

ROLF JUNIOR FERREIRA SILVA

**ANATOMIA FOLIAR COMPARADA EM ESPÉCIES DE
Oenocarpus Mart. (ARECACEAE) DE BELÉM, PARÁ, BRASIL:
UMA CONTRIBUIÇÃO TAXONÔMICA**

**BELÉM-PA
2006**

ROLF JUNIOR FERREIRA SILVA

**ANATOMIA FOLIAR COMPARADA EM ESPÉCIES DE
Oenocarpus Mart. (ARECACEAE) DE BELÉM, PARÁ, BRASIL:
UMA CONTRIBUIÇÃO TAXONÔMICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi como parte das exigências do Curso de Mestrado em Botânica, área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de **Mestre**.

Prof^a. D.Sc. Raimunda Conceição de Vilhena Potiguara
Orientadora

**BELÉM-PA
2006**

Silva, Rolf Junior Ferreira

Anatomia foliar comparada em espécies de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae) de Belém, Pará, Brasil : uma contribuição taxonômica / Rolf Junior Ferreira Silva ; orientado por Raimunda de Vilhena Potiguara -- Belém, 2006.

91 f. : il.

Dissertação de mestrado em Botânica na área de concentração em Botânica Tropical pela Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi.

1. Arecaceae - Taxonomia 2. *Oenocarpus* Mart. -- Anatomia foliar -- Belém (PA) I. Título II. Potiguara, Raimunda Conceição de Vilhena, Orient.

CDD 584.50981152

ROLF JUNIOR FERREIRA SILVA

**ANATOMIA FOLIAR COMPARADA EM ESPÉCIES DE
Oenocarpus Mart. (ARECACEAE) DE BELÉM, PARÁ, BRASIL:
UMA CONTRIBUIÇÃO TAXONÔMICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi como parte das exigências do Curso de Mestrado em Botânica, área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de **Mestre**.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. D.Sc. Raimunda Conceição de Vilhena Potiguara
Orientadora
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG

D.Sc. Alba Lúcia Ferreira de Almeida Lins
(1º examinador)
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG

Prof. D.Sc. Ricardo de Souza Secco
(2º examinador)
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG

Prof. D.Sc. Marco Antônio Menezes Neto
(3º examinador)
Universidade Federal do Pará - UFPA

Prof^a. D.Sc. Maria de Nazaré do Carmo Bastos
(Suplente)
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG

DEDICO

Aos meus pais, **VERA REGINA** e **ANTÔNIO CARLOS**:
alicerces de minha vida

Aos meus amigos **FERNANDO LIMA** e **CINTHIA de CASTRO**:
cuja compreensão,
carinho e, sobretudo, o amor
motivaram-me a todo instante

OFEREÇO

À minha orientadora Prof^a. D.Sc. **RAIMUNDA CONCEIÇÃO DE VILHENA POTIGUARA** e querida amiga **RAIMUNDINHA**, por toda paciência, dedicação, aprendizado, confiança, carinho e **quão** sincera amizade.

Oxalá assim continue!!!!

AGRADECIMENTOS

Ao *UNO ABSOLUTO*, força motriz esta que me impulsiona o caminhar cotidiano *pari-passu* e que tem mantido-me em retos pensamentos.

À Unidade de Apoio à Pesquisa e Pós-graduação da Universidade Federal Rural da Amazônia – UFRA e Museu Paraense Emílio Goeldi- MPEG, pela oportunidade concedida.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa de mestrado.

Ao projeto Avaliação da Diversidade e do Potencial de Aproveitamento das Palmeiras Nativas do Município de Belém – PA (Nº Processo 550451/01-3), do qual participo desde 2002.

Ao Coordenador do Curso de Pós-graduação, Profº. D.Sc. João Ubiratan dos Santos, por toda a sua dedicação e empenho para com os docentes, discentes e o próprio curso.

À Chefe da Coordenação de Botânica (CBO) do MPEG, na pessoa da Profª. D.Sc. Maria de Nazaré Bastos, pelo apoio logístico proporcionado à realização desta dissertação.

À Profª. M.Sc. Cristiane Menezes que me suscitou, na graduação, o interesse por esta bela ciência: a Botânica e, em especial, a Anatomia Vegetal.

À Prof.ª D.Sc. Raimunda Conceição de Vilhena Potiguara: mais que orientadora, uma amiga, cujos ensinamentos e convivência nestes seis anos têm enriquecido-me cada vez mais.

Aos Professores que não mediram esforços para atender e transmitir conhecimentos, em especial: D.Sc. Mário Augusto Jardim (MPEG), Ph.D. Moacir Dias Filho (EMBRAPA/CPATU), D. Sc. Ricardo Secco (MPEG), D.Sc. João Ubiratan (MPEG), D.Sc. Nazaré Bastos (MPEG), D.Sc. Lea Carreira e D.Sc. Raimunda Conceição de Vilhena Potiguara.

À D.Sc. Alba Lúcia Ferreira de Almeida Lins, por ter aceitado o convite para participar da pré-banca avaliadora desta dissertação, cuja contribuição foi de significativo valor.

À linguista Profª. Leysle Cristina, pela correção gramatical.

Ao Prof. D.Sc. Marco Antônio Menezes Neto (UFPA) por ter permitido-me utilizar os microscópios e câmara fotográfica do Herbário Normélia Vasconcelos/HF-UFPA.

Ao apoio, incentivo e amizade de duas importantes amigas e colegas de labuta: M.Sc. Adalgisa Alvarez (Pesquisadora visitante do MPEG) e Prof.^a M.Sc. Eunice Macedo (UEPA).

Ao M.Sc. Alexandro do Rosário (Pesquisador visitante do MPEG), pelas correções da chave de identificação anatômica.

Ao Biólogo Pedro Paulo dos Santos, pelas lâminas histológicas escavadas e apoio na realização de uma técnica e outra.

Aos colegas do curso de pós-graduação em Botânica Tropical, pela convivência, respeito e compartilhamento de conhecimentos (bastante diversificados).

Ao meu grupo de estudos M.Sc. Neire e M.Sc. Marília: que bom tê-las conhecido.

Ao colega Luiz Guimarães, pela ajuda na construção dos quadros.

Ao Tecnólogo Altenir Pereira Sarmiento, pela elaboração dos mapas de localização geográfica e distribuição das espécies, bem como pela indexação desta dissertação e por todas as aulas de informática.

Ao Tecnólogo Dr. Hilton Túlio Costi, pelo auxílio e dedicação na obtenção das imagens em Microscopia Eletrônica de Varredura.

