mesomphalia thermalis</i> Kützing	Citrococcaceae	Plantas talosas terrestres
<i>Miconia cabucu</i> Hoehne	Melastomaceae	Árvores
<i>Miconia willdenowii</i> Kl.	Melastomaceae	Árvores
<i>Milkenia trinervis</i> Hook. & Arn.	Compositae	Lianas
<i>Nematanthus fritschii</i> Hoehne	Gesneraceae	Lianas ou epifitas
<i>Neomaria</i> sp.	Iridaceae	Ervas terrestres
<i>Nidularium</i> sp.	Bromeliaceae	Ervas terrestres
<i>Ocotea basicordatifolia</i> Vattimo	Lauraceae	Árvores
<i>Octomeria grandiflora</i> Ldl.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Octomeria serrana</i> Hoehne	Orchidaceae	Epifitas
<i>Ormosia</i> sp.	Papilionaceae	Árvores
<i>Ouratea semiserrata</i> (Mart. & Nees) Engl.	Ochnaceae	Árbustos
<i>Oxypetalum nitidum</i> Malme	Asclepiadaceae	Lianas

<i>Passiflora rhamnifolia</i> Mart.	Passifloraceae	Lianas
<i>Peperomia</i> sp.	Peperaceae	Epifitas
<i>Philodendron</i> sp.	Araceae	Lianas ou epifitas
<i>Phymatidium</i> sp.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Pilea rhizobola</i> Miq.	Urticaceae	Ervas terrestres
<i>Pithecellobium</i> sp.	Papilionaceae	Árvores
<i>Pithechiton bracteatum</i> Trin.	Melastomaceae	Epifitas
<i>Pleurothallis bicristata</i> Cegn.	Orchidaceae	Epifitas
<i>Pedicularis selowii</i> Kl.	Pediculariaceae	Árvores ou arbustos
<i>Polypodium catharticae</i> Langsd. & Fisch.	Polypodiaceae	Epifitas
<i>Polypodium cultratum</i> Willd. var. <i>reclinatum</i> Braak.	Polypodiaceae	Epifitas
<i>Polypodium hirsutissimum</i> Raddi	Polypodiaceae	Epifitas
<i>Polypodium percussum</i> Cav.	Polypodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Polypodium repens</i> Aubl. (?)	Polypodiaceae	Ervas terrestres ou epifitas
<i>Polypodium serrulatum</i> (Sw.) Mett.	Polypodiaceae	Epifitas
<i>Polystichum adiantiforme</i> (Forst.) J. Sm.	Polypodiaceae	Ervas terrestres
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	Polytrichaceae	Ervas terrestres
<i>Psocqueria</i> sp.	Rubiaceae	Árvores
<i>Psychotria jancirensis</i> Muell. Arg.	Rubiaceae	Árbores
<i>Psychotria nuda</i> (Mart.) Wawra	Rubiaceae	Árvores
<i>Quesnelia humilis</i> Mez	Bromeliaceae	Epifitas
<i>Quesnelia testudo</i> Lindm.	Bromeliaceae	Ervas terrestres
<i>Rhipsalis</i> sp.	Cactaceae	Epifitas
<i>Rhodobryum verticillatum</i> Hamp.	Bryaceae	Ervas terrestres
<i>Salpinga margaritacea</i> Triana	Melastomaceae	Ervas terrestres
<i>Scuticaria strictifolia</i> Hoehne (?)	Orchidaceae	Epifitas
<i>Securidaca paulensis</i> Chod.	Polygalaceae	Árbores

Selaginella brasiliensis (Raddi) A. Br.	Selaginellaceae	Ervas terrestres
Selaginella macrostachya Spring	Selaginellaceae	Ervas terrestres
Selaginella fusca A. Silv.	Selaginellaceae	Ervas terrestres
Siphocampylus convolvulaceus G. Don	Campanulaceae	Lianas
Smilax sp.	Smilacaceae	Lianas
Sphagnum sp.	Sphagnaceae	Plantas talosas terrestres
Sophranitis coccinea Reichb. f.	Orchidaceae	Epífitas
Stelis sp.	Orchidaceae	Epífitas
Swartzia langsdorffii Raddi	Caesalpinaceae	Árvores
Tabebuia avellanae Lor. var. Paulensis Toledo	Bignoniaceae	Árvores
Tibouchina mutabilis Cogn.	Melastomaceae	Árvores
Tibouchina pulchra Cogn.	Melastomaceae	Árvores
Tibouchina scaberrima Cogn.	Melastomaceae	Árvores
Tillandsia stricta Sol.	Bromeliaceae	Epífitas
Trentepohlia sp.	Trentepohliaceae	Epífitas
Trichomanes rigidum Sw.	Hymenophyllaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Trichomanes tenerum Spreng.	Hymenophyllaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Urostachys reflexus (Lam.) Hert.	Lycopodiaceae	Ervas terrestres
Urostachys taxifolius (Sw.) Hert.	Lycopodiaceae	Epífitas
Utricularia reniformis St. Hil.	Lentibulariaceae	Ervas terrestres ou epífitas
Vanilla sp.	Orchidaceae	Lianas
Vriesia altodaserae L. B. Smith	Bromeliaceae	Epífitas
Vriesia ensiformis (Vell.) Beer var. bicolor L. B. Smith	Bromeliaceae	

*Vriesia hieroglyphica* (Carr.) Ed. Morr.  
*Vriesia inflata* (Wawra) Wawra  
*Weinmannia hirta* Sw. var. *glabra* Engl.  
*Wittrockia minuta* (Mez) L. B. Smith  
*Zygopetalum crinitum* Lodd.  
*Zygopetalum moesianum* Barb. Rodr.

Bromeliaceae  
 Bromeliaceae  
 Cunoniaceae  
 Bromeliaceae  
 Orchidaceae  
 Orchidaceae

Epifitas  
 Epifitas  
 Árvores  
 Ervas terrestres  
 Epifitas  
 Ervas terrestres



## METODOLOGIA

Na presente investigação procuramos obter informações sôbre o andamento diário da transpiração, transpiração relativa, déficits de saturação e sucção celular das fôlhas, em plantas de diferentes sinúsias da mata pluvial tropical, durante o período de sêca; observações do grau de abertura dos estômatos foram feitas concomitantemente com as medidas de transpiração. As informações sôbre a velocidade do fechamento hidroativo dos estômatos foram obtidas, em sua maior parte, durante o período das chuvas. Isto se justifica pelo fato de numerosas espécies apresentarem seus estômatos parcial ou totalmente fechados durante várias horas do dia, no período de sêca, como veremos mais tarde. Estudos de anatomia das fôlhas e de resistência ao dessecamento foram realizados em nossos laboratórios, em S. Paulo.

Os valores de transpiração foram determinados pelo método das pesagens rápidas, com o auxílio de uma balança de torção Jung (Heidelbergl, Alemanha). Segundo Eckart (22), "Le défaut majeur de cette méthode est qu'elle implique nécessairement la section des vaisseaux des pétioles ou de la branche, intervention pouvant entraîner des variations difficilement contrôlables de l'intensité de la transpiration". Em consequência do destacamento da fôlha, o seu suprimento d'água é interrompido, o que pode determinar um abaixamento da transpiração por regulação estomática. Daí os primeiros valores transpiratórios determinados poderem ser mais baixos que aqueles existentes antes do destacamento. Entretanto, como Ferri (26) já salientou em seu trabalho, durante um intervalo variável para plantas diversas, a transpiração pode permanecer quase inalterada após o corte da fôlha. Este intervalo corresponderia à "stomatal phase" de Hygen (45). Portanto, desde que se trabalhe com bastante rapidez, os primeiros valores obtidos, em geral, não se afastarão muito daqueles que a fôlha apresenta quando ainda prêsa à planta.

O destacamento da fôlha não determina sempre, ao que parece, um abaixamento imediato da transpiração. Em certos casos (veja

Ivanoff 47, Anderson, Hertz e Ruffelt 3), o corte do pecíolo de uma fôlha determina um aumento passageiro da sua razão transpiratória, efeito êsse conhecido como “efeito de Ivanoff”. Quanto ao mecanismo responsável por esta intensificação temporária da transpiração, duas explicações parecem cabíveis. Em certas plantas (veja Eckardt 22) êste aumento da transpiração é particularmente forte quando a turgescência das fôlhas é alta. Quando se aproxima o murchamento o efeito desaparece. A explicação dada é a seguinte: o máximo de abertura dos estômatos corresponde a um certo déficit de água nas fôlhas, o “déficit ótimo”. Quando a fôlha está praticamente saturada, seu déficit é, então, “sub-ótimo” para a abertura dos estômatos. Nesta condição, as células-guarda são pressionadas pelas células epidérmicas vizinhas, impedindo-se assim, a máxima abertura da fenda estomática (veja Stalfelt 110). Se destacarmos, portanto, uma fôlha saturada, seu déficit hídrico crescerá, atingindo, então, o déficit ótimo. Isto permitirá aos estômatos abrirem suas fendas ao máximo, o que acarretará, como consequência, um aumento da transpiração após o destacamento da fôlha. Darwin (18, cit. por Franco e Inforzato 32) já conhecia êste fenômeno e o interpretava de maneira semelhante.

Em outros casos (veja Eckardt 22), o aumento da transpiração após o corte da fôlha é tanto mais notável quanto maior o déficit de saturação da planta. Nestes casos, a interpretação dada baseia-se em Dixon (19), segundo o qual, com o corte do pecíolo, a água do interior dos vasos é libertada do estado de tensão em que se encontrava, afluindo rapidamente ao limbo, aqui determinando, momentaneamente, um maior grau de hidratação.

Embora êste “efeito de Ivanoff” não tenha sido verificado por certos autores (veja Rawitscher 89 e Rawitscher e Morello 95), êle pode constituir, sem dúvida, uma séria crítica ao método de pesagens rápidas. Como salienta Eckardt (22), não nos devemos esquecer, entretanto, que “il n'existe encore, pour déterminer la transpiration sur le terrain, que des procédés qui impliquent ou bien le détachement d'une partie du végétal, ou bien la pose d'une cuvette autour de celui-ci, manipulations qui entraînent inévitablement des perturbations importantes des conditions naturelles”. Mais adiante, após analisar criticamente o método gravimétrico, assim se refere o mesmo autor: “S'il est vrai que l'emploi de la méthode gravimétri-

que comporte, du fait, des changements rapides de l'intensité de la transpiration survenant au moment de la section, certains risques d'erreurs difficiles à estimer, il est également vrai que cette méthode reste probablement la plus précise qui existe actuellement". Segundo Oppenheimer (78), "No method of greater reliability is available for plants naturally rooted in the soil".

Para Stocker (119), desde que se tomem as devidas cautelas "não subsiste razão para se duvidar da exatidão dos valores transpiratórios determinados por pesagens rápidas, em partes vegetais cortadas".

O método de pesagens rápidas foi introduzido no Brasil por Rawitscher (88), sendo, a partir de então, sempre usado entre nós (Ferri 24, 25, 26, 27, Ferri e Coutinho 31, Ferri e Labouriau 30, Rachid 87, Rawitscher 90, Rawitscher e Ferri 93, Rawitscher e Morrello 95, Meguro e Ferri 67, Coutinho e Ferri 15, Coutinho e Ferri 16, Andrade e col. 4, Ferri e Lamberti 29).

Em nossas experiências a balança permanecia sempre à sombra das árvores, nas proximidades das plantas em estudo, e era protegida por uma caixa de vidro aberta apenas na parte anterior.

A coleta das folhas das espécies arbóreas era feita com o auxílio de um podão prêso à extremidade de uma vara de aproximadamente 2 metros de comprimento. As folhas eram, assim, colhidas de uma altura variável entre 3 e 4 metros acima da superfície do solo. Em alguns casos em que as árvores se situavam ao pé de barrancos, foi-nos possível colher as folhas com maior facilidade, pois podia ser dispensado o uso do podão.

No intervalo entre as pesagens a folha era dependurada em um barbante esticado entre duas estacas, a um metro da superfície do solo. Com tal procedimento, a balança ficava livre para pesagens de outras folhas e, durante o intervalo, aquela permanecia em condições mais naturais do que se fôsse mantida na balança.

Quanto ao intervalo usado entre as pesagens, em vista dos valores transpiratórios serem bastante baixos para grande parte das espécies, e de sua determinação ser dificultada às vezes pela ventilação, pareceu-nos mais conveniente o intervalo de cinco minutos. Hartenburg (40) também empregou êste intervalo em seu trabalho

sobre a transpiração de plantas de mata pluvial tropical em condições de estufa.

Para a construção das curvas de andamento diário, os dados de transpiração foram referidos à superfície unitária de 100 cm<sup>2</sup>. Em alguns casos, dada a grande divisão do limbo das folhas, o que dificultava o cálculo de suas superfícies, referimos a transpiração a uma unidade de peso fresco (1 g).

O andamento diário da transpiração foi investigado nas seguintes espécies: *Affonsea edwallii*, *Alchornea triplinervia*, *Euterpe edulis*, *Inga sessilis*, *Miconia willdenowii*, *Weinmannia hirta*, *Bathysa stipulata*, *Coccoloba martii*, *Geonoma gamiova*, *Geonoma schottiana*, *Alsophila longipetiolata*, *Abuta selleana*, *Mikania trinervis*, *Nematanthus fritschii*, *Hypocyrtia radicans*, *Codonanthe gracilis*, *Maxillaria picta*, *Vriesia altadaserrae*, *Vriesia inflata*, *Alstroemeria insignis*, *Billbergia amoena* e *Epidendrum ellipticum*. Da sinúsia arbórea as espécies *Affonsea edwallii*, *Inga sessilis* e *Miconia willdenowii* são representantes da vegetação secundária. *Bathysa stipulata* e *Coccoloba martii* são espécies frequentemente encontradas como elementos do segundo estrato. Para cada espécie estudada foram construídas, no mínimo, três curvas de andamento diário, num mesmo dia. Tais curvas foram traçadas de acordo com os dados de transpiração obtidos de folhas comparáveis quanto à idade, tamanho e posição. Como todas as curvas traçadas para cada espécie apresentaram um mesmo tipo de andamento, limitamo-nos à apresentação de apenas uma delas, sendo que cada ponto representa, pois, apenas uma determinação. Preferimos assim fazer, ao invés de estabelecer valores médios para cada ponto. Tal procedimento justifica-se em primeiro lugar pelo fato de que as condições de umidade, ventilação e luminosidade podem, por vezes, variar muito rapidamente no interior da mata. Para que cada ponto da curva representasse um valor médio, seria necessário que os dados fossem obtidos em condições idênticas. Isso era impossível, pois, para cada determinação de transpiração eram necessários, em média, oito minutos, tempo suficiente para que as condições ambientes oscilasse. Segunda razão para o procedimento escolhido repousa no fato de que certas plantas herbáceas e epífitas apresentam número insuficiente de folhas para determinação de valores médios para cada ponto da curva. Em tais casos, para a construção das três curvas,

escolhíamos três indivíduos próximos e em condições semelhantes e estabelecíamos uma curva para cada. A identidade das três curvas não permitia dúvidas quanto ao comportamento da planta.

O início relativamente tardio de certas curvas de andamento diário de transpiração deve-se ao fato de que, dada a insegurança de se dispor de muitos dias de condições adequadas a este tipo de trabalho, várias espécies eram estudadas num só dia. Em conseqüência, o início das determinações, nas últimas, era feito um pouco mais tarde. Todavia, dado o número de pontos que compõem cada curva, acreditamos que elas nos possam fornecer algumas informações válidas sobre o andamento diário de transpiração das espécies investigadas, o qual, em conjunto com as demais informações obtidas, servirá de base às nossas conclusões.

Para as determinações da velocidade de fechamento hidroativo dos estômatos, comprovado o grau máximo de abertura destes em uma fôlha presa à planta, destacava-se uma fôlha vizinha, a qual era colocada na balança, efetuando-se pesagens de cinco em cinco minutos durante meia hora; em seguida, a fôlha era dependurada nas proximidades da balança, aí permanecendo por trinta minutos. Após esse lapso de tempo, era novamente pesada, determinando-se, então, sua transpiração média por cinco minutos. O valor assim calculado fornecia o último ponto da curva de fechamento dos estômatos. Para cada espécie investigada foram traçadas no mínimo duas curvas. A maior ou menor velocidade com que os valores de transpiração, assim obtidos, decrescem, indicam-nos o grau de eficiência dos estômatos no controle hidroativo da transpiração. Estas observações foram realizadas na maior parte das espécies cujo andamento diário da transpiração se investigou. De algumas, entretanto, por nunca terem sido encontradas com estômatos completamente abertos, nas condições naturais, durante dias favoráveis à realização de nossas determinações ou por apresentarem valores iniciais de transpiração relativamente baixos, deixamos de investigar a eficiência dos aparelhos estomáticos.

A determinação da transpiração total relativa foi feita em função dos gráficos de andamento diário, calculando-se percentualmente a área do gráfico delimitada pela curva de transpiração, à área equivalente, da curva de evaporação. Não desconhecemos o fato

de que a forma da superfície evaporante tem grande influência sobre a evaporação, embora nossos dados de transpiração total relativa tenham sido calculados relacionando valores de transpiração com valores de evaporação obtidos com um evaporímetro de Piche. A publicação destes dados pareceu-nos justificável, pois permite-nos compará-los com os obtidos de maneira idêntica por Ferri (25) para plantas da caatinga. A razão máxima de transpiração de cada espécie, no dia em que determinávamos o seu andamento diário, foi também referida como porcentagem da evaporação.

O grau de abertura dos estômatos foi avaliado pelo método de infiltração de Molisch (72). Como se sabe, este método parte do princípio de que, quanto maior a abertura das fendas estomáticas, tanto mais fácil a penetração, através delas, de líquidos de viscosidades crescentes. Para facilitar o trabalho no campo empregamos apenas um líquido, o xilol. Este método é sem dúvida falho em vários aspectos (veja Rawitscher e Ferri 93, Ferri 26 e Eckardt 22). Seu emprégo é bastante difícil em casos de fôlhas recobertas de pêlos e em fôlhas heterobáricas. A penetração do líquido não depende exclusivamente do grau de abertura dos estômatos, mas também do fato das paredes dos espaços intercelulares serem ou não molháveis pelo líquido empregado. Mesmo que haja forte infiltração, isto não nos assegura que os estômatos estejam abertos, uma vez que essa penetração pode ocorrer também através de pequenas fendas da cutícula. A não penetração também não nos garante que os estômatos estejam perfeitamente fechados. Pode-se supor que, atingida uma certa redução da abertura estomática, já nem mesmo os líquidos de menor viscosidade consigam infiltrar. No entanto, este método é bastante útil, quando empregado para a obtenção de informações iniciais e para confronto com dados obtidos com outros métodos. E com muita freqüência os resultados conseguidos pelo método gravimétrico confirmam observações concomitantes, feitas pelo método de infiltração (Ferri 24, 26, 27, Coutinho e Ferri 16, Ferri e Coutinho 31).

Como tôdas as espécies por nós investigadas apresentavam sempre estômatos em apenas uma face de suas fôlhas, pudemos empregar, para tôdas elas, o mesmo método para determinação da transpiração cuticular. Vaselina a face estomatífera, a fôlha era co-

locada na balança e, então, determinada a transpiração cuticular da face exposta. Em seguida, procedia-se à determinação da evaporação por meio de um evaporímetro de fôlha. Como a transpiração cuticular da maioria das espécies era muito baixa, o intervalo usado entre as duas pesagens sucessivas de cada fôlha foi de 20 a 30 minutos. Durante êste lapso de tempo a fôlha em questão permanecia à sombra, dependurada em um fio esticado entre dois suportes, bem próximo a nossas instalações. Para cada espécie estudada, foram feitas determinações em diversas fôlhas, o que permitiu estabelecer a ordem de grandeza da transpiração cuticular relativa

$$\left( \frac{\text{Transp. cuticular}}{\text{Evaporação}} \times 100 \right) \text{ de cada uma.}$$

As determinações dos déficits de saturação das fôlhas seguiram, de um modo geral, o critério proposto por Stocker (116) e adotado por diversos autores (veja Morello 76, Evenari 23). Colhida uma fôlha, determinava-se imediatamente seu "pêso fresco". Em seguida era colocada em uma câmara úmida, com o pecíolo imerso em água, durante cêrca de 24 horas. Persistindo constante o pêso admitíamos ser êste o "pêso saturado". Trazida para São Paulo no mesmo dia, a fôlha era logo levada para uma estufa a 100°C, onde permanecia, no mínimo, 24 horas. Quando completamente sêca, o que se verificava pela constância do seu pêso, tinha-se o "pêso sêco". Calculado o conteúdo máximo e o conteúdo real de água, determinávamos o déficit de saturação pela fórmula de Stocker (116):

$$\frac{\text{Conteúdo máximo} - \text{conteúdo real}}{\text{conteúdo máximo}} \times 100.$$

Essas determinações foram feitas para diversas fôlhas de cada planta estudada, sendo calculadas então as médias de tais determinações.

Para a medida dos valores de sucção celular das fôlhas, procedeu-se, de um modo geral, de acôrdo com o método refractométrico de Lemée e Laisné (56, cit. por Lemée 55). Cêrca de dez discos, de aproximadamente 1 cm de diâmetro, eram recortados do limbo de fôlhas adultas da planta em estudo, situadas em diferentes alturas, por meio de um perfurador de rôlha adequado. Ime-

diatamente eram, então, colocados em um pequeno tubo de ensaio, tendo-se o cuidado de enxugar os bordos dos discos com papel de filtro, evitando assim que o líquido extravasado das células feridas pudesse alterar a concentração da solução externa. Ao tubo de ensaio eram juntados 2 cc de uma solução de sacarose. Assim eram preparados dez tubos, onde a concentração da solução de sacarose empregada variava de 0,1 M a 1,0 M <sup>(12)</sup>. Após duas horas e meia, a concentração porcentual da solução de cada um dos tubos era estabelecida por meio de um refractômetro Zeiss (Handzuckerrefractometer Zeiss), sensível a variações de concentração de até 0,5%. Comparando-se as concentrações encontradas com as das soluções empregadas (estabelecidas também pelo refractômetro, previamente), era possível observar que, enquanto as soluções de alguns tubos haviam se diluído, outras tinham sua concentração aumentada e outras não sofriam variação. Isto significa que as soluções que se diluíram eram hipertônicas em relação à sucção das células dos discos de fôlha empregados. Por osmose, parte de água dos tecidos da fôlha passou para a solução de sacarose, diluindo-a. Nos tubos onde a solução externa teve sua concentração aumentada, fenômeno inverso deve ter ocorrido, indicando serem tais soluções hipotônicas. É fácil prever que as soluções que não apresentaram variação em suas concentrações deviam estar bem próximas da concentração isotônica. Na maioria dos casos duas ou mais soluções de concentrações próximas comportaram-se como isotônicas, não nos sendo possível determinar qual a que correspondia exatamente à força de sucção da fôlha. Este fato parece não ser devido à pouca sensibilidade do método, uma vez que também ocorre quando outros métodos são empregados <sup>(13)</sup>. Não conhecemos, entretanto, uma explicação segura para o mesmo. Segundo o Prof. Dr. Otto Stocker, este fenômeno seria devido, talvez, a uma imperfeita elasticidade da membrana celular. A entrada ou saída de água das células só se iniciaria quando a diferença de tonicidade entre a força de sucção das células e a força osmótica da solução externa atingisse um determinado valor. Tal interpretação carece ainda, no entanto, de confirmação experimental.

(12) — Molar em peso.

(13) — Segundo informações verbais dos Profs. Dr. Otto Stocker e Dr. Mário G. Ferri.

A resistência ao dessecamento foi estudada em apenas duas espécies: *Hymenophyllum polyanthos* e *Polytrichum commune*. Para isso foram preparados cinco lotes de dez plantas de cada uma das espécies acima e colocados em um dessecador de vidro, contendo cloreto de cálcio anidro. Junto colocou-se também um termômetro e um higrômetro, para obtenção de dados relativos às condições de umidade e temperatura no dessecador. De cinco em cinco dias um lote de plantas de cada espécie era retirado e posto em câmara úmida, aí permanecendo por mais de seis meses. A vitalidade dessas plantas ou de parte delas, mantidas por tempo variável no dessecador, foi testada de várias formas: a) pelo restabelecimento do turgor, b) pela volta da coloração verde inicial, c) por plasmólise, d) pelo crescimento. Os três primeiros testes deram apenas informações preliminares, uma vez que não permitem concluir, com segurança, sobre a vitalidade das plantas. Somente o teste do crescimento pareceu-nos isento de qualquer possibilidade de crítica. Assim sendo, nossos resultados basearam-se fundamentalmente neste teste.

As investigações de anatomia foram feitas especialmente com relação às folhas. O material era fixado em F.A.A. (álcool 50%, formol 40% e ác. acético, na proporção de 90 cc: 5 cc: 5 cc respectivamente) e cortado à mão, por meio de uma navalha comum. Para a confecção dos cortes era utilizado apenas o terço inferior do limbo foliar. Em certos casos os cortes foram corados, usando-se para isso as técnicas usuais de coloração. As secções foram montadas em glicerina-gelatina. Todos os desenhos de microscopia foram realizados com o auxílio de uma câmara clara Leitz.

As observações meteorológicas efetuadas na época em que o presente trabalho foi realizado, foram feitas com o auxílio de um higrômetro de cabelo, um termômetro comum e um evaporímetro de Piche. Neste último usou-se como superfície evaporante um disco de papel mata-borrão verde, de 5 cm de diâmetro. Estes instrumentos foram instalados no interior da mata, nas proximidades das plantas estudadas, a uma altura aproximada de um metro acima do solo. Os valores de evaporação foram sempre referidos a uma superfície de 100 cm<sup>2</sup> e a um lapso de tempo de 1 minuto. Para as determinações de transpiração cuticular relativa empregamos o

evaporímetro de fôlha, construindo o molde de fôlha com o mesmo mata-borrão verde utilizado no evaporímetro de Piche.

Uma análise crítica da maior parte dos métodos aqui utilizados e pormenores de seu emprêgo, poderão ser encontrados nos trabalhos de Stocker (119), Eckardt (22) e Ferri(26), entre outros.

## RESULTADOS EXPERIMENTAIS

*Andamento diário da temperatura, umidade relativa e evaporação.*

Observações sôbre o andamento diário da temperatura, umidade relativa e evaporação foram efetuadas em diversos dias da épo-

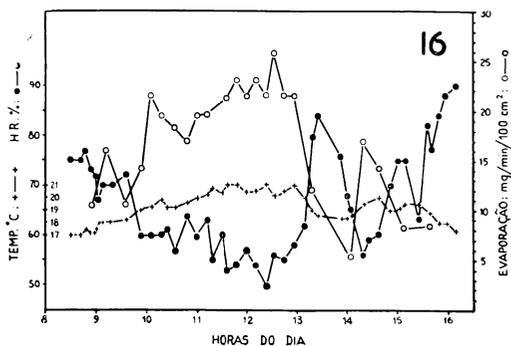


Fig. 16 — Paranapiacaba, 4.7.58.

ca sêca, especialmente naquêles em que o andamento diário da transpiração era investigado. Nas Figs. 16 a 23 apresentamos alguns grá-

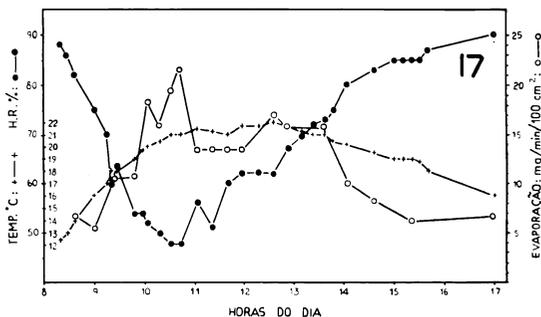


Fig. 17 — Paranapiacaba, 5.7.58.

ficos que representam o andamento diário dêsses fatores climáticos. Uma descrição pormenorizada de cada um dêstes gráficos tornar-

se-ia não só fastidiosa como desnecessária, pelo que deixaremos de fazê-la. Faremos referência apenas às características mais gerais, encontradas no andamento dos referidos fatores.

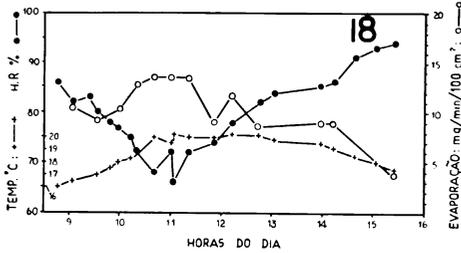


Fig. 18 — Paranapiacaba, 25.7.58.

De um modo geral, no período em que as presentes observações foram feitas, a umidade relativa apresenta valores relativamente baixos já nas primeiras horas da manhã<sup>(14)</sup>, decrescendo ainda até próximo do meio dia, quando atinge seu valor mínimo, ao redor de 50%. A partir de então, se eleva com relativa rapidez, apresentan-

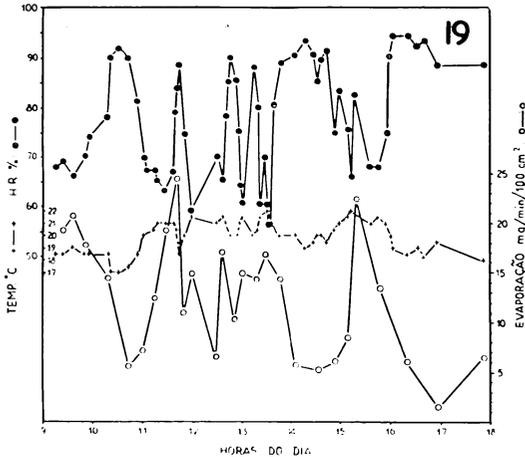


Fig. 19 — Paranapiacaba, 26.7.58.

do, freqüentemente, numerosas oscilações. À tardinha, seus valores são bastante altos, o que se deve às brisas marinhas, que a partir das 13 ou 14 horas começam a soprar rumo à costa. Em alguns dias (Fig. 21), as condições de umidade são bem mais elevadas, permanecendo

(14) — Neste período o dia amanhece ao redor das 7 horas.

nedendo os seus valores quase sempre acima de 70%. Em outros (Fig. 19), tais condições são extremamente irregulares, observando-se oscilações não só numerosas como amplas, durante quase todo o dia.

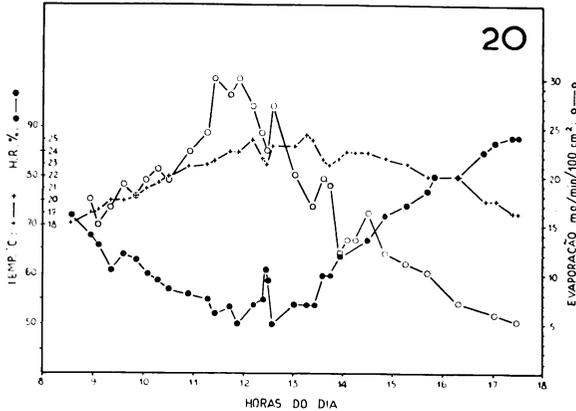


Fig. 20 — Paranapiacaba, 27.7.58.

As curvas de andamento diário da temperatura apresentam seus valores iniciais ao redor de 15°C. Entre as 11 e 12 horas são atingidos os valores mais elevados, que ficam entre 20 e 25°C. A partir de então, decrescem lentamente. Oscilações são aqui menos frequentes, embora possam ocorrer em certos dias.

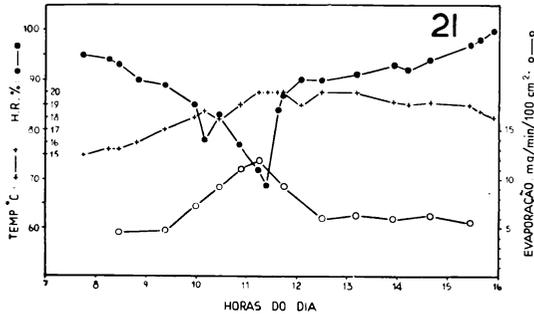


Fig. 21 — Paranapiacaba, 31.7.58.

A evaporação apresenta, já nas primeiras horas da manhã, valores ao redor de 10 mg/min/ 100 cm<sup>2</sup>. O máximo é observado, em geral, entre 11 e 13 horas. Em seguida decresce com certa rapidez, atingindo valores próximos a 5 mg/min/ 100 cm<sup>2</sup> ao fim da

tarde. Em alguns dias (Fig. 21) os valores de evaporação são bastante baixos. Em outros (Fig. 19) oscilam grandemente.

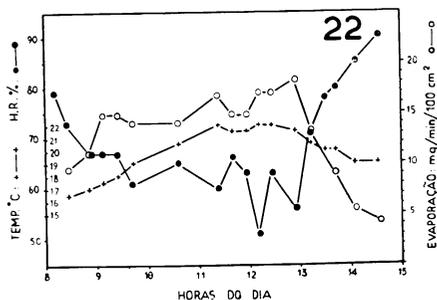


Fig. 22 — Paranapiacaba, 12.7.59.

A ocorrência de alguns dias mais úmidos durante os períodos eventuais de seca torna, sem dúvida, um pouco menos severas as condições climáticas nessa época.

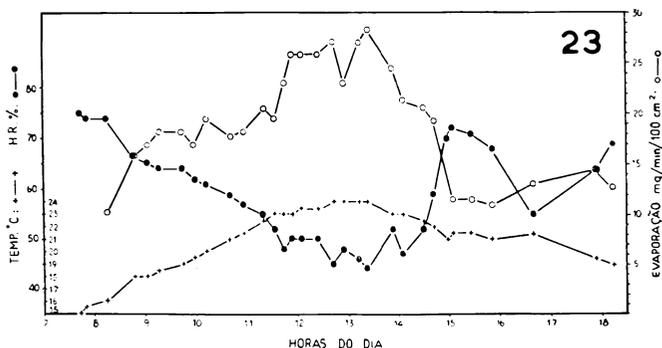


Fig. 23 — Paranapiacaba, 14.7.59.

Chamou-nos a atenção o fato de que a maioria das noites, nos períodos de seca de 1958 e 1959, fossem límpidas e secas, muito embora, à tardinha, a umidade relativa fosse elevada. Observações noturnas das condições climáticas, reunidas no gráfico da Fig. 24, mostram-nos o andamento da temperatura, umidade relativa e evaporação durante uma dessas noites. Como se nota, a umidade relativa mais elevada perto das 18 horas, decai durante a noite, atingindo valores próximos a 50%. Durante a madrugada ascende pouco e lentamente até às 6 horas da manhã. A temperatura permanece estável nas primeiras horas da noite, declinando ligeiramente depois

das 23 horas. Como é de esperar, a evaporação aumenta até às 22 horas, a partir de quando decresce muito lentamente. Enquanto em outras regiões, como por exemplo nos cerrados de Emas, na época sêca as noites são bastante úmidas, ficando os valores de umidade relativa próximos de 100% (vide Ferri 24), nas matas de Parana- piacaba a maioria das noites dos períodos eventuais de sêca apresentam condições bem mais severas. Acresce ainda que, em tais noites, intensa ventilação se faz sentir, até mesmo no interior da mata. Isto nos impediu, com efeito, de fazer a leitura do evapo- rímetro às 2 horas. A ocorrência dessas noites sêcas se explica, as- sim, pela ação d'esses ventos sêcos, os quais, vindos do continente, sopram em direção ao oceano durante a noite.

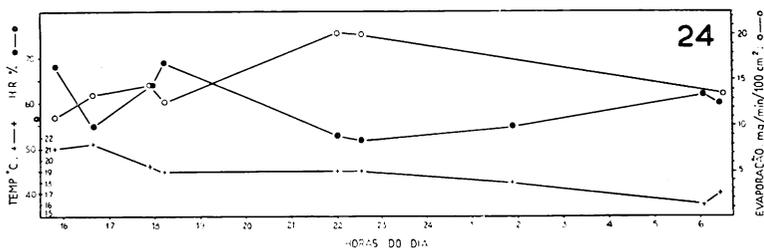


Fig. 24 — Andamento noturno da temperatura, umidade relativa e evaporação — Paranapiacaba, 14.7.59 — 15.7.59.

De tais informações podemos inferir que, a sêca que eventual- mente ocorre em Paranapiacaba, não se manifesta apenas por uma brusca diminuição das precipitações, mas também por um agravamen- to de outros fatores climáticos. Tais condições criam sem dúvida, um período de sêca bastante severo para a vegetação da mata pluvial tropical, especialmente para as epífitas e erbáceas terrestres. Duran- te êsses períodos, os substratos das últimas ficam quase completa- mente sêcos; a água das “jarras” das bromeliáceas evapora-se to- talmente; as himenofiláceas se dessecam; enfim, é visível a precarieda- de de condições de abastecimento d'água por que passam tais plantas durante essa época. Embora as condições ambientes então dominantes na mata, talvez não pudessem ser consideradas severas para outros tipos de vegetação, basta lembrar que a densidade de vegetação na mata pluvial tropical, e conseqüentemente sua área transpirante, é de muitas vezes superior à de qualquer outra associação, para que se

compreenda que as mesmas condições de relativa falta d'água, ainda que por um período não muito longo, possam criar sérios problemas a essa vegetação.

#### *Andamento diário da transpiração.*

Para o estudo do andamento diário da transpiração foram escolhidas vinte e duas espécies entre as mais representativas das diversas sinúsias da mata pluvial tropical de Paranapiacaba. Figuram entre as mesmas oito espécies arbóreas, três arbustivas, três lianas, cinco epífitas e três erbáceas terrestres. O estudo de um maior número de espécies arbóreas e epífitas é explicado pela maior abundância com que são encontradas nas matas daquela região. A diferença de idade e de condições físicas apresentadas pelas fôlhas de certas erbáceas terrestres, e o reduzido número de fôlhas por planta, impediram-nos de estudar um maior número de espécies desta sinúsia.

O andamento diário da transpiração da maioria das espécies escolhidas foi determinado durante o período de sêca de 1958. Apenas algumas delas foram investigadas, em idêntico período, em 1959.

Na apresentação dos resultados, feita a seguir, as espécies serão distribuídas de acôrdo com as sinúsias a que pertencem.

#### *Árvores*

*Affonsea edwallii* é uma espécie de porte arbóreo, que aparece com relativa freqüência nas matas de Paranapiacaba, especialmente em lugares um pouco mais abertos. O exemplar estudado tinha cerca de quatro metros de altura. Sua copa esgalhada e pouco densa ficava totalmente exposta ao sol. O andamento diário da transpiração desta planta está representado no gráfico da Fig. 25. Verifica-se que a evaporação apresenta valores crescentes até um pouco depois das 12 horas, a partir de quando decrescem continuamente. A transpiração, já elevada quando fizemos a primeira determinação, diminuiu sensivelmente até perto das 14 horas. A seguir elevou-se novamente até às 15 horas e meia, para depois decrescer de novo. Embora não tenhamos obtido dados de transpiração nas primeiras horas da manhã, vemos pelo aspecto da curva que esta deve ser de dois

máximos. O primeiro deles ocorreu antes das 10 horas, enquanto que o segundo foi atingido pouco depois das 15. Isto nos indica que esta planta teve necessidade de restringir sua transpiração. Como se observa, esta restrição foi feita justamente nas horas de maior sêca, isto é, entre 10 e 14 horas. Êste fato foi confirmado pelo método de infiltração. Entre 12 e 14 horas esta foi nula, o que indica que os estômatos estavam praticamente fechados (veja Tab. 4).

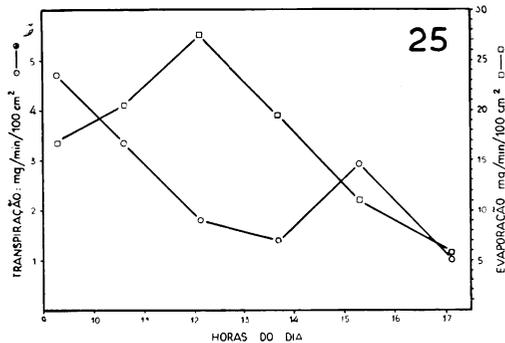


Fig. 25 — *Affonsea edwalikii*.

O estudo do andamento diário da transpiração de um exemplar de *Alchornea triplinervia* de mais de dez metros de altura, foi sobremaneira facilitado pelo fato de erguer-se êle ao pé de um barranco, sôbre o qual nos instalamos, daí colhendo suas fôlhas. A copa desta

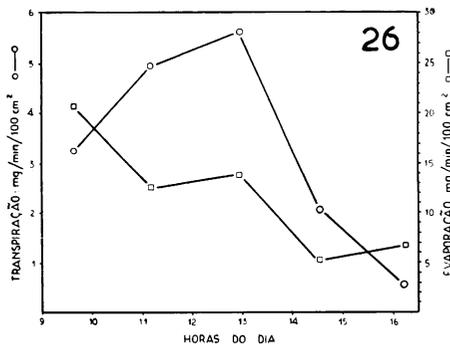


Fig. 26 — *Alchornea triplinervia*.

árvore era bastante robusta e ficava exposta ao sol. A vegetação ao redor apresentava relativa densidade. Na Fig. 26 aparecem os va-

lôres obtidos sôbre o andamento diário da transpiração desta planta. A evaporação apresentou-se um tanto irregular, com o máximo antes das 10 horas. A transpiração elevou-se até às 13 horas, decaindo a partir de então. O gráfico acima não nos parece evidenciar qualquer restrição do consumo hídrico por parte desta espécie. O método de infiltração indicou-nos estômatos abertos durante todo o dia. Só após as 15 horas observamos uma diminuição das aberturas estomáticas, o que pode ser devido às baixas condições de luminosidade então reinantes, em consequência da aproximação de um denso nevoeiro.

O andamento diário da transpiração de *Euterpe edulis* foi estudado em uma planta de aproximadamente cinco metros, localizada em uma clareira. Das curvas que compõem o gráfico da Fig. 27 conclui-se que esta planta não restringiu sua transpiração durante todo o dia. O paralelismo entre as curvas de transpiração e evaporação é quase absoluto. As observações do grau de abertura dos estômatos, por infiltração, confirmam a conclusão acima (veja Tab. 4).

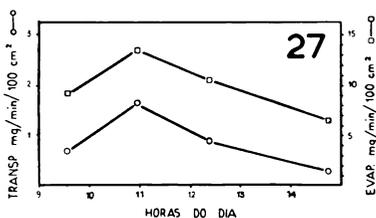


Fig. 27 — *Euterpe edulis*.

Na Fig. 28 está representado o andamento diário da transpiração de um exemplar de *Inga sessilis* de mais de dez metros de altura.

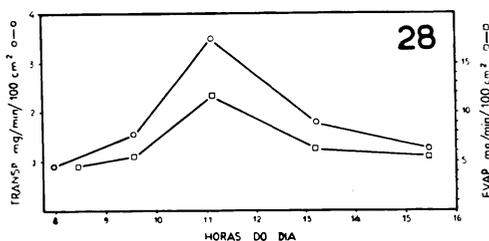


Fig. 28 — *Inga sessilis*.