Ao ilustrador científico Carlos Alvarez, pelos desenhos em planta baixa.

Aos técnicos: Srs. José Cosme e Osvaldo do Nascimento (pelo auxílio na coleta de campo); Raimundo Baia (pela preparação do material botânico utilizado) e a Sr.^a Lúcia Ramos, pela a incorporação das exsicatas no Herbário João Murça Pires/MG (MPEG).

Às secretárias Dagmar Mariano (Curso de Pós-graduação em Botânica Tropical-MPEG) e Regina Noronha (CBO-MPEG), pela atenção dispensada em todos os momentos solicitados.

Às bibliotecárias Edna Pinheiro e Graça Figueiredo (MPEG) e aos bibliotecários Dioberto Gomes e José Maria Fernandes (EMBRAPA), pela atenção e excelente atendimento.

E a todos aqueles que de alguma maneira contribuíram para a finalização desta pesquisa.

Muito obrigado!

Rolf Junior

*“Não se pode ensinar tudo a alguém,
pode-se apenas ajudá-lo a encontrar por si mesmo”*

Galileu Galilei

SUMÁRIO

RESUMO	VII
ABSTRACT	VIII
LISTA DE FIGURAS	IX
LISTA DE QUADROS	XIV
LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS E ABREVIATURAS	XV
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	4
2.1. A família Arecaceae	4
2.2. O gênero <i>Oenocarpus</i> Martius	6
2.3. Caracterização botânica e distribuição das espécies, segundo Henderson <i>et al.</i> (1995), Lorenzi <i>et al.</i> (1996) e Miranda <i>et al.</i> (2001)	7
2.3.1. <i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	7
2.3.2. <i>Oenocarpus distichus</i> Mart.....	7
2.3.3. <i>Oenocarpus mapora</i> H. Karst.....	10
2.3.4. <i>Oenocarpus minor</i> Mart.	10
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	13
3.1. Material	13
3.1.1. Áreas de coleta	13
3.1.2. Material botânico.....	13
3.2. Métodos.....	16
3.2.1. Análise anatômica	16
3.2.1.1. Dissociação de epidermes	16
3.2.1.2. Secções histológicas.....	16
3.2.1.3. Maceração	18
3.2.1.4. Testes histoquímicos	19
3.2.1.5. Microscopia de luz e ilustrações	19
3.2.1.6. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)	20
3.2.2. Análise dos dados	20
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	21
4.1. Descrição anatômica.....	21
4.1.1. Pinas	21
4.1.1.1. Epiderme em vista frontal	21

4.1.1.2. Em secção.....	26
4.1.1.2.1. Região intermediária do limbo	26
4.1.1.2.2. Nervura central	34
4.1.1.2.3. Tecido de expansão	36
4.1.1.2.4. Margem	38
4.1.2. Axis foliar em secção transversal	40
4.1.2.1. Tecidos dérmico e fundamental	40
4.1.2.1.1. Ráquis	40
4.1.2.1.2. Pecíolo	43
4.1.2.1.3. Bainha.....	45
4.1.2.2. Tecidos vasculares.....	49
4.1.3. Elementos celulares	66
4.1.3.1. Esclerênquima	66
4.1.3.2. Elementos traqueais.....	69
4.1.4. Substâncias ergásticas	73
4.2. Chave de identificação anatômica para os <i>taxa</i> estudados de <i>Oenocarpus</i> Mart.....	76
5. CONCLUSÕES	77
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	78
ANEXOS	88

RESUMO

Questiona-se, no presente estudo, se *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. distichus* Mart., *O. mapora* H. Karst. e *O. minor* Mart. exibem diferenças anatômicas qualitativas que permitam a identificação das mesmas, visto que pertencem a subfamília Arecoideae a qual, dentre as Areceaceae, é considerada anatomicamente uniforme, cujas diferenças estruturais, se presentes, ocorrem apenas a nível quantitativo. Para tanto, analisou-se comparativamente a organização estrutural e histoquímica foliares destas espécies, empregando-se as técnicas usuais em anatomia vegetal à dissociação de epidermes, secções transversais e longitudinais, maceração, coloração e histoquímica, adotando-se as microscopias de luz e eletrônica de varredura às observações. Verificou-se que as pinas, nestas espécies, são anfiestomáticas e apresentam tecido epidérmico heteromórfico revestido por cutícula lisa, sobre a qual há depósitos de cera epicuticular nas formas filamentosas de extremidade gancheiforme e em placas retangulares; possuem estômatos tetracíticos e tricomas tectores bifilamentosos aparentemente pluricelulares. O mesofilo é dorsiventral com braquiesclereídes, estruturas secretoras de mucilagem e feixes vasculares colaterais secundários e terciários, para os secundários diagnosticou-se quatro tipos, sendo o tipo III o único comum às espécies. Outras características como: estômatos ciclocíticos; número de estratos do tecido de expansão; contorno geométrico e padrão de distribuição do esclerênquima da nervura central e margem das pinas, mostraram-se peculiares a determinados *taxa*. Em relação ao axis foliar, constatou-se que, na região periférica, a estrutura da ráquis, pecíolo e bainha assemelha-se nas referidas espécies de *Oenocarpus* Mart., porém, as diferencia quanto à forma e organização do tecido parenquimático das regiões mediana e central. Chama-se atenção a diversidade morfológica dos feixes vasculares verificada nesta região foliar, permitindo classificá-los em 44 tipos e reuni-los em nove grupos. Em todos os quatro representantes estudados, tanto nas pinas como no axis foliar, observou-se: macrosclereídes e astroesclereídes; fibras libriformes com extremidades morfológicas variadas; traqueídeos com espessamento parietal anelar e helicoidal laxo e denso; elementos de vaso com pontuações escalariformes, opostas e alternas, apresentando espessamento parietal anelar, reticulado, escalariforme-reticulado e pontuado, além de placas perfuradas simples e múltiplas em orientação transversal e oblíqua. Quanto às substâncias ergásticas, diagnosticou-se mucilagem, grãos de amido e sílica sob a forma de corpos elípticos e esférico-espiculados. Elaborou-se uma chave de identificação anatômica às espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart., demonstrando que há entre estas diferenças estruturais significativas a nível qualitativo.

Palavras-chave: Areceaceae, *Oenocarpus* Mart., anatomia.

ABSTRACT

The objective of this work was to study the comparative leaf-anatomy among *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. distichus* Mart., *O. mapora* H. Karst. and *O. minor* Mart. in order to evaluate if ones have useful, qualitative, anatomical-differences to identify them, discussing so whether those species are anatomically uniform palms as belongs to Arecoideae sub-family in what the structural differences whether there're occur only to quantitative level according to bibliography. Standard plant anatomical techniques were utilized such as epidermal dissociation, transverse and longitudinal sections, maceration, stain and histochemistry too, making observations on light microscopy and scanning electron one. Common features for the four species' leaflets as amphistomatic lamina; heteromorphy epidermal tissue; smooth cuticle; epicuticular wax in the forms hooked filaments and rectangular plates; tetracytic stomata; apparently multicellular, non-glandular, two-filamented trichomes; dorsiventral mesophyll with brachysclereids, mucilage secretory structures, tertiary and III-type secondary vascular bundles were observed. However, cyclocytic stomata; expansion tissue's layer number; geometry and sclerenchyma's distribution of the midrib and ledge showed peculiar for leaflets of some species. The outer of the leaf-sheath, petiole and rachis resemble in anatomical organization on the studied ones of *Oenocarpus* Mart., but the middle and center those regions in general are specifics for each one as regards the parenchyma tissue. Furthermore, leaf axis's vascular bundles were graded according to morphological variety itself at 44 types and got nine groups in. Libriform fibres; macrosclereids and astrosclereids; tracheids with annular, helical and dense helical wall thickening; vessel members with scalariform, opposite and alternate pittings, having annular, reticulate, scalariform-reticulate and pitted wall thickening, and also exhibiting transverse, oblique, simple and multi perforation plates occur to every studied species as leaflets as leaf axis. Towards ergastic matter, mucilage, starch, ellipsoidal and spherical druse-like silica-bodies were detected. Therefore, although some similarities, the analyzed species of *Oenocarpus* Mart. revealed important, qualitative, anatomical-features allow their identification according as proved in the anatomical key for ones.

Key words: Arecaceae, *Oenocarpus* Mart., anatomy.

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. <i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.. A: Hábito vegetativo; B: Detalhe da inserção da infrutescência; C: Detalhe dos frutos	8
Figura 2. <i>Oenocarpus distichus</i> Mart.. A: Hábito vegetativo; B: Detalhe da inserção da inflorescência e infrutescência; C: Detalhe dos frutos	9
Figura 3. <i>Oenocarpus mapora</i> H. Karst.. A: Hábito vegetativo; B: Detalhe da inserção da inflorescência e infrutescência; C: Detalhe dos frutos	11
Figura 4. <i>Oenocarpus minor</i> Mart.. A: Hábito vegetativo; B: Detalhe da inserção da infrutescência; C: Detalhe dos frutos	12
Figura 5. Mapa das áreas de coleta do material botânico. Parque Zoobotânico do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e Área de Proteção Ecológica do Guamá (APEG), município de Belém, Pará, Brasil	14
Figura 6. Representação esquemática da inserção foliar. A: <i>Oenocarpus distichus</i> Mart.. B: <i>O. bacaba</i> Mart., <i>O. mapora</i> H. Karst. e <i>O. minor</i> Mart.. Folha senescente (Fse); Folhas maduras (F1 e F2)	15
Figura 7. Representação esquemática das secções realizadas nas folhas das espécies estudadas de <i>Oenocarpus</i> Mart.. AI: Representação geral. A: Ápice das pinas apicais; B: Meio das pinas apicais; C: Base das pinas apicais; D: Ápice das pinas medianas; E: Meio das pinas medianas; F: Base das pinas medianas; G: Ápice das pinas basais; H: Meio das pinas basais; I: Base das pinas basais; A ₁ : Ráquis apical; B ₁ : Ráquis mediano; C ₁ : Ráquis basal; A ₂ : Pecíolo apical; B ₂ : Pecíolo mediano; C ₂ : Pecíolo basal; A ₃ : Bainha apical; B ₃ : Bainha mediana; C ₃ : Bainha basal. BI: Axis foliar. Rce: Região central; Rm: Região mediana; Rp: Região periférica. CI: Pinas. L/mg: Limbo/margem; L/nc: Limbo/nervura; L/ri: Limbo/região intermediária.....	17
Figura 8. Vista frontal da epiderme das pinas de <i>Oenocarpus</i> Mart.. A-E: <i>O. bacaba</i> Mart.. A e B: Vista geral da epiderme adaxial; C: Vista geral da epiderme abaxial; D: Detalhe da epiderme abaxial; E: Detalhe evidenciando lignificação das paredes das células que circundam a região basal dos tricomas. F e G: <i>O. minor</i> Mart., epiderme adaxial. F: Detalhe do estômato tetracítico; G: Detalhe do estômato ciclocítico. Célula epidérmica imbricada (Cepi); Célula subsidiária geminada (Csg); Estômato (Es); Lignificação (Lg); Região costal (Rc); Região intercostal (Ri)	22
Figura 9. Eletromicrografias dos apêndices epidérmicos das pinas de <i>Oenocarpus</i> Mart.. A e B: <i>O. distichus</i> Mart., face inferior. A: Tricoma tector; B: Detalhe das células que circundam a região basal dos tricomas. C e D: <i>O. mapora</i> H. Karst., face superior. C: Cera epicuticular; D: Ostíolo estomático obstruído por cera epicuticular. O asterístico indica cera epicuticular em grupos filamentosos e a seta em placas retangulares. Cera epicuticular (Cep); Célula epidérmica imbricada (Cepi); Região basal do tricoma (Rbt)	25
Figura 10. Secções transversais das pinas de <i>Oenocarpus</i> Mart.. A-C: <i>O. bacaba</i> Mart.. A: Vista geral do mesofilo; B: Epiderme adaxial detalhando corpos silicosos elípticos; C: Eletromicrografia da epiderme adaxial com invaginação. D e E: <i>O. minor</i> Mart.. D: Epiderme abaxial mostrando estômatos sub-epidérmicos; E: Eletromicrografia da epiderme adaxial detalhando estômato sub-epidérmico. F e G: <i>O. distichus</i> Mart.. F: Detalhe da base do tricoma tector; G: Eletromicrografia da base do tricoma tector. As setas indicam projeção cuticular e as pontas de seta células subsidiárias. Braquiesclereide (Brq); Células basais do tricoma (Cbt); Corpo silicoso (Csi); Câmara sub-estomática (Cst); Cutícula (Ct); Epiderme abaxial (Epab); Epiderme adaxial	