Sua localização ao pé de um barranco facilitou-nos, como no caso visto de *Alchornea triplinervia*, a coleta de suas fôlhas. Transpiração

e evaporação tiveram curso paralelo durante todo o dia, sem que qualquer restrição do consumo hídrico fôsse observada. A infiltração com xilol indicou valores máximos durante quase todo o dia. Só à tardinha êstes valores decresceram (veja Tab. 4).

Desenvolvendo-se como *Affonsea edwallii*, nas partes menos densas da mata, *Miconia willdenowii* foi também por nós investigada. Comparando-se a curva do andamento diário da transpiração de um exemplar desta espécie com a da evaporação (Fig. 29), podemos per-

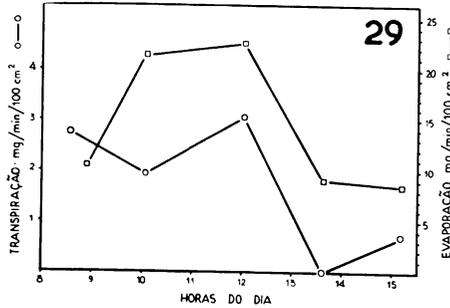


Fig. 29 — *Miconia willdenowii*.

ceber que esta planta fêz alguma restrição no seu consumo d'água durante o dia. Os valores de transpiração devem ter se elevado até pouco antes das 9 horas, decrescendo em seguida até às 10 horas. Elevando-se novamente, um segundo máximo foi atingido às 12. A partir de então, os valores de transpiração apresentaram forte decréscimo, o que não deve ser considerado apenas como uma consequência da queda concomitante da evaporação, pois, enquanto o primeiro e o quarto ponto da curva de evaporação indicam praticamente os mesmos valores, o quarto ponto da curva de transpiração é zero e o primeiro é próximo de 3mg/min/100cm<sup>2</sup>. E' provável, pois, que uma pequena restrição tenha ocorrido, entre 12 e 13 horas e meia. Depois das 15 um terceiro máximo deve ter sido atingido, o que se depreende da nova elevação dos valores transpiratórios verificada à tardinha. *Miconia willdenowii* parece, pois, ter apresentado uma curva de andamento diário de transpiração de três máximos. Isto nos indica que por duas vêzes durante o dia foi ela obrigada a restringir seu consumo hídrico. A existência de um tal tipo de curva, com mais de dois máximos, é já bastante citada na literatura (veja Ferri 26, Oppe-

nheimer e Mendel 83). A densa pilosidade da face inferior das fôlhas impediu-nos de determinar o grau de abertura dos estômatos nesta planta.

Nas partes mais densas da mata, *Weinmannia hirta* é uma espécie bastante freqüente. De um exemplar de mais de cinco metros de altura, localizado numa pequena clareira, conseguimos obter os dados de transpiração que compõem a curva respectiva, do gráfico apresentado na Fig. 30. Elevando-se rapidamente pela manhã, a transpira-

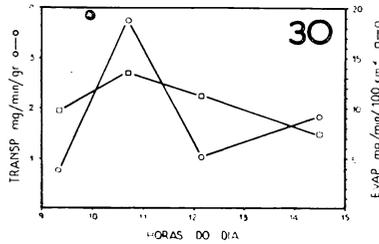


Fig. 30 — *Weinmannia hirta*.

ção atingiu um máximo perto das 11 horas. A partir deste momento decresceu até depois das 12 horas, elevando-se novamente à tardinha, quando deve ter alcançado um segundo máximo. Comparando-se a curva acima com a da evaporação, vemos que uma pequena restrição ocorreu ao redor das 12 horas. Uma diminuição das aberturas estomáticas neste período não nos foi possível evidenciar pelo método de infiltração, o que pode ser explicado, talvez, pela menor sensibilidade deste método.

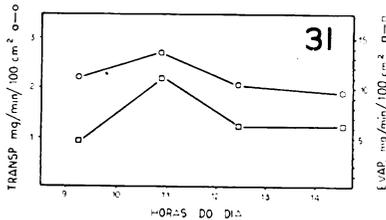


Fig. 31 — *Bathysa stipulata*.

O andamento diário de transpiração das duas espécies representantes do segundo estrato arbóreo, *Bathysa stipulata* e *Coccoloba maritii* é representado pelos gráficos das Figs. 31 e 32 respectivamente.

Note-se que o paralelismo entre as curvas de evaporação e transpiração é praticamente absoluto, indicando assim, ausência de restrição do consumo hídrico. A infiltração, em ambos os casos, revelou estômatos bem abertos durante praticamente todo o dia.

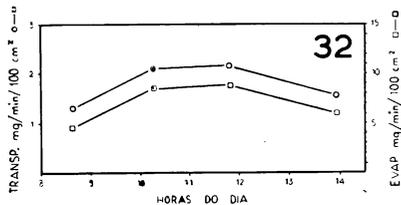


Fig. 32 — *Cocoloba martii*.

Resumindo os dados de andamento diário da transpiração das plantas arbóreas da mata pluvial tropical de Paranapiacaba, podemos afirmar que, das oito espécies estudadas, apenas três (*Affonsea edwallii*, *Miconia willdenowii* e *Weinmannia hirta*) apresentaram pequenas restrições no seu consumo d'água durante o período de seca. Todas as demais (*Alchornea triplinervia*, *Bathysa stipulata*, *Coccoloba martii*, *Euterpe edulis* e *Inga sessilis*) transpiraram livremente durante o dia inteiro.

### Arbustos

Consumo de água livre de qualquer restrição foi apresentado por *Geonoma gamiova* (Fig. 33); a curva do andamento diário de sua transpiração acompanha perfeitamente a da evaporação. O má-

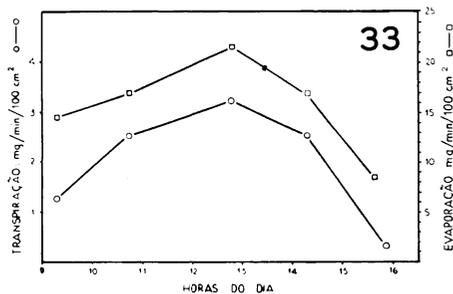


Fig. 33 — *Geonoma gamiova*.

ximo de ambos os fenômenos foi atingido perto das 13 horas. A planta estudada ficava à beira de um caminho, à sombra das árvores.

Comportamento muito semelhante foi encontrado em uma outra espécie, do mesmo gênero da planta anterior, *Geonoma schottiana*. Situado ao lado de uma picada, o exemplar estudado fazia parte de um grupo de seis indivíduos, que se desenvolviam à sombra dos estratos arbóreos. O andamento diário de sua transpiração desenvolveu-se paralelamente ao da evaporação durante quase todo o dia (Fig. 34). Apenas depois das 14 horas êsse paralelismo se desfêz.

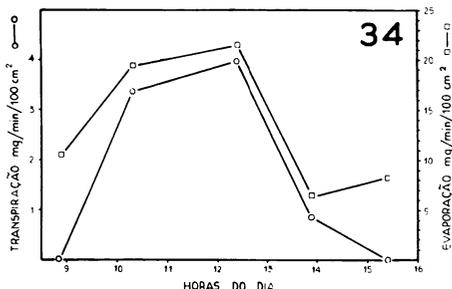


Fig. 34 — *Geonoma schottiana*.

A pequena reelevação dos valores da evaporação observada à tardinha (15,30 horas) não foi acompanhada pelos valores de transpiração, que caíram a zero. Isto indica que os estômatos já deviam estar se fechando neste momento. Êste fechamento foi determinado provàvelmente pelas baixas condições de iluminação reinantes após as 15 horas, conseqüentes da ocultação do sol por densas nuvens. Os dados de infiltração de ambas espécies de *Geonoma* corroboram as observações acima.

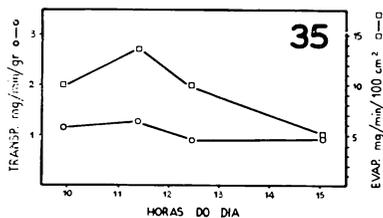


Fig. 35 — *Alsophila longipetiolata*.

Na Fig. 35 acha-se representado o andamento diário da transpiração de um exemplar de *Alsophila longipetiolata* encontrado numa pequena clareira da mata. O máximo de transpiração foi observado às 11 horas e 20 minutos, coincidindo assim com o máximo de

evaporação. Embora com valores transpiratórios bastante baixos, nenhuma restrição do consumo d'água parece ter sido apresentado por esta planta durante a sêca. Seus estômatos permaneceram abertos durante todo o dia, não mostrando diminuição das fendas estomáticas a não ser à tardinha, quando as condições de iluminação já eram precárias (veja Tab. 4).

Como se depreende das curvas dos gráficos apresentados, as três espécies da sinúsia arbustiva da mata pluvial tropical de Paranaíacaba estudadas, não mostraram nenhum caso de restrição da transpiração durante o período de sêca. Sua transpiração foi livre, mesmo nas horas de condições mais áridas dos dias em que foram estudadas. As observações de infiltração corroboram estas afirmações. Isto nos mostra que estas plantas parecem não encontrar problema de abastecimento d'água nem mesmo no período mais sêco. Seu comportamento assemelha-se muito ao de algumas árvores, especialmente aquelas do segundo estrato, como *Bathysa stipulata* e *Coccoloba martii*.

#### *Lianas.*

Entre os elementos pertencentes a esta sinúsia estudamos uma espécie de caule bastante lenhoso (*Abuta selloana*), uma que pode viver como liana ou como epífita (*Nematanthus fritschii*) e uma pouco lenhosa (*Mikania trinervis*). Entre elas apenas a primeira tinha sua copa completamente exposta ao sol. As duas outras desenvolviam-se em uma região menos densa da mata, sendo um pouco sombreadas.

Como nos mostra o gráfico da Fig. 36, a transpiração de *Abuta selloana* elevou-se, no dia em que seu andamento diário foi determinado, até as 11 horas, acompanhando assim a evaporação. A partir dêste momento, embora a evaporação continuasse a aumentar, atingindo seu máximo depois das 13 horas, a transpiração decresceu definitivamente até o fim da tarde. A antecipação de 2 horas no máximo de transpiração em confronto com o de evaporação, indica-nos ter havido uma certa restrição no seu consumo d'água. A não ocorrência de um segundo máximo sugere-nos que esta restrição foi aqui

mais acentuada que a apresentada por algumas árvores. Os dados de infiltração (Tab. 4) indicaram diminuição das aberturas estomáticas às 13 horas, o que concorda com as observações de transpiração.

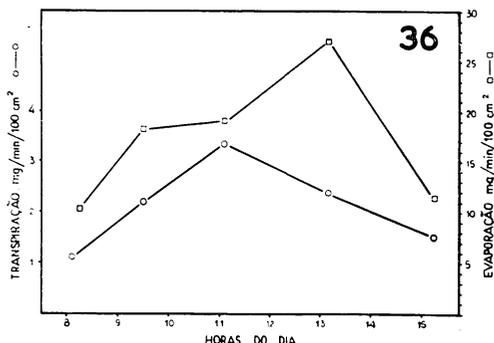
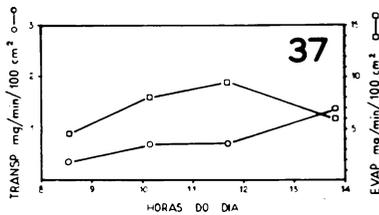


Fig. 36 — *Abutilo selloana*.

*Mikania trinervis* apresentou um andamento diário de transpiração completamente diverso de tôdas as espécies até aqui analisadas. No gráfico da Fig. 37 podemos observar que, enquanto a curva de evaporação se eleva até perto do meio dia, a da transpiração apresentava valores bastante baixos, aumentando muito lentamente pela manhã. Após o meio dia a evaporação decresceu. A transpiração, ao contrário, elevou-se mais acentuadamente. Isto nos indica que, pela manhã os estômatos desta planta não estavam perfeitamente abertos, impedindo desta forma uma transpiração mais intensa. À tarde, graças, talvez, à economia feita durante o período matutino, seus estômatos abriram-se mais, permitindo assim maior elevação de transpiração. Isto foi comprovado pelo método de infiltração (veja Tab. 4). Esta economia d'água feita pela manhã poderá ser compreendida se supusermos que a planta acima tenha aberto ligeiramente seus estômatos durante a noite, ou então, por curto espaço de tempo, logo ao despertar do dia <sup>(15)</sup>. *Mikania trinervis* teve, pois, necessidade de restringir sua transpiração durante várias horas, especialmente pela manhã. Só pôde abrir ligeiramente seus estômatos à tar-

(15) — Nessa época o amanhecer se inicia perto das sete horas.

de, quando a umidade já era elevada e, talvez, à noite ou de manhãzinha, o que não pudemos comprovar.



Comportamento semelhante ao da espécie anterior encontramos em *Nematanthus fritschii*. Como se observa no gráfico da Fig. 38, a evaporação elevou-se até às 10 horas e 30 minutos, quando atingiu seu máximo. A partir de então, caiu lentamente. A transpiração apresentou valor nulo às 9 horas, quando a evaporação já era relativamente alta. Em seguida elevou-se lentamente, atingindo um valor máximo só ao meio dia, quando a evaporação já se encontrava em declínio. Parece, pois, que, no período da manhã, houve por parte desta planta uma certa restrição de seu consumo hídrico. Também aqui é possível que durante a noite ou nas primeiras horas do dia tenha a planta aberto seus estômatos, ao menos parcialmente.

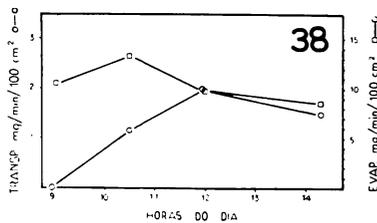


Fig. 38 — *Nematanthus fritschii*.

Estas duas últimas espécies apresentaram, portanto, um tipo de curva diverso daquele de *Abuta selloana*, com restrição da transpiração pela manhã e não à tarde.

As três espécies de lianas estudadas tiveram, pois, necessidade de efetuar restrições em seu consumo d'água durante o período de seca. A economia hídrica observada parece ter sido um pouco mais acentuada que a encontrada em algumas espécies arbóreas.

*Epífitas.*

Do grupo das epífitas, foram investigadas três espécies proto-epífitas (*Codonanthe gracilis*, *Hypocyrtia radicans* e *Maxillaria picta*) e duas epífitas nidulares (*Vriesia altodaserrae* e *Vriesia inflata*). Tivemos sempre o cuidado de verificar que tais plantas não mantinham qualquer contacto com o solo. Na ocasião de seu estudo as duas epífitas nidulares já estavam com sua “jarras” sêcas. Os exemplares escolhidos situavam-se todos em pequenas clareiras da mata, em alturas que variavam entre 1 e 2 metros acima do solo.

Após uma noite sêca, no dia 27-7-58 estudamos o andamento diário da transpiração de *Codonanthe gracilis*. No gráfico da Fig. 39 podemos observar que a evaporação se elevou até perto do meio dia, decaindo, de maneira uniforme, durante a tarde. A transpira-

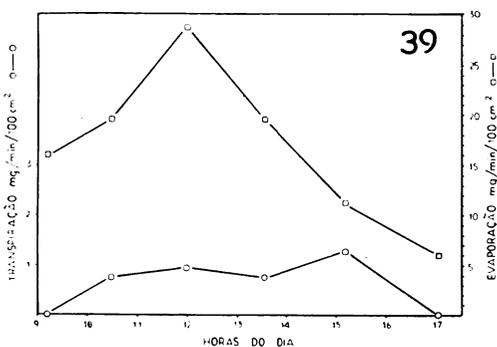


Fig. 39 — *Codonanthe gracilis*.

ção desta planta, nula às 9 horas da manhã, apresentou valores bastante baixos durante todo o dia, indicando que seus estômatos permaneceram quase fechados por todo o tempo. Apenas à tarde, por volta das 15 horas, houve uma pequena elevação da transpiração, devida a uma ligeira abertura das fendas estomáticas, o que, foi comprovado por infiltração com xilol (veja Tab. 4). Como podemos perceber, só após várias horas de economia do consumo d’água, e quando a evaporação já havia declinado bastante, é que esta planta pôde abrir ligeiramente suas fendas estomáticas. Não possuindo contacto com o solo, *Codonanthe gracilis* teve seu suprimento d’água

extremamente reduzido no período da sêca, tendo, então, necessidade de limitar a sua perda praticamente à transpiração cuticular. Uma abertura dos estômatos durante a madrugada anterior, ou de manhãzinha, é também possível que tenha ocorrido, mas isso não foi comprovado.

Uma outra gesnerácea epífita estudada no mesmo dia que a espécie anterior foi *Hypocyrtia radicans*. Comparando-se a curva do andamento diário da transpiração desta planta com a da evaporação, no dia em que foi investigada (Fig. 40), verificamos que a primeira apresentou uma forte queda nas horas de condições mais severas (entre 10 e 13 horas), elevando-se novamente até próximo das 15, para cair de novo. A existência dos dois máximos de transpiração, com uma forte restrição nas horas mais críticas do dia, mostra-nos que, embora podendo abrir seus estômatos pela manhã, esta planta teve necessidade de restringir sua perda d'água nas horas de condições mais áridas. Confirmando os dados de transpiração, a infiltração com xilol acusou valores negativos entre 12 e 14 horas. *Hypocyrtia radicans* não contou também com suficiente suprimento d'água durante a sêca, o que não lhe permitiu manter seus estômatos abertos durante todo o dia.

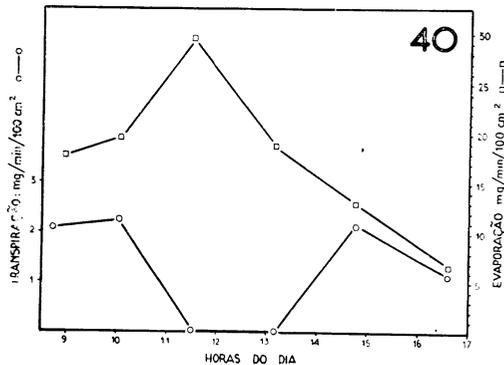


Fig. 40 — *Hypocyrtia radicans*.

*Maxillaria picta* restringiu sua transpiração durante a sêca mais acentuadamente ainda. Como se depreende do gráfico da Fig. 41, a transpiração desta planta foi quase nula durante todo o dia. De transpiração cuticular reduzida, os valores transpiratórios quase des-

prezíveis observados às 12.30 e 15,45 horas foram devidos a ligeiras aberturas dos estômatos. Esta planta permaneceu com seus estômatos fechados durante a maior parte do dia, abrindo-os muito ligeiramente em algumas horas. Deve-se notar que essas pequenas aberturas ocorreram após os períodos de condições mais amenas verificados às 11 e 14 horas. Este comportamento é, sem dúvida alguma, bastante significativo, mostrando-nos de maneira clara que durante os períodos eventuais de sêca, as plantas epífitas da mata pluvial tropical não encontram suficiente suprimento hídrico, tendo, então, necessidade de restringir a sua transpiração, por vêzes de maneira drástica.

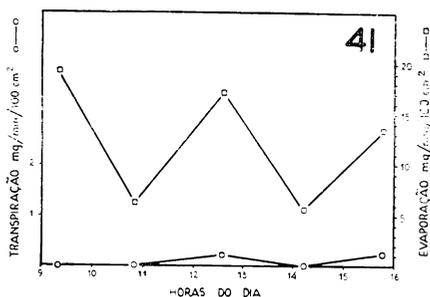


Fig. 41 — *Maxillaria picta*.

Outra espécie epífita que, provàvelmente devido à transpiração noturna, teve o máximo da sua curva de transpiração deslocado para a tarde foi *Vriesia altodaserrae*. Vemos pelo gráfico da Fig. 42,

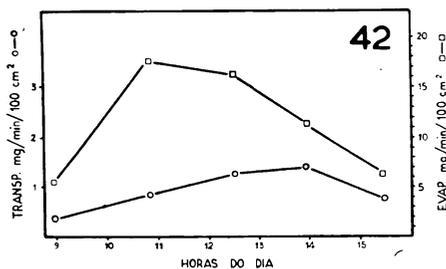


Fig. 42 — *Vriesia altodaserrae*.

que a razão máxima de transpiração desta planta ocorreu só às 14 horas, portanto três horas após o máximo de evaporação. Pela ma-

nhã seus estômatos mantiveram-se praticamente fechados e só à tarde puderam se abrir mais acentuadamente (veja Tab. 4). Esta maior abertura estomática à tarde não resultou, entretanto, em grande elevação da transpiração, uma vez que, por êsse tempo, a evaporação já declinava. De um modo geral, os valores transpiratórios foram bastante baixos. Neste caso, não nos parece muito provável que, a restrição da transpiração ocorrida pela manhã tenha sucedido a uma perda d'água mais acentuada nas primeiras horas do dia, uma vez que, ainda depois das 8 horas as condições de umidade eram bastante elevadas, o que não permitiria, então, uma transpiração mais elevada que aquela observada às 9 horas. Acreditamos que a restrição matutina se deva, pois, a uma transpiração noturna. A ser isto comprovado, um máximo transpiratório ocorreria de madrugada e outro à tarde.

*Vriesia inflata* apresentou uma curva de andamento diário da transpiração (Fig. 43) oposta à de *Vriesia altodaserrae*; os valores mais elevados, embora também bastante reduzidos, foram observados pela manhã. À tarde êles decresceram até tornarem-se nulos. A transpiração diária foi praticamente só cuticular. E' possível que uma abertura estomática, imperceptível pelo método de infiltração,

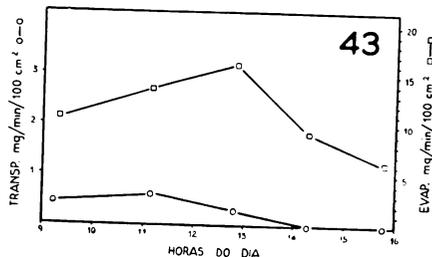


Fig. 43 — *Vriesia inflata*.

tenha ocorrido pela manhã. À tarde, entretanto, êsse método revelou uma certa abertura dos estômatos (veja Tab. 4) porém, muito pequena. Isto não resultou em maior transpiração, pois, as condições de evaporação do ambiente já se achavam em declínio. Por outro lado, como a umidade do ar já era bastante elevada a essa hora (cêrca de 80%, como indica a Fig. 17), é possível que a absorção de vapor d'água por ventura feita pelas escamas encontradas nas

fôlhas desta planta, fôsse de tal ordem a compensar a pequena transpiração que então ocorresse. Absorção de vapor d'água da atmosfera por parte de órgãos aéreos é fato já mencionado na literatura. A êsse assunto retornaremos logo mais. Embora a curva de andamento diário da transpiração de *Vriesia inflata* seja oposta à de *Vriesia altodaserrae*, o comportamento de seus estômatos foi idêntico, como veremos mais tarde. As maiores aberturas ocorreram só à tarde, o que nos indica que as condições noturnas não permitiram a estas plantas abrir seus estômatos mais acentuadamente pela manhã.

Vemos, portanto, que as plantas epífitas tiveram necessidade de restringir fortemente sua transpiração durante o período de seca. *Maxillaria picta*, por exemplo, manteve seus estômatos praticamente fechados durante quase todo o dia, embora as condições de umidade fôessem bastante variáveis. Estas plantas tiveram um suprimento hídrico bastante insuficiente durante o período de seca, a ponto de impedir-lhes manter seus estômatos abertos durante grande parte do período diurno.

*Ervas terrestres.*

Uma das espécies erbáceas terrestres estudadas foi *Alstroemeria insignis*. O andamento diário da transpiração de um exemplar desta espécie está representado na Fig. 44. Embora a evaporação se elevasse até às 13 horas, a transpiração, bastante baixa, permaneceu estável durante todo êste tempo, declinando depois das 13 horas.

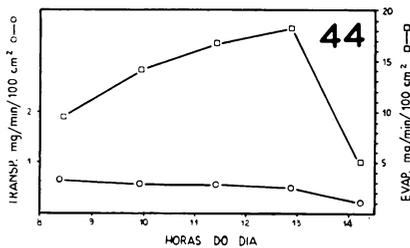


Fig. 44 — *Alstroemeria insignis*.

Uma pequena abertura dos estômatos pode ter ocorrido nas primeiras horas da manhã, a qual teria diminuído gradativamente no decurso do dia, à medida que as condições ambientes se tornavam mais

severas. Infelizmente não nos foi possível comprovar isto pelo método de infiltração. As folhas desta planta não se deixam infiltrar nem mesmo com líquidos menos viscosos, como éter de petróleo. O não paralelismo entre as curvas de transpiração e evaporação do gráfico da figura acima, assim como os baixos valores transpiratórios, são, no entanto, suficientemente convincentes, mostrando que *Alstroemeria insignis* restringiu fortemente sua transpiração no dia em que foi investigada.

*Billbergia amoena* apresentou um tipo de andamento diário de transpiração um tanto curioso (Fig. 45). Enquanto a evaporação se elevou até às 12 horas, mantendo-se no mesmo nível até às 13, a transpiração, já pouco elevada pela manhã, decresceu ainda mais, tornando-se nula às 11 horas e meia. Às 13, colocadas as folhas na balança, ao contrário de perderem peso, aumentaram-no. Por diversas vezes este fato foi observado nesta espécie e somente nela, e por isso, embora os valores medidos fôssem todos muito baixos e as diferenças entre eles muito pequenas, estamos convencidos que tal aumento de peso não é devido a erro experimental. Nossos dados indicam que as folhas desta espécie estavam absorvendo umidade do ar ambiente. Estava ocorrendo, pois, um fenômeno inverso ao da transpiração. Depois das 14 horas, novamente tornou-se nula

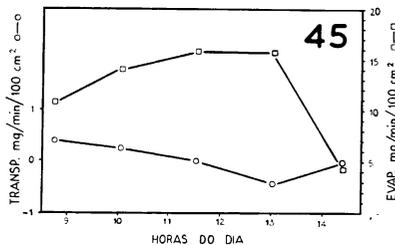


Fig. 45 — *Billbergia amoena*.

a transpiração. No presente caso, a curva, que normalmente representa o andamento diário da transpiração, deve indicar, na realidade, o andamento da diferença entre a transpiração e a absorção de vapor d'água pela folha. Os valores figurados no gráfico são resultantes entre ganho e perda de vapor d'água. Quando determinamos os dois primeiros pontos da curva de transpiração, esta

deveria sobrepujar a absorção. Os valores que figuram no gráfico seriam o saldo transpiratório. Nos 3.º e 5.º pontos não houve saldo para nenhum dos fenômenos; daí obtermos valores nulos. No 4.º ponto, como a transpiração deve ter decrescido, o saldo passou a ser, então, da absorção. Podemos perceber que a transpiração, quando houve, foi extremamente baixa, ficando próxima à transpiração cuticular, o que significa que houve forte restrição do consumo hídrico. É possível que pela manhã, apenas uma ligeira abertura dos estômatos tenha ocorrido, o que não nos foi possível determinar pelo método de infiltração, pois, o grande número de escamas na superfície das fôlhas dificultou as observações.

Na Fig. 46 está representado o andamento diário da transpiração de *Epidendrum ellipticum*. Como se observa, a curva de transpiração acompanha a da evaporação, porém, num nível bem inferior. Uma pequena abertura das fendas estomáticas pode ter ocorrido durante todo o dia, porém, não foi perceptível pela infiltração.

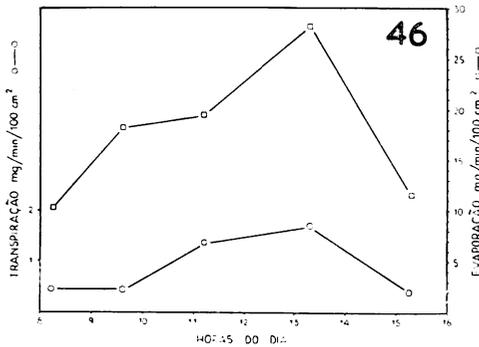


Fig. 46 — *Epidendrum ellipticum*.

A transpiração diária seria representada quase apenas pela transpiração cuticular.

Os resultados do andamento diário da transpiração das plantas erbáceas terrestres mostram-nos, pois, que tôdas as plantas investigadas restringiram fortemente sua perda d'água durante o período de sêca, limitando-se quase que só à transpiração cuticular. A abertura dos estômatos deve ter sido muito pequena. Estas plantas encontraram, no período de sêca, portanto, condições adversas

de suprimento d'água, sendo, então, obrigadas a restringir acentuadamente sua transpiração.

Podemos dizer, resumindo, o andamento diário da transpiração das plantas da mata pluvial tropical de Paranapiacaba, durante a época sêca, não pode ser representado por um único tipo de curva. De um modo geral poderíamos estabelecer três tipos de andamento diário da transpiração. Em primeiro lugar teríamos o tipo de curva paralela à da evaporação, que indica que a transpiração é feita livremente, sem restrições. Tal comportamento não nos deve fazer supor, obrigatoriamente, que as plantas que o apresentem não tenham capacidade de controlar sua transpiração. Como veremos adiante, e como se depreende das observações de Ferri e Labouriau (30), Meguro e Ferri (67), certas espécies que podem não restringir sua transpiração durante o dia, têm, no entanto, aparelhos estomáticos bastante eficientes. Estas mesmas espécies, em condições mais precárias de suprimento hídrico podem passar a economizar água. Portanto, uma curva de andamento diário de transpiração paralela à de evaporação deve indicar um bom suprimento d'água e não incapacidade de controle da transpiração pelos estômatos, desde que não haja sinais de murchamento ou outros sintomas de sofrimento da planta. Este tipo de comportamento encontramos na maioria das espécies arbóreas e nas arbustivas, plantas estas que, embora não possuam raízes muito profundas, devem encontrar, nas camadas do solo que exploram em grande extensão, água suficiente para manutenção de uma transpiração irrestrita. Talvez, se a sêca eventual fôr mais intensa, estas mesmas espécies restrinjam sua perda d'água. Que a maioria delas está apta a isso, podemos deduzir da eficiência dos seus aparelhos estomáticos, o que estudaremos adiante.

Um segundo tipo de comportamento é aquêle em que a planta apresenta pequenas restrições de transpiração, recuperando-se, pela economia feita, em poucas horas. Neste caso, as curvas de transpiração apresentam, durante o período diurno, dois ou mais máximos transpiratórios. Este foi o comportamento encontrado em algumas árvores e em uma epífita. Stocker (117) em Java e Hartenburg (40) na Alemanha, encontraram também este tipo de comportamento para plantas de mata pluvial tropical.

Curvas com prolongado e intenso efeito restritivo constituíram, a nosso ver, o terceiro tipo de comportamento encontrado. Êste foi apresentado por algumas lianas e pela quase totalidade das epífitas e erbáceas terrestres, indicando com isso que, nos eventuais períodos de sêca estas plantas estão sujeitas a condições bastante precárias de suprimento d'água. Adaptadas, entretanto, a estas surpresas do clima, elas conseguem restringir sua transpiração acentuadamente, chegando mesmo a apresentar, em certas horas, valores transpiratórios nulos ou tão baixos que representam quase só transpiração cuticular. No caso de *Billbergia amoena*, em certas horas do dia, a transpiração foi tão baixa que foi suplantada pela absorção de umidade através das escamas.

Quanto à capacidade de absorção de água por órgãos aéreos, parece já não haver mais dúvida hoje em dia. A êste assunto é dedicado todo um capítulo no "Handbuch der Pflanzenphysiologie", vol. 3, 1956 (veja Gessner 33). Assim como o movimento de água é possível de dentro das células epidérmicas para fora, através da membrana celulósica e da cutícula, o caminho inverso também é. Segundo Gessner (33), em alguns casos êsse movimento seria facilitado pelos plasmodesmos, que podem ocorrer nas paredes externas das células epidérmicas, chegando até a cutícula (veja Schumacher e Halbsguth 104 e Lambertz 53). Inúmeros trabalhos têm mostrado que a absorção de água líquida pelas fôlhas não é um fenômeno incomum (veja Lieske 59, cit. por Morello 74, Wood 133, Brezeale e col. 10, Cabrera 12, Meidner 68, Morello 74, Anderson e Bourdeau 2, Stone, Shachori e Stanley 123, Stone 122). Segundo Brezeale e col. (10) a água absorvida pelas fôlhas seria conduzida pelo caule e exsudada pelas raízes para o solo. Stone, Shachori e Stanley (123) demonstraram de maneira bastante clara que a água não é bombeada ativamente para fora das raízes, como queria Brezeale e col., mas que a sua saída é um simples processo de evaporação.

Quanto à absorção de vapor d'água da atmosfera, diversos trabalhos parecem demonstrar sua existência (Scofield e Yarman 105, Potts e Penfound 86, Stone, Went e Young 124, Morello 74, Anderson e Bourdeau 2). Potts e Penfound (l. ci.), trabalhando com *Polypodium polypodioides* observam que "these plants do not remain in a state of complete and continued desiccation between rains,

but that they maintain an equilibrium with the atmosphere, often absorbing water vapor during the night.” Segundo estes autores a absorção seria feita por forças de embebição das paredes celulares e não por osmose, uma vez que folhas mortas também absorvem vapor d’água. Stone, Went e Young (124) verificaram que *Pinus coulteri*, espécie que normalmente habita regiões bastante secas, é capaz de absorver vapor de água de atmosferas com umidade relativa elevada (98-100%), fazendo esta umidade decrescer, às vezes, até 84%.

Se a absorção de vapor d’água tem grande importância para a economia d’água da planta é uma questão ainda em aberto. Gessner (33) acredita, entretanto, que “a absorção hídrica de ar úmido é completamente sem importância para a economia d’água”. Porém, se nos lembrarmos que, em ausência de água aproveitável, após o fechamento dos estômatos, o estabelecimento do déficit hídrico letal depende exclusivamente da perda d’água através da cutícula, poderemos imaginar que a anulação desta perda por um equilíbrio entre transpiração e absorção cuticular deve representar, provavelmente, papel importante para a economia d’água da planta. Acreditamos, entretanto, que um maior número de dados é ainda necessário para que este problema seja melhor conhecido.

Finalmente, queremos chamar a atenção apenas para o fato de que em plantas de mata pluvial tropical podemos encontrar tipos de andamento diário de transpiração idênticos aos descritos para as nossas caatingas (veja Ferri e Labouriau 30, Ferri 25 e Ferri 26) ou para regiões áridas de outros países como as estepes argentinas (veja Morello 75) e os “maquís” do oriente próximo (veja Oppenheimer 79).

#### *Comportamento dos estômatos nas folhas “in situ”.*

Como já dissemos atrás, o comportamento dos estômatos em folhas não destacadas das plantas foi investigado por nós pelo método de infiltração com xilol. Estas observações foram feitas concomitantemente com as determinações de andamento diário de transpiração, possibilitando-nos, assim, comparar esses conjuntos de dados durante as várias horas do dia.

Em *Miconia willdenowii*, *Billbergia amoena* e *Alstroemeria insignis* não pudemos determinar o grau de abertura dos estômatos por infiltração, pois, suas fôlhas apresentavam-se recobertas de pêlos, escamas ou papilas epidérmicas, que impedem a penetração do xilol ou tornam as observações pouco seguras.

Na Tab. 4 acham-se reunidos os dados de infiltração de diversas espécies da mata pluvial tropical de Paranapiacaba. Como já assinalamos ao descrever o andamento diário da transpiração das espécies investigadas, os dados de infiltração concordam, de um modo geral, com os de transpiração. Algumas discrepâncias encontradas podem ser atribuídas à menor sensibilidade do método de infiltração ou a alterações dos valores da transpiração por outros fatores, que não os estômatos. Um exemplo do primeiro caso encontramos em *Weinmannia hirta*, na qual, uma regulação estomática da transpiração deve ter ocorrido entre 11 e 13 horas (Fig. 30) embora não perceptível pelo método de infiltração. O segundo caso é exemplificado por *Vriesia inflata*, que apresentou um máximo de abertura estomática à tardinha, quando a transpiração era nula. Neste caso a discrepância entre os dados de infiltração e transpiração parece ser devido à impossibilidade da planta transpirar em consequência do baixo poder evaporante do meio. Este fato nos mostra que a obtenção de dados contraditórios de transpiração e infiltração nem sempre significa uma deficiência deste último método. Vemos em geral que, a quase totalidade das observações com infiltração encontrou nos dados de transpiração valores paralelos, reforçando assim nossas interpretações.

Na Tab. 4 podemos notar ainda que a freqüência de valores máximos de infiltração decresce à medida que caminhamos das árvores para as epífitas e ervas terrestres. Salvo algumas exceções, as árvores e arbustos mantiveram seus estômatos abertos durante quase todo o dia. Entre as lianas já se observa maior restrição das aberturas estomáticas. As epífitas e ervas terrestres apresentaram, com grande freqüência, valores de infiltração nulos durante a maior parte do dia. Isto não deve significar necessariamente que seus estômatos estivessem absolutamente fechados, pois, pode-se admitir que pouco antes das fendas completarem seu fechamento, o xilol

TABELA 4 — Infiltração

Espécies	Horas do dia										
	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19
<b>ÁRVORES</b>											
<i>Afonsea edwallii</i>	—	4	4	3	0	0	2	3	—	2	—
<i>Alchornea triplinervia</i>	—	4	4	4	4	4	4	2	—	2	0
<i>Euterpe edulis</i>	—	3	4	4	4	4	4	4	3	—	—
<i>Inga sessilis</i>	4	4	4	4	4	4	4	3	1	—	—
<i>Weinmannia hirta</i>	—	3	4	4	4	4	4	4	3	—	—
<i>Fathysa stipulata</i>	4	4	4	4	4	—	4	4	4	—	—
<i>Coccoloba martii</i>	3	4	4	4	4	4	4	3	3	—	—
<b>ARBUSTOS</b>											
<i>Alsophila longipetiolata</i>	—	3	3	4	4	4	4	4	3	—	—
<i>Geonoma gamiova</i>	—	—	4	4	—	4	4	—	3	—	—
<i>Geonoma schottiana</i>	—	—	4	4	—	4	4	—	2	—	—
<b>LIANAS</b>											
<i>Aluta seloana</i>	3	—	—	3	—	1	—	0	—	—	—
<i>Mikania trinervis</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	—	—
<i>Nematanthus fritschii</i>	—	2	2	2	4	4	4	—	3	—	—
<i>Philodendron</i> sp.	—	4	4	4	4	4	4	3	—	2	0

TABELA 4 (Continuação)

Espécies	Horas do dia													
	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19			
<b>EPÍFITAS</b>														
<i>Cedonantho gracilis</i>	—	0	0	0	0	0	1	—	0	0	—			
<i>Hypocyrtia radicans</i>	—	2	2	1	0	0	1	1	—	0	—			
<i>Maxillaria picta</i>	—	0	0	0	0	0	2	2	—	1	0			
<i>Poliodendron</i> sp.	—	3	3	2	2	2	2	3	—	1	—			
<i>Vriesia altodaserrae</i>	0	0	—	0	2	—	3	4	—	—	—			
<i>Vriesia inflata</i>	0	0	—	0	—	0	—	0	—	—	—			
<b>ERVAS TERRESTRES</b>														
<i>Lepidodendrum ellipticum</i>	0	0	—	0	0	—	0	2	—	—	—			

Nota: 0 = indica infiltração nula

- 1 = " " em pontos esparsos
- 2 = " " " densos
- 3 = " " regular
- 4 = " " intensa
- = " ausência de observações

já não consiga mais penetrar. Indica-nos entretanto, que a abertura das fendas, senão nula, era extremamente pequena.

Em algumas lianas e diversas epífitas, os valores mais elevados do grau de abertura dos estômatos foram observados à tarde, entre 12 e 15 horas. Pela manhã os estômatos destas plantas mantiveram-se praticamente fechados. Como já procuramos explicar, êste fato poderia ser consequência de uma possível abertura dos estômatos à noite, o que permitiria transpiração noturna e o aparecimento de um certo déficit de saturação. Êste impediria, então, a abertura dos estômatos pela manhã. A favor desta interpretação contamos com certos dados esporádicos de infiltração feitos durante a noite, os quais mostraram que muitas plantas da mata podem abrir seus estômatos nesse período, embora ligeiramente. Outra interpretação que podemos aventar é que os estômatos tenham aberto muito cedo, em horas anteriores ao início das experiências.

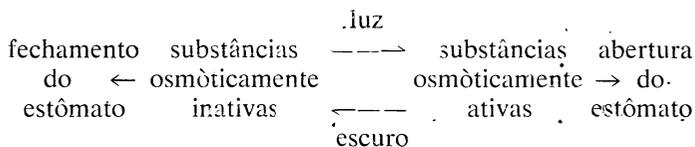
#### *Velocidade do fechamento hidroativo dos estômatos.*

O conhecimento do grau de eficiência dos aparelhos estomáticos no contrôle da transpiração é de grande interesse em estudos de balanço d'água, pois, permite-nos avaliar se as plantas têm ou não a capacidade de restringir rapidamente sua perda d'água, caso o suprimento seja deficiente. Em vista disto, pareceu-nos interessante obter informações sobre a velocidade de fechamento dos estômatos de plantas de diferentes sinúsias da mata pluvial tropical de Parana-  
piacaba. Tais informações foram obtidas colocando-se, em experiências sucessivas, fôlhas das plantas em estudo na balança de torção e registrando-se sua perda d'água de 5 em 5 minutos. Isolada da planta, a fôlha fica sem suprimento d'água. Seus valores transpiratórios decrescem, então, gradativamente. A maior ou menor velocidade com que êles decrescem nos dá idéia do grau de eficiência dos seus aparelhos estomáticos. Em alguns casos êsse decréscimo não se fez de um modo contínuo, mas oscilante; em outros, após um declínio inicial, observou-se uma reelevação da transpiração.

Êste tipo de movimento estomático, executado em consequência da falta de suprimento d'água à fôlha é denominado "movimento hidroativo de fechamento" (veja

Stalfelt 110). Tal movimento só é iniciado quando o déficit de saturação ultrapassa um determinado valor, o déficit ótimo (16). Entretanto, nem todos os movimentos estomáticos ativos se realizam apenas em consequência do aparecimento de déficits de saturação supra-ótimos. Também podem ser efetuados em consequência de variações de iluminação. São os movimentos fotoativos. Os estômatos devem, portanto, ser considerados como reguladores hidrofóticos do balanço d'água da planta. A maior ou menor abertura das fendas estomáticas será o resultado do equilíbrio estabelecido entre os mecanismos hidro e fotoativo.

Quanto à fisiologia dos movimentos estomáticos conhecem-se hoje diversas teorias (veja Stalfelt 111). De todas elas a que atualmente é mais aceita é a teoria clássica, enzimática, que explica as variações de turgescência das células estomáticas por variações de pressão osmótica decorrentes de transformações reversíveis de amido em glicose-1-fosfato. O sentido de tais transformações é orientado pelas condições de luz, de acordo com o esquema abaixo:



Entretanto, é preciso mencionar aqui que hoje já existem dados que parecem demonstrar que a ação da luz não se exerce apenas em ligação com a ocorrência ou não da fotossíntese, mas também diretamente. Sua influência se faz sentir mesmo que os espaços intercelulares sejam lavados com ar livre de CO<sup>2</sup> (Heath e Milthorpe 41). Outros autores (Thomas 125 e Heath e Russel 42) têm observado, por outro lado, que o efeito da luz pode ser transmitido de uma parte da folha a outra, e mesmo de folhas de um ramo às de outro. Estes fatos parecem mostrar-

(16) — Segundo Stalfelt (110), como já inferimos páginas atrás, o déficit ótimo é aquele que permite um máximo de abertura estomática. Se o déficit de saturação for sub-ótimo, os estômatos não conseguem abrir-se perfeitamente devido à forte pressão exercida pelas células epidérmicas contra as células-guarda. Se este déficit aumentar até atingir o valor ótimo, a pressão diminui e, então, os estômatos se abrem ao máximo. O movimento de abertura assim realizado é denominado hidro-passivo.

nos que, ligados às alterações osmóticas explicadas pela teoria clássica, existem ainda outros mecanismos dos quais pouco conhecemos.

Quanto aos movimentos hidroativos de fechamento, verificou-se (Stalfelt 110) que o aparecimento de um déficit supra-ótimo desencadearia não só o fechamento do estômato como também uma diminuição do valor osmótico das células-guarda. Tôdas as tentativas para estabelecer uma relação de causa e efeito entre êstes dois fenômenos parecem ter sido infrutíferas. Em algumas vêzes a queda da pressão osmótica ocorre antes do fechamento, em outras, ocorre depois. Em um caso o fechamento ocorreu sem haver queda da pressão osmótica das células estomáticas. De um modo geral, o fechamento é relativamente rápido, enquanto que a queda dos valores osmóticos é lenta. Êstes fatos, relatados por Stalfelt (113), levam-no a duvidar que a saída de água da célula estomática siga invariavelmente um gradiente osmótico e, portanto, esteja sempre de acôrdo com a teoria enzimática. Êste autor parece apoiar a nova teoria proposta por Williams (132). Estabelecendo uma analogia entre os movimentos estomáticos e os movimentos nictinásticos das fôlhas de *Mimosa*, Williams propõe que o movimento mais importante é o de fechamento (perda de turgescência); o de abertura seria o resultado de um simples processo osmótico, uma volta à turgescência, a um estado de repouso. Em segundo lugar afirma que o fechamento não é decorrente de fenômenos osmóticos, mas de um fenômeno ativo, que despende energia, pelo qual a água é bombeada das células estomáticas para as células anexas. Trabalhos realizados sôbre a ação de certos inibidores enzimáticos sôbre os movimentos estomáticos (veja Stalfelt 113 e Mouravieff 81), falam a favor de tais idéias. A transformação dos carboidratos seria, então, secundária e teria uma função apenas estabilizadora do movimento de fechamento.

Ketellapper (49) faz uma análise crítica de tôdas as teorias hoje existentes, que procuram explicar os movimentos estomáticos, e chega finalmente à conclusão de que um maior número de dados precisam ainda ser obtidos, para que se possa esclarecer melhor êste problema. Esta parece-nos ser a posição mais acertada, uma vez que os dados atualmente existentes carecem ainda de confirmação mais freqüente e mais extensa.

Um outro fenômeno relacionado com os movimentos estomáticos, que ainda não foi satisfatoriamente solucionado, é o das "pulsações". Quando se determina a velocidade de fechamento dos estômatos pelo método gravimétrico, com relativa freqüência observam-se "pulsações" das aberturas estomáticas, o que percebemos pelas oscilações dos valores de perda d'água (veja Ferri e Labouiriau (30), Ferri (26), Meguro e Ferri (67), Coutinho e Ferri (15), Oppenheimer (80), Ferri (27). Segundo Hygen (45), podemos distinguir três fases durante o fechamento hidroativo dos estômatos: 1) fase estomatar, durante a qual a abertura inicial dos estômatos permanece inalterada, 2) fase de fechamento, quando os estômatos iniciam e completam seu fechamento e 3) fase cuticular, quando os estômatos já estão fechados e a transpiração ainda restante é só cuticular. Para Hygen a redução da fenda estomática durante a fase de fechamento é feita segundo um valor constante. Isto significa que o fechamento deve ser feito de um modo contínuo e uniforme. As "pulsações" deveriam, então, ser consideradas como decorrentes de erros experimentais. Oppenheimer (80) admite que os erros experimentais explicam apenas em parte o fenômeno. Ferri (26) salienta que os erros experimentais não explicariam o fato de que tais oscilações aparecem com grande freqüência em certas espécies e nunca ou quase nunca em outras. Anderson, Hertz e Ruffelt (3), usando um método higrométrico de grande sensibilidade, encontraram pulsções análogas durante os movimentos fotoativos de abertura dos estômatos de *Solanum lycopersicum* e de *Thunbergia alata*. Estes autores afirmam ainda mais que o período de tais oscilações era constante para cada uma das espécies por eles investigadas. Interpretam essas "pulsções" como sendo resultantes de um ajustamento entre as reações fotoativa de abertura e a hidroativa de fechamento dos estômatos. Stalfelt (111) dá a mesma interpretação para as oscilações observadas durante o fechamento hidroativo, afirmando que o equilíbrio entre os dois mecanismos será tanto mais facilmente atingido quanto mais plástica e moderada for a regulação estomática da transpiração. Com base na teoria de Williams, poderíamos também considerar tais pulsções como devidas a uma imperfeita estabilização do movimento pelo mecanismo de conversão dos carboidratos. Tais interpretações são, entretanto, especulativas,

necessitando ainda de dados que as confirmem posteriormente.

A velocidade de fechamento dos estômatos foi determinada para a maioria das espécies cujo andamento diário se investigou. Em algumas espécies este estudo foi impossibilitado, ora porque apresentavam valores iniciais de transpiração muito baixos, ora porque mostravam estômatos bem abertos só em condições de elevada umidade, inadequadas, portanto, ao estudo de transpiração.

### Árvores

No gráfico da Fig. 47 apresentamos a curva de fechamento dos estômatos de *Affonsea edwallii*. Como se observa, os valores de transpiração decrescem com relativa rapidez. Uma redução de 50% do

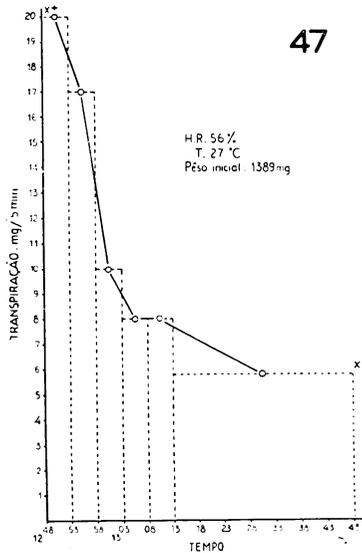


Fig. 47 — *Affonsea edwallii*.

valor inicial da transpiração é conseguido após 10 minutos. *Alchornea triplinervia* apresentou um fechamento estomático muito mais rápido (Fig. 48). Após 5 minutos já se observava uma redução de cerca de 50% na transpiração. Ao fim de 10 minutos a balança já acusa-

va valores equivalentes à transpiração cuticular. Portanto, em apenas 10 minutos esta planta cerrou completamente seus estômatos.

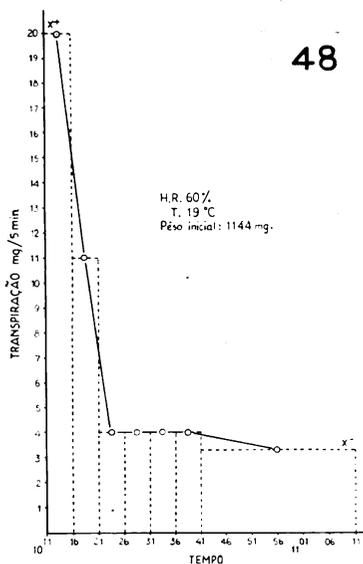


Fig. 48 — *Alchornea triplunervia*.

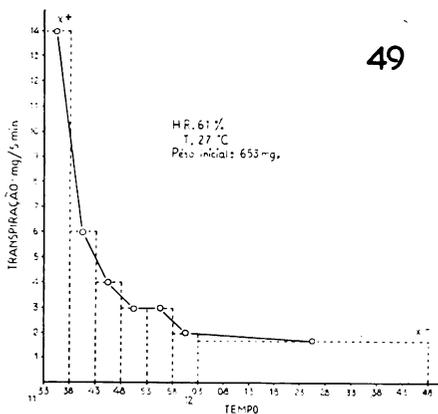


Fig. 49 — *Euterpe edulis*.

Em *Euterpe edulis* (Fig. 49) após os 5 primeiros minutos já se observou uma redução de quase 60% na transpiração. O total fechamento dos estômatos ocorreu cerca de 25 minutos após cessa-

do o suprimento d'água à fôlha. Um comportamento aparentemente mais lento foi encontrado em *Inga sessilis* (Fig. 50). Para uma redução de 50% foram necessários cêrca de 15 minutos. Entretanto, o fechamento total dos estômatos ocorreu em apenas 20 minutos.

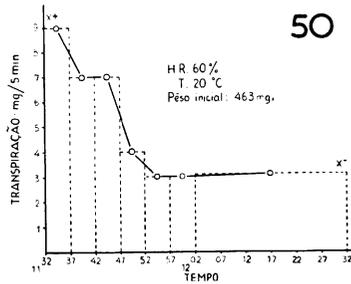
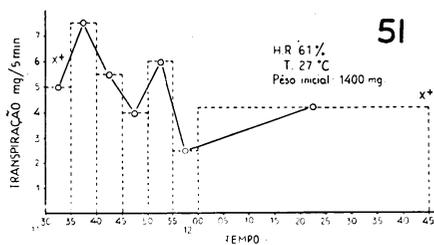


Fig. 50 — *Inga sessilis*.

*Miconia willdenowii* apresentou uma curva de fechamento estomático bastante irregular, com numerosas oscilações (Fig. 51). Seus estômatos se fecharam muito lentamente, o que se depreende do gráfico da figura acima. Após 1 hora aproximadamente, o valor médio da transpiração era pouco inferior ao obtido nos primeiros 5 minutos; os estômatos mantiveram-se abertos até mesmo 1 hora e 15 minutos depois de cessado o suprimento d'água.



*Coccoloba martii* (Fig. 53) apresentou valores iniciais de transpiração bastante altos, os quais decaíram de maneira mais ou menos acentuada (uma redução de 50% do valor inicial foi conseguida em

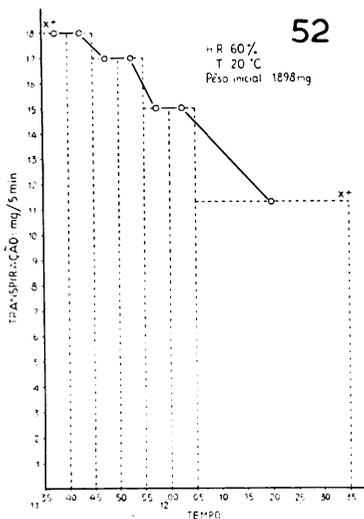


Fig. 52 — *Bathysa stipulata*.

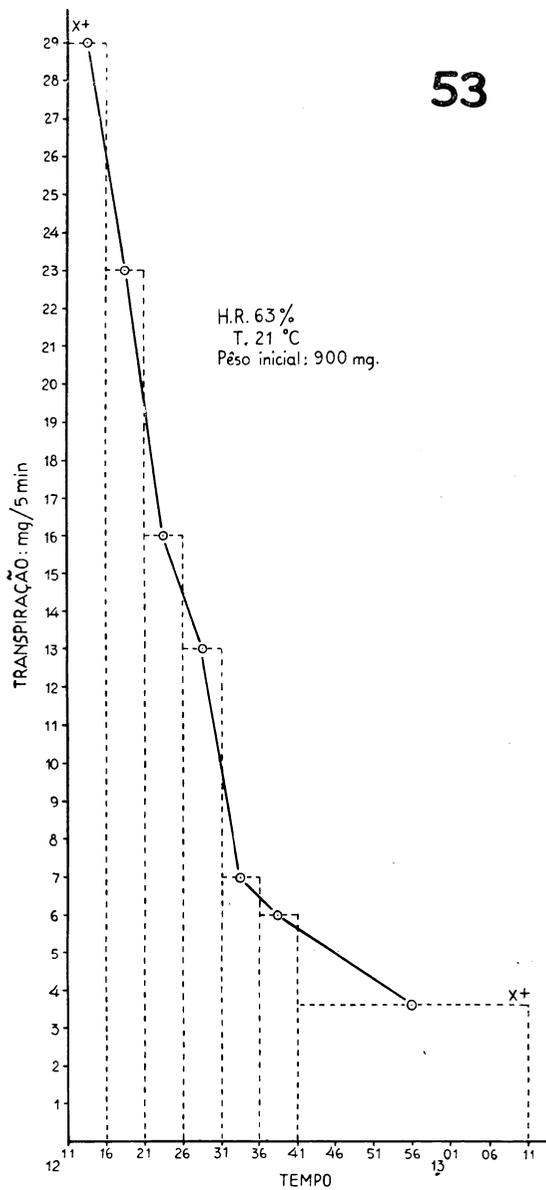
cêrca de 15 minutos). O fechamento total dos estômatos não se completou, entretanto, nem mesmo após uma hora, o que se depreende da infiltração positiva observada às 13 horas e 11 minutos.

*Arbustos*

Na Fig. 54 representamos a curva de fechamento dos estômatos de *Alsophila longipetiolata*. Caindo bruscamente nos primeiros cinco minutos, a transpiração baixou, nos 5 minutos seguintes, ao nível da transpiração cuticular, mas aí não se manteve; subiu para valores mais elevados nos dois intervalos seguintes (de 5 minutos cada), para, a seguir, começar a descêr de novo.

*Geonoma gamiova*, cuja curva de reação estomática hidroativa está representada na Fig. 55, fechou seus estômatos com extrema rapidez. Em apenas cinco minutos conseguiu restringir sua transpiração inicial de aproximadamente 75%. Um completo fechamento de seus estômatos foi obtido dentro de 25 minutos: *Geonoma schottiana* (Fig. 56) mostrou uma eficiência comparável: em ape-

53

Fig. 53 — *Cocoloba martii*.

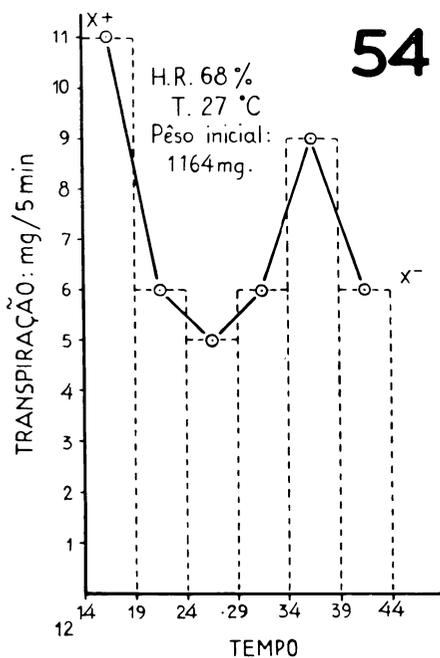


Fig. 54 — *Alsophila longipetiolata*.

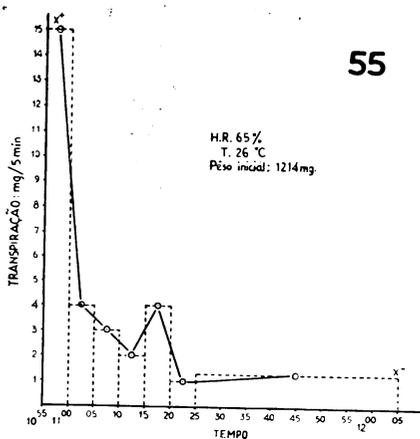


Fig. 55 — *Geonoma gamiova*.

nas 10 minutos restringiu cêrca de 80% a razão inicial de transpiração; em 15 minutos aproximadamente, completou o fechamento.

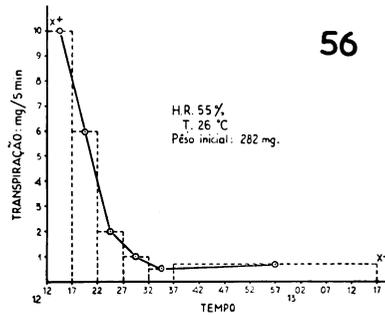


Fig. 56 — *Geonoma schottiana*.

*Lianas*

*Abuta selloana* apresentou uma curva de fechamento estomático com valores iniciais bastante elevados (Fig. 57). Êstes decres-

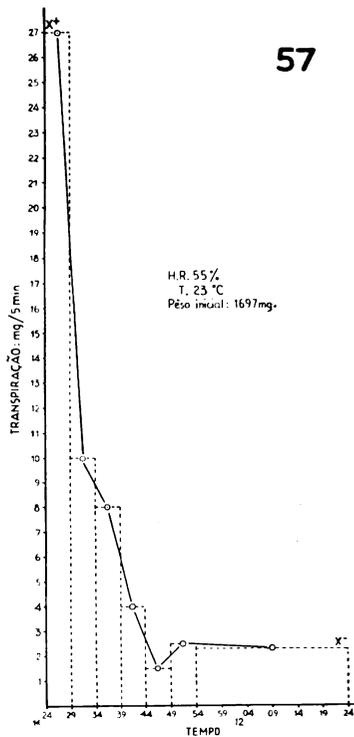


Fig. 57 — *Abuta selloana*.

ceram rapidamente, de 27mg/5min. para 10mg/5min., o que corresponde a uma redução de 60% em cinco minutos apenas. Como se verifica no gráfico da referida figura, cêrca de vinte minutos após a supressão do abastecimento d'água pelo destacamento da fôlha, esta já havia fechado seus estômatos.

*Nematanthus fritschii*, espécie que pode viver tanto como liana ou epífita, apresentou uma curva de fechamento estomático curiosa. Como se observa no gráfico da Fig. 58, os estômatos se fecharam

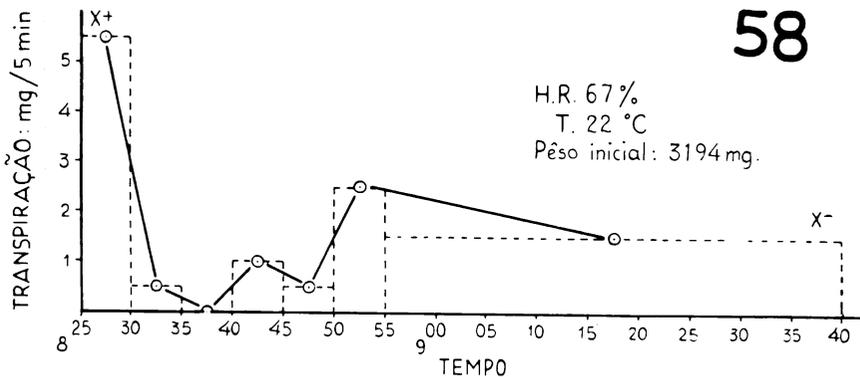


Fig. 58 — *Nematanthus fritschii*.

com extrema rapidez, restringindo a transpiração inicial de aproximadamente 90%, em apenas cinco minutos. Após 10 minutos a transpiração caiu a zero, indicando então um perfeito fechamento estomático. Em seguida, a transpiração se elevou de novo, para depois decrescer lentamente. Parece-nos, pois, que, após um rápido fechamento, os estômatos se reabriram para, finalmente, fecharem-se mais lentamente. Esta reelevação dos valores transpiratórios, após um rápido decréscimo inicial, foi observada em tôdas as determinações de fechamento estomático que fizemos com esta espécie.

### Epífitas

No gráfico da Fig. 59 apresentamos a curva de fechamento dos estômatos de *Hypocyrtia radicans*. Em apenas cinco minutos a transpiração inicial reduziu-se de cêrca de 60%. A transpiração

cuticular foi atingida em dez minutos. O valor transpiratório mais acentuado que se observou após o fechamento dos estômatos poderia ser considerado como consequência de um êrro experimental,

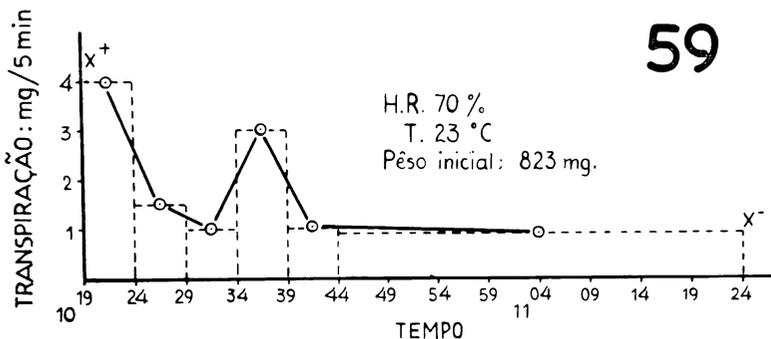


Fig. 59 — *Hypocyrta radicans*.

uma vez que não apareceu em outra curva por nós traçada. A curva de fechamento estomático de *Maxillaria picta*, apresentada na Fig. 60, nos mostra que os estômatos desta planta se fecham rapidamente, restringindo nos primeiros dez minutos a razão inicial da transpiração de 60%. Êste fechamento, entretanto, não é completo. A

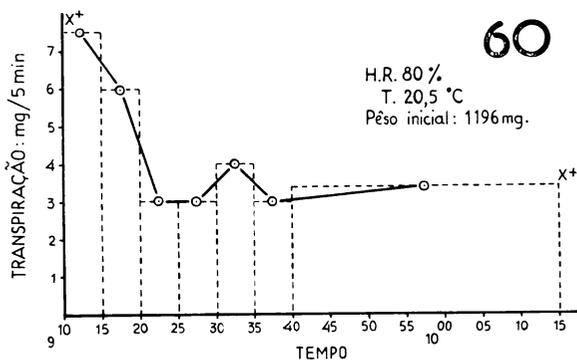


Fig. 60 — *Maxillaria picta*.

pequena fenda ainda existente só desaparece completamente após longo lapso de tempo. Destacada a fôlha, após 1 hora e 5 minutos, seus estômatos ainda não estavam perfeitamente fechados.

Em *Vriesia altodaserrae* (Fig. 61) uma redução de 50% da transpiração inicial foi conseguida em cêrca de cinco minutos. Após 10 minutos o valor medido de transpiração foi zero, indicando, teòricamente, total fechamento dos estômatos. Em seguida a transpiração se elevou fazendo-nos pensar então em uma reabertura estomática. Ao fim de uma hora, ao fazermos o teste de infiltração, esta

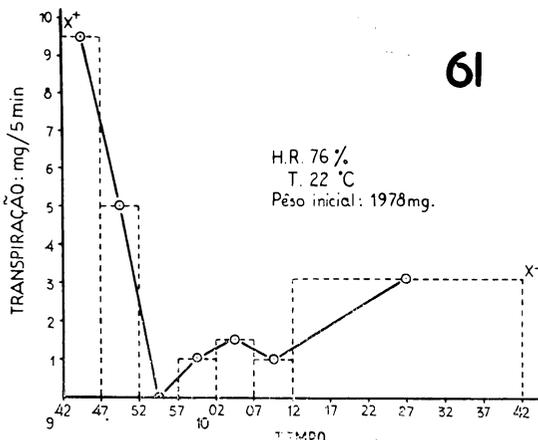


Fig. 61 — *Vriesia altodaserrae*.

mostrou-se nula, indicando então estômatos fechados. *Vriesia inflata* comportou-se da maneira indicada pelo gráfico da Fig. 62. Após cinco minutos a transpiração decresceu de 75% o seu valor inicial.

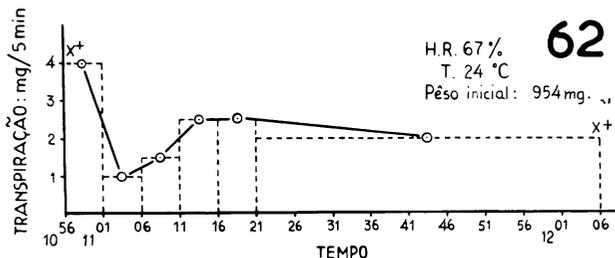
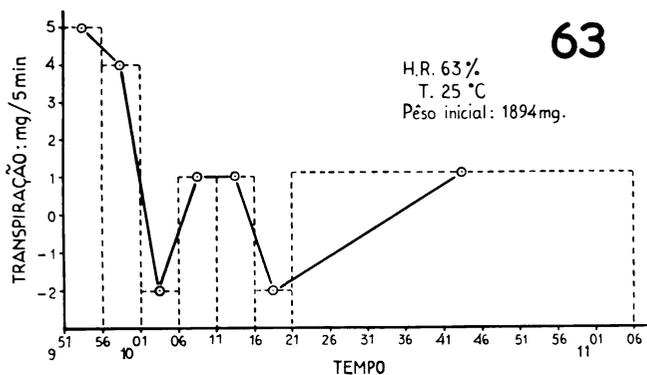


Fig. 62 — *Vriesia inflata*.

Em seguida elevou-se para depois cair lentamente. Entretanto, passada uma hora e 10 minutos, seus estômatos ainda não haviam completado o fechamento.

*Ervas terrestres*

Entre as ervas terrestres estudamos o fechamento estomático apenas de *Billbergia amoena* (Fig. 63). Como nos mostra o gráfico da figura acima, a transpiração caiu, após dez minutos, para valores, ora pouco acima, ora pouco abaixo de zero. Como já explicamos, o balanço entre transpiração e absorção (de vapor d'água pelas escamas) ora foi positivo, ora negativo, determinando diminuição ou aumento do pêso da fôlha na balança. Nos últimos 45 minutos a transpiração deve ter se elevado, uma vez que seu valor médio para todo êsse lapso de tempo ficou acima de zero (1mg/5min.).

Fig. 63 — *Billbergia amoena*.

Para uma visão conjunta dos resultados sôbre a velocidade do fechamento hidroativo dos estômatos das diversas espécies da mata pluvial tropical de Paranapiacaba por nós estudadas, compusemos a Tab. 5. Para facilidade de comparação os dados foram aproximados, o que não importa porque as alterações feitas foram pequenas. Uma análise detalhada da tabela acima permite-nos inferir que tôdas as espécies investigadas, com exceção de algumas árvores, apresentam movimentos estomáticos bastante rápidos nos primeiros 10-15 minutos após cessado o suprimento d'água à fôlha. Grande número delas consegue em apenas 5 minutos restringir sua transpiração inicial de 50, 70 e até mesmo 90%. Entre as espécies arbóreas, a única que apresentou um movimento estomático inicial lento foi *Bathysa stipulata*. *Miconia willdenowii* foi também lenta em seu movimento de

TABELA 5 — Velocidade do movimento hidroativo de fechamento dos estômatos

ESPÉCIES	% Redução da razão inicial da transpir.	Tempo min.	Tempo para total fechamento estomático em min.	Condições	
				H. R. %	T. °C
<b>ÁRVORES</b>					
<i>Afionsea edwallii</i>	50	10	— de 60	56	27,0
<i>Alchornea triplinervia</i>	50	5	10	60	19,0
<i>Euterpe edulis</i>	60	5	25	61	27,0
<i>Inga sessilis</i>	55	15	20	60	20,0
<i>Miconia willdenowii</i>	50	25	+ de 60	61	27,0
<i>Bathysa stipulata</i>	16	20	+ de 60	60	20,0
<i>Coccoloba martii</i>	50	15	+ de 60	63	21,0
<b>ARBUSTOS</b>					
<i>Alcophila longipetiolata</i>	50	10	25	68	27,0
<i>Geonoma gamiova</i>	75	5	25	65	26,0
<i>Geonoma schottiana</i>	80	10	15	55	23,0
<b>LIANAS</b>					
<i>Abuta seloana</i>	60	5	20	55	23,0
<i>Nematanthus fritschii</i>	90	5	+ de 60	67	22,0
<b>EPÍFITAS</b>					
<i>Hypocyrtia radicans</i>	60	5	20	70	23,0
<i>Maxillaria picta</i>	90	10	+ de 60	80	20,5
<i>Vriesia altodaserrae</i>	50	5	+ de 60	76	22,0
<i>Vriesia inflata</i>	75	5	+ de 60	67	24,0

fechamento estomático, porém, bem menos que *Bathysa*. Se considerarmos agora o tempo necessário para o total fechamento dos estômatos, podemos observar na Tab. 5 que, entre as árvores, algumas são lentas, levando mais de 1 hora para completar tal reação; entre estas encontramos especialmente as espécies do sub-bosque. As demais apresentam reações bastante rápidas, fechando totalmente seus estômatos em 10, 20, 25 minutos. *Alchornea triplinervia* foi, dentre as espécies arbóreas, a que apresentou a hidrorreação estomática mais rápida. Em 5 minutos restringiu sua transpiração inicial de 50%; em 10 minutos já havia fechado totalmente seus estômatos. Como veremos mais tarde, tal eficiência dos aparelhos estomáticos chega a ser superior à de muitas espécies da caatinga.

Entre os arbustos encontramos também elevada eficiência na reação hidroativa de fechamento dos estômatos. *Geonoma schottiana*, por exemplo, restringiu de 80% sua transpiração inicial em apenas 10 minutos e em 15 fechou totalmente seus estômatos.

Das duas lianas investigadas, *Abuta selleana* apresentou movimentos estomáticos bastante rápidos. A outra, *Nematanthus fritschii*, espécie que também pode viver epifiticamente, teve um comportamento diverso: a redução inicial foi extremamente violenta; em 5 minutos fez uma restrição de 90% em sua transpiração inicial. Esta forte reação inicial não se manteve, porém, e os estômatos se reabriram um pouco, para em seguida fechar mais lentamente. O gráfico da Fig. 58 não nos permite precisar exatamente o tempo consumido para o total e permanente fechamento dos estômatos. Comportamento semelhante a êste foi encontrado em duas espécies epifíticas, *Vriesia inflata* e *Vriesia altodaserrae*. Nesta última também não pudemos determinar exatamente o tempo necessário para um total fechamento dos estômatos. O comportamento de *Maxillaria picta* foi de um tipo um pouco diverso: a forte reação inicial paralisou-se antes dos estômatos atingirem um fechamento mais acentuado; a pequena abertura remanescente só diminuiu muito lentamente. Como se pode observar, *Billbergia amoena* não foi incluída na Tab. 6; devido à existência de um saldo negativo entre transpiração e absorção pelas escamas, os cálculos do tempo necessário à redução inicial e ao total fechamento estomático não puderam ser feitos com segurança.

Podemos afirmar, entretanto, que a redução inicial foi rápida (veja Fig. 63) e que após esta deve ter havido uma reabertura dos estômatos, lembrando assim o tipo de comportamento das epífitas. Estas apresentam, como vimos, um tipo de curva mais ou menos característico, com uma rápida restrição no início, seguida de uma pequena reabertura dos estômatos, que só se anula lentamente.

Para se formar uma idéia mais concreta do grau de eficiência dos aparelhos estomáticos das plantas da mata pluvial tropical resolvemos apresentar, aqui, para comparação, uma pequena tabela (Tb. 6) que reúne dados sobre a velocidade de fechamento hidroativo dos estômatos de algumas plantas da caatinga, publicados por Ferri (26). Comparemos, pois, essa tabela acima com a anterior. Inicialmente devemos prestar atenção ao fato de que, em média, as condições de umidade relativa foram mais elevadas em nossas determinações na mata que nas determinações feitas por Ferri e Labouriau (30) e Ferri (25) na caatinga. Outro fato a ser notado é que as temperaturas em que nossas determinações foram realizadas são, em média, mais baixas que aquelas sob as quais foram investigadas as plantas da caatinga. Isto nos mostra, pois, que o déficit de saturação do ar na caatinga, era bem maior que aquele existente na mata, durante o nosso trabalho. Como se sabe, a velocidade de fechamento hidroativo dos estômatos não depende exclusivamente da capacidade de restrição da transpiração da planta, mas também do déficit de saturação do ar, sendo que em déficits maiores os movimentos são mais rápidos (veja Morello 75). Em vista deste fato e de que a vegetação da caatinga é uma vegetação xerofítica e está eficientemente adaptada a resistir à seca (Ferri 26), seria de esperar que a capacidade de hidro-reação dos estômatos das plantas da mata pluvial tropical fôsse bastante inferior à das plantas da caatinga, uma vez que a vegetação por nós investigada constitui um exemplo sempre citado de higrofitismo. Se compararmos, entretanto, os valores das duas tabelas, veremos que muitas plantas da mata têm aparelhos estomáticos tão eficientes quanto as plantas da caatinga, se não mais. *Alchornea triplinervia* por exemplo, embora tenha levado três minutos a mais para restringir sua transpiração inicial de 50%, que *Spondias tuberosa* (planta de caatinga), completa o fechamento de

TABELA 6  
 Velocidade dos movimentos hidráticos de fechamento dos estômatos  
 de plantas da caatinga (Seg. Ferri 26)

Espécies	% Redução da inicial da transp.	Tempo min.	Tempo para total fechamento esto- mático, em min.	Condições	
				H. R. %	T. °C
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	55	2	10	70	29,0
<i>Caesalpinia pyramidalis</i> Tull.	50	10	+ 60	55	32,0
<i>Jatropha phyllacantha</i> M. Agr.	50	2	60	50	30,0
<i>Maytenus rigida</i> Mart.	50	10	40	75	28,0
<i>Zizyphus joazeiro</i> Mart.	50	5	40	53	27,5
<i>Bumelia sartorum</i> Mart.	50	3	25	40	33,0
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	—	—	60	41	29,0

seus estômatos no mesmo prazo de 10 minutos. Se levarmos em conta o tempo necessário para o total fechamento estomático, poderemos verificar que muitas plantas da mata são mais eficientes que a maioria das da caatinga.

Queremos chamar a atenção para o fato de que muitas plantas da mata pluvial tropical apresentam, portanto, quanto à sua capacidade de hidro-reação estomática, uma eficiência comparável àquela apresentada por plantas xerófitas. Aliás, Wallach (127) já havia verificado que certas orquídeas epífitas de matas tropicais são capazes de restringir rapidamente sua transpiração, fechando completamente seus estômatos dentro de alguns minutos apenas. Kamerling (48) observa que *Dendrobium secundum* e *Sophronitis cernua* são epífitas extremamente resistentes à seca. A primeira, conservada à sombra, sem raízes e sem suprimento d'água perdeu apenas 0,35% de seu peso fresco por dia. Em tais condições resistiu durante 82 dias sem perder suas folhas. Estas observações são, sem dúvida, um apoio à afirmação que há pouco fizemos, que certas plantas da mata pluvial tropical possuem aparelhos estomáticos altamente eficientes.

#### *Transpiração relativa*

Muito embora os valores de transpiração relativa, particularmente os de transpiração total, possam ser variáveis, pareceu-nos interessante obter informações sobre a sua ordem de grandeza. Com esta finalidade foram feitas, então, determinações e cálculos das diversas formas de transpiração, em relação à evaporação, conforme já expusemos na parte de metodologia. Para o cálculo de transpiração total relativa, relacionamos simplesmente a área delimitada pela curva de transpiração com aquela de evaporação. É verdade que neste caso a evaporação foi determinada por um evaporímetro de Piche e não por um evaporímetro de folha como seria o mais adequado proceder. Como nossa principal intenção era poder comparar nossos dados com aqueles obtidos por Ferri (25) na caatinga, procuramos proceder de forma semelhante àquêle autor. Para o cálculo da transpiração cuticular relativa, valor êste mais constante, usamos para as determinações de evaporação, evaporímetros de folha.

Os dados obtidos compõem a Tab. 7. Podemos observar que, de um modo geral, os valores de *transpiração total relativa* não fo-

ram muito elevados. As maiores porcentagens encontramos entre as árvores; o maior valor foi apresentado por *Alchornea triplinervia* — 33,6%. Entre os arbustos e as lianas os dados são comparáveis, porém inferiores aos das árvores. As epífitas e as ervas terrestres mostraram valores extremamente baixos, indicando assim transpiração muito restrita. *Maxillaria picta*, planta epífita, teve, durante todo o dia, uma transpiração relativa de apenas 0,7% da evaporação. Corroborado pelos dados de infiltração, mostra-nos êste fato que esta planta restringiu enormemente sua transpiração durante o período da sêca. Entre as ervas terrestres *Billbergia amoena* teve um comportamento semelhante. No balanço diário entre transpiração e entrada de água pelas escamas houve um saldo para a última e desta forma, embora abrindo seus estômatos por algum tempo durante o dia, tal planta conseguiu manter um favorável balanço d'água em suas fôlhas.

As mais elevadas *razões máximas de transpiração*, expressas como porcentagem da evaporação, foram encontradas também entre as árvores. As menores porcentagens foram apresentadas pelas epífitas e ervas terrestres. A razão máxima de transpiração de *Maxillaria picta*, ocorrida às 12,30 horas, atingiu apenas 1,1% da evaporação que ocorria àquêle momento. Êstes dados corroboram a idéia de que, no período de sêca as epífitas e as ervas terrestres contam com insuficiente suprimento de água, tendo necessidade de fazer fortes restrições em seu consumo.

Quanto à *transpiração cuticular*, podemos observar na Tab. 7 que ela foi bastante baixa em tôdas as espécies estudadas, com exceção de *Inga sessilis* e *Miconia willdenowii*. Na grande maioria das espécies a transpiração cuticular fica entre 1,0 e 2,0% da evaporação. Em algumas epífitas é, porém, inferior a 1%; em *Maxillaria picta* atinge somente 0,6% da evaporação; em *Elaphoglossum brevipes* foi menor ainda — 0,3%. Em *Billbergia amoena* as determinações de transpiração cuticular deram valores negativos; vaselinada a face estomatífera de uma fôlha, colocada esta na balança, não havia perda de pêso e sim ganho, o que nos indicava estar a face livre da fôlha absorvendo água ao invés de perdê-la.

O ocorrência de uma transpiração cuticular tão reduzida, indicando assim elevada proteção da cutícula contra a transpiração, pa-

TABELA 7  
Transpiração Relativa

Espécies	Transp. Total % Evap.	Raz. Máx. Transp. % Evap.	Transp. Cutic. % Evap.
ÁRVORES			
<i>Affonsea edwallii</i>	14,4	28,4	1,4
<i>Dichornea triplinervia</i>	33,6	40,0	1,0
<i>Euterpe edulis</i>	9,2	12,2	2,4
<i>Inga sessilis</i>	27,7	30,4	3,4
<i>Miconia willdenowii</i>	11,4	13,7	8,6
<i>Bathysa stipulata</i>	29,2	24,5	2,0
<i>Coccoloba martii</i>	24,1	24,4	2,0
ARBUSTOS			
<i>Geonoma gamiova</i>	14,1	15,1	2,4
<i>Geonoma schottiana</i>	14,6	18,6	2,4
LIANAS			
<i>Abuta selleana</i>	12,1	17,5	1,0
<i>Mikania trinervis</i>	10,2	23,3	1,7
<i>Nematanthus fritschii</i>	12,9	20,0	1,1
EPÍFITAS			
<i>Codonanthe gracilis</i>	4,1	11,1	1,0
<i>Elaphoglossum brevipes</i>	—	—	0,3
<i>Hypocyrtia radicans</i>	6,8	11,5	—
<i>Maxillaria picta</i>	0,7	1,1	0,6
<i>Vriesia altodaserrae</i>	7,6	12,4	1,7
<i>Vriesia inflata</i>	2,5	4,4	1,0
ERVAS TERRESTRES			
<i>Alstroemeria insignis</i>	—	6,0	1,1
<i>Begonia angulata</i>	3,9	—	1,5
<i>Billbergia amoena</i>	— 0,1	3,6	— 0,6
<i>Epidendrum ellipticum</i>	5,1	5,9	1,8

receu-nos sobremaneira interessante, uma vez que os valores por nós encontrados assemelham-se aos encontrados por outros autores em plantas de regiões semi-áridas.

Comparemos agora a transpiração relativa de algumas espécies da caatinga, durante a sêca, com a das epífitas e erbáceas terrestres da mata pluvial tropical, durante período análogo (Tab. 8). Entre as espécies da caatinga as razões máximas de transpiração, calculadas em por cento da evaporação, variam, segundo Ferri (25), entre 3,8% e 14,3%. Entre as epífitas e erbáceas terrestres da mata, tais valores oscilam entre 1,1% e 12,4%. Quanto à transpiração total relativa, nota-se que os valores obtidos para as plantas da mata situam-se, praticamente, dentro dos extremos encontrados para as da caatinga. Enquanto *Spondias tuberosa*, na caatinga, transpirou apenas 0,5% da evaporação durante todo o dia, *Maxillaria picta*, na mata pluvial tropical, apresentou o valor de 0,7%. Desta análise comparativa depreende-se que as plantas erbáceas terrestres e as epífitas da mata foram obrigadas a restringir sua transpiração, durante o período eventual de sêca ocorrido em 1958, tão intensamente quanto as plantas da caatinga durante a sêca de 1953. Êstes dados vêm, pois, confirmar, ao menos com relação às plantas epífitas e erbáceas terrestres, a alta capacidade de restrição do consumo d'água de certas plantas da mata, assim como a elevada eficiência de seus aparelhos estomáticos.

Naturalmente, rápidos movimentos estomáticos são de pouco valor como elemento de resistência à sêca, se através da cutícula a planta perder água com facilidade. Mesmo que a restrição da transpiração estomatar seja prontamente efetuada, se a transpiração cuticular fôr alta, dentro de pouco tempo a planta atingirá o seu déficit de saturação letal. Referindo-se à importância da transpiração cuticular, assim se expressa Stalfelt (112): "Embora essa transpiração cuticular comparada à transpiração total pareça insignificante, representa por vêzes, na vida das plantas, um papel fatal, porque se encontra fora do contróle fisiológico". Como Rawitscher e Ferri (93) salientam, "A resistência de uma planta contra a sêca depende, pois, em primeira linha, da pequenez da transpiração cuticular". Assim, uma das características sempre atribuídas às plantas xerófitas, que habitam os desertos, as estepes, nossas caatingas etc., é o baixo nível

TABELA 8

Comparação da transpiração total e razão máxima diária entre plantas de caatinga \* e mata pluvial, na época de seca

Espécies	Razão Máxima Transpiração % Evaporação	Transpiração Total % Evaporação
CAATINGA (PAULO AFONSO)		
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	7,5	0,5
<i>Caesalpinia pyramidalis</i> Tull.	14,3	6,9
<i>Jatropha phyllacantha</i> Muell. Arg.	12,7	1,3
<i>Maytenus rigida</i> Mart.	5,0	6,8
<i>Bumelia sartorum</i> Mart.	6,8	6,2
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart.	4,4	2,5
<i>Astronium urundeuva</i> Engl.	3,8	1,5
<i>Zzyphus joazeiro</i> Mart.	8,5	2,9
MATA PLUVIAL TROPICAL (PARANAPIACABA)		
Epífitas		
<i>Codonanthe gracilis</i> Hanst.	11,1	4,1
<i>Hypocyrtia radicans</i> Klotzsch. & Hanst.	11,5	6,6
<i>Maxillaria picta</i> Hook.	1,1	0,7
<i>Vriesia altodaserrae</i> L. B. Smith	12,4	7,6
<i>Vriesia inflata</i> (Wawra) Wawra	4,4	2,5
Ervas terrestres		
<i>Alstroemeria insignis</i> Krzl.	6,0	3,9
<i>Billbergia amoena</i> (Lodd.) Ldl.	3,6	0,8
<i>Lpidendrum ellipticum</i> Grah.	5,9	5,1

\* Seg. dados de Ferri (25).

de sua transpiração cuticular. Evenari (23), em seu trabalho sobre a ecologia das plantas de deserto, chama a atenção para o fato de que *Retama retam* (Forsk.) Webb., ao fechar seus estômatos momentaneamente, reduz a transpiração a zero, o que traduz sua alta proteção cuticular. Poljakoff (85), estudando o balanço d'água de algumas árvores esclerófilas da região mediterrânea, verificou que a transpiração cuticular de *Olea europaea* e *Ceratonia siliqua* era tão diminuta que durante intervalos variáveis de 3 a 10 minutos nenhuma perda d'água era observada através de suas cutículas. Estes fatos, sempre salientados na literatura referente a xerofitismo (Killian et Lemée 61, Oppenheimer 82, Evenari 23, Ferri 26) foram, no entanto, encontrados em nossas plantas de mata pluvial tropical, vegetação esta de ambiente tipicamente úmido. Valores nulos de transpiração foram freqüentemente encontrados, em particular entre as epífitas e erbáceas terrestres (vejam-se as curvas de andamento diário de transpiração destas plantas). Que tais valores refletem a alta eficiência protetora da cutícula e não um baixo poder de evaporação do meio, concluímos em vista dos dados de transpiração cuticular relativa (Tab. 7). Se Poljakoff não conseguiu determinar qualquer transpiração cuticular em *Olea* e *Ceratonia* durante 3-10 minutos, o mesmo sucedeu conosco ao estudarmos diversas espécies da mata, e até por períodos maiores. *Vriesia altodaserrae*, *Vriesia inflata*, *Billbergia amoena* apresentaram valores de transpiração cuticular nulos durante 10 a 20 minutos, sendo que a evaporação nos períodos correspondentes foi, respectivamente, de 146, 194 e 110 mg. A última espécie apresentou mesmo, na maioria das vezes, saldo favorável entre absorção pelas escamas e transpiração cuticular.