- (Epad); Estrutura secretora interna de mucilagem (Esi); Floema (Fl); Feixe secundário (Fs); Feixe terciário (Ft); Parênquima lacunoso (Pl); Parênquima paliçádico (Pp).....28
- Figura 11. Secções transversais das pinas de *Oenocarpus* Mart.. A: Mesofilo de *O. bacaba* Mart. mostrando braquiesclereídes e feixes vasculares terciários. B: Mesofilo de *O. distichus* Mart. detalhando feixe vascular secundário tipo I. C: Mesofilo de *O. mapora* H. Karst. detalhando feixe vascular secundário Tipo II. D: Mesofilo de *O. minor* Mart. detalhando feixe vascular secundário Tipo III. E: Mesofilo de *O. bacaba* Mart. detalhando feixe vascular secundário Tipo IV. F e G: Mesofilo de *O. minor* Mart.. F: Estrutura secretora interna de mucilagem em secção transversal; G: Estrutura secretora interna de mucilagem em secção longitudinal. As setas indicam stegmatas e as pontas de seta parênquima. Bainha parenquimática (Bp); Braquiesclereíde (Brq); Base do tricoma (Bt); Célula epitelial (Cept); Cutícula (Ct); Esclerênquima (Ec); Floema (Fl); Metaxilema (Mx), Mucilagem (Mc)32
- Figura 12. Secções transversais da nervura central de *Oenocarpus* Mart.. A: *O. bacaba* Mart.. B: *O. mapora* H. Karst.. C: *O. minor* Mart.. D: *O. distichus* Mart.. As setas indicam tecido floemático isolado. Esclerênquima (Ec); Parênquima (P)35
- Figura 13. Secções transversais das pinas de *Oenocarpus* Mart.. A: *O. bacaba* Mart., detalhando tecido de expansão uniestratificado. B e C: *O. minor* Mart.. B: Detalhe do tecido de expansão pluriestratificado; C: Detalhe dos elementos de vaso associados ao tecido de expansão. Os asteriscos indicam célula (s) central (s) do tecido com campos primários de pontuação nas paredes laterais.....37
- Figura 14. Eletromicrografias das secções transversais da margem das pinas de *Oenocarpus* Mart.. A: *O. bacaba* Mart.. B: *O. distichus* Mart.. C: *O. minor* Mart.. D: *O. mapora* H. Karst.. As setas indicam feixes de fibras. Esclerênquima (Ec) 39
- Figura 15. Eletromicrografias das secções transversais da região periférica ráquis de *Oenocarpus bacaba* Mart. A: Detalhe da epiderme mostrando cutícula e corpos silicosos; B: Vista geral mostrando adnação dos feixes vasculares; C: Detalhe mostrando calotas fibrosas; D: Detalhe de uma calota fibrosa. Corpo silicoso (Csi); Cutícula (Ct); Feixes adnados (Fad).....41
- Figura 16. Secções transversais da região central da ráquis de *Oenocarpus* Mart., evidenciando o tecido parenquimático. A: *O. bacaba* Mart.. B: *O. distichus* Mart.. C: *O. mapora* H. Karst.. D: *O. minor* Mart.. As setas indicam fibras isoladas e em feixes42
- Figura 17. Secções transversais da região central do pecíolo de *Oenocarpus* Mart., evidenciando o tecido parenquimático. A: *O. bacaba* Mart.. B e C: *O. mapora* H. Karst.. C: Detalhe B mostrando células de aspecto colunar e lacunas aeríferas. As setas indicam feixes de fibras associados a stegmatas. Lacuna aerífera (La)44
- Figura 18. Secções transversais da bainha foliar de *Oenocarpus* Mart.. A e B: *O. bacaba* Mart., face dorsal periférica. A: Detalhe da epiderme; B: Vista geral desta região. C e D: *O. distichus* Mart.. C: Eletromicrografia de um feixe de fibras envolto por bainha de stegmatas; D: Feixe de fibras envolto por bainha contínua de stegmatas. As setas indicam cutícula. Projeção cuticular (Pc); Corpo silicoso (Csi); Estômato (Es); Fibra (F); Mucilagem (Mc); Stegmatas (Stg)46
- Figura 19. Secções transversais da região central da bainha foliar de *Oenocarpus* Mart., evidenciando o tecido parenquimático. A: *O. bacaba* Mart.. B: *O. distichus* Mart.. C: *O. mapora* H. Karst.. D: *O. minor* Mart.. As setas indicam fibras isoladas e em feixes envoltos por bainha de stegmatas48
- Figura 20. Secções transversais da axis foliar de *Oenocarpus* Mart., detalhando a estrutura e organização dos feixes vasculares. B, D, E, F, H, J e M: Floema indiviso. A, C, G e I: Floema bipartido. L: Floema tripartido. B, E, G, I e J: Metaxilema com um vaso. D e H: Metaxilema com dois vasos. A e M: Metaxilema com três vasos. F e L:

- Metaxilema com quatro vasos. C: Metaxilema com cinco vasos. C, G e I: Protoxilema colapsado e/ou ocluído indicado pelo pontilhado. A, B, F, G e L: Floema padrão 1. A, F, G e L: Floema padrão 1 subpadrão a. B: Floema padrão 1 subpadrão b. C, D, E, H, I, J e M: Floema padrão 2. C, D, H, J e M: Floema padrão 2 subpadrão a. E e I: Floema padrão 2 subpadrão b. A, B e C: Bainha mista padrão 1. A: Bainha mista padrão 1 subpadrão a. B e C: Bainha mista padrão 1 subpadrão b. B: Bainha mista padrão 1, subpadrão b variação b1. C: Bainha mista padrão 1, subpadrão b variação b2. D, E, F e L: Bainha mista padrão 2. D, E e L: Bainha mista padrão 2 subpadrão a. F: Bainha mista padrão 2 subpadrão b. G: Bainha mista padrão 3. H: Bainha mista padrão 4. I: Bainha não mista padrão 1. J: Bainha não mista padrão 2. As pontas de seta indicam região parenquimática. Bainha esclerenquimática (Bec); Bainha fibrosa (Bf); Bainha parenquimática (Bp); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Fibra e parênquima (F e P); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Parênquima (P); Protoxilema (Px).....50
- Figura 21. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo I, de T1 a T5. A: T1; B: T2; C: T3; D: T4; E: T5. As setas indicam stegmatas, as pontas de seta região parenquimática e o pontilhado protoxilema colapsado e ocluído. Bainha parenquimática (Bp); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px)55
- Figura 22. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo I, de T6 a T9. A: T 6; B: T 7; C: T8; D: T9. As pontas de seta indicam região parenquimática. Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px)56
- Figura 23. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo II. A: T10; B: T11; C: T12; D: T13; E: T14; F: T15. As setas indicam stegmatas enfileirados e as pontas de seta região parenquimática. Bainha parenquimática (Bp); Bainha esclerenquimática (Bec); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Mucilagem (Mc).....57
- Figura 24. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo III. A: T16; B: T17; C: T18. As pontas de seta indicam região parenquimática. Bainha parenquimática (Bp); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx).....58
- Figura 25. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares dos Grupos IV e V. A, B e C: Grupo IV. A: T19; B: T20; C: T21. D e E: Grupo V. D: T22; E: T23. A seta indica stegmata e as pontas de seta indicam região parenquimática. Bainha parenquimática (Bp); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px)59
- Figura 26. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo VI. A: T24; B: T25; C: T26; D: T27; E: T28. As pontas de seta indicam região parenquimática e o pontilhado protoxilema colapsado e ocluído. Bainha esclerenquimática (Bec); Bainha fibrosa (Bf); Bainha parenquimática (Bp); Fibras (F); Fibra e Parênquima (F e P); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Parênquima (P); Protoxilema (Px)60
- Figura 27. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo VII. A: T29; B: T30; C: T31; D: T32; E: T33; F: T34; G: T35. As setas indicam stegmatas, as pontas de seta região parenquimática e o pontilhado protoxilema ocluído. Bainha esclerenquimática (Bec); Bainha parenquimática (Bp); Fibras (F); Fibra e Parênquima (F e P); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Parênquima (P); Protoxilema (Px)61
- Figura 28. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo VIII. A: T36; B: T37; C: T38. As pontas de

- seta indicam região parenquimática. Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Parênquima (P); Protoxilema (Px)62
- Figura 29. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo IX. A: T39; B: T40; C: T41; D: T42. As setas indicam stegmatas enfileirados, as pontas de seta região parenquimática e o pontilhado protoxilema colapsado e ocluído. Bainha parenquimática (Bp); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px)63
- Figura 30. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando tipos de feixes vasculares. A: T43. B e C: T44; C: Eletromicrografia da região central mediana de T44. As setas indicam região parenquimática. Bainha parenquimática (Bp); Bainha esclerenquimática (Bec); Esclerênquima (Ec); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px)64
- Figura 31. Esclereídeos foliares de *Oenocarpus* Mart.. A e B: *O. minor* Mart., macerado das pinas. A: Astroesclereíde e braquiesclereíde; B: Macroesclereíde bifurcado. C: Macerado do pecíolo de *O. distichus* Mart. detalhando macroesclereíde com projeções das paredes laterais. As setas indicam projeções das paredes laterais. Astroesclereíde (Atc); Bifurcação (Bif); Braquiesclereíde (Brq).....67
- Figura 32. Fibras foliares de *Oenocarpus* Mart.. A-D: *O. bacaba* Mart., macerado das pinas. A: Afilada tipo aguda; B: Afilada tipo pontiaguda; C: Afilada tipo acuminada; D: Afilada tipo acicular. E-G: *O. minor* Mart., macerado da bainha. E: Serrilhada; F e G: Bifurcadas desiguais. H-J: *O. distichus* Mart., macerado das pinas. H: Curvada; I: Falciforme; J: Sagitiforme. L: Macerado das pinas de *O. mapora* H. Karst. detalhando projeções das paredes laterais da fibra. As setas indicam projeções das paredes laterais68
- Figura 33. Elementos de vaso foliares de *Oenocarpus* Mart.. A-C: *O. minor* Mart., macerado das pinas. A: Placa perfurada escalariforme transversal, espessamento parietal anelar, pontuações escalariformes e opostas; B: Espessamento parietal reticulado e pontuações alternas; C: Espessamento parietal escalariforme-reticulado e pontuações opostas. D-F: *O. bacaba* Mart., macerado das pinas. D: Placa perfurada simples transversal, espessamento parietal pontuado, pontuações opostas e apêndices caudais; E: Placa perfurada simples oblíqua, espessamento parietal pontuado, pontuações opostas e apêndices caudais; F: Espessamento parietal anelar, pontuações escalariformes e opostas. As setas indicam barras parietais verticais. Apêndice caudal (Apc); Espessamento anelar (Ean); Espessamento escalariforme-reticulado (Eer); Espessamento pontuado (Ept); Espessamento reticulado (Ert); Pontuações alternas (Pa); Pontuações escalariformes (Pe); Pontuações opostas (Po); Placa perfurada escalariforme (Ppe); Placa perfurada simples (Pps).....70
- Figura 34. Eletromicrografias das secções dos vasos de *Oenocarpus* Mart.. A-C: *O. bacaba* Mart., pecíolo em secção longitudinal. A: Pontuações escalariformes; B: Pontuações opostas; C: Pontuações escalariformes e opostas. D e E: *O. mapora* H. Karst., bainha em secção transversal. D: Pontuações alternas e opostas; E: Espessamento parietal escalariforme-reticulado. Pontuações alternas (Pa); Pontuações escalariformes (Pe); Pontuações opostas (Po).....71
- Figura 35. Elementos traqueais foliares de *Oenocarpus* Mart.. A-C: *O. distichus* Mart., macerado das pinas. A: Elemento de vaso com placa de perfuração escalariforme; B: Elemento de vaso com placa de perfuração reticulada; C: Elemento de vaso com placa de perfuração mista. D e E: *O. minor* Mart., macerado da bainha. D: Traqueídeo com espessamento helicoidal laxo; E: Traqueídeo com espessamento helicoidal denso. F: Eletromicrografia da secção longitudinal de um feixe vascular da ráquis de *O. bacaba* Mart. detalhando traqueídeo com espessamento anelar72
- Figura 36. Substâncias ergásticas foliares de *Oenocarpus* Mart.. A e B: *O. distichus* Mart., macerado do pecíolo. A: Grão de amido; B: Corpos silicosos esférico-espículados no

interior de stegmatas. C: Eletromicrografia de um feixe de fibras da bainha de *O. minor* Mart. detalhando corpos silicosos esférico-espiculados no interior de stegmatas. D-F: *O. mapora* H. Karst.. D: Macerado das pinas detalhando corpo mucilaginoso no interior do elemento de vaso; E: Eletromicrografia de um feixe vascular do pecíolo detalhando corpo mucilaginoso no interior do vaso; F: Feixe vascular em secção transversal evidenciando bainha fibrosa impregnada por mucilagem. Mucilagem (Mc); Stegmatas (Stg)74

LISTA DE QUADROS

	Página
Quadro 1: Testes histoquímicos empregados nas folhas à identificação de substâncias ergásticas	19
Quadro 2: Características estruturais, tipos e grupos de feixes vasculares do axis foliar nas espécies estudadas de <i>Oenocarpus</i> Mart.....	54
Quadro 3: Distribuição dos tipos de feixe vasculares no axis foliar de <i>Oenocarpus</i> Mart.....	65