Na Tab. 9 reunimos alguns dados de transpiração cuticular relativa de plantas de dois tipos de vegetação bem distintos, como os cerrados brasileiros, estudadas por Ferri (24) e Coutinho e Ferri (15) e as estepes da Argentina, investigadas por Morello (75). Note-se aí a elevada eficiência da cutícula das plantas xerófitas das estepes, em oposição às mesófitas dos nossos cerrados. Comparemos agora esta tabela com a Tab. 7. Parece-nos não haver dúvida de que a eficiência da cutícula da maioria das plantas da mata pluvial tropical aproxima-se bem mais das plantas xerófitas das estepes que das plantas dos cerrados. Note-se que o valor da transpiração cuticular re-

lativa de *Elaphoglossum brevipes* é idêntica ao de *Larrea divaricata*, espécie reconhecida como xerófita extrema (veja Morello 75).

TABELA 9  
Proteção da cutícula contra a perda de água

Espécies	Transp. Cutic. % Evap.	Autor
CERRADOS BRASILEIROS		
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	5,7	Ferri (26)
<i>Andira humilis</i> Mart.	10,5	" "
<i>Palicourea rigida</i> H. B. K.	11,2	" "
<i>Anona coriacea</i> Mart.	1,0	" "
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Co-ville	10,0	Coutinho e Ferri (15)
<i>Platypodium elegans</i> Vog.	5,0	" " " "
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth in H. B.	10,0	" " " "
ESTEPES ARGENTINAS		
<i>Larrea cuneifolia</i> Cav.	0,42	Morello (75)
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	0,34	" "
<i>Zuccagnia punctata</i> Cav.	0,29	" "

Como feitas, as comparações aqui realizadas servem para nos mostrar que, na mata, cujo ambiente é geralmente muito úmido, podem ocorrer, eventualmente, condições de seca tão severas para certas plantas que, se elas não estivessem tão bem adaptadas, como as plantas de regiões áridas e semi-áridas, poderiam desaparecer. Nossos dados demonstram que essa adaptação, de fato, existe.

#### *Déficit de saturação*

Em sua defesa contra os perigos da seca, as plantas podem seguir duas linhas: evitar a perda d'água, lançando mão de numerosos elementos morfológicos protetores e de processos fisiológicos que lhes garantam a manutenção de um balanço hídrico equilibrado, ou dispensar tôdas essas adaptações e desenvolver outras que lhes facultem suportar a perda d'água, mesmo que dela resultem elevados déficits

de saturação. Dentro destas duas linhas de defesa podemos situar qualquer dos mecanismos desenvolvidos pelas plantas para resistência contra a sêca (veja Killian et Lemée 51, Levitt 57, Levitt, Sullivan and Krull 58).

Durante o período de sêca de 1958, grande parte das plantas da mata apresentava indícios de um balanço d'água bastante equilibrado, o que se constatava, embora grosseiramente, pela quase ausência de sinais de murchamento. Entretanto, algumas espécies mostraram sintomas nítidos de falta de compensação de suas perdas hídricas. Entre estas figuram, especialmente, numerosos musgos, hepáticas, polipodiáceas e himenofiláceas epífitas e terrestres. Estas plantas apresentavam-se quase completamente dessecadas, com seus talos ou fôlhas completamente dobrados e enrolados. Este fato chamou-nos a atenção e despertou-nos, então, o interêsse para a obtenção de dados sôbre os déficits de saturação das plantas da mata. Nossas determinações foram realizadas em um pequeno número de espécies de cada sinúsia. Como o grupo das epífitas nos parecia mais interessante, um maior número de espécies foi investigado entre elas. Quanto à metodologia já tivemos oportunidade de nos referir anteriormente. Desejamos nos referir, apenas, ao trabalho de Weatherly (130), que introduziu um outro método para avaliar o balanço d'água da planta. Em vez de medir o déficit de saturação, mede a "turgidez relativa"

$$\left( \frac{\text{pêso fresco} - \text{pêso sêco}}{\text{pêso saturado} - \text{pêso sêco}} \times 100 \right)$$

não é, entretanto, senão o complemento do déficit de saturação. Não vemos, portanto, grande vantagem em seu emprêgo. Pelo contrário, acreditamos que a técnica seguida por aquêle autor e por outros, como Slatyer (106), é sujeita a numerosas críticas. Assim a imersão dos discos de fôlha em água destilada, para a obtenção do pêso saturado, pode levar a resultados falsos, uma vez que a infiltração dos espaços intercelulares pela água pode ocorrer e, dependendo do tipo de fôlha, passar despercebida. Nos casos de fôlhas densamente pilosas, ou que tenham epidermes providas de numerosas papilas ou, ainda, revestidas de cêra, o contacto da epiderme com a água é impossibilitado pela formação de um filme de ar ao redor da fôlha, o que dificulta, ao menos em parte, a sua saturação.

Na Tab. 10 acham-se reunidos os dados por nós obtidos durante o período de sêca. Podemos observar que as três espécies arbóreas investigadas apresentaram déficits de saturação relativamente baixos. O maior valor foi encontrado em *Miconia willdenowii*, 9,2%. Entre os arbustos, as duas espécies de *Geonoma* mostraram valores

TABELA 10  
Déficit de Saturação  
Valores obtidos entre 11 e 13 horas.

Espécies	Déficit de saturação % do conteúdo Máximo de Água
ÁRVORES	
Alchornea triplinervia	3,5
Euterpe edulis	1,5
Miconia willdenowii	9,2
ARBUSTOS	
Geonoma gamiova	1,9
Geonoma schottiana	0,1
LIANA	
Abuta selloana	1,3
EPÍFITAS	
Codonanthe gracilis	13,3
Hymenophyllum polyanthos	93,8
Hypocyrtia radicans	42,2
Polypodium hirsutissimum	55,6
Vriesia inflata	7,7
ERVAS TERRESTRES	
Billbergia amoena	6,5
Epidendrum ellipticum	5,8

extremamente baixos: para *Geonoma schottiana* o valor obtido foi de apenas 0,1%, o que nos indica que, mesmo no período de sêca e nas horas de condições mais severas do dia, esta planta contou com suficiente suprimento d'água para manter-se praticamente saturada.

A única liana investigada, *Abuta selloana*, mostrou também um déficit de saturação muito pequeno. Para as duas ervas terrestres *Epidendrum ellipticum* e *Billbergia amoena*, os valores foram um pouco mais elevados. Entre as epífitas foram encontrados os maiores déficits de saturação. Em *Hypocyrtia radicans* constatamos um déficit de 42,2%. *Polypodium hirsutissimum*, planta que durante a seca fica com suas folhas completamente ressequidas e enroladas, deu-nos um valor de 55,6%. O maior déficit que obtivemos foi o de *Hymenophyllum polyanthos*. Esta planta, extremamente frequente nas matas pluviais tropicais de Paranapiacaba, é sempre citada como um exemplo típico de planta higrofítica; no entanto, é capaz de suportar um déficit de saturação de 93,8%.

Como se observa, as espécies arbóreas, arbustivas, trepadeiras, erbáceas terrestres e algumas epífitas da mata apresentaram déficits de saturação bem pequenos, o que traduz o bom suprimento hídrico com que contaram algumas espécies ou a eficiente restrição do consumo de água de outras. No grupo das epífitas, três espécies apresentaram déficits de saturação muito elevados, especialmente os dois fetos poiquilohídricos<sup>(17)</sup> *Polypodium hirsutissimum* e *Hymenophyllum polyanthos*. É notável, sem dúvida, que estas duas espécies que tão bem representam o higromorfismo da vegetação da mata pluvial tropical, tenham, paradoxalmente, a capacidade de suportar tão elevados déficits de saturação. Sua defesa contra a seca não deve, de forma alguma, ser negligenciada. Apenas a linha adotada é diversa da seguida pela maioria das outras espécies. Não restringem sua transpiração<sup>(18)</sup>, mas suportam dessecação extremo. Não menos notável é o fato de que os déficits encontrados nas três espécies epífitas acima referidas, em condições naturais, são comparáveis, ou até mesmo superiores, aos determinados por outros autores em plantas de regiões áridas e semi-áridas (veja Tab. 11). Não se pode deixar de ressaltar aqui o fato de que uma planta como *Hymenophyllum polyanthos*, de folhas tão delicadas e desprovidas de qualquer xeromorfose, seja,

(17) — Walter (128) introduziu as denominações “homeohídricos” e “poiquilohídricos”, para designar, respectivamente, plantas que, em quaisquer condições de umidade ambiente mantêm ou variam o grau aproximado de umidade de seus tecidos.

(18) — Os dois fetos acima se dessecam ao ar com grande facilidade.

TABELA 11  
 Comparação dos déficits de saturação de espécies de regiões áridas, semiáridas e tropical pluvial.

Espécies	Déficit Satur.		Região	Autor
	%			
<i>Haplophyllum tuberculatum</i> (Forsk.) Jussieu	75		Deserto — (Judca)	Evenari (23)
<i>Salsola rigida</i> Pall.	74		"	"
<i>Keseda muricata</i> Presl.	52*		"	"
<i>Suaeda asphaltica</i> Boiss.	64*		"	"
<i>Erodium glaucophyllum</i> Ait.	59*		"	"
<i>Heliotropium rotundifolium</i> Sieb.	54		"	"
<i>Retama retam</i> (Forsk.) Webb.	47		"	"
<i>Zygophyllum dumosum</i> Boiss.	45*		"	"
<i>Lygeum spartum</i> Loefl.	46		Deserto — (Beni-Ounif)	Lemée (54)**
<i>Aldropogon laniger</i> Munro	45		"	"
<i>Zygophyllum album</i> L.	58		Deserto — (Fezzan)	Killian (50)**
<i>Larrea cuneifolia</i> Cav.	53		Estepes (Monte)	Morello (75)
<i>Larrea divaricata</i> Cav.	40		"	"
<i>Larrea nitida</i> Cav.	36		"	"
<i>Zuccagnia punctata</i> Cav.	38		"	"
<i>Hypocyrta radicans</i> Klotzsch & Hanst.	42		Mata pluvial tropical (Paranapiacaba)	Coutinho
<i>Polypodium hirsutissimum</i> Raddi	55		"	"
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> Sw.	94		"	"

\* Valores já próximos ao limite sub-letal.

\*\* Cit. por Morello (75).

entretanto, capaz de suportar déficits de saturação muito mais elevados que muitas plantas xerófitas de deserto.

Se calcularmos a quantidade de água remanescente nas folhas de *Hymenophyllum polyanthos* cujo déficit de saturação determinamos, veremos ser ela extremamente baixa: cêrca de 8% do pêso sêco. Êste valôr é menor que o encontrado por Morello (74) em *Selaginella convoluta*, espécie xerófitica “revivescente” de caatinga, e comparável ao determinado por Walter (129) em fetos poiquilohídricos de regiões áridas da África Meridional. Segundo Rawitscher e col. (96), a capacidade de suportar elevados déficits de saturação é uma característica que vai unida estreitamente às peculiaridades de xerófitas extremas. Ferri (25) também concorda que “The best adapted plants (refere-se à adaptação à sêca<sup>(19)</sup>) should be considered those which could keep the stomata open even under the hardest condition and yet survive”. *Hymenophyllum polyanthos* comporta-se, portanto, como uma verdadeira xerófita, lançando mão, para isso, de adaptações semelhantes às apresentadas por *Selaginella convoluta* (veja Morello 74). Poder-se-ia argumentar, entretanto, que, déficits assim tão elevados só pudessem ser suportados por *Hymenophyllum polyanthos* por períodos muito curtos, o que o distinguiria então da espécie “revivescente” da caatinga. Isto, entretanto, parece não ser verdadeiro, o que parecem demonstrar os dados que seguem.

#### *Resistência ao dessecação.*

Os problemas de resistência à sêca podem ser analisados sob diferentes aspectos e isso deu margem ao estabelecimento de diversos conceitos como o da resistência vital e letal e o da resistência plasmática e constitucional contra a sêca (veja Stocker 118)<sup>(20)</sup>.

Sob a designação de resistência vital à sêca são compreendidos todos aquêles problemas relativos à resistência da planta aos efeitos

(19) — Explicação do autor.

(20) — Embora os aceitemos no presente trabalho, es têrmos “resistência vital” e “resistência letal” contra a sêca não nos parecem muito lógicos. Se um fator chega a ser letal não pode haver contra êle resistência. Não sendo lógico o têrmo “resistência letal” não subsiste razão, então, para que se aceite o outro têrmo, que a êle se opõe.

de sêca, que, embora nocivos, não chegam a constituir perigo de vida. Quando êstes efeitos são de tal grandeza que põem em perigo a vida da planta, saímos do nível de resistência vital para passarmos ao âmbito de resistência letal à sêca. Segundo Stocker (120), “Do ponto de vista fisiológico, o efeito letal da sêca representa apenas um efeito ulterior dos danos vitais, sempre precedentes”.

À resistência plasmática contra a sêca interessam os problemas relativos ao efeito da sêca sôbre o plasma celular. De outro lado, a resistência constitucional engloba os problemas de resistência à sêca, nos quais interfiram estruturas morfológicas, anatômicas e processos fisiológicos. A resistência plasmática pode ser interpretada como a capacidade de suportar desidratação; a resistência constitucional seria, então, a capacidade de evitar a desidratação. Êstes dois aspectos de resistência à sêca são, em outros termos, a “drought tolerance” e a “drought avoidance” de Levitt (57).

No capítulo anterior tivemos oportunidade de observar, justamente, que *Hymenophyllum polyanthos* tolera um dessecamento bastante pronunciado. Durante o período de sêca suas fôlhas ficam tão ressecadas a ponto de esfarinharem entre os dedos. Como nos indica a literatura (veja Renner 97 e Härtel 39, cit. por Gessner 33), as himenofiláceas podem perder água livremente para a atmosfera, até se colocarem em equilíbrio com ela. Se a umidade ambiente cresce, as plantas dessecadas parecem ter capacidade de absorver umidade do ar, restabelecendo, ao menos parcialmente, seu turgor (veja Gessner 33). Isto parece ocorrer realmente com a nossa espécie, pois, em dias mais úmidos suas fôlhas ressecadas se distendem parcialmente, indicando um pequeno restabelecimento da turgescência. Êste fato nos faz supor que, durante o período de sêca, o déficit de saturação de *Hymenophyllum polyanthos* não permaneça constantemente em um determinado valor, mas possa sofrer oscilações, graças à sua capacidade de absorção de vapor d'água da atmosfera circundante.

Outra planta que durante o período da sêca se resseca também quase completamente e é capaz de absorver vapor d'água (veja Anderson e Bourdeau 2) é *Polytrichum commune*. O aspecto apresentado por estas duas espécies em ambiente sêco e úmido acha-se representado na Fig. 64.

Para saber se as duas espécies acima são realmente capazes de tolerar elevados déficits de saturação por períodos contínuos e longos, resolvemos determinar o seu grau de resistência ao dessecamento.

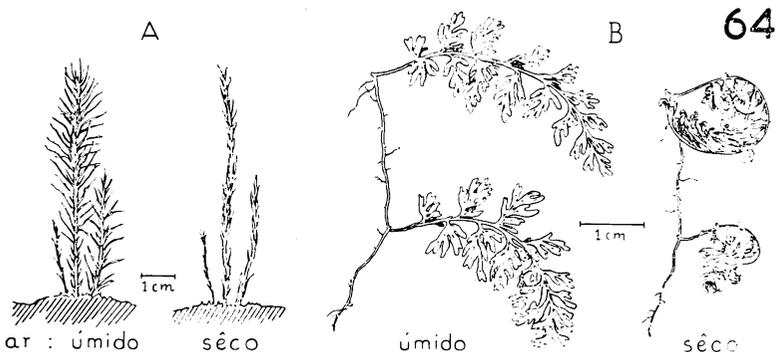


Fig. 64 — Aspecto apresentado por plantas de *Polytrichum commune* (A) e *Hymenophyllum polyanthos* (B), em condições de alta e baixa umidade.

Para isso colocamos cinco lotes de plantas de *Hymenophyllum* e de *Polytrichum* em um dessecador contendo cloreto de cálcio anidro. As plantas aí colocadas estavam desprovidas de qualquer porção de solo e foram dispostas sobre uma pequena grade instalada dentro do dessecador.

Após cinco dias, mantidas assim em atmosfera de umidade relativa de 5-10% e à temperatura praticamente constante de 20°C, retiramos o primeiro lote de ambas as espécies investigadas e o colocamos em uma câmara úmida, realizando, então, os diversos testes de vitalidade referidos na parte de metodologia. Todas as plantas ainda estavam vivas <sup>(21)</sup>.

De cinco em cinco dias novos lotes foram retirados e testados. Verificamos que após vinte dias no interior do dessecador, sob as condições acima, ainda havia plantas vivas de ambas as espécies. Após vinte e cinco dias no dessecador, os exemplares de *Polytrichum commune* estavam todos mortos. *Hymenophyllum polyanthos*, entre-

(21) — É verdade que, em experiências deste tipo, há sempre possibilidade de condensação de vapor d'água, a qual seria, então, absorvida, realmente, na forma líquida. Isso poderia ter ocorrido nas experiências aqui descritas, pois não houve uma constância absoluta de temperatura. Para o problema em tela, de resistência à seca, isso parece, todavia, não importar.

tanto, apresentou ainda algumas fôlhas vivas. Após ressaturar-se, todavia, não houve sinal de crescimento.

Estas experiências, embora preliminares e incompletas, mostram-nos que *Hymenophyllum polyanthos* e *Polytrichum commune*, plantas sempre consideradas higrofiticas, são capazes, no entanto, de suportar déficits de saturação elevadíssimos, durante períodos relativamente longos. Se, por um lado, não têm capacidade para restringir sua transpiração, como salientava Rawitscher (88), por outro conseguem viver em anhidrobiose. Particularmente interessante parece-nos a comparação que podemos fazer com alguns dados de Morello (74) sobre a resistência ao dessecação de *Selaginella convoluta*, planta xerofítica "revivescete" da caatinga. Segundo aquele autor, esta espécie consegue manter-se viva a uma umidade relativa de 0% durante 25 dias. Podemos constatar, portanto, que a resistência ao dessecação das duas espécies da mata pluvial tropical não é menos considerável que aquela apresentada pela planta da caatinga.

#### *Fôrça de sucção das células das fôlhas.*

A penetração da água numa célula vegetal está na dependência de sua fôrça de sucção ( $Sc$ ), valor êste também conhecido pelos nomes de "déficit de pressão de difusão" (Meyer 70), "tensão de sucção" (Lemée 55), entre outros. Essa fôrça de sucção celular é função de dois fatores principais, a pressão osmótica da célula ( $P. O.$ ) e a pressão da membrana ( $M$ ), podendo ser representada pela equação:  $Sc = P. O. - (\pm M)$ . Numa célula completamente túrgida  $Sc = 0$ , uma vez que a  $P. O.$  é contrabalançada pela pressão da membrana (pressão de turgescência). O aumento do valor de  $Sc$  de uma célula depende, pois, ou de um aumento de sua pressão osmótica, ou de uma diminuição de seu grau de turgidez, ou, ainda, de ambos. O valor da sucção celular permite-nos avaliar o estado hídrico das células, do órgão ou da planta, e suas possibilidades de troca de água com o ambiente. Regulando as relações hídricas da célula com o meio, a sucção celular é, portanto, uma função de alto significado ecológico. Não se trata de uma grandeza fixa, mas, ao contrário, ela apresenta variações diárias e estacionais, sendo influenciada por fatores ambientes, como a umidade relativa, a temperatura, a luminosidade etc. (veja Molz 73, cit. por Lemée 55).

A sucção celular das folhas parece estar também na dependência da idade destas, sendo, em geral, maior nas folhas adultas. A altura de inserção da folha é outro fator que talvez influencie o valor de  $Sc$  de suas células. Em alguns casos as folhas superiores têm  $Sc$  mais elevado que as inferiores, em outros dá-se o contrário (cf. Lemée 55).

No presente trabalho fizemos algumas determinações da sucção celular em folhas de um pequeno número de plantas, escolhendo um representante de cada sinúsia da mata pluvial tropical. Tais determinações foram realizadas em dois períodos do dia: às 10,00 horas, quando as condições ambientes começaram a se tornar mais severas, e às 13,00 horas, quando a evaporação era máxima. Os resultados obtidos acham-se reunidos na Tab. 12. Podemos observar que, durante o dia, tôdas as espécies investigadas apresentaram suas folhas em equilíbrio de pressões (isotonia) com soluções de sacarose de concentrações variáveis entre 0,1 e 0,4 M, o que significa que as forças de  $Sc$  são, de um modo geral, baixas nessas espécies, nas condições em que foram estudadas. Nossos dados se aproximam dos valores mínimos encontrados por Blum (8, cit. Lemée 55) nas ma-

TABELA 12  
Fôrça de Sucção Celular

Espécies	Sol. Isotônica (Temp. 20°C)	
	10 horas	13 horas
<i>Affonsea edwallii</i>	0,1-0,2 M	0,2-0,3 M
<i>Geonoma gamiova</i>	0,1-0,2 M	0,2-0,4 M
<i>Mikania trinervis</i>	0,1-0,2 M	0,2-0,4 M
<i>Codonanthe gracilis</i>	0,1 M	0,1-0,2 M
<i>Billbergia amoena</i>	0,1-0,2 M	0,2-0,3 M

tas pluviais de Java e dos valores médio e extremos obtidos por Lemée (55) para arbustos de floresta tropical úmida. Não conseguimos, entretanto, observar, como Blum, um decréscimo dos valores de  $Sc$  dos estratos superiores da mata para os inferiores.

Se compararmos os dados obtidos às 10 horas, com os determinados às 13, verificamos que houve, para tôdas as espécies, um aumento, embora pequeno, das forças de sucção celular quando as

condições de seca se acentuaram. Lemée (55) encontrou, igualmente, fraca variação diurna em arbustos da mata. Podemos supor que, ao menos em parte, esta elevação dos valores de sucção celular à tarde, seja atribuída à produção de substâncias osmoticamente ativas pela fotossíntese.

A pequenez da sucção celular encontrada em folhas das plantas das diversas sinúsias da mata, pode ser interpretada como sendo decorrente de um suprimento hídrico eficiente ou, não sendo êste o caso, de um eficiente controle da perda d'água pela planta. Se analisarmos o andamento diário da transpiração das plantas aqui investigadas, veremos que a primeira interpretação parece provável no caso de *Geonoma gamiova*, pois, esta não restringe sua transpiração durante todo o dia, nem mesmo no período mais sêco. A segunda interpretação, por sua vez, parece ser válida para as demais espécies.

#### *Anatomia das folhas*

Em trabalhos de ecologia vegetal, particularmente nos relacionados com o balanço d'água, o estudo da anatomia dos órgãos transpirantes é bastante desejável, por trazer subsídios à interpretação dos dados obtidos. Além disso, tais estudos, entre nós, concorrem sempre com novas informações sobre a anatomia de nossas plantas, o que é interessante do ponto de vista científico e tem, ainda, valor didático.

Numerosas informações sobre a anatomia das folhas de plantas de cerrado encontram-se nos trabalhos de Ferri (24) e Rachid (87). Em 1955, Ferri (26) comparou a anatomia das folhas dessas plantas com a de espécies de caatinga, salientando o forte xeromorfismo presente na vegetação de cerrado e a sua quase ausência na caatinga. Arens (5) dedicou especial interesse à interpretação do xeromorfismo das plantas de cerrado. Recentemente, Morretes e Ferri (76) publicaram um grande número de informações sobre a anatomia de folhas de diversas plantas de cerrado, até então pouco ou nada investigadas nesse sentido. Em seu recente trabalho sobre a vegetação da caatinga do Rio Negro (Amazonas) Ferri (27) apresenta algumas informações anatômicas preliminares, de um estudo mais detalhado, em andamento, em colaboração com Morretes.

Neste trabalho daremos, a seguir, informações anatômicas sobre as folhas da maioria das plantas da mata pluvial tropical cujo comportamento, em relação ao fator água, investigamos. Dedicamos especial interesse aos elementos morfológicos foliares mais relacionados com os problemas de economia d'água.

### Árvores.

As folhas de *Affonsea edwallii*, árvore muito freqüente entre a vegetação arbórea secundária, têm, em geral, quatro folíolos. Estes são relativamente coriáceos e apresentam densa cobertura de pêlos em ambas as faces. O corte transversal do limbo revela a estrutura representada na Fig. 65. Partindo-se da face superior observa-se que as células epidérmicas possuem membranas externas extremamente espessadas e impregnadas de cutina. Pode-se notar, ainda,

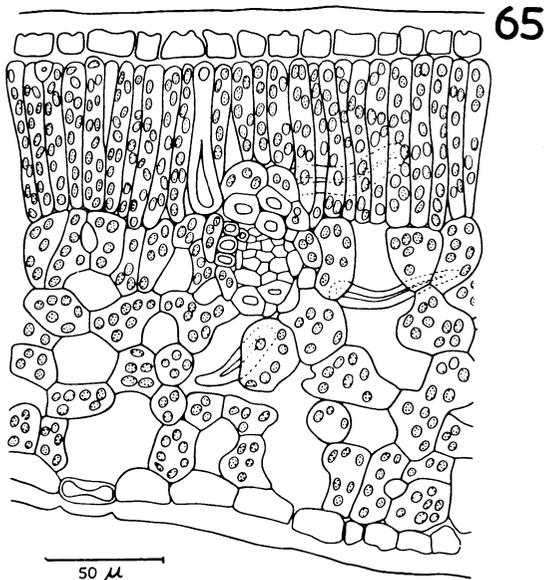


Fig. 65 — Corte transversal da folha.

que a espessura dessas membranas chega, muitas vezes, a ultrapassar o diâmetro menor da luz das células. Nesta epiderme não encontramos estômatos. Logo abaixo vem um parênquima paliçádico bastante

compacto, formado por uma camada única de células bastante delgadas e longas. Entremeadas com elas encontramos, freqüentemente, fibras esclerenquimáticas, que na figura acima aparecem cortadas transversal ou longitudinalmente. Êstes elementos mecânicos, que errôneamente poderiam ser tomados como escleritos dispersos pelo mesófilo, são na realidade fibras oriundas da bainha esclerenquimática das nervuras, que irradiam para o interior do mesófilo, o que se pode ver na figura mencionada. A mesma observação podemos fazer, examinando ao microscópio não uma secção do limbo, mas todo um fragmento prèviamente diafanizado em "água Cândida". Freqüentemente essas fibras de esclerênquima se estendem até a epiderme superior ou inferior, formando assim verdadeiras colunas, que por certo oferecem certa resistência ao colapso dos tecidos. Abaixo do parênquima paliçádico encontramos células coletoras e em seguida um parênquima lacunoso bastante rico em espaços intercelulares. Finalmente vem a epiderme inferior, provida de numerosos estômatos. Também aqui as membranas externas são bastante espessadas e impregnadas de cutina. Embora no corte acima não apareçam pêlos, êstes existem em grande quantidade em ambas as epidermes.

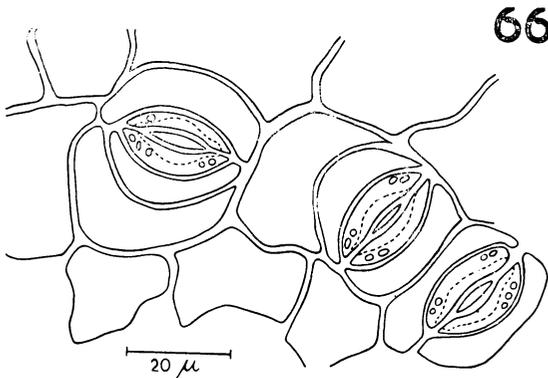


Fig. 66 — Epiderme foliar inferior, vendo-se frontalmente os estômatos.

A Fig. 66 apresenta um detalhe da epiderme inferior, com os estômatos em vista frontal. Note-se que as membranas que delimitam a fenda são bastante espessadas (seu limite interno foi representado por linhas interrompidas).

Um corte transversal do aparelho estomático, passando pelas extremidades das células-guarda, tem o aspecto representado na Fig. 67a. Como se observa, a luz das células estomáticas é aí relativa-

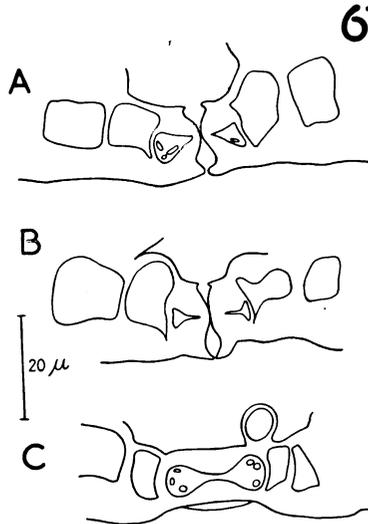


Fig. 67 — Estômatos.

- A — corte transversal pelar  
 B — corte transversal mediano  
 C — corte longitudinal.

mente ampla e aloja os cloroplastos. Um corte transversal mediano (Fig. 67b) tem aspecto diverso. Aqui o lumen é bem mais reduzido, especialmente na região mais próxima do ostíolo. Isto nos indica que na sua região mediana, do lado da fenda, as células estomáticas têm suas membranas bastante reforçadas, estreitando, em consequência, seu lúmen. Para comprovar a observação acima fizemos cortes longitudinais da célula estomática (Fig. 67C) e constatamos que, de fato, a luz é ampla nas extremidades e bem mais estreita na porção mediana. Este tipo de estômato assemelha-se muito ao encontrado por Camargo (14) no “jatobá” (*Hymenaea stilbocarpa* Hayne).

Na Fig. 68a vemos a base e o ápice de um pêlo epidérmico; em b, um corte longitudinal de um desses pêlos, em sua região basal.

As folhas de *Alchornea triplinervia*, árvore mais típica da vegetação primária, não têm aparência xeromorfa. A primeira vista parecem-nos glabras; uma análise mais detalhada mostra-nos, entre-

tanto, a existência de pequenos tricomas, esparsamente distribuídos em ambas epidermes.

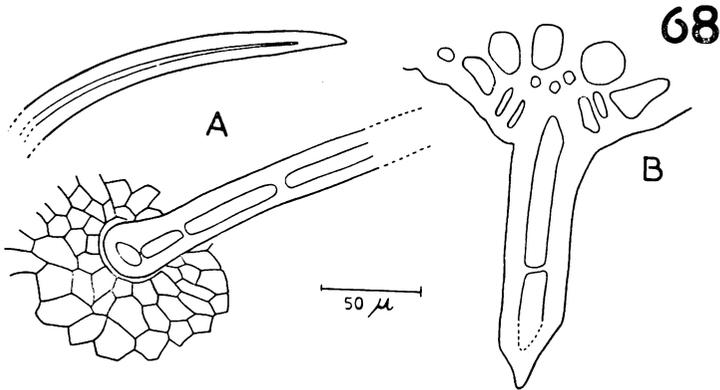


Fig. 68 — Pêles epidérmicas.  
 A — aspecto da base e do ápice  
 B — corte longitudinal à base do pêlo.

Na Fig. 69, que representa um corte transversal do limbo, vemos as células da epiderme superior, praticamente sem espessamen-

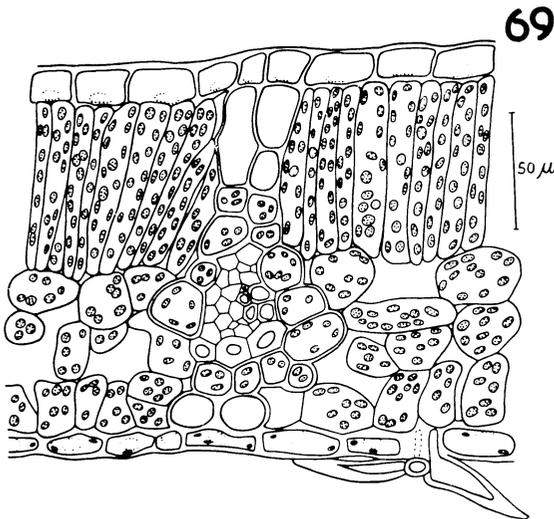


Fig. 69 — Corte transversal da fôlha.

tos em suas membranas. A região cutinisada é extremamente delgada. Segue-se um parênquima paliádico de um único estrato. Na re-

gião mediana do mesófilo encontra-se um parênquima lacunoso pouco desenvolvido. A camada inferior do mesófilo é mais densa e suas células são orientadas, em relação à epiderme, mais uniformemente, formando como que uma paliçada, embora mais frouxa e mais baixa que a superior. Na epiderme inferior encontram-se os estômatos e tricômas estrelados. O número de células que formam os tricômas pode variar, como se vê na Fig. 70. Na epiderme superior encontramos também êsses elementos, porém, em menor número.

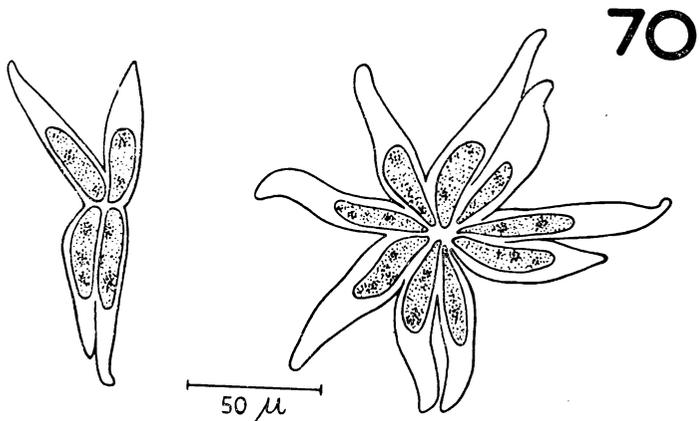


Fig. 70 — Aspecto de dois tricomas estrelados da epiderme foliar.

Os estômatos de *Alchornea triplinervia* são do tipo mais frequente entre as plantas superiores<sup>(22)</sup> o que se nota na vista frontal e no corte transversal apresentados na Fig. 71a e b. Em nossas preparações, os núcleos e os plastos eram facilmente reconhecíveis nas células da epiderme inferior. Na superior não encontramos plastos. As células anexas apresentam um grande vacúolo totalmente preenchido por uma substância de natureza lipídica, o que verificamos pela sua intensa coloração com Sudan III. A existência desses vacúolos de óleo, justamente nas células anexas, parece-nos oferecer um problema bastante interessante, uma vez que hoje há indicações de que vapores de certos óleos voláteis podem determinar o fechamento dos estômatos (veja Hafez 38).

(22) — Êsse tipo é bem representado pelos estômatos de *Tradescantia discolor* (veja-se Guttenberg (36)).

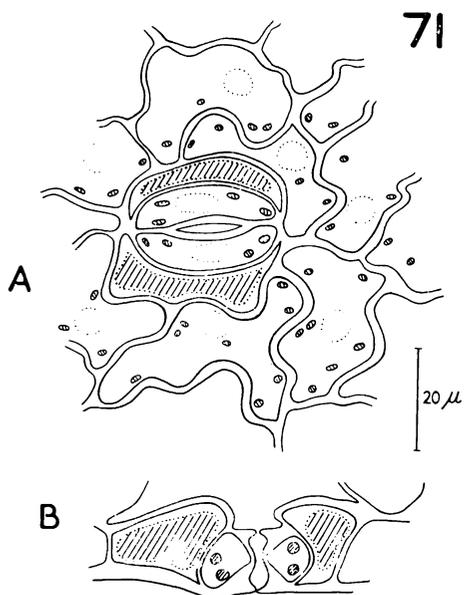


Fig. 71 — Estômato.

A — vista frontal

B — corte transversal mediano

Note as grandes vacúolas de óleo nas células anexas.

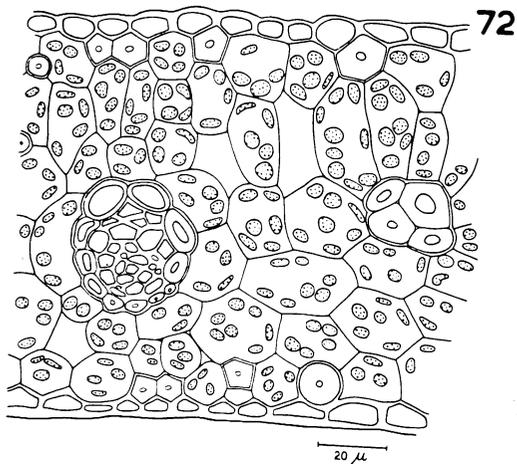


Fig. 72 — Corte transversal da fôlha.

A estrutura do limbo de *Euterpe edulis* está representada na Fig. 72. O mesófilo não é diferenciado em parênquima paliçádico e lacunoso. É um clorênquima relativamente compacto, sem grandes espaços intercelulares. Logo abaixo das epidermes, ou mais no centro do mesófilo, ocorrem fibras esclerenquimáticas, isoladas ou em feixes, que correm paralelamente às nervuras. As células de ambas epidermes têm membranas ligeiramente espessadas. Há estômatos apenas na epiderme inferior. Um aspecto desta, com estômatos em vista frontal, vê-se na Fig. 73. Note-se que as células estomáticas possuem um forte espessamento em suas membranas voltadas para a fenda.

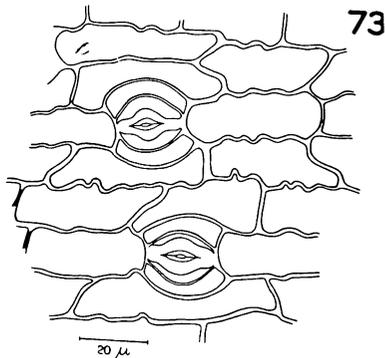


Fig. 73 — Epiderme inferior, mostrando os estômatos em vista frontal.

Na Fig. 74 vê-se um estômato em corte transversal. Pode-se observar o grande e uniforme espessamento das membranas das células estomáticas que delimitam a fenda e a inexistência de átrios e de os-

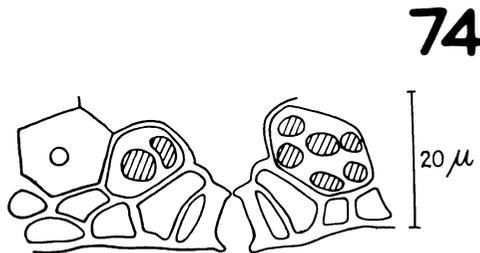


Fig. 74 — Corte transversal mediano de um estômato.

tíolo. A oclusão da fenda deve fazer-se pelos bordos internos das células estomáticas. Não conseguimos observar, claramente, cloroplastos nas células-guarda. No recente trabalho de Guttenberg (36),

sobre anatomia de estômatos, não encontramos descrição de nenhum tipo comparável ao dos de *Euterpe edulis*.

A estrutura do limbo de uma fôlha do “ingá ferradura” — *Inga sessilis* — está representada na Fig. 75. Sob a epiderme superior

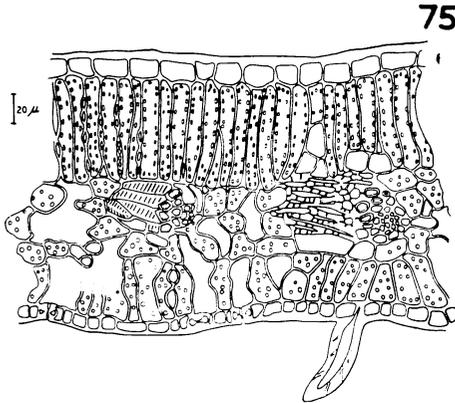


Fig. 75 — Corte transversal da fôlha.

encontra-se um parênquima paliçádico de uma única camada de células. Na porção mediana do mesófilo há um parênquima lacunoso

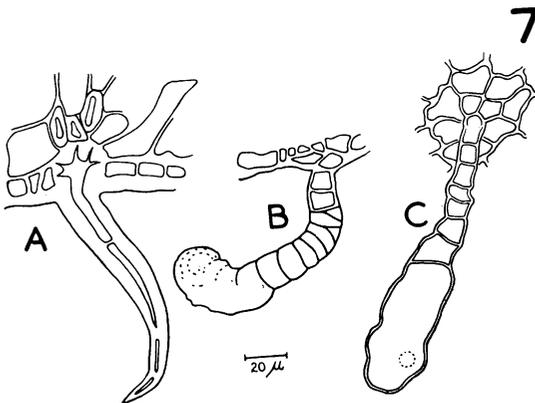


Fig. 76 — Pêlos epidérmicos.

- A — tipo de pêlo mais freqüente
- B — pêlo glandular já arreventado
- C — pêlo glandular intacto.

formado por cerca de três camadas celulares. Mais baixo surge uma nova camada paliçádica que é, todavia, mais rica em espaços inter-

celulares que a superior. Na Fig. 75 esta paliçada inferior não aparece muito nitidamente dado o grande número de câmaras sub-estomá-

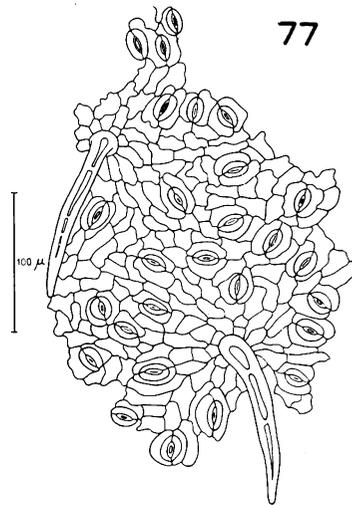


Fig. 77 — Epiderme inferior, vendo-se os pêlos e os estômatos.

ticas presentes no corte. Ambas as epidermes têm as membranas externas de suas células bastante reforçadas e cutinizadas. Pêlos epi-

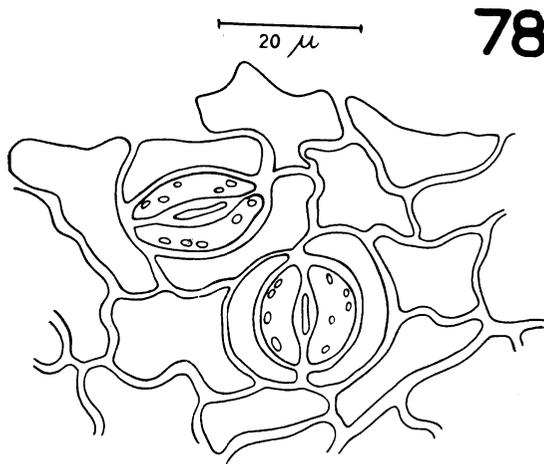


Fig. 78 — Vista frontal dos estômatos.

dérmicos são mais frequentes na epiderme inferior, onde, por vêzes, ocorrem como pêlos glandulares (Fig. 76).

As folhas de *Inga sessilis* são hipoestomáticas. Um aspecto da epiderme inferior, que dá uma idéia da elevada freqüência de estômatos, é mostrado na Fig. 77. Em 10 contagens obtivemos valores ao redor de 750 estômatos por mm<sup>2</sup>. Em vista frontal êles têm o aspecto representado na Fig. 78, nada havendo, de especial, a assinalar. Em corte, as células estomáticas mostram um ligeiro estreitamento do lúmen em sua posição mediana, especialmente na região próxima ao ostíolo, conforme a Fig. 79 permite ver. Os estômatos desta planta assemelham-se muito aos de *Affonsea edwallii*.

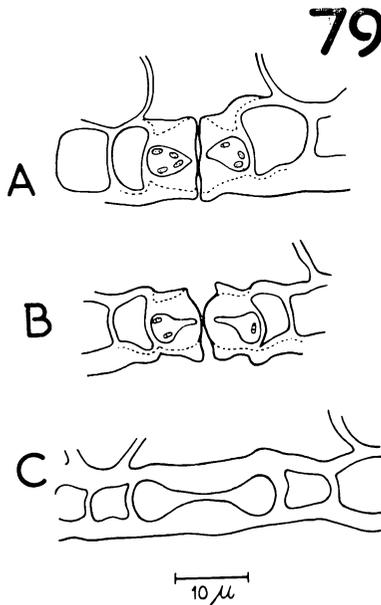


Fig. 79 — Estômato.  
 A — corte transversal polar  
 B — corte transversal mediano  
 C — corte longitudinal.

As folhas de *Miconia willdenowii*, árvore comum na vegetação secundária, têm a face superior glabra, enquanto que a inferior é densamente revestida por pêlos. A Fig. 80 mostra a estrutura do limbo de uma destas folhas. As células da epiderme superior possuem membranas externas bastante reforçadas e cutinizadas. Logo abaixo há um parênquima paliádico de uma só camada de células, cujo comprimento atinge a metade da espessura do mesófilo. A outra

metade é preenchida pelo parênquima lacunoso. Na região das nervuras, sobre os feixes condutores e abaixo deles, ocorrem numerosos

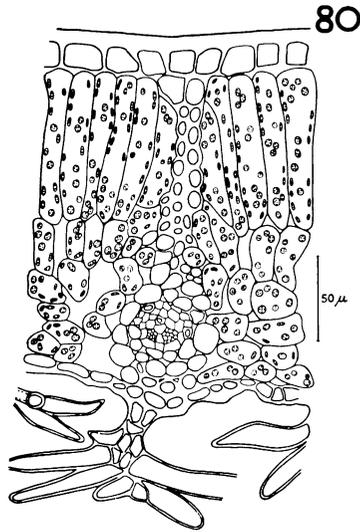


Fig. 80 — Corte transversal da folha.

elementos mecânicos formando, em seu conjunto, um verdadeiro tabique que se estende de epiderme a epiderme. A face inferior é recoberta por grande quantidade de pêlos, cujo aspecto pode ser visto

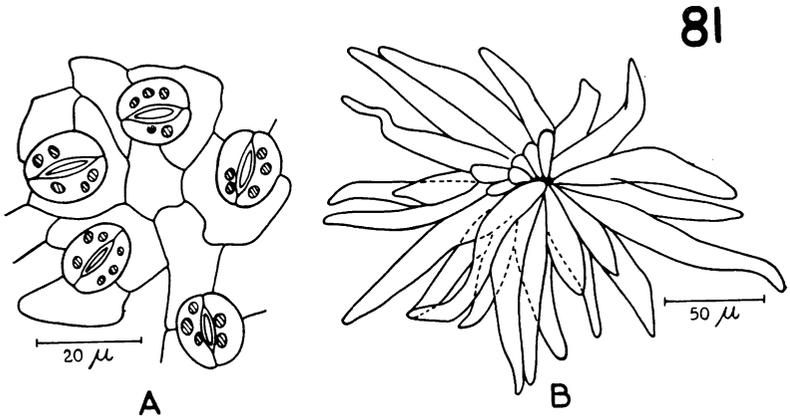


Fig. 81 — Epiderme inferior.  
A — aspecto dos estômatos  
B — aspecto de um pêlo.

nas Figs. 80 e 81b. Eles formam vários estratos sôbre a epiderme, sendo difícil removê-los totalmente para observação frontal dos estômatos (Fig. 81a). Estes possuem luz de diâmetro uniforme em

82

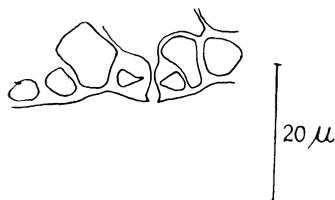


Fig. 82 — Corte transversal mediano de um estômato.

tôda a sua extensão. A Fig. 82 mostra um corte transversal de um estômato desta fôlha, que é hipoestomática.

83

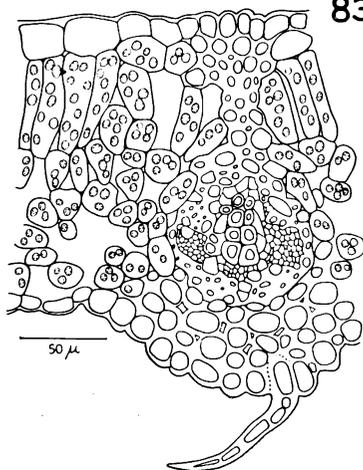


Fig. 83 — Corte transversal do limbo.

A grande quantidade de pêlos e o fato de tais fôlhas terem o mesófilo dividido em pequenas câmaras por tabiques formados pelas nervuras (fôlhas heterobáricas) explica a dificuldade de se obter, nesta espécie, dados seguros de infiltração.

De aspecto bastante higromorfo são as fôlhas de *Bathysa stipulata*, que freqüentemente atingem mais de 50 cm de comprimento por 20 de largura.

O corte transversal do limbo (Fig. 83) mostra que a epiderme superior possui membranas delgadas, sem muita proteção cuticular. No mesófilo encontramos uma camada de células não muito longas, formando um parênquima paliçádico frouxo. Abaixo há células coletoras, em forma de pêra, e em seguida quatro a cinco camadas de células formando um parênquima lacunoso rico em espaços intercelulares. Finalmente vem a epiderme inferior, cujas células, à se-

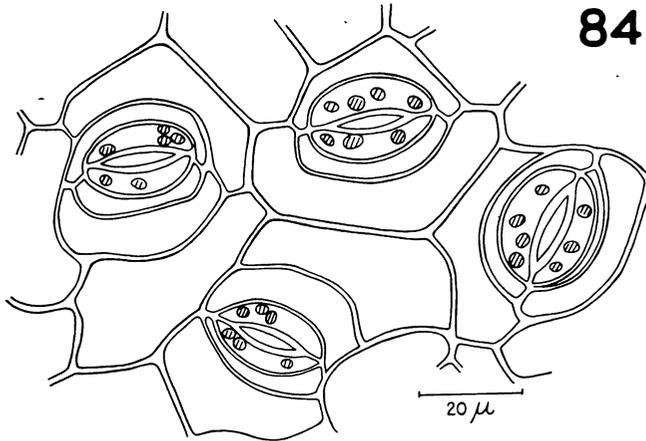


Fig. 84 — Epiderme inferior, vendo-se os estômatos em vista frontal.

melhança da superior, quase não possuem espessamentos em suas membranas externas. Estômatos existem só na face inferior. Seu aspecto, em vista frontal, é aquêle típico dos estômatos das rubiáceas

85

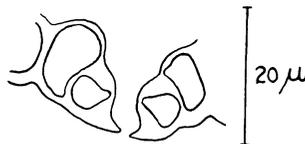


Fig. 85 — Corte transversal mediano de um estômato.

(Fig. 84). Em corte transversal aparece como representado na Fig. 85. Em ambas as faces da fôlha há pêlos, porém, em pequeno número e distribuídos sôbre as nervuras. Nestas os feixes são envol-

vidos por uma bainha de esclerênquima, a qual se liga às epidermes por um tecido colenquimatoso.

*Coccoloba martii* possui também folhas bastante grandes. Sua estrutura, representada na Fig. 86, não revela caracteres xeromorfos.

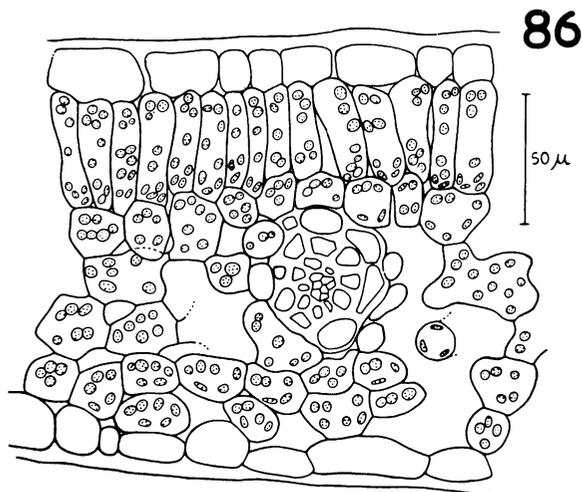


Fig. 86 — Corte transversal da folha.

As células da paliçada são relativamente curtas, enquanto que o parênquima lacunoso é bastante desenvolvido e rico em espaços inter-

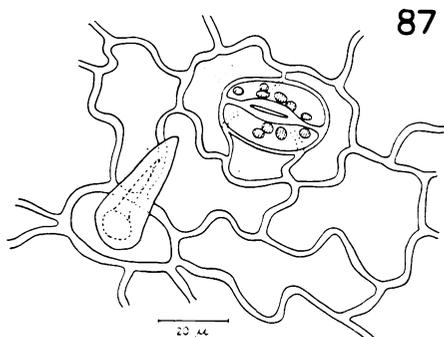


Fig. 87 — Epiderme inferior, vendo-se um estômato e um pequeno pêlo.

celulares. Os estômatos situam-se na epiderme inferior. Um aspecto desta mostra-se na Fig. 87. Os estômatos nada revelam de extraordinário. Nas células anexas observa-se um leve estriamento da cutícula. Em corte transversal os estômatos apresentam lúmen unifor-

me, como o que aparece na Fig. 88a. Na Fig. 88b representamos um dos pequenos pêlos que podem ocorrer, com pequena freqüência, em ambas as epidermes, especialmente sôbre as nervuras.

Em resumo: as plantas arbóreas da mata pluvial tropical não apresentam, de um modo geral, características xeromorfas muito notáveis. Densa pilosidade, elementos mecânicos, reforços nas paredes das células epidérmicas, apareceram apenas em espécies típicas da vegetação secundária, como *Affonsea edwallii*, *Inga sessilis* e *Mico-*

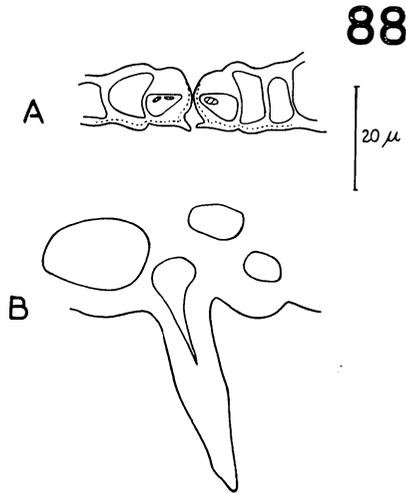


Fig. 88 — Estômato e pêlo epidérmico.  
A — corte transversal mediano do estômato  
B — pêlo.

*nia willdenowii*. Nas demais há pobreza em elementos mecânicos, epidermes delicadas e pilosidade quase desprezível. Como caracteres gerais podemos estabelecer: 1) hipoestomatismo, 2) pequeno desenvolvimento do parênquima paliçádico, 3) grande desenvolvimento do parênquima lacunoso e 4) grande quantidade de espaços intercelulares.

#### *Arbustos*

Entre os arbustos, *Alsophila longipetiolata* tem uma estrutura foliar bastante higromorfa (Fig. 89). A epiderme superior possui membranas relativamente delicadas e logo abaixo há uma camada hi-

podérmica incolor. Em seguida uma camada de células curtas forma uma paliçada relativamente frouxa. Todo o restante do mesófilo é ocupado por um parênquima lacunoso extremamente rico em es-

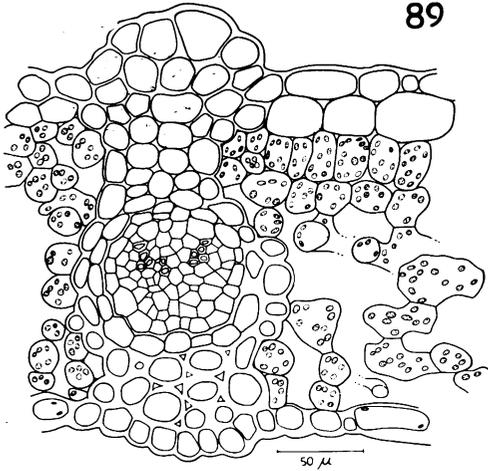


Fig. 89 — Corte transversal da fôlha.

paços intercelulares. Ao redor dos feixes, acima e abaixo dêles encontramos um tecido incolor colênquimatoso. Na epiderme inferior,

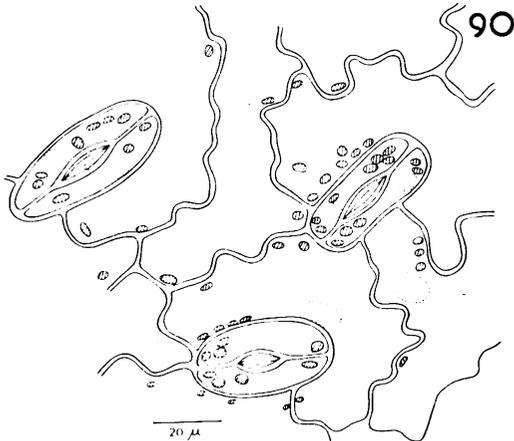


Fig. 90 — Epiderme inferior, vendo-se os estômatos frontalmente.

clorofilada, situam-se os estômatos (Fig. 90). Êstes são bem grandes, muitas vêzes com mais de 50μ de comprimento. Em corte transver-

sal mediano seu aspecto é o representado na Fig. 91a. Não se distinguem os átrios. A região obturadora é formada pelos bordos externos das células estomáticas. O lúmen tem aí forma oval. A parte mais delgada da membrana é a voltada para a fenda e não para as células anexas. Por êste fato, os estômatos de *Alsophila longipetiolata* lembram um pouco os de *Mnium cuspidatum* (veja Haberlandt

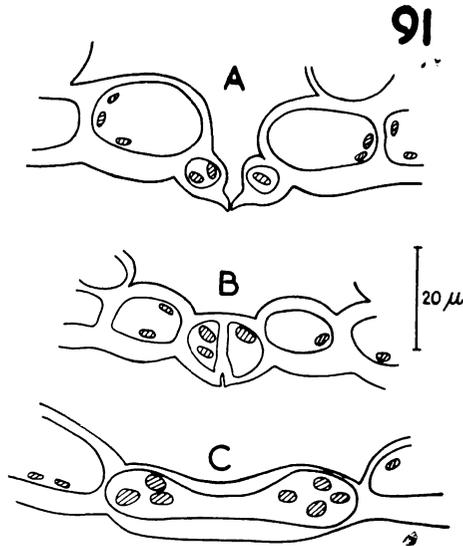


Fig. 91 — Estômato.

- A — corte transversal mediano
- B — corte transversal polar
- C — corte longitudinal.

37). As células estomáticas devem movimentar-se verticalmente à superfície foliar, de forma a que seus bordos livres, tocando-se ou não, fechem ou abram a fenda. Um corte transversal polar (Fig. 91b) mostra-nos que, nessa região o lúmen é mais largo. Êste fato deve ser atribuído a um estreitamento de tôda a célula na sua porção mediana, como se observa na Fig. 91c.

As folhas de *Geonoma gamiova* (Fig. 92) apresentam epidermes com membranas relativamente espessadas e cutinizadas. Além

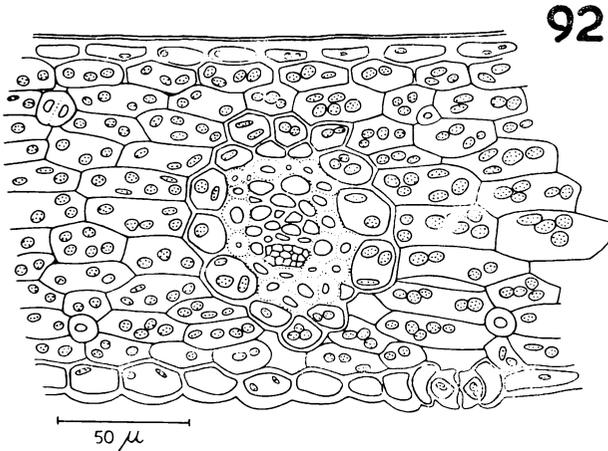


Fig. 92 — Corte transversal da fôlha.

disso, ambas são clorofiladas. No mesófilo, tal como em *Euterpe edulis* não há diferenciação de parênquima paliçádico e lacunoso. Com certa freqüência encontram-se, próximo às epidermes, fibras

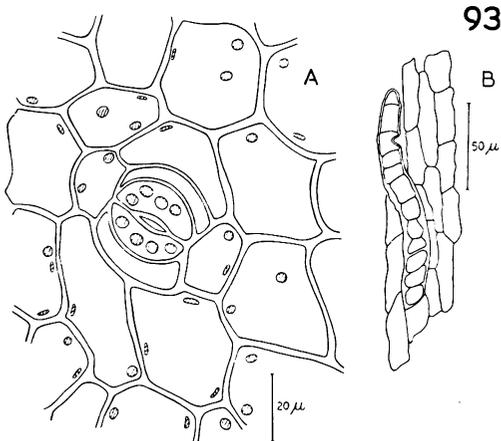


Fig. 93 — Epiderme inferior.  
 A — vista frontal de um estômato  
 B — pêlo epidérmico.

esclerenquimáticas, que correm paralelamente às nervuras. Os estômatos estão situados só na epiderme inferior. A Fig. 93a mostra um fragmento desta, com um estômato em vista frontal. Na região

94

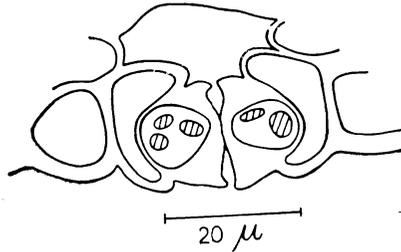


Fig. 94 — Corte transversal mediano de um estômato.

das nervuras encontram-se, por vêzes, pêlos epidérmicos (Fig. 93B). Na Fig. 94 podemos observar um estômato em corte transversal, nada havendo em especial a assinalar.

95

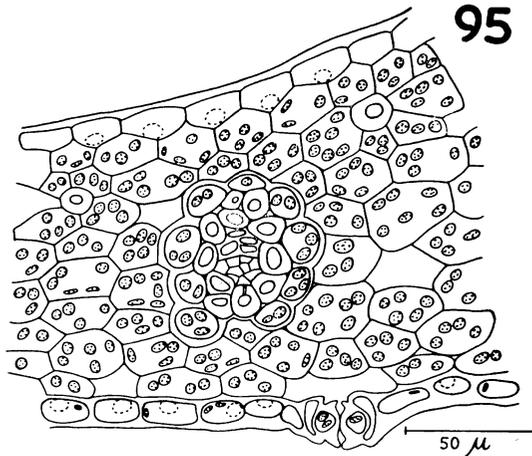


Fig. 95 — Corte transversal da fôlha.

*Geonoma schottiana* tem estrutura foliar muito semelhante à da espécie anterior (Figs. 95, 96 e 97). Como diferenças mais notáveis podemos mencionar apenas que a epiderme superior não é clorofilada e os estômatos são ligeiramente salientes.

As três espécies arbustivas investigadas não apresentam, pois, características xeromorfas marcantes. Hipoestomatismo continua a ser aqui, como entre as árvores, a regra.

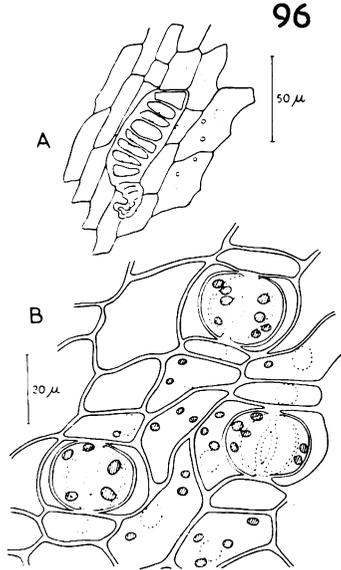


Fig. 96 — Epiderme inferior.

A — pêlo

B — estômatos em vista frontal. Note que são salientes.

### *Lianas*

*Abuta selloana*, espécie de caules bastante lenhosos, apresenta sob a epiderme superior glabra e desprovida de estômatos, uma camada de células formando um parênquima paliçádico frouxo (Fig. 98). A camada imediatamente abaixo é formada por células coletoras. Em seguida encontra-se um espesso parênquima lacunoso com abundantes espaços intercelulares. A epiderme inferior, também glabra, possui numerosos estômatos. Ambas as epidermes têm células com membranas reforçadas. A Fig. 99 representa diversos estômatos em vista frontal. Como se observa, a abertura externa da fenda estomática é nitidamente quadrangular. Num corte transversal que passe próximo aos polos das células estomáticas, a luz destas tem o aspecto apresentado na Fig. 100a. Na região em que as duas células

se tocam o lúmen é mais largo. A Fig. 100b mostra-nos um corte transversal mediano. Aí a luz das células estomáticas é bastante estreita. Quando uma célula estomática é cortada longitudinalmente

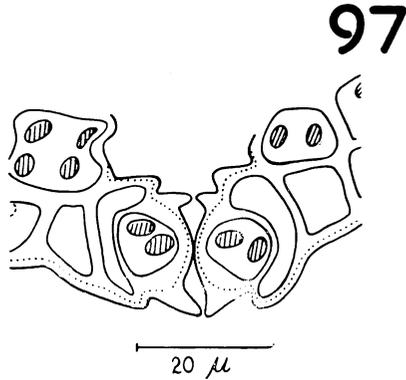


Fig. 97 — Corte transversal de um estômato.

apresenta-se como na Fig. 100c. Em suas extremidades o lúmen é mais dilatado. Quanto à forma do lúmen as células estomáticas desta espécie lembram as de *Ouratea spectabilis* (veja Villaça e Ferri 126).

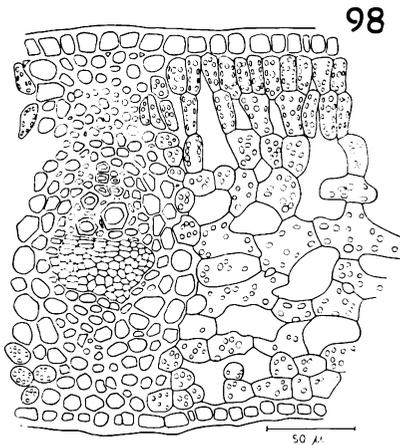


Fig. 98 — Corte transversal da fôlha.

Em *Abuta selloana* o estreitamento mediano da luz da célula é, entretanto, bem mais acentuado.

As folhas de *Mikania trinervis* apresentam estrutura higromorfa (Fig. 101). A epiderme superior, de membranas externas delgadas, mostra pequenas depressões onde se alojam pêlos glandulares, ao lado de outros não glandulares. Abaixo da epiderme superior há uma camada de células que, embora orientadas, não chegam a formar uma paliçada típica. Entre estas células há grandes espaços. No restante do mesófilo encontramos um parênquima lacunoso bem desenvolvido. Elementos mecânicos não aparecem em geral. Na epiderme inferior há células clorofiladas e de membranas externas reforçadas. Também aqui aparecem as pequenas criptas com pêlos. Os estôma-

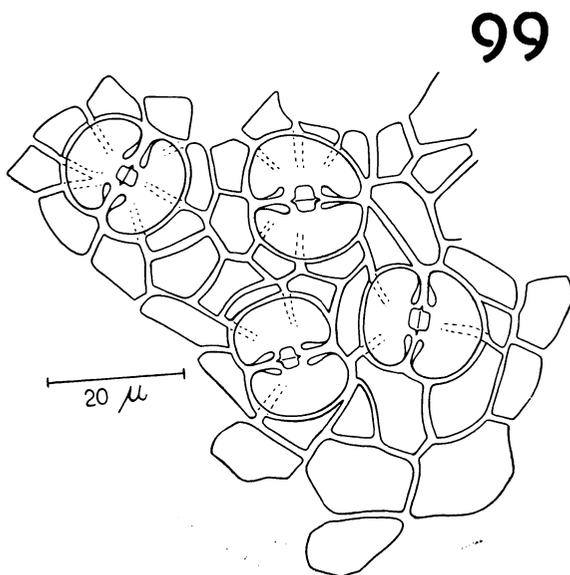


Fig. 99 — Epiderme inferior com estômatos.

tos só existem na epiderme inferior. A Fig. 102 mostra um segmento da epiderme inferior, com os estômatos em vista frontal. Em corte transversal sua estrutura está esquematizada na Fig. 103. Note-se que a região obturadora da fenda é formada pelos bordos internos das células estomáticas; a principal articulação das células-guarda não está na região equatorial da célula mas sim no bordo interno. Êste tipo de estômato, comum entre as compostas, é denominado “estômato em funil” (veja Guttenberg 36). Observe-se ainda as camadas

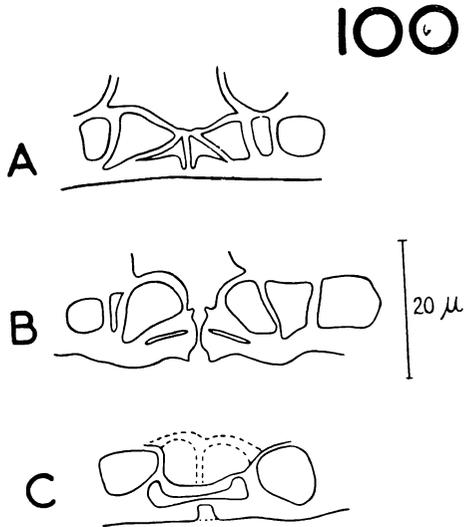


Fig. 100 — Estômato.

- A — corte transversal polar  
 B — corte transversal mediano  
 C — corte longitudinal.

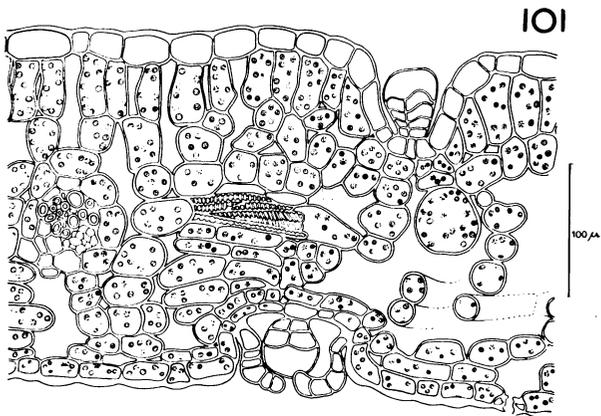


Fig. 101 — Corte transversal da fôlha.

cutinizadas das membranas externas das células epidérmicas inferiores. Enquanto que, na maioria das plantas, a epiderme superior é geralmente protegida por uma cutícula mais espessa, nesta espécie ocorre o inverso.

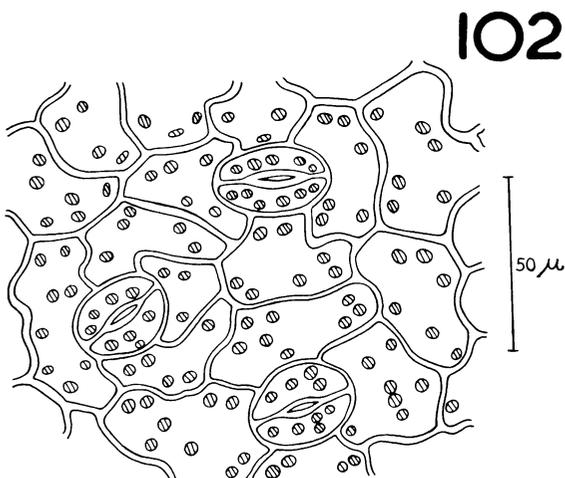


Fig. 102 — Epiderme inferior clorofilada, com estômatos.

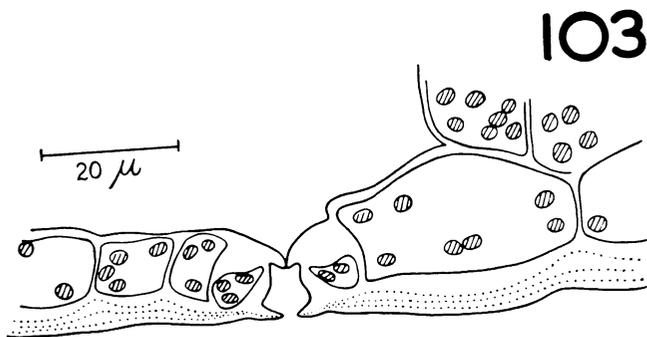


Fig. 103 — Corte transversal mediano de um estômato.

Uma estrutura relativamente xeromorfa é a das folhas de *Nematanthus fritschii*, que possuem, logo abaixo da epiderme superior glabra e destituída de estômatos, um espesso parênquima aquífero,

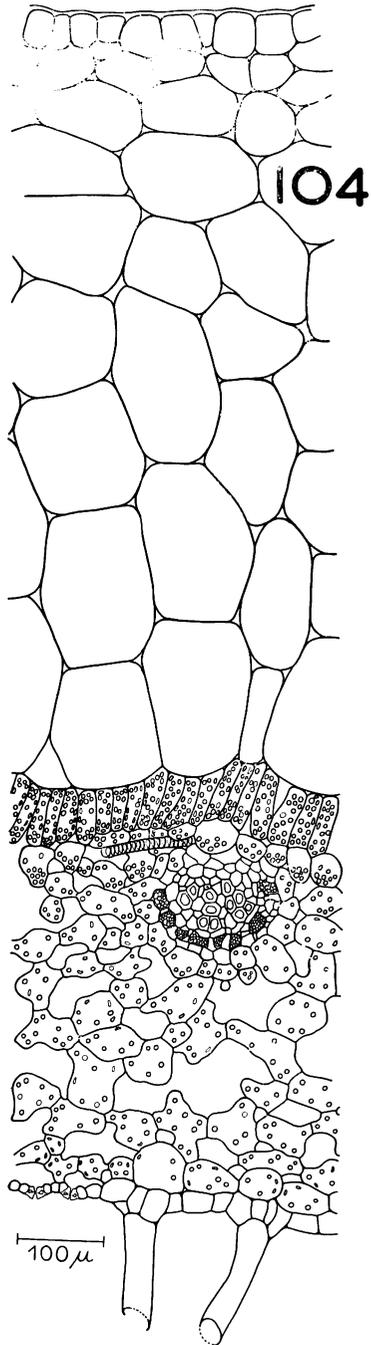


Fig. 104 — Corte transversal da fôlha.

formado de várias camadas de células (Fig. 104). Esta grande suculência das fôlhas possibilita, certamente, à planta, notável reserva de água, a qual, aliada à pequenez da transpiração cuticular (veja Tab. 7), deve adaptá-la a bem suportar condições eventuais de sêca. Abaixo do parênquima aquífero vem um tecido clorofiliano formado

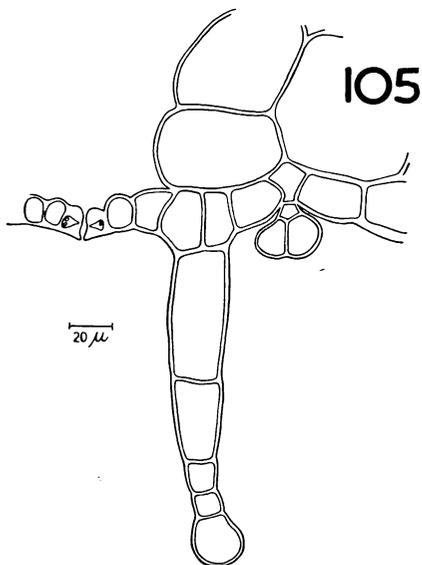


Fig. 105 — Pêlos da epiderme inferior.

por uma camada de células em paliçada. Preenchendo o espaço restante, há um parênquima lacunoso bastante desenvolvido, o qual confina com a epiderme inferior, cujas células possuem membranas delicadas. Aí encontram-se os estômatos, além de grande quantidade de pêlos. Êstes são mais freqüentemente longos e capitados; às vêzes são curtos e glandulares (Fig. 105). Um fragmento destacado da epiderme inferior é representado na Fig. 106. Os estômatos são do tipo comum, nada apresentando de especial em sua estrutura. (Figs. 107

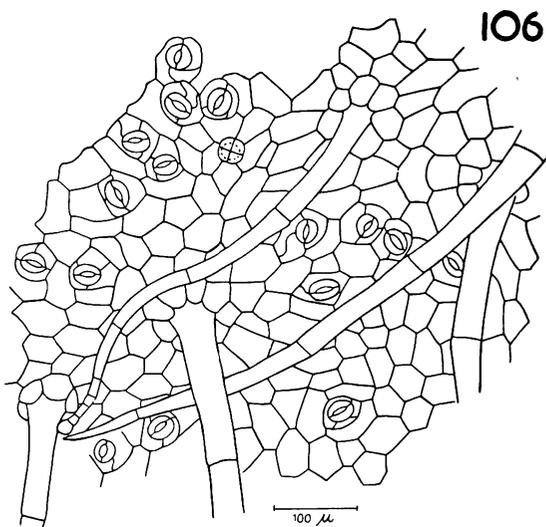


Fig. 106 — Epiderme inferior.

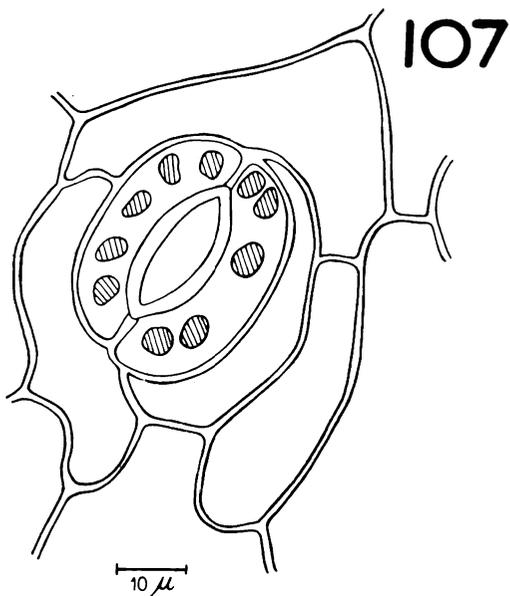


Fig. 107 — Vista frontal do estômato.

e 108). Cumpre assinalar, todavia, que êles são um pouco salientes em relação às demais células epidérmicas. Entre as três lianas investigadas, a única que revelou características xeromorfas um pouco

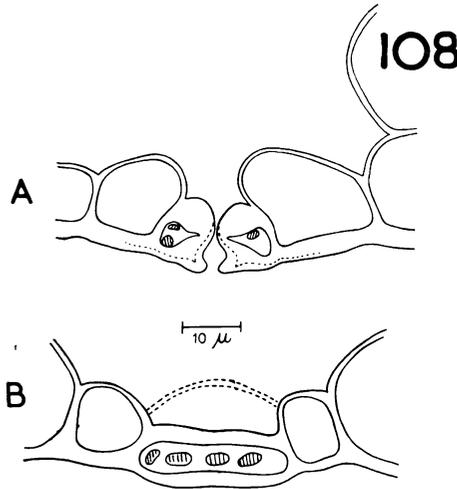


Fig. 108 — Estômato.  
 A — corte transversal mediano  
 B — corte longitudinal.

mais acentuadas foi, portanto, *Nematanthus fritschii*. Como esta espécie ocorre, freqüentemente, também como epífita e como a suculência é um caráter que aparece com maior freqüência entre elas, como veremos, parece-nos acertado afirmar que as lianas típicas, aqui investigadas, não apresentam um xeromorfismo apreciável.

### *Epífitas*

Estrutura foliar muito semelhante à de *Nematanthus fritschii* encontra-se em *Codonanthe gracilis* (Fig. 109). Podemos distingui-la, entretanto, pelo fato de que as células epidérmicas são aqui providas de membranas fortemente espessadas e cutinizadas, especialmente as da epiderme inferior. No parênquima aquífero, também bastante desenvolvido, as primeiras camadas de células, em geral isodiamétricas, não possuem reforços especiais em suas membranas, o que ocorre, na forma de estrias, nas demais camadas. Abaixo do parênquima aquífero existe uma camada de células em pali-

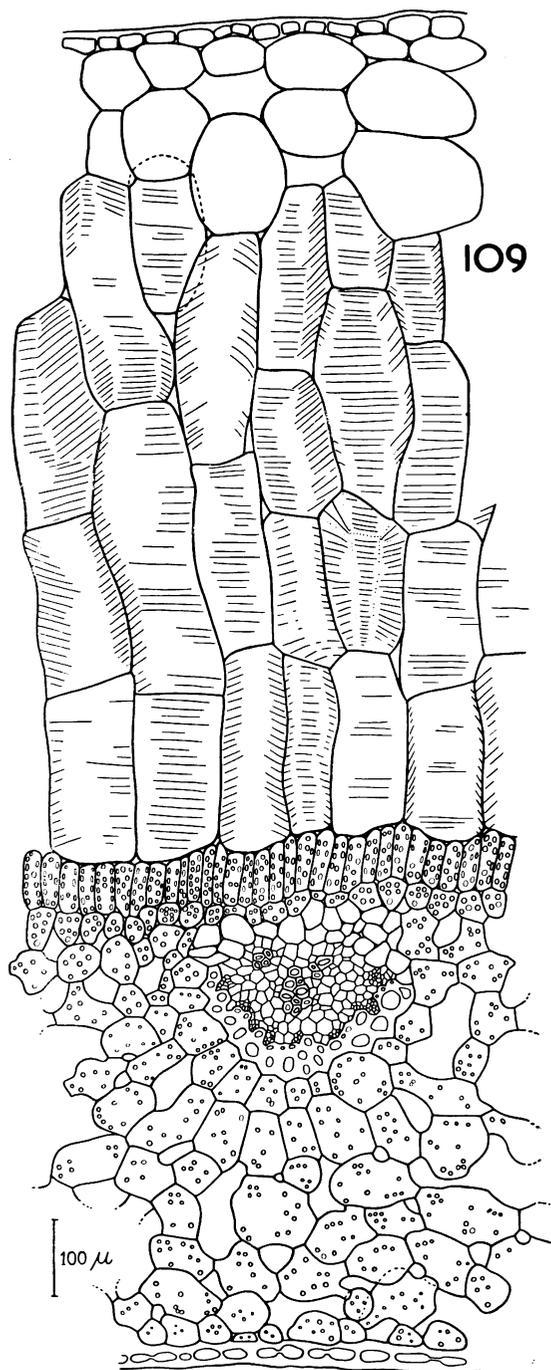


Fig. 109 — Corte transversal da fôlha.

çada, as quais se ligam ao parênquima esponjoso, aqui muito desenvolvido, pelas células coletoras.

Detalhes da epiderme inferior e dos estômatos que só aí ocorrem, aparecem nas Figs. 110 e 111. Eles são ligeiramente salientes

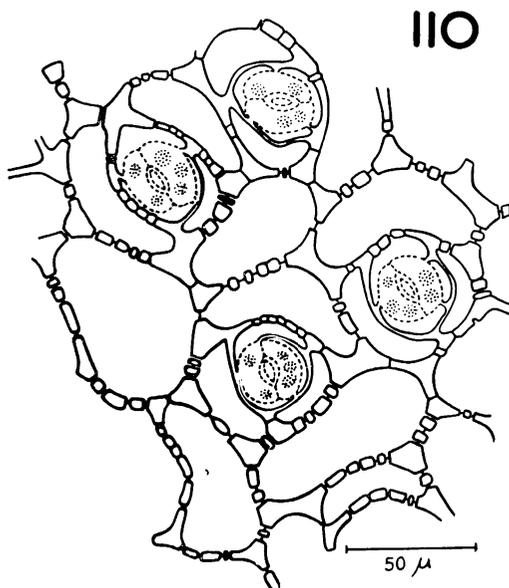


Fig. 110 — Epiderme inferior com estômatos. Note o grande número de poros nas membranas das células.

em relação à epiderme, razão pela qual os representamos, na Fig. 110, por traços descontínuos. Dignos de nota são também os grandes poros das paredes das células epidérmicas.

*Hypocyrta radicans* também possui fôlhas suculentas; quando cortadas transversalmente mostram a estrutura representada na Fig. 112. Abaixo da epiderme superior desenvolve-se espêsso parênquima aquífero, de várias camadas de células que, às vêzes, têm mais de 500μ de comprimento. O clorênquima, que ocupa apenas o têrço inferior do mesófilo, é formado por uma paliçada simples e por um parênquima lacunoso cujas células deixam entre si numerosos espaços. Na epiderme inferior, de paredes externas relativamente reforçadas, encontram-se os estômatos. Em vista frontal êstes apresentam-se como na Fig. 113. Em corte transversal mediano a luz da célula estomática é muito estreita (Fig. 114b). Nas extremida-

des, entretanto, ela é bem mais larga (Fig. 114a). A Fig. 114c, que representa um corte longitudinal mediano de uma célula estomática, permite ver a forma de halteres que o lúmen apresenta. Em ambas as epidermes, especialmente na inferior, encontram-se pequenos pêlos glandulares como o representado na Fig. 115.