LISTA DE SÍMBOLOS, SIGLAS E ABREVIATURAS

°C	= Graus Celsius
SiO ₂	= Dióxido de silício
µm	= Micrômetro
Ac.	= Ácido
Apc	= Apêndice caudal
APEG	= Área de Proteção Ecológica do Guamá
Atc	= Astroesclereíde
Bec	= Bainha esclerenquimática
Bf	= Bainha fibrosa
Bif	= Bifurcação
Bp	= Bainha parenquimática
Brq	= Braquiesclereíde
Bt	= Base do tricoma
Cast	= Câmara subestomática
Cbt	= Células basais do tricoma
Cep	= Cera epicuticular
Cepi	= Célula epidérmica imbricada
Cept	= Célula epitelial
Cm	= Centímetro
Cs	= Célula subsidiária
Csg	= Célula subsidiária geminada
Csi	= Corpo silicoso
Ct	= Cutícula
Ean	= Espessamento parietal anelar
Ec	= Esclerênquima
EDS	= Energy Dispersive Spectroscopy
Eer	= Espessamento parietal escalariforme-reticulado
<i>e.g.</i>	= Do Latim <i>exempli gratia</i>
Epab	= Epiderme abaxial
Epad	= Epiderme adaxial

Ept	= Espessamento parietal pontuado
Ert	= Espessamento parietal reticulado
Es	= Estômato
Esi	= Estrutura secretora interna
F	= Fibra
FAA	= Formaldeído/ Ácido acético/ Álcool etílico
Fad	= Feixes adnados
Fig.	= Figura
Figs.	= Figuras
Fl	= Floema
Fs	= Feixe secundário
Fse	= Folha senescente
Ft	= Feixe terciário
F1	= Folha um
F2	= Folha dois
INPA	= Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (sigla oficial do herbário)
La	= Lacuna aerífera
L/mg	= Limbo/margem
L/nc	= Limbo/nervura central
L/ri	= Limbo/região intermediária
Lg	= Lignificação
Mc	= Mucilagem
MEV	= Microscopia Eletrônica de Varredura
MG	= Museu Goeldi (sigla oficial do herbário João Murça Pires do Museu Paraense Emílio Goeldi)
MPEG	= Museu Paraense Emílio Goeldi
Mx	= Metaxilema
N°	= Número
P	= Parênquima
PA	= Pró-análise
Pa	= Pontuações alternas
Pc	= Projeção cuticular
Pd	= Padrão
Pe	= Pontuações escalariformes

pH	= Potencial de hidrogênio ou hidrogeniônico
Pl	= Parênquima lacunoso
Po	= Pontuações opostas
Pp	= Parênquima paliçadico
Ppe	= Placa perfurada escalariforme
Pps	= Placa perfurada simples
Px	= Protoxilema
Rbt	= Região basal do tricoma
Rc	= Região costal
Rce	= Região central
Ri	= Região intercostal
Rm	= Região mediana
Rp	= Região periférica
rpm	= Rotações por minuto
SPd	= Subpadrão
Stg	= Stegmatas
UFPA	= Universidade Federal do Pará
vol.	= Volume

1. INTRODUÇÃO

A Amazônia alberga, senão a maior, uma das maiores diversidades mundiais, sendo detentora de inúmeros recursos naturais, renováveis ou não, fatores que a tornam um foco de cobiça das comunidades nacional e, principalmente, internacional. Este importante bioma terrestre, que possui a maior reserva florestal primária do planeta e com número variado de espécies endêmicas, vem sofrendo, nas últimas décadas, um intenso processo de degradação frente às intervenções antrópicas em geral, de forma irracional e não sistematizada, *e.g.* a ocupação desordenada de áreas e o uso extrativista da floresta sem (ou com) técnicas de manejo (in) adequadas, o que tem acarretado uma significativa lixiviação gênica deste Banco Natural de Germoplasma. Desta forma, o contexto aponta à necessidade de estudos sobre a biodiversidade da referida região, dentre a qual a vegetal, cujo conhecimento nos ajudará a compreender os mecanismos ecológicos, fisiológicos e estruturais que regem toda sua complexa dinâmica.

Vários são os grupos vegetais que fazem parte da paisagem amazônica, onde as palmeiras, segundo Kahn (1988), constituem um dos componentes mais característicos. Henderson *et al.* (1995) consideram que a Amazônia abriga, aproximadamente, 50 % dos gêneros e 30 % das espécies de *Arecaceae* Neotropicas. Tamanha expressividade pode ser justificada pela plasticidade adaptativa destas plantas a diversos tipos de *habitats*, permitindo-lhes conquistar desde florestas de terra firme a ambientes degradados dos quais, geralmente, atuam como bioindicadoras, assumindo papel de suma importância nas redes tróficas de ecossistemas distintos (Miranda *et al.*, 2001).

Além de se destacarem na ecologia dos ambientes, as palmeiras configuram entre as espécies mais úteis à economia de subsistência das comunidades ribeirinhas, com múltiplas utilidades conforme o *taxon* (Bondar, 1964). Almeida & Silva (1997) estimam que cerca de 40 % da flora *Arecaceae* amazônica seja utilizada de alguma forma pelas comunidades locais, principalmente para fins de alimentação, habitação, medicina popular, ornamentação e confecção de artesanatos (Vilhena-Potiguara *et al.*, 1987; Baleé, 1988; Oliveira *et al.*, 1991).

Para Rizzini & Mors (1995), as palmeiras são consideradas como um grupo à parte e de magna importância econômica atual ou de potencial industrial.

Kahn & De Granville (1992) assinalam que das seis subfamílias definidas por Dransfield & Uhl (1986) para as *Arecaceae*, cinco possuem representantes na Amazônia: *Coryphoideae*, *Calamoideae*, *Ceroxyloideae*, *Arecoideae* e *Phytelephantoideae*. Destas,

Arecoideae é a que apresenta o maior número de gêneros à região (28 gêneros), sendo *Astrocaryum* G. F. W. Meyer, *Bactris* N. J. Jacquin ex Scopoli, *Geonoma* Willdenow e *Oenocarpus* Martius os mais diversificados que juntos correspondem a mais de 50% do total de espécies.

No entanto, apesar da importância entre as plantas amazônicas, as palmeiras estão entre os grupos menos estudados na região, devido às dificuldades de coleta e a necessidade de grandes espaços para acondicioná-las, o que pode ser constatado pela pequena quantidade de exemplares depositados nos herbários (Kahn & De Granville, 1992; Miranda, 2003).