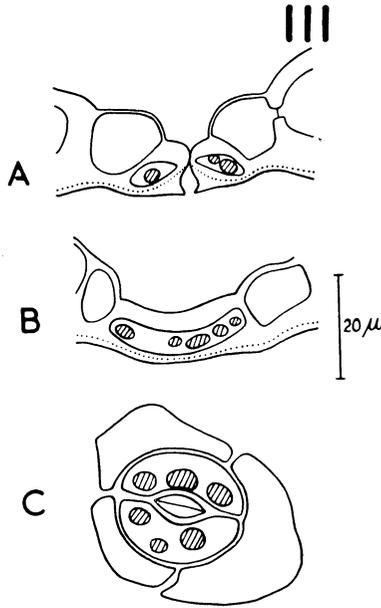


Fig. 111 — Estômato.

- A — corte transversal mediano  
 B — corte longitudinal  
 C — vista frontal.

Do grupo das orquídeas estudamos a anatomia das folhas de *Maxillaria picta*. A Fig. 116 representa um corte transversal do limbo. Pode-se notar que ambas as epidermes são glabras e protegidas por espessas cutículas. Na epiderme inferior tôdas as membranas celulares são, em geral, espessadas. O mesófilo é constituído por um tecido clorofiliano esponjoso muito desenvolvido. Sob as epidermes há, com muita freqüência, feixes de fibras esclerenquimáticas, que correm paralelamente às nervuras. Estas são protegidas externamente por uma bainha esclerenquimatosa. Os estômatos são

encontrados apenas na epiderme inferior e têm o maior eixo das fendas orientado no sentido do comprimento da fôlha. Em vista frontal (Fig. 117) apresentam um espêsso bordo ao redor da fenda

# 112

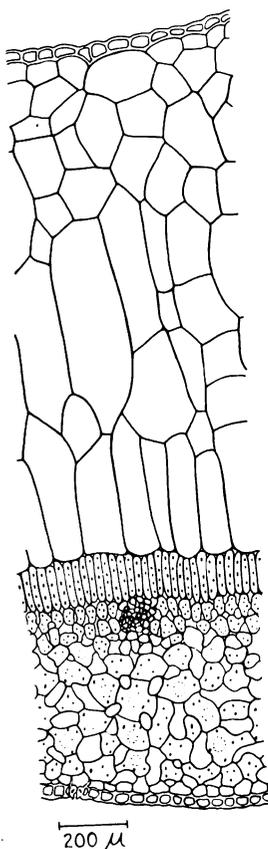


Fig. 112 — Corte transversal da fôlha.

estomática. Êste bordo, formado pela cutícula, aparece no corte transversal como na Fig. 118. Note-se aí, também, a grande espesura da cutícula e o reduzido tamanho da luz das células estomáticas. Em todos os cortes transversais dos estômatos o aspecto en-

contrado foi sempre o mesmo, o que indica ser o lúmen de dimensões uniformes. Em corte longitudinal encontramos, entretanto, três

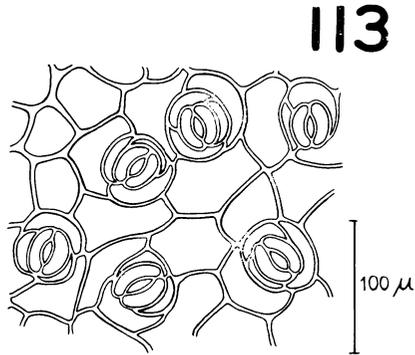


Fig. 113 — Estômatos em vista frontal.

aspectos diversos. O primeiro está representado na Fig. 119, onde uma célula estomática mostra o lúmen aparentemente dividido em

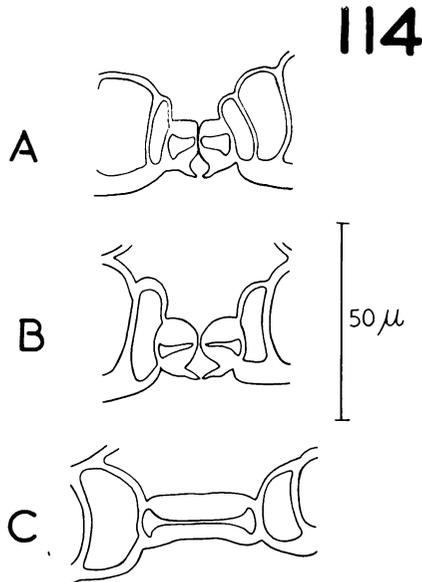


Fig. 114 — Estômato.

- A — corte transversal polar
- B — corte transversal mediano
- C — corte longitudinal.

duas porções, sendo a região mediana totalmente ocupada por espessamento da membrana. Outro aspecto encontrado (Fig. 120) é

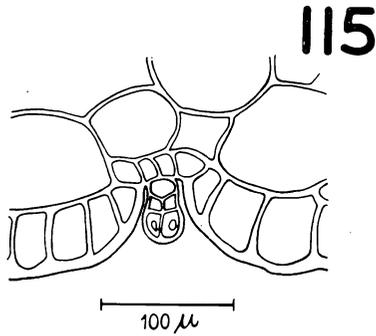


Fig. 115 — Epiderme inferior com um pequeno pêlo glandular.

Nota: os desenhos de anatomia das folhas de *Hypocyrtia radicans* foram gentilmente cedidos pela Dra. Marico Meguro.

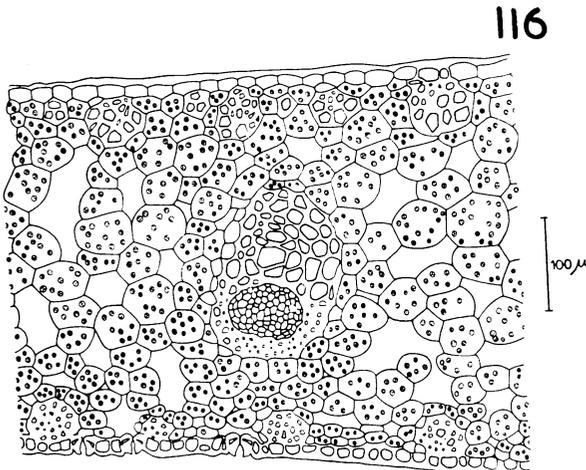


Fig. 116 — Corte transversal da folha.

o de uma célula estomática com sua luz estrangulada ao meio. Na região mediana percebe-se, porém, um delicado filamento unindo as

duas porções extremas, mais dilatadas. A Fig. 121 representa, finalmente, uma célula estomática com lúmen de largura uniforme.

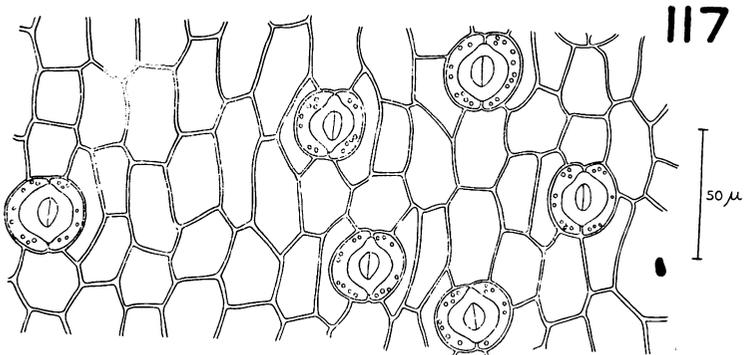


Fig. 117 — Epiderme inferior com estômatos.

Poderemos compreender o aparecimento destes três aspectos em cortes longitudinais, se nos lembrarmos que cada célula estomática possui, em sua face ventral (voltada para a fenda), um forte es-

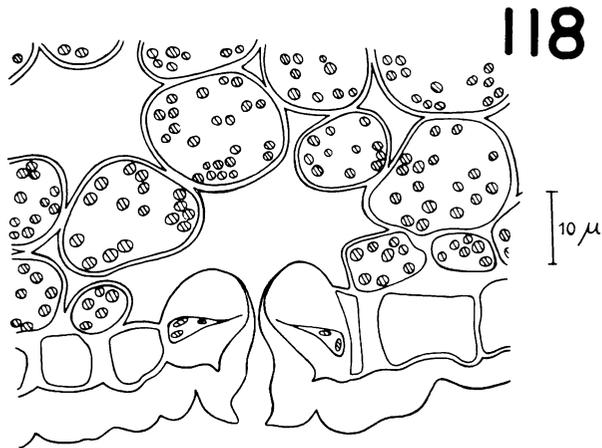


Fig. 118 — Corte transversal mediano de um estômato. Note a grande espessura da cutícula.

passamento em sua membrana; êste espessamento não é uniforme ao longo de tôda a face ventral, mas é mais acentuado na porção mediana da célula, onde, em compensação ela é mais larga (veja

Fig. 117); em conseqüência, o lúmen da célula estomática não é reto, mas descreve um pequeno arco, cuja concavidade volta-se para a fenda. Um corte longitudinal que passe bem próximo à aber-

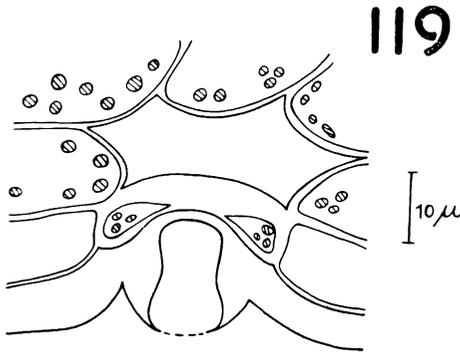


Fig. 119 — Corte longitudinal de uma célula estomática, passando próximo à fenda.

tura estomática atingirá o lúmen duas vezes, em suas extremidades, enquanto que na porção mediana passará apenas pelo reforço. Quanto mais afastado da fenda passar o corte longitudinal, tanto

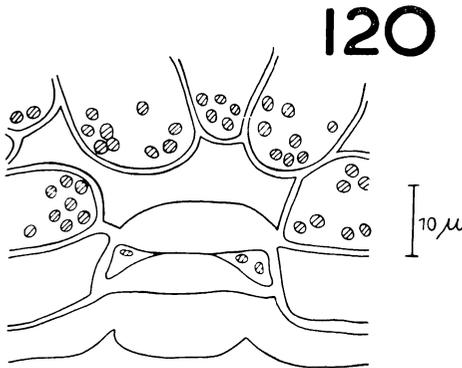


Fig. 120 — Corte longitudinal de uma célula estomática, passando um pouco mais longe da fenda.

mais extensamente, então, apanhará a luz da célula. Esta observação pareceu-nos interessante, porque, muitas vezes um corte longitudinal pode dar uma idéia falsa da estrutura da célula estomática.

Só podemos ter segurança de que o lúmen celular sofre um estreitamento em determinada região, quando obtivermos os cortes transversais correspondentes.

*Vriesia altodaserrae* apresenta fôlhas coriáceas, em forma de ponta de lança e dispostas em rosetas, que freqüentemente atingem 80 a 100 cm de diâmetro.

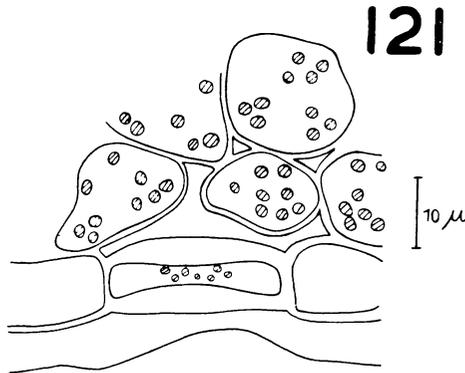


Fig. 121 — Corte longitudinal de uma célula estomática, passando próximo da célula anexa.

Em corte transversal as fôlhas apresentam uma estrutura relativamente complexa (Fig. 122). A epiderme superior é protegida por espessa cutícula. Suas células, de paredes muito reforçadas, têm pequeno lúmen de secção triangular, ficando um dos vértices voltado para o interior. Logo abaixo encontramos uma segunda camada de células de paredes fortemente espessadas que, segundo Haberlandt (37) faz parte também da epiderme ("epiderme dupla"). De espaço a espaço encontram-se, sob essa epiderme, pequenos feixes de fibras esclerenquimáticas. No mesófilo, as regiões entre as nervuras são ocupadas por um tecido clorofiliano esponjoso. Acima e abaixo há um tecido incolor, formado por células relativamente grandes, que devem servir para armazenar água. As nervuras são envoltas por forte bainha esclerenquimatosa. A epiderme inferior é também formada por duas ou três camadas de células de paredes extremamente espessadas. Aí encontramos os estômatos no fundo de pequenas depressões formadas por invaginações da própria epi-

derme. Quando esta é destacada, o aspecto encontrado é o representado na Fig. 123a. Pode-se observar aí dois estômatos em vista frontal. Num segundo plano, representadas por linhas interrompidas, vêm-se as células da segunda camada da epiderme. Nas Figs. 123b e c apresentamos dois cortes transversais de estômatos, um bem mediano (b) e outro mais próximo à extremidade das células-guarda (c). Como se observa, a luz não é de diâmetro uniforme,

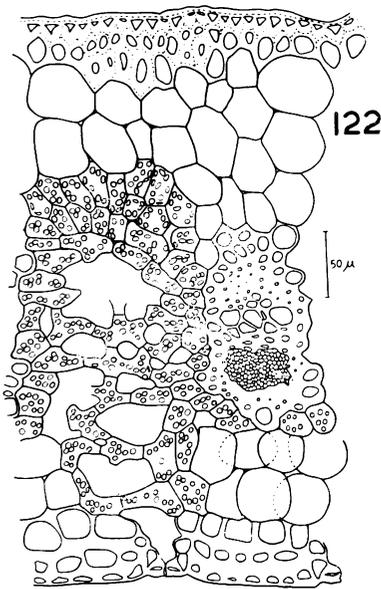


Fig. 122 — Corte transversal da folha.

mas sofre um estreitamento na porção mediana da célula. As células anexas ficam quase que por baixo das estomáticas. Em seu interior encontramos sempre gotas de óleo, coráveis pelo Sudan III. Como já mencionamos atrás, é interessante a localização dessas gotas nas vizinhanças das células estomáticas.

Em ambas as epidermes encontramos com bastante frequência escamas absorventes (Fig. 124a e b). Estas consistem de duas porções distintas: escudo e pé. O escudo é uma formação achatada, discoide, da espessura de uma só camada de células. Em sua porção

central há quatro células dispostas em cruz, as quais são envolvidas por um círculo de 8 células. O bordo do escudo é formado por um grande número de células muito alongadas, dispostas radialmente

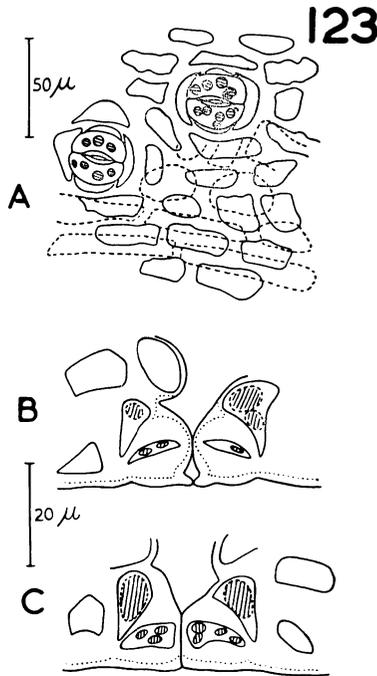


Fig. 123 — Estômato.

A — vista frontal

B — corte transversal mediano

C — corte transversal polar. Note as gôtas de óleo nas células anexas.

(Fig. 124b). Quando cortadas segundo um plano radial (Fig. 124a), as escamas apresentam, logo abaixo do escudo, uma fileira de cinco células que constituem o pé e que têm denso conteúdo. Note-se que, enquanto as células do escudo, especialmente as mais centrais, têm membranas muito espessadas, as do pé possuem membranas delicadas. Estas são, aliás, as células responsáveis pela absorção; as células do escudo são mortas (cf. Haberlandt 37). Observe-se que as células do pé ficam alojadas numa espécie de funil formado pela epiderme e estão em contacto com uma grande célula basal, de liga-

ção entre a escama e os demais tecidos da fôlha. Enquanto as células epidérmicas, assim como as do pé das escamas, têm suas paredes externas cutinizadas, as do escudo são inteiramente livres de cutina, tendo a matriz de celulose impregnada com alta porcentagem de compostos pécticos (cf. Haberlandt, 1. c. ) e Gessner (34). As células do escudo têm, portanto, membranas mais permeáveis à água. Tôdas as membranas das células do pé, inclusive a que limita o pé e o escudo, são permeáveis à água. Desta forma a água penetra nas células do escudo, pode ser absorvida pela célula

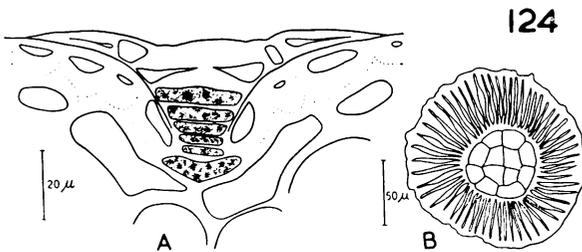


Fig. 124 — Escama epidérmica.

- A — corte radial. Note o grande espessamento das paredes das células epidérmicas.
- B — vista por cima.

do pé imediata e conduzida, osmoticamente, até o mesófilo foliar. Schimper (101), citado por Gessner (34) descreveu a entrada de água nas células do escudo. Quando dessecadas, apresentam-se cheias de ar. Em contacto com a água vão, pouco a pouco, sendo preenchidas por ela. Mez (71, cit. por Gessner 34) procurou esclarecer o mecanismo da entrada da água. Segundo êle, ao se dessecarem as membranas das células do escudo desentumescem-se e dobram-se como as pregas de uma sanfona, reduzindo o lúmen celular. Em contacto com a água entumescem-se, distendem-se, fazendo com que o líquido seja aspirado para dentro das células. O escudo funcionaria, assim, como verdadeira bomba de sucção. Segundo Steinbrick (114, cit. Gessner 34) não é o simples desentumescimento da membrana, mas sim a perda de água levada a um excesso, que, através das forças de coesão da água, determina o dobramento das membranas.

Em grande umidade as células do pé ficam mais túrgidas, ao mesmo tempo que as membranas laterais das células do escudo se distendem. Em consequência o escudo é levantado, sobressaindo um pouco acima da epiderme. Em condições de seca, ao contrário, o escudo é “puxado” para o interior do funil. Como a porção central possui membranas mais reforçadas, estas transformam-se numa verdadeira tampa, a qual, cravada na abertura do funil, protege as células vivas do pé contra a transpiração cuticular (cf. Haberlandt 37). Por êsse mecanismo as escamas serviriam, então, também, como elementos reguladores da transpiração cuticular.

*Vriesia inflata* tem uma estrutura foliar muito semelhante à da espécie anterior (Fig. 125). Suas epidermes são formadas por cé-

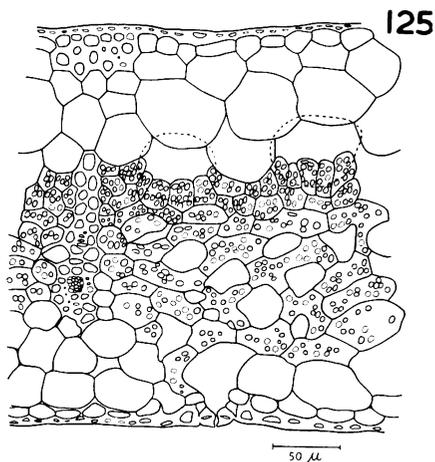


Fig. 125 — Corte transversal da fôlha.

lulas de pequeno lúmen e de paredes fortemente espessadas. Nesta espécie a duplicidade da epiderme nem sempre é muito evidente. Os tecidos reservadores de água são bastante desenvolvidos, situando-se acima e abaixo do clorênquima e das nervuras. Êsse clorênquima, em sua porção superior, é formado por células relativamente pequenas e densamente distribuídas. Na porção inferior, as células são bem maiores e irregulares, deixando entre si numerosos espaços. Os estômatos só aparecem na epiderme inferior. A Fig.

126 mostra-nos um aspecto desta, com um estômato em vista frontal. Note-se, em linhas interrompidas, as células da segunda camada da epiderme.

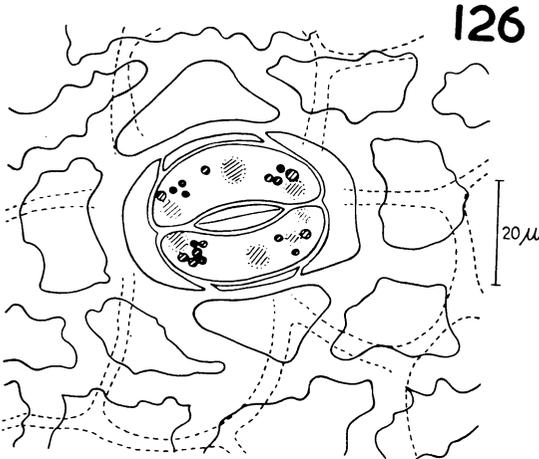


Fig. 126 — Epiderme inferior, vendo-se um estômato. Em linhas interrompidas representou-se a segunda camada de células da epiderme.

da epiderme. No interior das células estomáticas vemos, além dos cloroplastos, pequenas gotas de óleo. Em cortes transversais dos

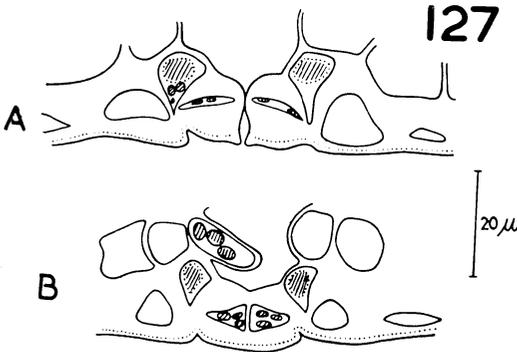


Fig. 127 — Estômato.  
 A — corte transversal mediano  
 B — corte transversal polar. Note as gotas de óleo nas células anexas.

estômatos vemos essas gotículas também nas células anexas (Fig. 127a e b). Com relação à estrutura das células-guarda, esta espécie

não difere muito de *Vriesia altodaserrae*: o lúmen celular sofre um grande estreitamento em sua porção mediana.

Na Fig. 128 vemos frontalmente o escudo de uma escama. Note-se a regularidade da distribuição de suas células. As do bor-

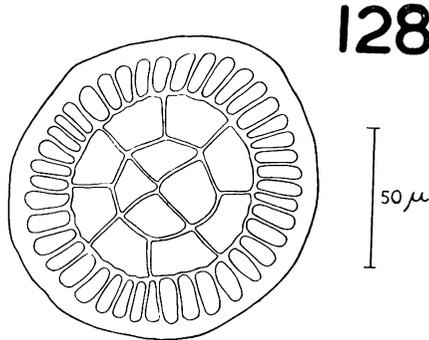


Fig. 128 — Escama epidérmica vista por cima.

do são bem mais curtas que as da espécie anterior. Num corte radial, a escama apresenta-se como na Fig. 129. Devemos salientar apenas o grande reforço das membranas das células epidérmicas, assim como o das células centrais do escudo.

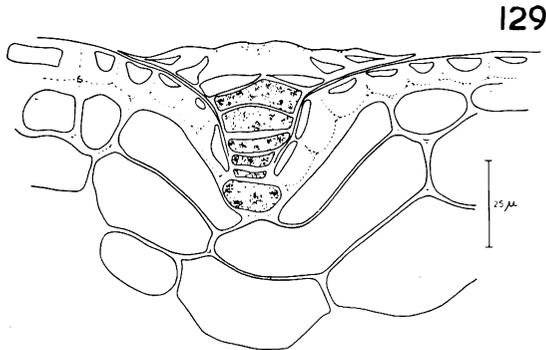


Fig. 129 — Corte radial de uma escama.

Como acabamos de ver, o grupo das plantas epífitas mostrou estruturas foliares com um xeromorfismo bem mais acentuado que os grupos precedentes. Em quase tôdas há epidermes com células de paredes fortemente espessadas e cutinizadas. Tecidos de reserva

de água são, também, bastante freqüentes, assim como elementos mecânicos.

Um caráter anatômico comum a tôdas as espécies investigadas é o hipostomatismo. Já podemos afirmar que êste caráter é típico da mata pluvial tropical.

*Ervas terrestres*

*Alstroemeria insignis* é uma planta erbácea, cuja parte aérea possui um aspecto bastante higromorfo. Seus ramos são tenros e suas fôlhas delicadas. Quando estas são cortadas transversalmente (Fig. 130) verificamos que ambas as epidermes são formadas por células bem grandes e de paredes ligeiramente espessadas. As da epiderme inferior, além disso, são mais ou menos vesiculares, formando verdadeiras papilas. Os estômatos, que só existem na face inferior, ficam no fundo de depressões, entre duas papilas. O mesófilo é pouco desenvolvido, sendo formado por três a quatro camadas de células. A superior, de células mais longas e orientadas, constitui uma espécie de paliçada frouxa. O exame do feixe líberolenhoso mostra uma inversão das posições do líber e do lenho: êste

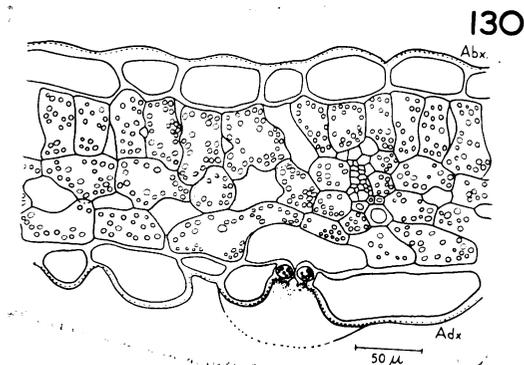


Fig. 130 — Corte transversal da fôlha. Note que a fase abaxial é a superior.

está voltado para baixo e aquêle para cima. A observação externa da fôlha revela uma torção de 180° do pecíolo, responsável pela inversão referida na posição relativa dos tecidos condutores. Êste

fato pareceu-nos interessante por vários motivos: em primeiro lugar êle mostra que as expressões “face adaxial” e “face abaxial”, assim como “face ventral” e “face dorsal” não devem ser usadas, de maneira irrestrita, como sinônimos de “face superior” e “face inferior”, respectivamente. No presente caso, por exemplo, a face superior não é a adaxial ou ventral, mas sim a abaxial ou dorsal. Em segundo lugar, parece indicar, como já observara Haberlandt (37), que a diferenciação do parênquima paliçádico é influenciada pela luz, uma vez que a inversão do limbo não determinou uma correspondente inversão na estrutura do mesófilo. Finalmente, o estudo da anatomia das fôlhas de *Alstroemeria insignis* veio confirmar, de mo-

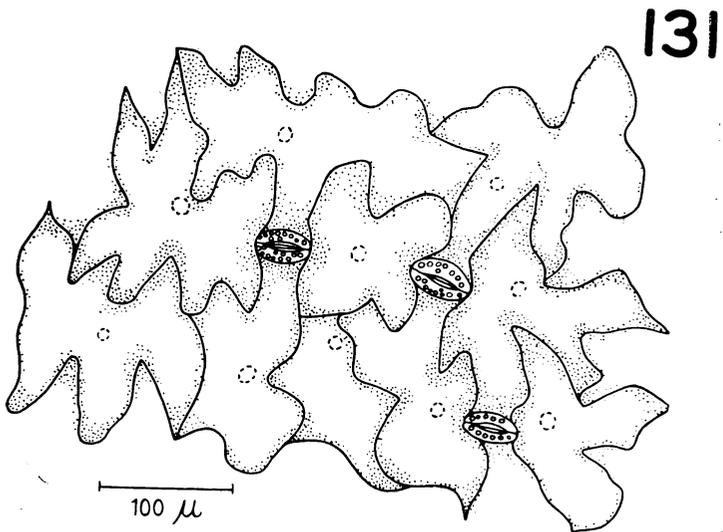


Fig. 131 — Epiderme inferior.

do interessante, que o hipoestomatismo é, realmente, uma característica das espécies da mata pluvial tropical, pois a única que apresentou estômatos na face adaxial, que geralmente é a superior, por uma torsão do pecíolo inverte a posição do limbo, colocando os estômatos na face inferior.

Um pedaço da epiderme inferior (adaxial), com estômatos em vista frontal, aparece na Fig. 131. Pode-se notar, que as células epidérmicas têm forma bastante irregular, ficando, no entanto, per-

feitamente encaixadas umas com as outras. Na Fig. 132, que representa um corte transversal, vê-se um estômato no fundo de uma

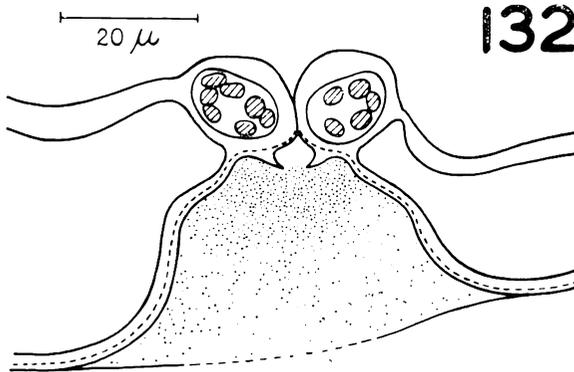


Fig. 132 — Corte transversal mediano de um estômato. Observe que ele fica no fundo de uma depressão formada pelas células anexas.

depressão formada por células epidérmicas. A luz da célula-guarda é bem grande e não apresenta estreitamento em sua porção mediana.

A localização dos estômatos nessas depressões explica a dificuldade de obter dados de infiltração nesta espécie. Quando colo-

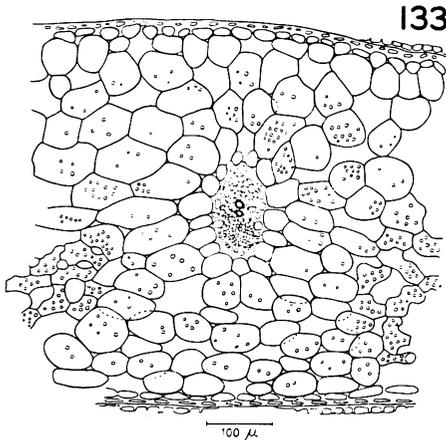


Fig. 133 — Corte transversal da fôlha.

camos a gôta de xilol sôbre a epiderme, bôlhas de ar ficam aprisionadas nas depressões impedindo a penetração do líquido.

Como a razão de difusão dos gases é função do gradiente de pressão de vapor, e como êsse gradiente depende não só da diferença de pressão de vapor como também da distância a ser percorrida pelas moléculas, a situação dos estômatos no fundo das depressões certamente contribui para diminuir a razão de difusão do vapor d'água, protegendo a planta, assim, contra uma transpiração excessiva.

As folhas de *Billbergia amoena* apresentam epidermes duplas, de paredes celulares reforçadas (Fig. 133). O mesófilo é bastante espesso, constituído especialmente por um tecido esponjoso não muito pigmentado, porém rico em água. Suas células são relativamente grandes. Abaixo da epiderme superior encontramos, às vêzes, duas ou mais camadas de células incolores. Entre as nervuras o parênquima lacunoso é melhor diferenciado e mais rico em espaços intercelulares. Apenas na epiderme inferior encontramos estômatos. A observação frontal dêstes, assim como da epiderme, é muito dificultada pela abundância de escamas que recobrem ambas as faces das folhas. Em corte transversal (Fig. 134), os estômatos apresentam

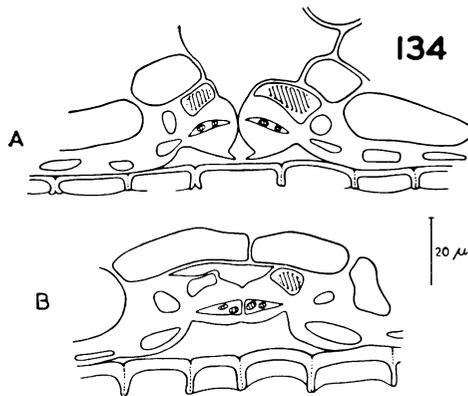


Fig. 134 — Estômato.

A — corte transversal mediano

B — corte transversal polar. Note que o estômato fica coberto pela escama.

a mesma estrutura encontrada nas duas espécies de *Vriesia* investigadas. Situam-se em pequenas depressões da epiderme. As células

anexas mostram grandes vacúolos de óleo. Sobre a epiderme e os estômatos existe uma camada de células mortas, cujas paredes são ligeiramente reforçadas, exceto a mais externa. Esta camada representa o bordo do escudo de uma escama, cujo pé não aparece na

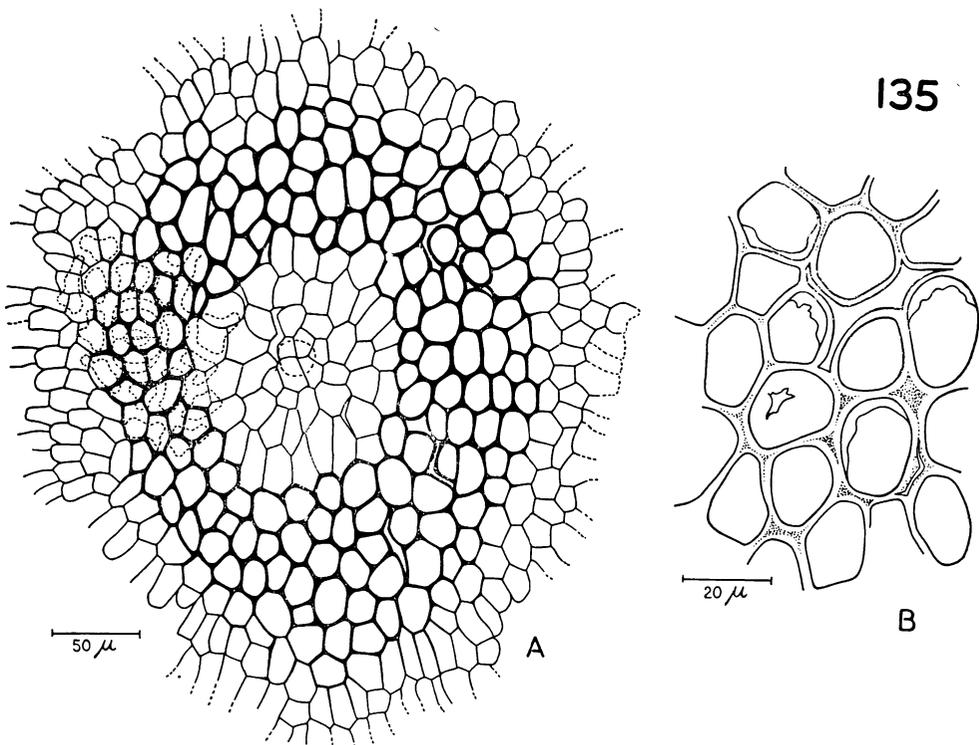


Fig. 135 — Escama epidérmica.

- A — vista por cima. Observe que no escudo há um anel de células de paredes mais espessas.
- B — detalhe do escudo, mostrando o descolamento das células e a destruição das membranas celulares mais externas.

figura. Pode-se notar que a membrana externa dessas células é bem delicada e muitas vezes apresenta-se parcial ou totalmente destruída. Essa destruição não é consequência do corte, pois, mesmo em escamas observadas frontalmente (fig. 135) as membranas externas assim se apresentam. Nesta última figura é interessante notar ainda

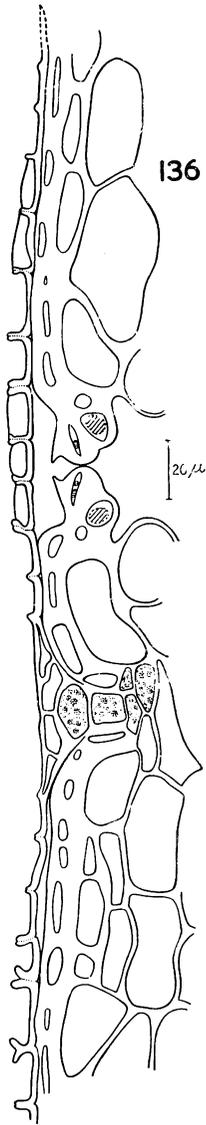


Fig. 136 — Corte radial de uma escama. Atente para a grande dimensão do escudo e para a localização do estômato.

que a periferia do bordo do escudo é um tanto irregular, apresentando, muitas vezes, células parcialmente destruídas. As células da região mediana possuem paredes mais espessadas e ricas em compostos pécnicos. Frequentemente descolam-se umas das outras, deixando entre si pequenas lacunas. Esse descolamento se deve, possivelmente, a uma progressiva embebição dos compostos pécnicos das membranas. Em corte radial o aspecto apresentado por uma escama é o representado na Fig. 136. O pé é formado por apenas três células. As células basais são em número de duas ou três. O escudo, extremamente desenvolvido, apresenta as membranas externas de suas células frequentemente destruídas. Sob ele aparece um

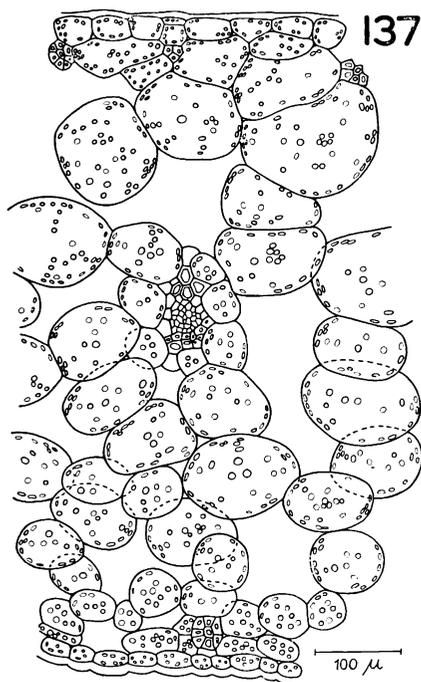


Fig. 137 — Corte transversal da fôlha.

estômato em corte transversal. Parece-nos interessante notar que todos os estômatos ficam localizados sempre sob as escamas. Em geral, encontra-se apenas um estômato embaixo de cada escama; às vezes podem existir dois. Há escamas, entretanto, que não abri-

gam estômatos. Nem sempre ficam elas perfeitamente justapostas à epiderme, como na figura acima. Por vêzes o bordo do escudo levanta-se e os estômatos ficam mais expostos. Se os bordos das escamas podem realizar movimentos para cima e para baixo, não pudemos constatar com segurança.

*Epidendrum ellipticum* pode viver como epífita ou como erva terrestre. O exemplar que estudamos era terrestre. Suas fôlhas, relativamente suculentas, apresentam em secção transversal uma estrutura bastante simples (Fig. 137). Ambas epidermes são clorofiladas e protegidas por espessa cutícula. O mesófilo é ocupado to-

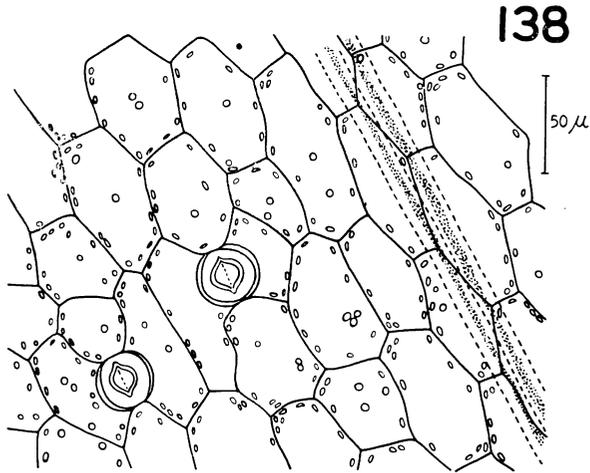


Fig. 138 — Epiderme inferior.

talmente por um parênquima clorofiliano esponjoso, de células muito grandes, que devem servir para armazenar água. Sob as epidermes, de espaço em espaço, encontram-se feixes de fibras esclerenquimáticas. Os estômatos são encontrados só na face inferior da fôlha. Em vista frontal quase não se consegue observar as células-guarda, dado o grande desenvolvimento dos seus bordos externos (Fig. 138).

Em corte transversal mostram a estrutura representada na Fig. 139. Note-se aí o grande espessamento da cutícula, especialmente sôbre as células estomáticas.

Em resumo: as plantas erbáceas também podem apresentar um certo grau de xeromorfismo, maior em certas espécies que em outras. Epidermes de paredes espessadas e parênquimas de reserva de água foram encontrados com certa freqüência. A ausência de parênquima aquífero nas fôlhas de *Alstroemeria insignis* talvez esteja relacionada à grande suculência de suas raízes, o que será em breve apresentado. Em tôdas as espécies erbáceas terrestres estudadas, as fôlhas são hipostomáticas.

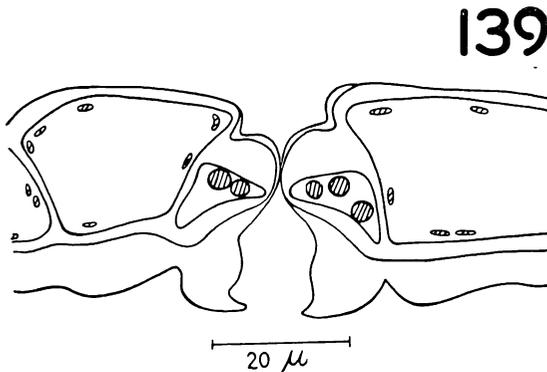


Fig. 139 — Corte transversal mediano do estômato. Observe o grande espessamento da cutícula.

As informações anatômicas apresentadas revelam que as plantas da mata pluvial tropical componentes das sinúsias arbórea, arbustiva e das lianas, não apresentam, de um modo geral, xeromorfismo foliar. Apenas alguns elementos arbóreos da vegetação secundária mostraram um xeromorfismo um pouco mais acentuado. A sinússia das ervas terrestres, e, especialmente, a das epífitas, apresentam, por vêzes, estruturas foliares bem xeromorfas, sendo a riqueza em elementos armazenadores de água um dos característicos mais freqüentemente encontrados. Ao lado dêste caráter aparece, quase sempre, epiderme fortemente espessada, às vêzes constituída

por mais de uma camada de células. Haberlandt (37) assim se refere com respeito a êsse espessamento da epiderme em fôlhas de plantas da mata pluvial tropical: "here (nas plantas de mata pluvial tropical <sup>(23)</sup>) the thickness of the wall must be regarded as a mechanical adaptation, which helps to preserve the leaf from being injured by the violent rain that falls daily during the wet season". Um pouco antes diz: "...in the case of many leathery-leaved tropical plants the epidermal wall is much thicker than is necessary for the adequate restriction of transpiration in a humid climate". Muito embora nem sempre a espessura da parede das células epidérmicas ou da cutícula signifique maior restrição da transpiração (veja Ferri 24), em vista da ocorrência eventual de sêcas, mesmo nas regiões de clima úmido, acreditamos que o grande espessamento das paredes das células epidérmicas das plantas da mata pluvial tropical não é assim muito superior ao necessário à adequada restrição da transpiração. Por outro lado a chuva no interior da mata, onde mais freqüentemente encontramos plantas com epidermes de paredes espessadas, não é tão violenta, pois é bastante suavizada pelas copas das árvores. O aspecto coriáceo das fôlhas de diversas espécies da mata pluvial tropical é devido ao grande espessamento das membranas das células epidérmicas e não a tecidos mecânicos do mesófilo. Esta epiderme, sem dúvida, protege os elementos do mesófilo contra injúrias por compressão, resultante do colapso dos tecidos, conseqüente de uma perda d'água mais acentuada (Haberlandt 37).

Nossa observação de que o hipoestomatismo é a regra nas espécies da mata pluvial tropical, encontra apoio em Hartenburg (40) e Wood (133). Êste autor é de opinião que a posição dos estômatos está relacionada com o ambiente em que a espécie vive; quanto mais árido, maior a freqüência de espécies com estômatos em ambas as faces das fôlhas; nos desertos de Koonamore 100% das plantas têm estômatos em ambas as faces do limbo. À primeira vista poderíamos interpretar o hipoestomatismo das plantas da mata como uma proteção contra a possível obliteração de suas fendas pela água das chuvas, freqüentes e abundantes. Tal interpretação não

---

(23) — Parêntesis do presente autor.

precisa nem deve ser, necessariamente, a única, pois, com a ventilação e os nevoeiros, até mesmo a face inferior das folhas se umedece. Certas plantas evitam esse umedecimento da face inferior formando uma cutícula mais rica em substâncias graxas, o que impede que a água se esparrame sobre a superfície da folha, num filme contínuo. Como na mata pluvial tropical a face superior das folhas das plantas freqüentemente se reveste de densa flora epífila (Figs. 140



Fig. 140 — Folha de *Ocotea basicordatifolia* apresentando grande número de epífitas sobre a sua face superior.

e 141), acreditamos que o hipoestomatismo possa constituir, também, proteção contra o recobrimento e a obliteração das fendas estomáticas por pequenos musgos, hepáticas, algas e líquens.

*Alguns elementos especiais de proteção contra a seca.*

A vegetação da mata pluvial tropical de Paranapiacaba, embora desenvolvendo-se em um clima bastante favorável, está sujeita, como vimos, a períodos eventuais de seca. Entre as plantas erbáceas e especialmente as epífitas, encontramos diversos elementos que servem de proteção nesses períodos críticos. As plantas destas sinúcias são, aliás, as que mais sofrem as conseqüências de estiagens

eventuais (veja o andamento diário da transpiração dessas plantas). Assim deve explicar-se porque com relativa freqüência encontramos, entre tais plantas, processos de armazenamento de água. Êstes poderiam ser classificados em três tipos principais: 1.º) reserva externa de água, em “jarras” ou “vesículas”. Exemplo clássico desta forma de armazenar água é encontrado nas bromeliáceas, que, com

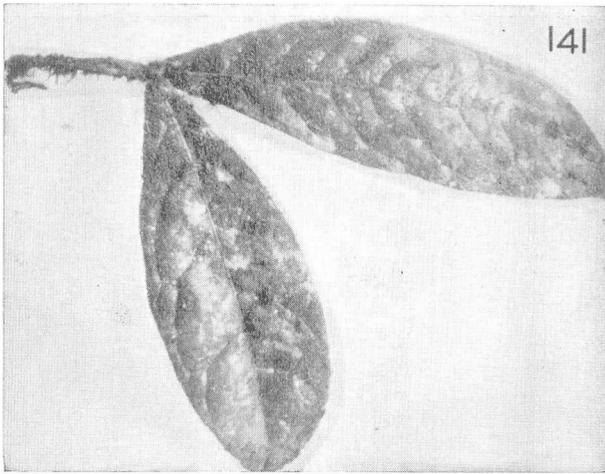


Fig. 141 — Fôlha de *Inga sessilis* coberta de pequenos musgos e hepáticas epífilas.

suas fôlhas de bases alargadas e imbricadas, formam verdadeiras “jarras” onde se acumula grande quantidade de água. Reserva do mesmo tipo externo é encontrada também em muitas hepáticas; 2.º) reserva interna de água, em células ou tecidos mortos. Aqui são incluídas as raízes de orquídeas e de certas aráceas com seus velames, as fôlhas de certos musgos como *Sphagnum*, *Leucobryum* etc.; 3.º) reserva interna de água, em tecidos vivos. Êste parece ser o caso mais comum. Entre as epífitas, diversas cactáceas como *Rhipsalis* spp., *Hatiora salicornioides*, etc., acumulam água em seus caules suculentos. Várias gesneráceas, como já descrevemos, possuem reservas de água em suas fôlhas suculentas. As orquídeas freqüentemente armazenam água em fôlhas e em pseudo-bulbos. Nestas, pa-

rece-nos bastante sugestivo o fato de que, embora as fôlhas mais velhas sejam pouco a pouco eliminadas, os pseudo-bulbos são mantidos vivos e ricos em água por um tempo muito mais longo. Desta forma, uma planta adulta dispõe não só da água acumulada nos últimos pseudo-bulbos formados, mas também da que existe nos pseudo-bulbos mais velhos. A Fig. 142 ilustra êsse caso. Note-se que

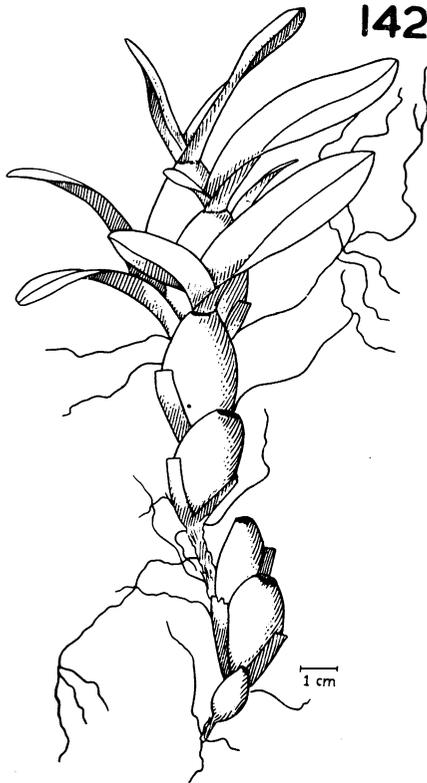


Fig. 142 — Planta relativamente nova de um *Oncidium*.

embora apenas três pseudo-bulbos ainda mantenham suas fôlhas, a planta conta com inúmeros outros cujas fôlhas já foram eliminadas. A figura seguinte (Fig. 143a) mostra o mesmo fato: há apenas seis fôlhas mas nada menos que onze pseudo-bulbos. À medida que a planta cresce e forma novos elementos armazenadores de água, os mais velhos tornam-se murchos, indicando consumo de suas re-

servas, e finalmente morrem. Esses pseudo-bulbos são, na maioria das vezes, protegidos por uma epiderme de paredes bastante reforçadas e por uma espessa cutícula (Fig. 143b). Note-se que as cé-

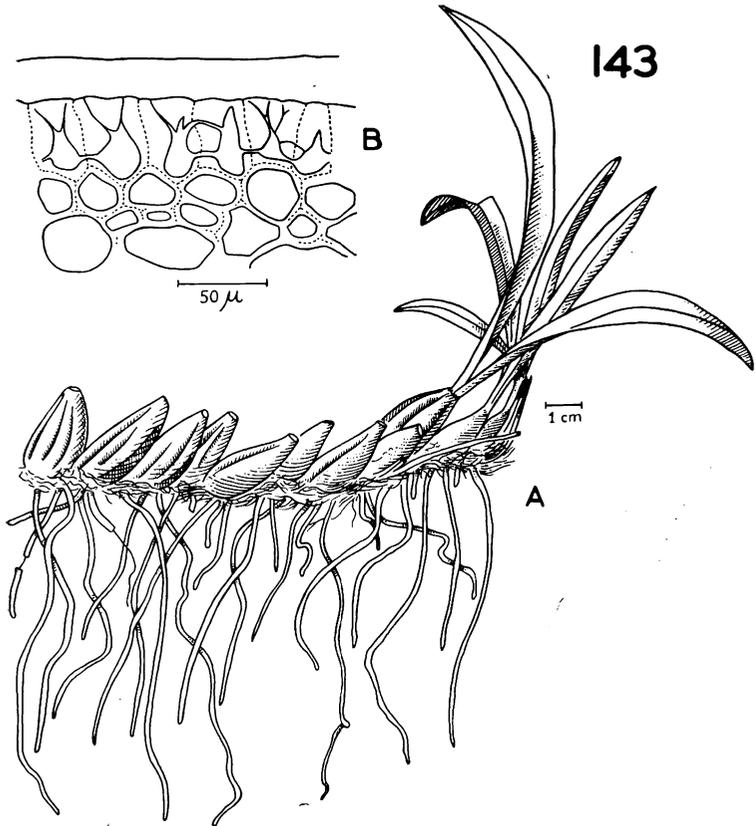


Fig. 143 — A — exemplar de *Maxillaria picta* com apenas seis fôlhas e um total de onze psêudo-bulbos.

B — epiderme do psêudo-bulbo de *Maxillaria picta* mostrando o grande espessamento das membranas celulares e da cutícula. Observe os plasmodesmos dirigindo-se rumo à cutícula.

lulas epidérmicas possuem numerosas pontes citoplasmáticas, não só entre elas mas também dirigidas para a cutícula. Este fato, um tanto curioso, já foi observado em outras plantas por Schumacher e Halbsguth (104) e Lambertz (53).

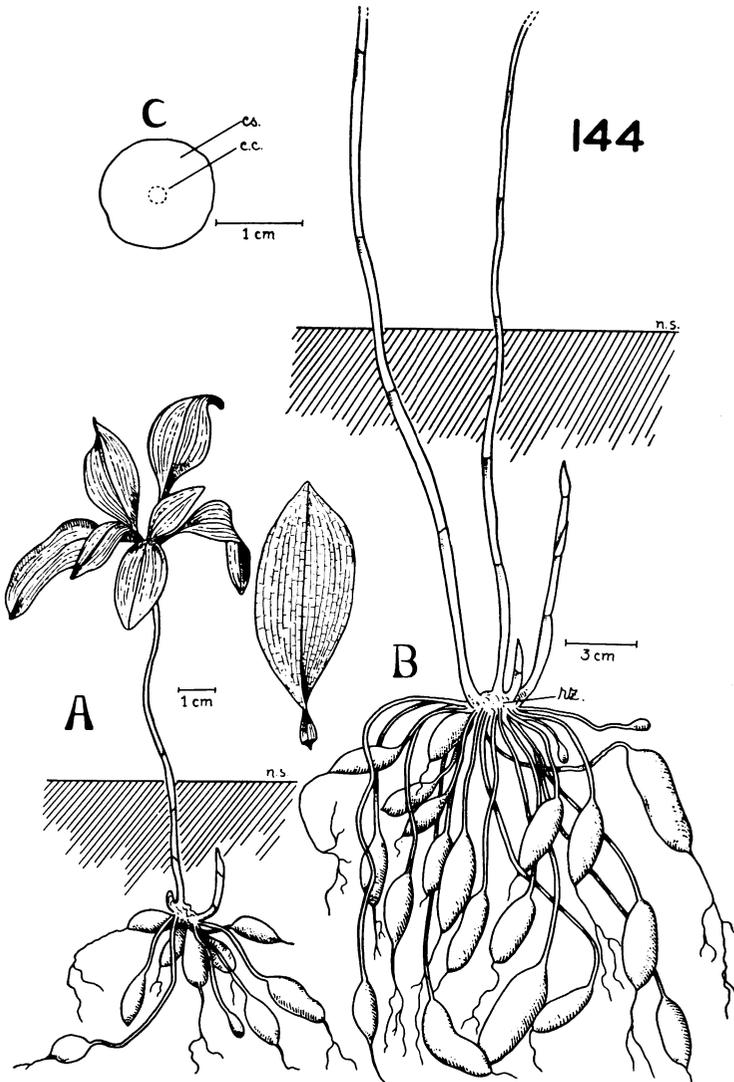


Fig. 144 — A — planta jovem de *Alstroemeria insignis*, vendo-se já a formação de raízes armazenadoras de água. Ao lado vê-se uma fôlha com seu pecíolo torcido de 180°.

B — porção basal de uma planta adulta de *Alstroemeria insignis* vendo-se grande número de raízes tuberosas.

C — corte transversal a uma raiz tuberosa: cs = casca; cc = cilindro central.

Em certas plantas são as raízes que armazenam água, e os órgãos aéreos têm aparência tenra e delicada. Isto é o que ocorre, por exemplo, em *Alstroemeria insignis* (Fig. 144). Determinações feitas em laboratório mostraram-nos que 60-70% do peso fresco desta planta é devido às porções tuberosas das raízes. Nestas o teor de água determinado foi da ordem de 90%. Em plantas bem jovens como a da Fig. 144a, já encontramos numerosas raízes com reservas de água. Em outras espécies essas reservas localizam-se em rizômas, tubérculos, etc.

Um dos mecanismos de que as plantas dispõem para resistir à seca é a redução da superfície transpirante. O caso extremo é apresentado pelas cactáceas cujas folhas praticamente desapareceram, delegando ao caule a função assimiladora. As cactáceas epífitas da mata pluvial tropical não desenvolvem também suas folhas, o que nos sugere que esta adaptação à seca não é aqui supérflua. Certas asclepiadáceas trepadeiras, da mata, também apresentam-se áfílas. Só nos ramos jovens encontramos pequenas folhas. Os ramos adultos são verdes e despidos de folhas. Outras plantas não reduzem sua superfície transpirante de um modo tão extremo como as cactáceas. Quando o perigo do dessecamento se aproxima, limitam-se inicialmente a dispor suas folhas em tal posição que a incidência de raios luminosos sobre os limbos seja muito diminuída. Isto ocorre, por exemplo, com as folhas articuladas de várias marantáceas da mata, as quais crescem especialmente nas clareiras. Se a seca se acentua estas plantas enrolam seus limbos, diminuindo consideravelmente a superfície exposta. A Fig. 145 mostra a folha de uma tal planta, que, embora não ocorrendo em Paranapiacaba, ilustra muito bem o fato acima. Note-se que a superfície transpirante foi grandemente reduzida pelo enrolamento do limbo. Como esse enrolamento se dá, muitas vezes, para cima, poder-se-ia supor que, ao contrário de proteger a face estomatífera, mais a expõe às condições do ambiente. Como se observa, porém, na figura, apenas uma pequena parte da face inferior da folha fica exposta, ficando todo o restante da superfície estomatífera perfeitamente abrigada. Além disso, devemos lembrar que, uma vez fechados os estômatos, o que importa é a transpiração cuticular. E para a diminuição desta con-

tribui consideravelmente à redução da superfície exposta. Em *Polytrichum commune*, espécie que forma densos “gramados”, encontramos um mecanismo semelhante ao anterior. Em condições de alta umidade as folhinhas dispõem-se quase perpendicularmente ao caule da planta. Se o ambiente se torna mais sêco, essas folhinhas enrolam-se e realizam um movimento para cima, ficando, finalmen-

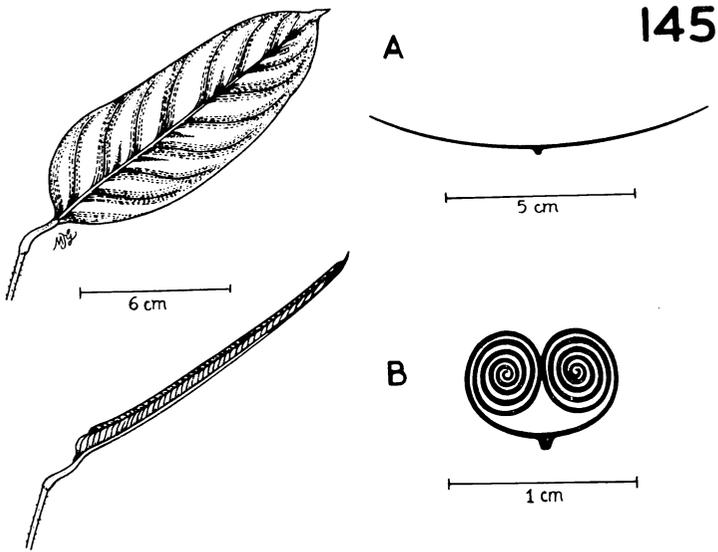


Fig. 145 — A — Fôlha distendida de uma marantácea, vista frontalmente e em corte transversal (esquemático).

B — fôlha enrolada da mesma marantácea, vista ao natural e em corte transversal (esquemático).

te. adpressas ao caule (veja Fig. 64a). Dessa forma a face superior, mais delicada, fica protegida pela face inferior cutinizada. Segundo Stocker (121) êsse movimento das fôlhas não constituiria

um mecanismo de defesa, pois, exerceria um efeito desfavorável para a planta, deixando exalar o ar úmido que se conserva no interior do "gramado" quando as folhas estão em posição vertical ao caule. Perguntamos, todavia, se êsse mesmo efeito não se verificaria após morte e perda das folhas, caso elas não se protegessem pelo mecanismo em discussão. Acreditamos, pois, que os movimentos das folhas de uma planta de *Polytrichum*, embora criem para as demais plantas do "gramado" condições desfavoráveis, podem ser, para o indivíduo que os realiza, um mecanismo de defesa. A proteção que êste mecanismo dá aos indivíduos, talvez, compense a exposição ao ar mais sêco a que ficarão sujeitos.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A mata pluvial tropical de Paranapiacaba encontra-se em condições de um clima extremamente úmido, numa região onde não há um período regular e definido de seca. No mês de menor pluviosidade — Julho — chovem ainda, em média, quase 200 mm. Estas condições, aliadas às de temperaturas elevadas, possibilitam o desenvolvimento de uma vegetação bastante densa, especialmente rica em epífitas.

Em certos anos, todavia, pode ocorrer um período de seca, que perdura de um a dois meses. Esta seca, que para uma vegetação mais rala poderia não constituir sério problema, pode, no entanto, afetar em alto grau a vegetação muito densa da mata. São as epífitas e as erbáceas terrestres que mais sofrem os efeitos da seca, em tais períodos. As epífitas desenvolvem sistemas radiculares aéreos, sem contacto, portanto, com as reservas hídricas do solo; as erbáceas terrestres limitam suas raízes às camadas superficiais do solo, as quais se dessecam com maior facilidade. Isto explica o comportamento dessas plantas com relação à seca. O perigo de transpiração excessiva não se limita, nas epífitas, apenas aos caules e às folhas, mas se estende também aos sistemas radiculares. Muitas destas plantas ficam, por vezes, com todos os seus órgãos completamente expostos à ação dessecadora do ar ambiente. Neste particular, a seca para as plantas de regiões áridas pode ser menos perigosa, pois, as raízes aí, por vezes profundas, ficam abrigadas no interior do solo. Para as epífitas e erbáceas terrestres a seca é agravada ainda mais pela ocorrência, junto a elas, de indivíduos que, desprovidos de adaptações que lhes permitam controlar sua transpiração, consomem água de maneira irrestrita. Desta forma, agindo como "mata-borrões", estas plantas contribuem para um mais rápido esgotamento da água. Entre as plantas que assim se comportam situam-se as himenofiláceas e diversos outros fetos, muitos musgos, hepáticas, etc.

As árvores, os arbustos e as lianas, encontrando condições gerais de elevada umidade, não formam raízes muito profundas, pois, o solo, quase sempre encharcado, não possui arejamento suficiente em profundidades maiores. Com suas raízes assim distribuídas em camadas superficiais, estas plantas podem, na ocorrência eventual de uma seca mais intensa, ter também seus sistemas radiculares atingidos pelo dessecação do solo.

A baixa luminosidade do interior da mata determina, por sua vez, o aparecimento de outras adaptações, como folhas de ampla superfície, estruturas delicadas, etc., que também podem ser desfavoráveis ao indivíduo, na eventualidade de uma seca.

Êstes fatos nos mostram que, ao lado da baixa luminosidade do interior da mata, as condições excepcionalmente favoráveis de suprimento de água reinantes durante a quase totalidade da vida das plantas da floresta pluvial tropical, permitem ou mesmo determinam, o desenvolvimento de certas características sociológicas, morfológicas e estruturais que, na ocorrência eventual de seca, contribuem para agravar ainda mais as suas conseqüências. Estas características são, naturalmente, as de mais fácil verificação, pois, quem penetra na mata encontra-as repetidamente. A sua interpretação quase sempre é fácil, pois o observador encontra a mata, em geral, em suas condições mais freqüentes, de elevada umidade, temperatura amena e estável, etc.

Devido a esta aparente falta de proteção contra a seca e ao fato de se desenvolverem em ambientes muito úmidos, em geral, as plantas da floresta pluvial tropical são consideradas "higrófitas", opondo-se assim às plantas de regiões áridas, bem adaptadas à seca, chamadas por Schouw (103, cit. Openheimer 82) de "xerófitas". Todavia, se examinarmos a bibliografia até hoje existente, sôbre a resistência à seca de espécies de diferentes associações, veremos que, a grande maioria dos trabalhos dedica-se ao estudo de plantas de regiões áridas e semi-áridas, quase nada existindo sôbre tal assunto com relação às plantas da floresta pluvial tropical. Ainda hoje estas plantas são caracterizadas especialmente por seus aspectos sociológicos, por elementos morfológicos e anatômicos (veja Schimper 102, Büming 11, Richards 98), pouca coisa existindo sôbre sua capacidade de resistir à seca. Os poucos trabalhos realizados sôbre a trans-

piração de plantas de mata pluvial tropical, de que temos conhecimento, foram feitos, em geral, com plantas cultivadas em condições de estufa. Ora, em tais investigações as plantas ficam submetidas a condições especiais, controladas, de umidade, temperatura e luminosidade, escolhidas de acordo com os valores médios destes fatores em regiões tropicais úmidas, onde aquelas plantas se desenvolvem. Subtraem-se-lhes, assim, as flutuações de condições que o ambiente natural lhes oferece. Os dados de transpiração obtidos referem-se a plantas que se encontram com um abastecimento favorável de água, não podendo, dessa forma, revelar qual seria o seu comportamento em condições críticas, as quais, ainda que em caráter esporádico podem sobrevir naturalmente. Não se pode, então, avaliar em toda a extensão a capacidade de reação da planta. Dá-se mais atenção, em geral, às condições médias do ambiente em que vive uma planta, do que às condições extremas a que ela pode estar sujeita. Esquece-se, assim, que estas condições extremas, embora pouco freqüentes, ou mesmo eventuais, são de extrema importância na seleção das espécies.

No presente trabalho tivemos a oportunidade de obter informações sobre o comportamento das plantas da mata pluvial tropical, quanto ao seu balanço hídrico, justamente num período de seca, quando tais plantas puderam, então, manifestar a sua capacidade de resistir a esta situação natural do ambiente, que lhes é imposta, embora só ocasionalmente.

E' nosso desejo salientar de início, que as conclusões a que chegamos baseiam-se na análise conjunta de um grande número de dados de diversa natureza, o que, acreditamos, reduz a possibilidade de eventuais erros.

Quanto ao balanço d'água da vegetação da floresta pluvial tropical durante a seca, podemos assim resumir os resultados obtidos:

1) Restrição da transpiração — durante os períodos de seca de 1958 e 1959, uma grande parte das espécies investigadas teve necessidade de restringir seu consumo hídrico. Entre estas, as que apresentaram restrições mais notáveis foram as epífitas e as ervas terrestres chegando mesmo a transpirar, durante quase todo o dia, apenas pela cutícula. Entre as lianas alguma restrição foi também observada, porém, de menor intensidade. As árvores e os arbustos,

exceção feita de alguns elementos arbóreos secundários, não tiveram necessidade de restringir sua transpiração.

2) Eficiência dos aparelhos estomáticos; velocidade de suas reações hidroativas de fechamento — de um modo geral, a maioria das espécies investigadas mostrou reações bastante rápidas revelando assim, alta eficiência dos aparelhos estomáticos no contróle da transpiração. Apenas algumas, particularmente as do segundo estrato arbóreo, tiveram reações mais lentas. As epífitas apresentam rápida restrição inicial, porém, em fechamento total mais demorado.

3) Transpiração relativa — as plantas da mata apresentaram valores de transpiração total relativa bastante baixos, especialmente as que restringiram sua transpiração mais acentuadamente. A transpiração cuticular relativa revelou, para a maioria das espécies, uma elevada eficiência da cutícula na proteção contra a perda d'água. Os valores encontrados aproximam-se, e às vezes até mesmo equivalem aos encontrados por outros autores para plantas de regiões áridas.

4) Déficit de saturação — de um modo geral foi bastante baixo, particularmente para os elementos arbóreos e arbustivos. Entre as epífitas algumas apresentaram déficits bastante elevados. Entre estas contam-se particularmente as espécies que resistem à seca por tolerância ao dessecação. Os valores encontrados para estas plantas foram, por vezes, superiores àquêles que representam os déficits sub-letais de muitas plantas de deserto.

5) Resistência ao dessecação — investigada em um feto e em um musgo, ambos poiquilohídricos, mostrou-se bastante elevada, apenas ligeiramente inferior à de *Selaginella convoluta*, espécie “revivescente” da caatinga, investigada por Morello (74). Estas observações parecem-nos as mais adequadas a demonstrar que, o fato de uma planta ser higromorfa e tipicamente de ambiente úmido não deve significar necessariamente que ela não possua uma resistência à seca semelhante à de plantas xerofíticas. Em outras palavras, uma planta higromorfa não é necessariamente higrofítica.

6) Sucção celular — os poucos dados de que dispomos mostram valores bastante baixos, o que se compreende, pois, algumas das plantas investigadas tiveram suficiente suprimento d'água mesmo

durante a época sêca; as que não o tiveram, restringiram acentuadamente sua transpiração.

Quanto aos caracteres morfológicos e anatômicos, as plantas da floresta pluvial tropical, especialmente as epífitas e as erbáceas terrestres, apresentam diversos elementos de proteção contra a sêca, como cutículas impermeáveis, epidermes de paredes reforçadas, reservas de água, redução de superfície transpirante, pilosidade nos limbos foliares, etc.

As plantas da mata pluvial tropical estão, portanto, adaptadas a resistir a períodos de sêca, de certa duração, por meio não só de elementos materiais, mas também, e principalmente, de mecanismos fisiológicos como capacidade de restrição da transpiração ou de tolerância a altos déficits de saturação. Parece haver entre elas, uma tendência maior para o desenvolvimento de adaptações transitórias à sêca, isto é, que não se manifestam permanentemente, mas sim que apareçam e atuem apenas quando necessitados. Em outras palavras, parece haver um predomínio das adaptações fisiológicas à sêca, em relação às morfológicas. Estas, quando ocorrem, são de natureza tal a não prejudicar a absorção do  $\text{CO}_2$ , ou a iluminação dos tecidos clorofilados. Assim é que, densa pilosidade, caducidade das fôlhas, redução da superfície foliar, estômatos em criptas ou no fundo de covinhas, caracteres êstes que poderiam prejudicar a assimilação do gás carbônico pela planta (cf. Ferri 26), não foram por nós encontrados com grande freqüência. Embora as plantas da mata pluvial tropical possam, na maior parte do ano, abrir seus estômatos durante todo o período de iluminação, dada a grande umidade geralmente reinante, a assimilação do  $\text{CO}_2$  pelas plantas de sombra, e mesmo pelas arbóreas jovens, é limitada pela baixa iluminação. O problema da luz não é, para estas plantas, apenas eventual, como o da sêca, mas sim permanente. Não seria, portanto, interessante, o desenvolvimento de elementos de defesa contra a sêca, que tivessem um caráter definitivo, pois, durante a maior parte da vida da planta êstes elementos poderiam ser não só inúteis mas prejudiciais. Os caracteres xeromorfos que mais freqüentemente encontramos são: suculência devida a reservas de água em raízes, caules ou fôlhas e cutículas espessas. Estas adaptações morfológicas, que têm caráter definitivo, não devem, no entanto, exercer um efei-

to deprimente sobre a fotossíntese. É verdade que certas xeromorfoses apresentadas por epífitas, como algumas espécies de cactáceas, poderiam determinar esse efeito. Nelas há redução radical da superfície foliar, tornando-se o caule o órgão assimilador. Também em bromeliáceas, com suas numerosas escamas e epidermes duplas e reforçadas, tal efeito poderia ocorrer. Nestes casos, como estas plantas vivem, em geral, no alto das copas das árvores, onde certamente obtêm intensidades luminosas mais elevadas, o problema criado por estas xeromorfoses de caráter permanente não seria de grande importância. Entre as erbáceas terrestres alguns destes caracteres também podem, por vezes, aparecer; as plantas que os apresentam, porém, só se desenvolvem, em geral, em pequenas clareiras da mata, onde a intensidade luminosa é maior.

A interpretação que formulamos, sobre o predomínio de adaptações fisiológicas de proteção contra a seca, em relação às morfológicas, baseia-se nas idéias de Ferri (26) que, de maneira semelhante interpretou o acentuado xeromorfismo das plantas de cerrado e a sua menor freqüência na vegetação da caatinga.

Como já notara Schimper (102), as epífitas do interior da mata, situadas em níveis inferiores não apresentam, em geral, características xeromorfas. O contrário, no entanto, se dá com as situadas nos topos das árvores, mais expostas à luz. Quanto às causas deste maior xeromorfismo das epífitas de estratos superiores, parece-nos que as idéias de Arens (5), formuladas para explicar o xeromorfismo do cerrado, podem aqui ser aplicadas. Segundo esse autor, o xeromorfismo poderia ser explicado em base da relação

---

carbohidratos produzidos . Se essa relação fôr superior a 1 o ex-

cesso de carbohidratos produzidos poderia ser utilizado na formação de celulose, lignina, cutina, óleos etc. Isto resultaria, então, em células com paredes espessas, cutículas grossas, riqueza em elementos mecânicos, pêlos abundantes, súber desenvolvido etc. Esse "superavit" de carbohidratos poderia ser devido a uma relativa falta de água, ou à deficiência de N ou outros elementos. Preferindo o termo escleromorfismo a xeromorfismo, Arens distingue, então, o escleromorfismo xérico do escleromorfismo oligotrófico. Assim ex-

plicado, o escleromorfismo poderia ser encontrado tanto entre xerófitas como em higrófitas ou mesófitas (24). Como revelam nossos dados anatômicos, isto realmente parece acontecer. Desta forma, poderíamos interpretar o maior escleromorfismo das epífitas dos andares superiores como sendo, talvez de natureza oligotrófica. Como se sabe, a nutrição mineral das plantas epífitas depende, em grande parte, da decomposição de detritos vegetais que, caindo das copas das árvores podem se acumular sobre seus troncos e ramos ou ser coletados pelas próprias epífitas que aí se desenvolvem. Além disto, muito deve contribuir ainda para a sua nutrição mineral, a excreção de sais pelas cutículas das folhas das árvores (cf. Arens e Lausberg 6) que dissolvidos na água que quase constantemente as umedece, goteja sobre as plantas situadas mais abaixo. É claro que, quanto mais baixa estiver situada a epífita, tanto mais poderá contar ela com estes detritos e com os sais excretados pelas cutículas foliares das árvores, arbustos, lianas etc. Ao contrário, as situadas mais acima, contarão com um suprimento de elementos minerais tanto menor quanto mais altas estiverem. Acresce que elas são constantemente lavadas pela água "destilada" da chuva, o que naturalmente contribui para o seu empobrecimento. O substrato das epífitas inferiores, ao contrário, recebe a água que goteja das copas ou que escorre pelos troncos, a qual sempre deve trazer alguma parcela de sais minerais. Em conclusão, o aumento da altura em que se situa uma epífita acarreta para ela ao mesmo tempo um aumento da intensidade luminosa, o que lhe possibilita uma produção de açúcares mais intensa, e uma pobreza maior em elementos minerais, o que lhe dificulta o consumo dos carboidratos como alimento energético ou sua transformação em elementos plásticos. Daí resultaria, então, um quociente (produção / consumo) maior que 1, responsável pelo xeromorfismo. Esta mesma hipótese poderia ser aplicada ao caso das erbáceas terrestres das clareiras, que, mais expostas à luz e à lavagem de seus substratos, devem poder atingir quocientes maiores que 1.

---

(24) — Na literatura há muitos dados que corroboram tais idéias (cf. Killian et Lemée 51, Grieve 35 e Ferri 27, entre outros).

Finalmente, podemos concluir que muitas plantas da floresta pluvial tropical, particularmente as epífitas e erbáceas terrestres, dispõem de certas adaptações eficientes para resistência à sêca, especialmente de natureza fisiológica. Estas adaptações, quando comparadas qualitativa e quantitativamente com as de espécies de regiões áridas ou semi-áridas, não mostram grandes disparidades. Numerosos e eficientes caracteres de adaptação à sêca (caracteres xerófiticos), geralmente atribuídos exclusivamente às plantas de ambientes áridos, podem, no entanto, ser apresentados também por plantas de ambientes úmidos. O fato de uma espécie ser típica de uma associação higrófila ou de ser um exemplo clássico de higromorfismo, não deve significar, necessariamente, que ela seja desprovida de qualidades que lhe permitam resistir à sêca. De início esta afirmação poderia parecer paradoxal. Se atentarmos, entretanto para o fato de que, mesmo os ambientes extremamente úmidos podem estar sujeitos a períodos eventuais de sêca e que, em tais períodos o número de concorrentes com que cada indivíduo terá que lutar em disputa da água, pode ser muito grande, poderemos com facilidade compreender a razão de sua elevada capacidade de resistência à sêca. Não podemos nos esquecer que as condições ambientes não são perfeitamente constantes, estando, às vezes, sujeitas a variações bastante profundas. Não estivessem capacitadas a resistir a um insuficiente suprimento d'água, muitas plantas da floresta pluvial tropical seriam de pronto eliminadas na eventualidade da primeira sêca. Embora estas plantas não tenham oportunidade de manifestar com frequência sua elevada capacidade de resistir à sêca, elas constituem, portanto verdadeiras xerófitas, desde que aceitemos o termo "xerófito" como sinônimo da expressão "planta adaptada à sobreviver à sêca" (25), o que, diga-se de passagem, é, por muitos autores contestado (cf. Levitt e col. 58). Dada a eventualidade com que ocorrem os períodos de sêca, estas plantas poderiam ser denominadas, talvez, "xerófitas eventuais". Esta nossa conclusão encontra certo apoio no trabalho de Gessner (34) que, ao terminar o capítulo sobre transpiração das plantas epífitas, assim se expressa: "Portanto, também com respeito à restrição transpiratória, a maioria das epí-

---

(25) — Essa é a tendência de Ferri (informação verbal) da qual compartilhamos.

fitas prova sua qualidade de xerófita genuína”. Bünning (11), salientando a falta de contacto das plantas epífitas com o solo, afirma que tais plantas “adquirem freqüentemente o caráter de xerófitas”. Wettstein (131) referindo-se ao xeromorfismo de certas epífitas diz: “observado superficialmente poderia, até certo ponto, parecer contraditória em relação às condições climáticas da floresta pluvial; esta estrutura é, entretanto, perfeitamente compreensível, quando se toma em consideração a irregularidade e a falta de segurança no fornecimento de água e a variabilidade nas condições de umidade do ar”.

E' de esperar que as plantas xerófitas das regiões áridas estejam capacitadas a resistir a um insuficiente suprimento hídrico por períodos mais longos que as xerófitas eventuais da floresta pluvial tropical. Pelo que conhecemos da climatologia das regiões tropicais úmidas, períodos de sêca tão longos como aquêles característicos das regiões áridas não ocorrem. Desta forma, é de se esperar que as plantas da mata pluvial tropical não estejam adaptadas a sêcas extremamente longas, uma vez que êste fator provávelmente, não deve ter exercido sua influência na seleção das espécies daquela vegetação. Qual o limite máximo de extensão do período de sêca que elas suportariam, em suas condições naturais, não podemos precisar e acreditamos ser difícil fazê-lo. As plantas da mata parecem estar capacitadas a se desenvolver em regiões mais sêcas do que aquelas em que atualmente se encontram. Os dados aqui publicados, levam, de certa forma, a essa conclusão. De outro lado, muitas espécies da mata são encontradas em regiões bem mais sêcas que as encostas da Serra do Mar. Assim, por exemplo, em São Paulo, onde existe um período de sêca definido e regular de 3 a 4 meses — de junho a agosto — encontram-se espécies como *Alchornea triplinervia*, *Inga sessilis*, *Euterpe edulis*, *Aechmea distichantha*, *Epidendrum ellipticum*, *Lycopodium cernuum*, *Tillandsia stricta*, *Vriesea hieroglyphica*, *Geonoma schottiana*, entre outras, vivendo em condições naturais (veja-se Joly 46 e Hoehne e col. 44). Por outro lado, muitas epífitas da mata pluvial tropical de Paranaíacaba, especialmente bromeliáceas, certas ervas terrestres e trepadeiras, podem ser cultivadas em São Paulo, sem irrigação artificial. Wettstein (131) cita, por exemplo o caso de *Zygopetalum mackaii* que, viven-

do nas matas pluviais tropicais como epífita, “na região das savanas (nossos cerrados) <sup>(26)</sup> cresce, como as nossas orquídeas européias, na terra” Schimper (102), referindo-se às epífitas das matas pluviais tropicais diz: “As epífitas dos ramos mais altos e portanto mais intensamente irradiadas, são idênticas às que formam a flora aérea das florestas claras e das savanas de regiões secas e abertas”. Estas observações parecem confirmar, portanto nossos resultados e conclusões.

### CONTRIBUIÇÃO DOS NOVOS RESULTADOS À SOLUÇÃO DE VELHOS PROBLEMAS

#### *A origem dos cerrados*

Não é nossa intenção entrar aqui em uma ampla discussão de um problema tão vasto e complexo como este, mas apenas mostrar que os nossos dados poderiam oferecer certos subsídios à sua solução.

O problema da origem dos campos cerrados acha-se ainda em aberto. Atualmente três hipóteses são aventadas (veja-se literatura em Ferri 26): 1) os cerrados são sempre uma vegetação secundária, 2) os cerrados são sempre vegetação primária, 3) os cerrados podem ser vegetação primária ou secundária. A primeira hipótese admite que os cerrados constituem sempre um tipo de vegetação que invadiu e ocupou áreas devastadas e que se mantém graças à sua resistência ao fogo, fator este que, pela ação do homem, periodicamente exerce o seu efeito. A segunda, num ponto de vista diametralmente oposto, admite que os cerrados são primários, constituindo sempre vegetação climax. A terceira, mais moderada, concilia os dois pontos de vista, admitindo que há cerrados primários e outros secundários. Ferri (26) defende esta última hipótese. No caso particular do cerrado de Emas, que estudou (24), acha não se tratar de uma vegetação climax mas sim de um sub-climax de fogo. Acredita porém, como Rawitscher (91), que há cerrados primários, pois um tipo tão especializado de vegetação não poderia ter sido criado pelo fogo. Concordamos com tal argumentação. Nossos

---

(26) — Nota do autor.

dados presentes parecem indicar que, dotada como está, de adaptações que lhe permite viver em regiões um pouco sêcas, é possível que a vegetação das florestas pluviais se estendessem, em épocas passadas, sobre certas áreas hoje cobertas por campos cerrados. Com a devastação contínua e persistente, incluindo o uso do fogo, a regeneração da mata teria sido impossibilitada, ocorrendo então a invasão por elementos de cerrado e a sua fixação. Já tivemos oportunidade de observar essa invasão em regiões há pouco tempo devastadas do norte do Paraná (Campo do Mourão) (Coutinho e Ferri 16), cuja vegetação não tem ainda o aspecto típico de cerrado, mas apresenta um grande número de jovens plantinhas, providas de sementes de espécies de cerrado. Êste fato, como ressalta Ferri (28) não é típico de cerrados velhos e bem estabelecidos. A mistura de "seedlings" de espécies de cerrado com alguns elementos adultos da mata, parece mostrar a invasão do primeiro sobre o segundo.

#### *Reflorestamento de áreas hoje ocupadas por cerrados*

Quanto ao problema do reflorestamento, Rawitscher e col. (94) mostraram que as reservas de água existentes nos solos dos campos cerrados (Emas) permitiriam o desenvolvimento de uma vegetação bem mais densa, talvez até mesmo do tipo de floresta úmida. A água encontrada nas camadas situadas acima do lençol era equivalente, quantitativamente, ao total de 3 anos de precipitações médias da região (1300 mm). Schimper (102) entretanto, afirma que: "Uma vez ultrapassada a crista da montanha (refere-se à Serra do Mar) <sup>(27)</sup>, a quantidade das chuvas torna-se inferior ao necessário para floresta alta..." com o que não concordamos, uma vez que na região de Volta Grande, próxima a Curitiba, onde chove ao redor de 1500 mm anuais, encontra-se mata pluvial tropical com espécies epífitas como *Trichomanes tenerum*, *Hymenophyllum caudiculatum*, *Polypodium catharinae*, *Hypocyrtia radicans*, *Pleiochiton ebracteatum*, *Fuchsia regia*, *Epidendrum ellipticum*, *Maxillaria picta*, *Sophronites coccinea* (veja Hertel 43), idênticas, portanto, às que ocorrem nas matas de Paranapiacaba. Ora, em regiões cobertas por

---

(27) — Nota do autor.

cerrado, as precipitações médias anuais podem ser até superiores. Além disso, Ferri (24) já lembrou que nas florestas do interior de São Paulo, de natureza pluvial (veja também Rawitscher 88), não caem precipitações maiores que em muitas regiões onde há campos cerrados.

Se, de um lado, as condições hídricas médias das regiões hoje ocupadas por cerrados são suficientes para o desenvolvimento de uma floresta talvez até do tipo úmido (Rawitscher e col. 94), as espécies desta, de outro lado, como demonstramos, têm capacidade intrínseca para suportar condições mais secas que aquelas em que atualmente vivem. Dêste modo, quanto ao fator água, parecem-nos bem promissoras as possibilidades de reflorestamento dos nossos campos cerrados, com espécies de nossas próprias matas.

#### *O problema do xerofitismo*

O termo "xerófita" parece ter sido empregado pela primeira vez por Schouw (103, cit. Grieve 35), que assim denominou as plantas que se desenvolvem em ambientes áridos. O emprêgo que êle deu a êsse termo tinha, pois, um caráter puramente fitogeográfico, nada dizendo do comportamento das plantas por êle abrangidas.