As dificuldades *supra* mencionadas, somadas à rigidez fibrosa da estrutura mecânica das Arecaceae têm restringido, cada vez mais, as investigações anatômicas dos *taxa* pertencentes a esta família, pois se torna difícil adequar uma metodologia que permita a realização de secções que preservem, ao máximo, as características estruturas internas das espécies. Mesmo assim, na Amazônia oriental e ocidental, institutos de pesquisa como o Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA), respectivamente, reúnem pesquisadores, cujas equipes não medem esforços para fazê-lo e, apesar disso, trabalhos versando sobre a histologia de órgãos vegetativos e reprodutivos de palmeiras são poucos quando comparados aos das demais famílias, tanto de Liliopsidas como de Magnoliopsidas.

Sabe-se que a anatomia vegetal fornece importantes contribuições à elucidação de relações ecológicas, taxonômicas e filogenéticas das plantas vasculares, assim como a fisiologia das mesmas. Neste sentido, Uhl & Dransfield (1987) enfatizam que os estudos anatômicos são significativos à classificação das palmeiras, visto que estas se mostram variáveis na estrutura interna tanto como na externa e, desta maneira, contribuem à determinação de novas características que permitem avaliar as suas inter-relações e mudanças evolutivas.

Entre as espécies da família Arecaceae, encontramos *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. distichus* Mart., *O. mapora* H. Karst. e *O. minor* Mart., vernaculamente conhecidas por bacabeiras (Le Cointe, 1947; Corrêa, 1984), pertencentes à subfamília Arecoideae que, segundo Tomlinson (1961), corresponde a um grupo anatomicamente uniforme, no qual as diferenças estruturais internas, se presentes, ocorrem apenas em nível quantitativo.

Diante das considerações acima expostas e em virtude da ausência de dados anatômicos sobre *Oenocarpus* Mart., a presente pesquisa propôs-se estudar a anatomia foliar comparada de quatro *taxa* deste gênero, partindo-se da seguinte interrogação: existem diferenças anatômicas qualitativas significativas entre *O. bacaba* Mart., *O. distichus* Mart., *O.*

mapora H. Karst. e *O. minor* Mart. ? Interrogação esta que norteou, especificamente, os objetivos:

1. Conhecer a organização estrutural dos tecidos foliares (pinas, ráquis, pecíolo e bainha), por meio das microscopias de luz e eletrônica de varredura;
2. Identificar substâncias ergásticas, utilizando-se de testes histoquímicos;
3. Estabelecer comparações entre as espécies e entre e dentre espécimes;
4. Propor uma chave de identificação com bases nos caracteres anatômicos.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. A família Arecaceae

Segundo Uhl & Dransfield (1987), o interesse pelo estudo das palmeiras iniciou-se com os naturalistas europeus durante suas expedições aos trópicos, os quais não apenas maravilharam-se com a beleza e imponência destas plantas, como também se tornaram conscientes da utilização das mesmas. Dentre estes naturalistas, os referidos autores citam Linnaeus (1753) que descreveu oito gêneros de palmeiras (*Areca*, *Borassus*, *Calamus*, *Caryota*, *Chamaerops*, *Cocos*, *Corypha* e *Phoenix*) e as chamou de “Principes”: os príncipes entre as plantas (Tomlinson, 1990). Dez anos depois, Michel Adanson *apud* Stace (1980) reuniu estes gêneros em família com a denominação de Palmae, já que até meados do século XVIII os sistemas de classificação, na sua maioria, agrupavam os vegetais em classes.

Uhl & Dransfield (1987) comentam, ainda, que a diversidade das palmeiras passou a ser melhor apreciada por volta de 1824, período em que Martius publicou “Palmarum Familia”, no qual agrupou os gêneros descritos por Linnaeus (1753) em seis séries: Sabalinae (Série I), Coryphinae (Série II), Lepidocarya (Série III), Borassaea (Série IV) e Cocoinae (Série VI), correspondendo a primeira tentativa significativa de sistematizá-las. Posteriormente, quando este autor publicou “Historia Naturalis Palmarum” (1850), estas seis séries foram elevadas à categoria de família.

A partir do século XX (precisamente em 1940), Skottsberg *apud* Dahlgren & Clifford (1982) passou a utilizar, em seu sistema de classificação, o termo Arecaceae como substituto de Palmae, sendo o mais usual na atualidade.

Segundo Cronquist (1981) e Dahlgren & Clifford (1982), a família Arecaceae é a única que se encontra incluída na ordem Arecales, apresentando amplitude ecológica limitada quando comparada com as Magnoliopsidas lenhosas e, restringindo-se, à região tropical.

Henderson *et al.* (1995) consideram que esta família é bastante diversificada, com cerca de 1.500 espécies, distribuídas em 200 gêneros pertencentes a seis subfamílias e embora possuam distribuição pantropical, seus gêneros são endêmicos em áreas continentais e nenhum deles apresenta o padrão de distribuição da família. Especificamente as Américas, o referido autor cita 550 espécies e 67 gêneros, sendo *Chamaedorea* Willdenow, *Bactris* N. J.

Jacquin ex Scopoli e *Geonoma* Willdenow os mais representativos, que juntos constituem aproximadamente um terço de todas as espécies de palmeiras.

Ainda neste contexto, porém, com base em estudos filogenéticos, Judd *et al.* (2002) definem 200 gêneros e cerca de 2.780 espécies, acrescentando *Calamus* Linnaeus, *Licuala* Thunberg e *Daemonorops* Blume entre os maiores gêneros.

Do ponto de vista evolutivo, Tomlinson (1990) e Jones (1995) assinalam que as palmeiras possuem *status* evolucionário incerto, correspondendo a um grupo de plantas bastante natural, cuja morfologia as tornam facilmente distinguíveis entre as demais e, apesar de apresentarem características em comum às famílias Cyclanthaceae, Pandanaceae e Araceae, formam um grupo isolado de Liliopsidas com muitas especializações estruturais.

As Arecaceae, juntamente com as Poaceae e Leguminosae, são os mais importantes grupos de plantas utilizados economicamente pelo homem, desempenhando importante papel sócio-econômico aos habitantes dos trópicos que as utilizam como fonte de matéria-prima na confecção de utensílios e supressão de necessidades básicas como abrigo e alimento, comercializando, ainda, seus produtos *in natura* ou artesanalmente tais como: óleos, vinhos, ceras, fibras, frutos, dentre outros (Medina, 1959; Pedersen & Balslev, 1990).