Em 1898 Schimper (102) procurou introduzir na conceituação de plantas xerófitas certas características morfológicas. Para êle, xerófitas eram plantas expostas a condições deficientes de suprimento d'água, isto é, que cresciam em ambientes secos; elas se distinguem por certos caracteres morfológicos que lhes determinavam baixa transpiração. Segundo Maximov (64) isto não correspondia à realidade, pois, plantas xerófitas, quando bem supridas de água podiam transpirar até mais que plantas mesófitas. Assim, usar a razão de transpiração como prova de xerofitismo não tinha sentido; não era a baixa razão de transpiração que caracterizava as xerófitas, mas sim sua capacidade de resistência à seca. Para manter seu ponto de vista, Maximov teve que excluir do grupo das xerófitas inúmeras plantas típicas de regiões áridas, colocando-as em pequenos grupos de situação pouco precisa. Foi o que aconteceu com as plantas efêmeras dos desertos. Embora vivendo lado a lado com as plantas que Maximov reputava verdadeiras xerófitas, estando, por-

tanto, adaptadas ao mesmo ambiente e participando às vezes até da mesma associação, êle as excluiu do grupo das xerófitas, pelo fato de seus órgãos vegetativos não resistirem à sêca. Concordamos plenamente com Levitt (57) ao admitir que não há razão para se pensar assim. Uma espécie pode sobreviver à sêca graças a um determinado caráter adaptativo de que disponha. Outra pode sobreviver também, graças a um outro caráter, que para ela seja tão eficiente quanto o primeiro para a espécie anterior. E' óbvio que se uma espécie tolera um dessecação acentuada ela pode dispensar caracteres que lhe garantam uma eficiente proteção contra a transpiração e vice-versa. Como esclarece Levitt, a natureza de defesa da planta contra a sêca pode ser de dois tipos: evitar o dessecação ou suportá-lo. Ambos podem ser eficientes. Não concordamos com o ponto de vista de Oppenheimer (82) em relação às efêmeras dos desertos: "Les éphémères qu'une pluie suffit à faire naître (Volkens; 233 p. 20) et qui germent, se développent et amènent leur semence à maturité en quelques semaines, échappent, en fait, aux très longues périodes de sécheresse qui se produisent périodiquement dans les déserts et, par suite, elles ne présentent aucun caractère d'adaptation. Il semble donc difficile de les classer parmi les xérophytes". Se esta ausência absoluta de adaptação à sêca fôsse verídica não poderíamos compreender como estas espécies não foram eliminadas durante a evolução pela seleção natural, dos ambientes secos em que vivem. Se elas vivem nos desertos e aí se mantêm, é porque estão adaptadas a êste ambiente, caso contrário seriam eliminadas. O fato delas escaparem à sêca não importa. Esta é apenas uma das formas de evitar o dessecação. Por outro lado, muitos órgãos de plantas reconhecidas como xerófitas, deixam de existir, durante a sêca nos desertos, pelo fato de serem eliminados pela planta. Êste mecanismo de resistência à sêca é semelhante ao das efêmeras, apenas não é tão drástico.

Em 1931 Maximov (65, cit. por Grieve 35) propôs considerar que "Xerófitas são plantas de habitats secos, capazes de restringir a razão de transpiração a um mínimo quando em condições de deficiência de água". Pelas razões já expostas atrás, também não podemos aceitar êste conceito. Aliás, foi o próprio Maximov (64) que observou, anteriormente: "Many investigations (e. g. Fitting, 1911,

and Kamerling 1914) state that branches of such typical desert plants as *Alhagi camelorum* or *Citrullus colocynthis* wilt immediately on being detached from the plant", o que parece indicar baixa capacidade de restrição da transpiração em condições de deficiência de água.

Parece, assim, apesar de tudo, que Maximov (65, cit. Grieve 35) manteve em seu conceito de xerofitismo, o aspecto fitogeográfico da definição de Schouw. Procurou, entretanto, caracterizar as plantas xerofíticas pelo seu comportamento em relação à sêca. Como já o fizera Schimper, Maximov procurou definir as xerófitas, não só por motivos fitogeográficos mas também por razões ecológicas. Ao eliminar as efêmeras dos desertos do grupo das xerófitas tentou, talvez, dar mais ênfase às características ecológicas, desprezando mesmo a situação fitogeográfica da espécie. A nosso ver, sua maior falha consistiu em procurar restringir o comportamento das xerófitas, em relação à sêca, a certos mecanismos de defesa. O que há de característico para as xerófitas não é este ou aquele tipo de mecanismo de defesa contra a sêca, mas sim a sua resistência a um deficiente suprimento hídrico. A definição de Maximov seria, a nosso ver, mais correta se êle se limitasse a afirmar que: xerófitas são plantas de habitats secos, capazes de resistir a condições de deficiência de água.

Levitt e col. (58) acreditam, entretanto, que as plantas xerófitas não devem ser definidas apenas pela sua distribuição fitogeográfica e resistência à sêca, mas também, pela sua resistência às outras condições reinantes nos ambientes áridos, como temperaturas elevadas, ventilação, adaptação aos fotoperíodos, termoperíodos, etc.

Ora, tôdas estas outras condições consideradas por Levitt e col. (58) são extremamente variáveis, de uma região árida para outra. Há ambientes áridos onde a temperatura é elevada e outros onde ela é extremamente baixa. Em certos desertos há tempestades de areia; nos desertos rochosos este fator ambiente não existe. Se estas condições são tão variáveis dentro das regiões áridas, o comportamento das plantas que aí vivem, com relação a esses fatores, também deverá ser. Tais comportamentos tão heterogêneos não poderão servir, portanto, para definir uma classe de plantas, que, para serem reunidas devem apresentar qualidades em comum. A concei-

tução de xerófitas de Levitt e col. (58) parece-nos, portanto, inaceitável. Por outro lado, as adaptações que os autores acima exigem de uma planta, para considerá-la xerófita, referem-se a condições ambientes que não são suficientes nem necessárias para caracterizar como árida uma região.

Como Meigs (69) já salienta, a única condição necessária e suficiente para qualificar um ambiente como árido é a escassez de água. Conseqüentemente, o único caráter que nos permite qualificar uma planta como xerófita é a resistência à seca.

Seguindo os padrões clássicos, a definição de xerófitas deveria permanecer, portanto, como: plantas de habitats secos, capazes de resistir a condições de deficiência de água. Entretanto, esta definição sugere certa dúvida. Estariam as condições de deficiência de água limitadas aos habitats secos?

O termo "habitat", como é óbvio, é um termo de síntese, e nele estão compreendidos todos os fatores naturais ou artificiais, que circundam o indivíduo e sobre ele influem. Entre estes fatores podemos assinalar, de passagem, a temperatura, as precipitações, o vento, o fogo, a luz, elementos minerais do solo, CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, a concorrência de outros indivíduos da mesma espécie ou de espécies diversas, etc. Uma espécie apta a viver em determinado habitat deve estar adaptada às condições criadas pelos fatores em si e pelo seu conjunto.

Os habitats, tão diversos do ponto de vista biológico são, na realidade, determinados, fundamentalmente, pelos mesmos fatores gerais. O que varia é o grau com que cada fator se manifesta. Pode-se imaginar, então, que, com os mesmos fatores uma grande variedade de ambientes possa ser criada, dado o grande número de combinações possíveis. Parece-nos não haver lei na natureza que impeça que em dois habitats diversos, um mesmo fator se manifeste com a mesma intensidade.

Dependendo do grau de manifestação, cada fator determina para o indivíduo uma certa condição. Assim, baixa temperatura determina a condição de frio; falta de chuvas, a condição de seca, etc. A mesma condição pode, entretanto, ser determinada por fatores diversos. Assim, a condição de seca pode decorrer de falta

de chuvas, de um quociente  $\frac{\text{evaporação}}{\text{precipitação}}$  muito elevado, da existência de solo, de uma utilização muito grande de água, por concorrência de indivíduos, de um consumo geral maior que o suprimento etc.

Dos fatos acima expostos pode-se concluir que:

- 1) espécies de habitats diversos podem estar sujeitas à mesma intensidade de um mesmo fator.
- 2) espécies de habitats diversos, embora não sujeitas a um mesmo grau de intensidade de um determinado fator, podem, no entanto, estar expostas a uma condição idêntica.
- 3) as condições de deficiência de água não devem estar necessariamente limitadas aos habitats áridos.

Como para a seleção da espécie o que importa é a sua adaptação às condições determinadas pelos fatores ambientes e não como tais condições surjam, podemos concluir que:

- 4) espécies de habitats diversos embora não sujeitas a um mesmo grau de intensidade de um determinado fator, podem ter a mesma adaptação a uma determinada condição que dêle possa decorrer.

Esta última conclusão permite-nos finalmente assegurar que, a resistência à deficiência de água não deve ser um caráter limitado às plantas de habitats áridos, mas sim de ocorrência muito mais geral. Ora, se o que caracteriza as xerófitas é a resistência à seca e se esta resistência não é encontrada apenas em ambientes áridos, como no presente trabalho tivemos oportunidade de demonstrar, não subsiste razão para que se chame de xerófitas apenas às plantas limitadas a tais ambientes. Xerófitas, isto é, plantas resistentes à seca, podem ser encontradas nos mais variados ambientes, pois em qualquer ambiente, seja falta de chuvas, grande concorrência entre numerosos indivíduos, ou por qualquer outra razão, pode haver condições de deficiência de água.

A resistência à seca deve ser, portanto, a qualidade típica das xerófitas, não importando a sua situação fitogeográfica. É claro que

plantas com essa qualidade podem diferir quantitativamente, assim como é claro que o mesmo fenômeno possa se manifestar em diversos graus. Da mesma forma que para qualificarmos uma planta como fotossintetizante não nos interessa com que intensidade ela faça fotossíntese, para que ela seja considerada uma xerófita basta que seja resistente à seca.

Se assim conceituarmos o xerofitismo como resistência à seca, veremos nêlo um fenômeno extremamente geral. E nada mais lógico, se nos lembrarmos que um dos sentidos da evolução das plantas foi a ocupação dos continentes, isto é, a mudança do ambiente aquático para o terrestre. Como no reino animal, também no vegetal a conquista da terra "obrigou" os seres a se protegerem contra o perigo do dessecação. Isto não deve significar, entretanto, que as plantas aquáticas sejam desprovidas de qualquer resistência à seca. Podemos imaginar sem dificuldade que, mesmo entre estas plantas deva existir certo grau de resistência à seca, bastando para isso lembrar que até mesmo lagos e rios podem eventualmente secar e que a ausência absoluta de resistência levaria à extinção de uma espécie restrita a um lago ou rio determinado, caso tal lago ou rio secasse uma só vez que fôsse, completamente, o que, no longo curso da evolução, não é difícil imaginar que tenha às vêzes acontecido.



## RESUMO

As matas pluviais cobrem cerca de 50% da superfície do território brasileiro. Este fato, aliado à escassez de pesquisas sobre a economia hídrica dessa vegetação em condições naturais, deu-nos estímulo para a realização do presente estudo.

A parte experimental foi executada na floresta pluvial tropical da Estação Biológica do Alto da Serra, em Paranapiacaba, município de Santo André, Estado de São Paulo.

Nessa localidade, as precipitações médias anuais são da ordem de 3.600 mm, não havendo um período de seca regular e definido. Eventualmente, entretanto, em certos anos ocorre uma seca bastante intensa. Esta se manifesta não só pela brusca diminuição das precipitações, mas, também, por um abaixamento das condições de umidade relativa, até durante as noites. A temperatura, mesmo nos períodos de seca, é bastante amena. Alguns dados sobre as médias de temperaturas máximas e mínimas mensais em Paranapiacaba, são apresentados, bem como informações sobre a distribuição anual das precipitações.

Quanto à vegetação, além de algumas fotografias ilustrativas, juntamos uma lista das espécies mais frequentes e indicações das síndias de que participam.

Foram feitas determinações do andamento diário da temperatura, umidade relativa e evaporação durante os períodos de seca, de 1958 e 1959. Em certos dias as condições de umidade podem cair até abaixo de 50%. A variação de temperatura, no decurso do dia é pequena. A evaporação atinge seu valor máximo, em geral, antes do meio dia.

O estudo da transpiração e da velocidade dos movimentos hidroativos dos estômatos foi feito pelo método das pesagens rápidas, com uma balança de torção. O grau de abertura dos estômatos foi investigado pelo método de infiltração com xilol.

Os déficits de saturação das folhas foram calculados como porcentagens do conteúdo máximo de água. A resistência ao dessecação foi investigada em um feto (*Hymenophyllum polyanthos* Sw.) e um musgo (*Polytrichum commune* Hedw.), colocando-os em câmaras contendo cloreto de cálcio anidro (HR de 5 — 10%), por períodos variáveis de tempo e depois testando, de várias maneiras, a sua vitalidade, inclusive por verificação de seu crescimento.

A força de sucção das células das folhas foi estudada em algumas espécies, utilizando-se para isso um método refractométrico.

Estudos de anatomia das folhas, assim como de alguns elementos especiais de proteção contra a seca, foram também realizados.

Os principais resultados podem ser assim resumidos:

1) Durante o período de seca, grande parte das espécies investigadas teve necessidade de restringir seu consumo hídrico. As restrições mais acentuadas foram observadas entre as epífitas e as erbáceas terrestres; algumas lianas mostraram restrições um pouco menos acentuadas. Árvores e arbustos, em geral, transpiraram livremente.

2) A velocidade das reações hidroativas de fechamento dos estômatos revelou, na grande maioria das plantas investigadas alta eficiência dos aparelhos estomáticos.

3) A transpiração relativa foi bastante baixa, especialmente entre as epífitas e as ervas terrestres. A transpiração cuticular, em geral, foi bem pequena, revelando assim eficiente proteção contra a perda d'água.

4) Os déficits de saturação foram baixos, comprovando a existência de bom suprimento d'água de certas espécies e a elevada capacidade de economia de outras.

5) A resistência ao dessecação, investigada em uma himenofitácea e em um musgo, mostrou que estas plantas estão adaptadas a suportar um dessecação intenso por um período relativamente longo, assemelhando-se, assim, nesse particular, à *Selaginella convoluta* (Valk. et Arn.) Spring., espécie de caatinga.

6) A sucção celular apresentou valores baixos, o que, em conjunto com os pequenos valores de déficit de saturação espelha bom suprimento de água de certas espécies e capacidade de restrição do consumo hídrico de outras.

7) Os estudos morfológicos e anatômicos revelaram diversas características, tidas em geral, como adaptações a ambientes sêcos. Com grande freqüência foram encontrados elementos armazenadores de água.

### *Conclusão*

A vegetação da mata pluvial tropical desenvolve-se em um ambiente geralmente úmido. No entanto, em certos anos pode ficar exposta a uma sêca, que é agravada pela grande densidade de indivíduos, os quais estão sujeitos a uma competição muito grande, para a obtenção de água e ainda por certas características ecológicas, desenvolvimento, etc. Podemos, por isso, compreender a razão de tôdas as adaptações, especialmente fisiológicas, de resistência à sêca, que aí existem.

Comparando as plantas da mata pluvial tropical com as de regiões áridas e semi-áridas, em relação à eficiência de seus dispositivos de resistência à sêca, chegamos à conclusão de que muitas espécies da mata, particularmente epífitas e erbáceas terrestres, comportam-se, em verdade, como as chamadas xerófitas.

Com tais informações procuramos trazer talvez certa contribuição ao esclarecimento de alguns velhos problemas, como o da origem dos cerrados, o do reflorestamento de áreas hoje cobertas por essa vegetação e o problema do xerofitismo. Com respeito a êste último, analisamos criticamente vários conceitos existentes, e, com base em nossos resultados, concluímos que o xerofitismo não deve estar restrito apenas à vegetação de regiões áridas, sendo antes um fenômeno extremamente geral, uma vez que condições de sêca, determinadas por causas diversas, não se limitam a essas regiões áridas. Uma nova conceituação de xerofitismo, daí decorre, segundo a qual xerófitas seriam plantas resistentes à sêca, não importando o mecanismo de resistência, nem tampouco a situação fitogeográfica da espécie considerada.



## SUMMARY

About 50% of the Brazilian territory is covered with rain forests. This fact, joined with the scarce amount of data concerning the water economy of this type of vegetation in its natural condition, has stimulated us to the realization of the present paper.

The experiments were carried out in the tropical rain forest of the Biological Station of Alto da Serra, near Paranapiacaba, State of São Paulo. In this locality the average rainfall is 3600 mm per year, with no regular or definite dry period. Nevertheless, eventually, in certain years the plants of that forest are exposed to a dry period of about 60 days. This period is characterized not only by a sudden fall of the precipitation values, but also by the occurrence of lower relative humidity values, even during the night. The temperature is relatively high, around 20 C. Averages of the maximum and minimum monthly temperatures and yearly distribution of the precipitations are presented.

A list of the most frequent species as well as family and "synusiae" to which they belong, is also presented.

During the dry periods of 1958 and 1959 determinations were made concerning the daily march of temperature, relative humidity and evaporation. During certain days the percent humidity can fall even under 50%. The temperature variations during the day are not very great. In general, evaporation reaches its maximum value before noon.

The daily march of transpiration of about 20 species as well as the effectiveness of the stomatal closure, were determined using the rapid weighing method.

The stomatal behavior during the day was measured by the infiltration method.

Saturation deficits of the leaves were determined in % of the maximum water content.

The resistance to extremely dry conditions was investigated in two poikilohydrous plants (*Hymenophyllum polyanthos* Sw. and *Polytri-*

*chum commune* Hedw.). Samples of these two species were put in a dry chamber (relative humidity 5-10%, temperature 20 C) during 5, 10, 15, 20, 25 days and then transferred to a humid chamber. Their vitality was then tested in several ways, including growth.

The diffusion pressure deficits were investigated in some species by the refractometric method.

The anatomy of the leaves as well as some special morphological elements were also investigated.

A summary of the principal results can be presented as follows:

- 1) during the dry period the major part of the species investigated had restricted their water consumption. The restrictions were more notable between the epiphytes and ground herbs. Some lianas have made also restrictions but not so strongly as epiphytes and herbs. In general trees and shrubs transpired without restrictions.
- 2) the hydroactive closure reaction of the stomata showed that the major part of the species investigated can, with high efficiency, control the transpiration loss of water.
- 3) the relative transpiration was very low, specially between epiphytes and ground herbs. Cuticular transpiration was in general also very low, showing a very good protection against water loss. In one epiphyte it was only 0.3% of the evaporation.
- 4) the saturation deficits were very high in some epiphytes. *Hy-menophyllum polyanthos* Sw. showed an extremely high value — about 94%.

In the other plants they were low, which indicated an ample supply of water of some of them, or the efficient control of the transpiration of others.

- 5) the resistance to extremely dry conditions of two poikilohydrous plants showed that they are adapted to suport a very high dessication oven a relatively long period, like the xerophytic *Selaginella convoluta* (Valk. et Arn.) Spring.
- 6) the values of diffusion pressure deficits were very low, which agrees with the low saturation deficits, with the good water supply of some plants and with the efficient control of transpiration of others.

- 7) the anatomical and morphological information shows several xeromorphic adaptations. Water storing elements were frequently found.

The major part of these results were compared with those obtained by several authors for plants of arid and semi-arid regions.

*Conclusions:*

The vegetation of the tropical rain forest of the Biological Station of Alto da Serra develops in a very humid habitat. Nevertheless, in certain years it may be exposed to a dry period that is very detrimental to the vegetation, not only because of the decline in the precipitation values and low relative humidity, but also because of the great density of plants that compete for the water and because of its ecological and structural characteristics. We can now understand why so many xerophytic characteristics were found in this type of vegetation, especially the physiological ones.

In comparing the efficiency of the adaptation to drought resistance of plants of tropical rain forest with those found by several authors to plants of arid regions, we have concluded that many species from the tropical rain forest, particularly epiphytes and herbs are comparable with the so called xerophytes.

With this information, we attempt to contribute to the explanation of some old problems like the origin of the "cerrados" (a savana-like vegetation), reforestation of areas covered with the "cerrado" vegetation and the problem of xerophytism. With regard to this problem we have analyzed critically several known concepts, and based on our results we have concluded that xerophytism must not be restricted only to the vegetations of arid and semi-arid regions, but is a phenomenon of general occurrence. Conditions of dryness are not determined only by low precipitation values, high temperatures and low relative humidity, but can also be due to other factors like competition, epiphytism, etc. A new concept is presented, which considers xerophytes as drought resistant plants, regardless of the process of this resistance or the phytogeographical situation of the species. In this case, plants of tropical rain forests or of others humid habitats can be considered as xerophytes if we prove they are drought resistant. Why they

might have this resistance can be understood, as the habitat conditions are not always constant and in some cases a severe lack of water may occur. We must remember that the great density and the structural features of the tropical rain forest, conditioned by the general humid climate can, during a sudden dry period, expose the plants to an extremely dry situation. These plants must be adapted to these extreme and very hard conditions. Otherwise, only one of these periods would be sufficient to kill a great part of them.

## BIBLIOGRAFIA

- 1 — ALSTON, A. H. G. — 1958 — The Brazilian Species of *Elaphoglossum*. Bol. Soc. Broteriana, vol. 32, 2a. série: 1-32.
- 2 — ANDERSON, L. E. and P. F. BOURDEAU — 1955 — Water Relations in two Species of Terrestrial Mosses. Ecology, 36, (2): 206-212.
- 3 — ANDERSON, N. E., C. H. HERTZ and H. RUFELT — 1954 — A new fast recording Hygrometer for Plant Transpiration measurements. Physiologia Plantarum, 7, fasc. 4: 753-767.
- 4 — ANDRADE, M. A. B., M. R. EDWARDS e M. G. FERRI — 1957 — Informações sôbre a transpiração de duas gramíneas freqüentes no cerrado. Rev. Brasil. Biol. 17, (3): 317-324.
- 5 — ARENS, K. — 1958 — O cerrado como vegetação oligotrófica. Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr., 224, Botânica 15: 59-77.
- 6 — ARENS, K. e T. ARENS-LAUSBERG — 1946 — A excreção cuticular de sais minerais pelas folhas de "*Ricinus communis*" e seu reflexo sôbre o teor mineral do solo. Summa Brasiliensis Biologiae, 1, fasc. 3: 23-43.
- 7 — ARENS, K., M. G. FERRI e L. M. COUTINHO — 1958 — Papel do fator nutricional na economia d'água de plantas do cerrado. Rev. Biol., 1, (3-4): 313-324.
- 8 — BLUM, G. — 1933 — Osmotische Untersuchungen in Java — I. Ber. d. Schweiz. Bot. Gesellschaft, T. XLII: 550-680.
- 9 — BOUILLENNE, R. e col. — 1930 — Une Mission Biologique Belge au Brésil. T. II — Bruxelles.
- 10 — BREAZELE, E. L., W. T. McGEORGE and J. F. BREAZEALE — 1950 — Moisture Absorption by Plants from an Atmosphere of High Humidity. Plant Physiology, 25: 413-419.
- 11 — BÜNNING, E. — 1956 — Der Tropische Regenwald. Springer-Verlag, Berlin.
- 12 — CABRERA, A. L. — 1952 — Report on plant ecology of the arid and semi-arid areas of Latin America. UNESCO/NS/AZ/80: 51 pp., Paris.
- 13 — CAIN, S. A., G. M. de OLIVEIRA CASTRO, J. MURÇA PIRES and N. T. da SILVA — 1956 — Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. Am. Jour. Bot., 43, (10): 911-942.
- 14 — CAMARGO, P. N. de — 1960 — Contribuição para o conhecimento da anatomia de *Hymenaea stilbocarpa* Hayne. Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr., 247, Botânica 17: 11-105.

- 15 — COUTINHO, L. M. e M. G. FERRI — 1956 — Transpiração de plantas permanentes do cerrado na estação das chuvas. *Rev. Brasil. Biol.* 16, (4): 501-518.
- 16 — COUTINHO, L. M. e M. G. FERRI — 1960 — Transpiração e comportamento estomático de plantas permanentes de cerrado em Campo do Mourão (Est. do Paraná). *Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr.* 247, Botânica 17: 119-130.
- 17 — DANSÉREAU, P. — 1957 — *Biogeography — An ecological perspective.* The Ronald Press Company, New York.
- 18 — DARWIN, F. — 1898 — IX. Observations on stomata. *Phil. Trans. Roy. Soc. Bot.* 190: 531-621.
- 19 — DIXON, H. H. — 1914 — *Transpiration and the ascent of sap in plants.* MacMillan's Science Monographs. MacMillan & Co. Ltd., London.
- 20 — DOMINGUES, A. — 1945 — A agricultura no Brasil. In *Plants and Plant Science in Latin America*, XVI: 108-111. Ed. Frans Verdoorn. Waltham, Mass., U.S.A. Published by the Chronica Botanica Company.
- 21 — DUCKE, A. and G. A. BLACK — 1953 — *Phytogeographical Notes on the Brazilian Amazon.* *An. Acad. Bras. Ciências*, 25, (1): 1-46.
- 22 — ECKARDT, F. — 1959 — *Methodologie des Échanges Hydriques.* UNESCO/NS/AZ/416, Paris.
- 23 — EVENARI, M. — 1949 — *Ecologia de las Plantas de Desierto.* *Rev. Arg. Agr.*, 16, (3): 121-148.
- 24 — FERRI, M. G. — 1944 — Transpiração de plantas permanentes dos "Cerrados". *Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr.* XLI, Botânica 4: 161-224.
- 25 — FERRI, M. G. — 1953 — Water Balance of Plants from the "Caatinga". Further information on transpiration and stomatal behavior. *Rev. Brasil. Biol.*, 13 (3): 237-244.
- 26 — FERRI, M. G. — 1955 — Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação. *Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr.* 195, Botânica 12: 1-170.
- 27 — FERRI, M. G. — 1960 — Contribution to the knowledge of the ecology of the "Rio Negro Caatinga" (Amazon). *Bull. Res. Council. of Israel*, 8D, (3-4): 195-208.
- 28 — FERRI, M. G. — 1960 — Nota preliminar sôbre a vegetação de cerrado em Campo do Mourão (Paraná). *Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr.* 247, Botânica 17: 109-115.
- 29 — FERRI, M. G. e A. LAMBERTI — 1960 — Informações sôbre a economia d'água de plantas de um tabuleiro no município de Goiana (Pernambuco). *Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr.* 247, Botânica 17: 133-145.
- 30 — FERRI, M. G. and L. G. LABOURIAU — 1952 — Water Balance of Plants from the "Caatinga". I. Transpiration of some of the most frequent species of the "caatinga of Paulo Afonso (Bahia) in the rainy season. *Rev. Brasil. Biol.* 12, (3): 301-312.

- 31 — FERRI, M. G. e L. M. COUTINHO — 1958 — Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado. Estudo comparativo da economia d'água de sua vegetação, em Emas (Est. São Paulo), Campo Grande (Est. Mato Grosso) e Goiânia (Est. Goiás). Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr. 224, Botânica 15: 103-150.
- 32 — FRANCO, C. M. e R. INFORZATO — 1950 — Quantidade de água transpirada pelo cafeeiro cultivado ao sol. Bragantia, 10 (9): 247-257.
- 33 — GESSNER, F. — 1956 — Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 215-246. Springer-Verlag, Berlin.
- 34 — GESSNER, F. — 1956 — Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 915-950. Springer-Verlag, Berlin.
- 35 — GRIEVE, B. — 1955 — The Physiology of Sclerophyll Plants. Jour. Roy. Soc. of West. Austr. 39: 31-45.
- 36 — GUTTENBERG, H. von — 1959 — Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band XVII: 399-414. Springer-Verlag, Berlin.
- 37 — HABERLANDT, G. — 1928 — Physiological Plant Anatomy. MacMillan & Co., London.
- 38 — HAFEZ, M. G. A. — 1958 — Effects of Rosemary and Thyme oil Vapors on the Stomata of Cherry Laurel. Plant Physiol. 33 (3): 181-185.
- 39 — HÄRTEL, O. — 1940 — Physiologische Studien an Hymenophyllaceen. I. Zellphysiologische Untersuchungen. II. Wasserhaushalt und Resistenz. Protoplasma (Berl.), 34, 117.
- 40 — HARTENBURG, W. — 1937 — Der Wasser- und Kohlensäurehaushalt tropischer Regenwaldpflanzen in sommerlicher Gewächshauskultur. Jahrb. f. wiss. Bot., Band 85, Heft 5: 641-697.
- 41 — HEATH, O. V. S. and F. L. MILTHORPE — 1950 — Studies in stomatal behaviour. Jour. Exp. Bot. 1: 227-243.
- 42 — HEATH, O. V. S. and J. RUSSEL — 1954 — Studies in stomatal behaviour. VI. An investigation of the light responses of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll. I. Jour. Exp. Bot. 5: 1-15.
- 43 — HERTEL, R. J. G. — 1949 — Contribuição à ecologia da flora epífita da Serra do Mar. (Vertente oeste) do Paraná. Tese de concurso à Livre Docência da Cadeira de Botânica da Fac. Fil., Ciênc. Letr. da Universidade do Paraná. Curitiba.
- 44 — HOEHNE, F. C., M. KUHLMANN e O. HANDRO — 1941 — O Jardim Botânico de São Paulo. Secr. Agric. Ind. e Comércio. São Paulo.
- 45 — HYGÉN, G. — 1951 — Studies in Plant Transpiration. Physiol. Plant. 4, (1): 57-183.
- 46 — JOLY, A. B. — 1950 — Estudo fitogeográfico dos Campos de Butantã (São Paulo). Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr. CIX, Botânica 8: 1-68.

- 47 — IVANOFF, L. — 1928 — Zur Methodick der Transpirationsbestimmung am Standort. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Band XLVI, Heft 5: 306-310.
- 48 — KAMERLING, Z. — 1913 — De verdamping van epiphyte Orchideen. Tydschr. Ned. Ind., 71, 54.
- 49 — KETELLAPER, H. J. — 1959 — The Machanism of Stomatal Movement. Am. Jour. Bot., 46, (3): 225-231.
- 50 — KILLIAN, Ch. — 1945 — Biologie végétale au Fezzan. I. Observations sur la biologie de quelques plantes fezzanaïses. Inst. Rech. Sahar. Univ. d'Alger, 4: 60.
- 51 — KILLIAN, Ch. et G. LEMÉE — 1956 — Les xérophytes: leur économie d'eau. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 787-824. Springer-Verlag, Berlin.
- 52 — KOEPPEN, W. — 1948 — Climatologia. Trad. de Pedro R. H. Pérez. Fondo de Cultura Económica. México-Buenos Aires.
- 53 — LAMBERTZ, P. — 1954 — Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in den Epidermisaussenwänden. Planta (Berl.), 44: 147-190.
- 54 — LEMÉE, G. — 1953 — Contribution à l'étude phytosociologique des confins Saharo-Marocains. In Desert Research, Research Council of Israel, Spec. Publ. 2: 302-306.
- 55 — LEMÉE, G. — 1956 — La tension de succion foliaire, critère éco-physiologique des conditions hydriques dans la strate arbustive des groupements végétaux en Côte d'Ivoire. Naturalia Monspelienisia, Série Botanique, Fasc. 8: 125-140.
- 56 — LEMÉE, G. et G. LAISNÉ — 1951 — La méthode réfractométrique de mesure de la succion. Comparaison avec la méthode des lanières d'Ursprung, applications physiologiques et écologiques. Rev. Gné. Bot., T. LVIII: 336-348.
- 57 — LEVITT, J. — 1958 — Frost, Drought, and Heat Resistance. Protoplasmatologia VIII, (6): 1-87.
- 58 — LEVITT, J., C. Y. SULLIVAN and E. KRULL — 1960 — Some problems in drought resistance. Bull. Res. Counc. of Israel, 8D, (3-4): 173-180.
- 59 — LIESKE, R. — 1929 — In Stocker, O. — Experimentelle Oekologie der Pflanzen. Tabulae Biologicae, 5, (1): 510-686.
- 60 — MAACK, R. — 1949 — Notas complementares à apresentação preliminar do mapa fitogeográfico do Estado do Paraná (Brasil). Arquivos do Museu Paranaense, VII, artigo IX: 351-362.
- 61 — MARTIUS, C. F. PH. von — MDCCCXL — MDCCCVI — Flora Brasiliensis. Tabulae. Physiognomicae Vol. I, Pars I. Lipsiae.
- 62 — MARTIUS, C. F. PH. von — MDCCCXLI — MDCCCLXXII — Flora Brasiliensis. Lipsiae.
- 63 — MASSART, J. e col. — 1929 — Une Mission Biologique Belge au Brésil. T. I — Bruxelles.

- 64 — MAXIMOV, N. A. — 1929 — The plant in relation to water. Trad. R. Yapp, London.
- 65 — MAXIMOV, N. A. — 1931 — The physiological significance of the xeromorphic structure of plants. Jour. Ecology XIX, 2.
- 66 — McLEAN, R. C. — 1919 — Studies in the ecology of tropical rainforest: with special reference to the forests of South Brazil. The Jour. Ecol., VII: 5-54 e 121-172.
- 67 — MEGURO, M. e M. G. FERRI — 1956 — Economia d'água de cana de açúcar. An. Acad. Brasil. Ciênc., 28 (4): 523-543.
- 68 — MEIDNER, H. — 1954 — Measurements of water intake from the atmosphere by leaves. The New Phytologist, 53 (3): 423-426.
- 69 — MEIGS, P. — 1953 — World distribution of arid and semi-arid homoclimates. Reviews of Research on Arid Zone Hydrology. UNESCO.
- 70 — MEYER, B. S. — 1938 — The water relations of plant cells. Bot. Rev. 4: 531-547.
- 71 — MEZ, C. — 1904 — Physiologische Bromeliaceenstudien. Jb. wiss. Bot. 40: 157.
- 72 — MOLISCH, H. — 1912 — Das Offen- und Geschlossenein der Spaltöffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschr. f. Bot., p. 106, cit in "LaFisiologia Vegetale" (Trad. de Giovanni Nigro, Turim, 1926, p. 72).
- 73 — MOLZ, F. J. — 1926 — A study of suction force by the simplified method. I. Effect of external factors. Ann. Bot., 13: 433-463.
- 74 — MORELLO, J. — 1954 — Ecología de una planta reviviscente de la caatinga. Rev. Brasil. Biol., 14 (1): 83-108.
- 75 — MORELLO, J. — 1955 — Estudios Botánicos en las regiones áridas de la Argentina. Rev. Agr. Noroeste Argentino, 1 (3): 385-524.
- 76 — MORRETES, B. L. e M. G. FERRI — 1959 — Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado. Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr., 243, Botânica 16: 7-70.
- 77 — NAVARRO DE ANDRADE, E. — 1915 — Questões Florestais. Secretaria da Agricultura, Comércio e Obras Públicas do Estado de São Paulo.
- 78 — OPPENHEIMER, H. R. — 1947 — Studies on the water balance of unirrigated woody plants. Palestine Jour. Botany, Rehovot Ser. 6: 63-77.
- 79 — OPPENHEIMER, H. R. — 1951 — Summer Drought and Water Balance of Plants Growing in the Near East. Jour. Ecol. 39, (2): 356-362.
- 80 — OPPENHEIMER, H. R. — 1953 — An experimental study on ecological relationships and water expenses of mediterranean forest vegetation. Palest. Jour. Bot., Rehovot Ser. VIII, (2): 103-124.

- 81 — MOURAVIEFF, I. — 1953 — Influence de diverses substances sur la teneur en amidon et l'hydratation des cellules stomatiques de l'*Aponogeton distachyus*. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 236: 1434-1436.
- 82 — OPPENHEIMER, H. R. — 1959 — L'Adaptation à la sécheresse: le xérophytisme. UNESCO/NS/AZ/415, Paris.
- 83 — OPPENHEIMER, H. R. and K. MENDEL — 1939 — Orange leaf transpiration under orchard conditions. Part. I. Soil moisture content high. Agric. Res. Sta., Rehovot, Bull. 25.
- 84 — PARODI, L. R. — 1945 — Las regiones fitogeográficas argentinas y sus relaciones con la industria forestal. In Plants and Plant Science in Latin America. Ed. by Frans Verdoorn 1945, Waltham, Mass., U S. A. Publ. by Chronica Botanica Company.
- 85 — POLJAKOFF, A. — 1946 — Ecological investigation in Palestine, I. The water balance of some mediterranean trees. Palestine Jour. Bot. Jerusalem series, III: 138-150.
- 86 — POTTS, R. and W. T. PENFOUND — 1948 — Water relations of the polypody fern *Polypodium polypodioides* (L.) A. S. Hitchcock. Ecology, 29 (1): 43-53.
- 87 — RACHID, M. — 1947 — Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr., LXXX, Botânica n.º 5.
- 88 — RAWITSCHER, F. — 1942 — Algumas noções sobre a transpiração e o balanço d'água de plantas brasileiras. An. Acad. Brasil. Ciênc. XIV, (1): 7-36.
- 89 — RAWITSCHER, F. — 1942 — Problemas de fitoecologia com considerações especiais sobre o Brasil meridional, 1a. parte. Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr. XXVIII, Botânica 3: 1-114.
- 90 — RAWITSCHER, F. — 1943 — Observações sobre transpiração de plantas brasileiras. Ceres, 5 (25): 1-16.
- 91 — RAWITSCHER, F. — 1948 — The water economy of the "Campos Cerrados" in Southern Brazil. Jcur. Ecol., 36 (2): 237-268.
- 92 — RAWITSCHER, F. — 1951 — Elementos básicos de Botânica. Cia Melhoramentos. São Paulo, 2a. ed.
- 93 — RAWITSCHER, F. e M. G. FERRI — 1942 — Observações sobre a metodologia para o estudo da transpiração cuticular em plantas brasileiras, especialmente em *Cedrela fissilis*. Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr. XXVIII, Botânica 3: 115-133.
- 94 — RAWITSCHER, F., M. G. FERRI e M. RACHID — 1943 — Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil meridional. An. Acad. Brasil. Ciênc. XV (4): 267-294.
- 95 — RAWITSCHER, F. e J. MORELLO — 1952 — Eficácia del método de pesadas rápidas para medir la transpiración de plantas. Ciencia e Investigación, 8 (4): 183-185.

- 96 — RAWITSCHER, F., K. HUECK, J. MORELLO e K. PAFFEN — 1952 — Algumas observações sobre a ecologia da vegetação das Caatingas. An. Acad. Brasil. Ciênc., 24 (3): 287-301.
- 97 — RENNER, O. — 1933 — Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Kleinepiphyten. Planta (Berl.), 18: 215.
- 98 — RICHARDS, P. W. — 1952 — The tropical rain forest. Univ. Press. Cambridge.
- 99 — SAMPAIO, A. J. — 1945 — Fitogeografia do Brasil. Comp. Ed. Nac São Paulo, 3a. ed.
- 100 — SCHENCK, H. — 1892-93 — Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. Gustav Fischer, Jena.
- 101 — SCHIMPER, A. F. W. — 1888 — Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botanische Mitteilungen aus den Tropen, Heft 2.
- 102 — SCHIMPER, A. F. W. — Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 3a. ed. alemã, revista e completada por von Faber, 1935.
- 103 — SCHOUW, J. F. — 1822 — "Grundtraek til en almindelig plantegeografie". Kobenhavn.
- 104 — SCHUMACHER, W. und W. HALBSGUTH — 1939 — Über den Anschluss einiger höherer Parasiten an die Siebröhren der Wirtspflanzen. Jb. wiss. Bot., 87: 324-355.
- 105 — SCOFIELD, H. T. and L. E. YARMAN — 1943 — Some investigation of the water relations of lichens. Ohio Jour. Sci., 43: 139-146.
- 106 — SLATYER, R. O. — 1960 — Aspects of the tissue water relationships of an important arid zone species (*Acacia aneura* F. Muell.) in comparison with two mesophytes. Bull. Res. Council. Israel, D8, (3-4): 159-168.
- 107 — SOUZA, P. F. — 1945 — The Brazilian Forests. In Plants and Plant Science in Latin America. Ed. by Frans Verdoorn, 1945. Waltham, Mass. U.S.A. Publ. by Chronica Botanica Company.
- 108 — SMITH, L. B. — 1945 — The vegetation of Brazil. In Plants and Plant Science in Latin America. Ed. by Frans Verdoorn, 1945. Waltham, Mass. U.S.A. Publ. by Chronica Botanica Company.
- 109 — SMITH, A. C. and I. M. JOHNSTON — 1945 — A phytogeographic Sketch of Latin America. In Plants and Plant Science in Latin America. Ed. by Frans Verdoorn, 1945. Waltham, Mass. U.S.A. Publ. by Chronica Botanica Company.
- 110 — STALFELT, M. G. — 1955 — The stomata as a hydrophotic regulator of the water deficit of the plant. Physiol. Plantarum, 8, (3): 572-593.
- 111 — STALFELT, M. G. — 1956 — Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 351-426. Springer-Verlag, Berlin.

- 112 — STALFELT, M. G. — 1956 — Morphologie und Anatomie des Blattes als Transpirationsorgan. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 324-341. Springer-Verlag, Berlin.
- 113 — STALFELT, M. G. — 1957 — The water output of the guard cells of the stomata. *Physiol. Plantarum* 10 (4): 752-773.
- 114 — STEINBRICK, C. — 1905 — Einführende Versuche zur Kohäsionsmechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen. *Flora (Jena)*, 94: 464.
- 115 — STELLFELD, C. — 1949 — Fitogeografia geral do Estado do Paraná. Arquivos do Museu Paranaense, VII, artigo VIII: 309-350.
- 116 — STOCKER, O. — 1929 — Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. *Planta*, 7 (2-3).
- 117 — STOCKER, O. — 1935 — Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. III. Ein Beitrag zur Transpiration im javanischen Regenwald. *Jb. f. wiss. Bot.* 81: 464-496.
- 118 — STOCKER, O. — 1947 — Probleme der pflanzlichen Dürresistenz. *Naturwiss.* 34: 362-371.
- 119 — STOCKER, O. — 1956 — Messmethoden der Transpiration. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 293-311. Springer-Verlag, Berlin.
- 120 — STOCKER, O. — 1956 — Die Dürresistenz. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 696-741. Springer-Verlag, Berlin.
- 121 — STOCKER, O. — 1956 — Die Transpiration der Thallophyten. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band III: 312-323. Springer-Verlag, Berlin.
- 122 — STONE, E. C. — 1958 — Dew absorption by conifers. In *The Physiology of Forest Trees*. Ed. by K. V. Thimann, W. B. Critchfield and M. H. Zimmermann. The Ronald Press Company, New York.
- 123 — STONE, E. C., A. Y. SHACHORI and R. G. STANLEY — 1956 — Water absorption by needles of Ponderosa pine seedlings and its internal redistribution. *Plant Physiol.* 31 (2): 120-126.
- 124 — STONE, E. C., F. W. WENT and C. L. YOUNG — 1959 — Water absorption from the atmosphere by plants growing in dry soil. *Science*, 111 (2890): 546-548.
- 125 — THOMAS, J. B. — 1949 — Experiments on the water household of tropical plants. V. Water balance and stomatal movements in *Cissus sicyoides* L. *Ann. Bot. Gar. Buitenzorg*, 51: 161-176.
- 126 — VILLAÇA, H. and M. G. FERRI — 1954 — On the morphology of the stomata of *Eucalyptus tereticornis*, *Ouvatea spectabilis* and *Cedrela fissilis*. *Bol. Fac. Fil., Ciênc. Letr.* 173, Botânica 11: 31-52.
- 127 — WALLACH, A. — 1938-39 — Beiträge zur Kenntnis der Wasseraufnahme durch die Luftwurzeln tropischer Orchideen. *Ztschr. f. Bot.* 33. 433-468.
- 128 — WALTER, H. — 1931 — Die Hydratur der Pflanze. Gustav Fischer, Jena.
- 129 — WALTER, H. — 1939 — Grassland, Savanne und Busch der ariden Teile Afrikas in ihrer oekologischen Bedingtheit. *Jahrb. wiss. Bot.* 87: 750.