No que diz respeito à região amazônica, Almeida & Silva (1997) comentam que as palmeiras, além de fazerem parte da economia de subsistência de comunidades locais, destacam-se na ecologia dos ambientes, sendo dotadas de mecanismos adaptativos ecofisiológicos e morfológicos que lhes permitem colonizar quase todos os ambientes amazônicos, incluindo as florestas de terra firme densas e abertas, várzea e igapó, passando pelas caatingas amazônicas, campinas, campinaranas, savanas, campos e vegetação secundária tipo capoeira.

Em termos anatômicos, Martens & Uhl (1980) enfatizam a relevância destes caracteres como indicadores taxonômicos, evolutivos e ecológicos às palmeiras. Particularmente à anatomia, tem-se como destaque a significativa obra de Tomlinson (1961) denominada “Anatomy of the Monocotyledons” que versa sobre os aspectos estruturais internos de órgãos vegetativos em gêneros e espécies de Arecaceae pertencentes a diversas subtribos, a maior parte destas presentes no Velho Mundo e com poucos representantes da Amazônia. Para a região amazônica, ressaltam-se os trabalhos de De Paula (1975), que trata sobre a anatomia das folhas, raízes e sementes de *Euterpe oleracea* Mart.; de Vilhena *et al.* (1984), sobre a morfo-anatomia e crescimento das raízes adventícias de *Iriarteia exorrhiza* (Mart.) Drude; de Vilhena-Potiguara (1995; 2002), que abordam, respectivamente, a histologia, histoquímica e quantificação de fibras em *Desmoncus polyacanthos* Mart., *Manicaria saccifera* Gaertn.,

Maximiliana maripa (Aubl.) Drude, *Mauritia flexuosa* L., *Mauritiella armata* (Mart.) Drude, *Euterpe oleracea* Mart. e *Geonoma baculifera* (Point.) Kunth. e, a morfologia, anatomia e análise qualitativa e quantitativa das fibras dos órgãos vegetativos em *Raphia taedigera* (Mart.) Mart.; de Menezes (2000), que descreve a estrutura morfo-anatômica dos frutos e sementes de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.; de Aguiar & Mendonça (2002), sobre os aspectos morfo-anatômicos do embrião de *Euterpe precatoria* Mart. durante o processo germinativo; de Rocha (2004) e Kikuchi (2004), sobre a anatomia foliar e análise morfométrica das fibras de *Astrocaryum murumuru* var. *murumuru* Mart. e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. respectivamente.

2.2. O gênero *Oenocarpus* Martius

Palmeiras de estipe solitário ou em touceira, ereto, delgado a robusto, conspicuamente cilíndrico e com fúlcreas ocasionais. Folhas pinadas, variando em número de 5-16, em disposição espiralada ou dística; bainha amplexicaule, parcialmente fendida na porção oposta ao pecíolo e sem formar uma coroa distinta, possuindo margens fibrosas; pecíolo curto, raramente alongado, canaliculado adaxialmente e arredondado abaxialmente; pinas numerosas, dispostas regularmente no mesmo plano ou agrupadas irregularmente. Inflorescência protandrina, interfoliar em botão, infrafoliar na antese, ramificada em primeira ordem; flores estaminadas assimétricas, com 6 estames; pólen elíptico, monossulcado, com exina reticulada e tectada; flores pistiladas assimétricas, estaminódios presentes ou ausentes, gineceu unilocular, uniovular. Fruto elíptico a globoso, de coloração roxa-escura quando maduro. Semente ovóide-elíptica, com endosperma homogêneo ou ruminado; embrião basal; eófilo bífido (Uhl & Dransfield, 1987).

De acordo com Balick (1986) e Henderson *et al.* (1995), este gênero é constituído por nove espécies (*Oenocarpus bacaba* Martius, *O. balickii* Kahn, *O. bataua* Martius, *O. circumtextus* Martius, *O. distichus* Martius, *O. makeru* R. Bernal, Galeno e A. J. Hend, *O. mapora* H. Karst., *O. minor* Martius e *O. simplex* R. Bernal, Galeno e A. J. Hend.) distribuídas no norte da América do Sul e extendendo-se ao norte para a América Central e, ao sul, para o Brasil e Bolívia. Todas desenvolvidas na região amazônica, geralmente, em solo arenoso de áreas de terra firme.

Bernal *et al.* (1991) citam que *Oenocarpus* Mart. é um gênero próximo a *Prestoea* J. D. Hooker, porém, distingui-se deste pelo aspecto de cauda-de-cavalo da inflorescência e coloração esbranquiçada da superfície abaxial das pinas.

Do ponto de vista sócio-econômico, os *taxa* deste gênero têm sido utilizados por comunidades locais e indígenas para diversos fins, sendo empregados na edificação e cobertura de moradias, na confecção de artesanatos, na alimentação e no paisagismo (Corrêa 1984; Balick 1984; Miranda *et al.* 2001).

2.3. Caracterização botânica e distribuição das espécies, segundo Henderson *et al.* (1995), Lorenzi *et al.* (1996) e Miranda *et al.* (2001)

2.3.1. *Oenocarpus bacaba* Mart.

Palmeira monocaule, com 7 a 22 m de altura e 12 a 25 cm de diâmetro. Folhas pinadas de 8 a 17, em disposição espiralada, com 2,2 a 5,6 m de comprimento; bainha 0,5 a 1,3 m de comprimento; pecíolo 0,3 a 1,6 m de comprimento; número de pinas 75 a 179 por lado, agrupadas regularmente e dispostas em diferentes planos. Inflorescência infrafoliar na antese. Frutos globoso-elipsóides, medindo 1,3 a 1,5 cm de diâmetro, de coloração roxo-escura quando maduros (Fig. 1).

Ocorre na Colômbia, Venezuela, Guianas e Brasil nos estados do Amazonas, Acre, Pará e Roraima (Anexo I A).

2.3.2. *Oenocarpus distichus* Mart.

Palmeira monocaule, com 10 a 22 m de altura e 18 a 25 cm de diâmetro. Folhas pinadas de 9 a 13, em disposição dística, com 2,5 a 6 m de comprimento; bainha 0,5 a 1 m de comprimento; pecíolo 0,15 a 0,4 m de comprimento; número de pinas 40 a 130 por lado, agrupadas e dispostas em diferentes planos. Inflorescência infrafoliar na antese. Frutos globosos a elipsóides, medindo 1,8 a 2 cm de diâmetro, de coloração roxo-escura quando maduros (Fig. 2).

Ocorre na Bolívia e Brasil nos estados do Maranhão, Mato Grosso, Pará, Rondônia e Tocantins (Anexo I B).

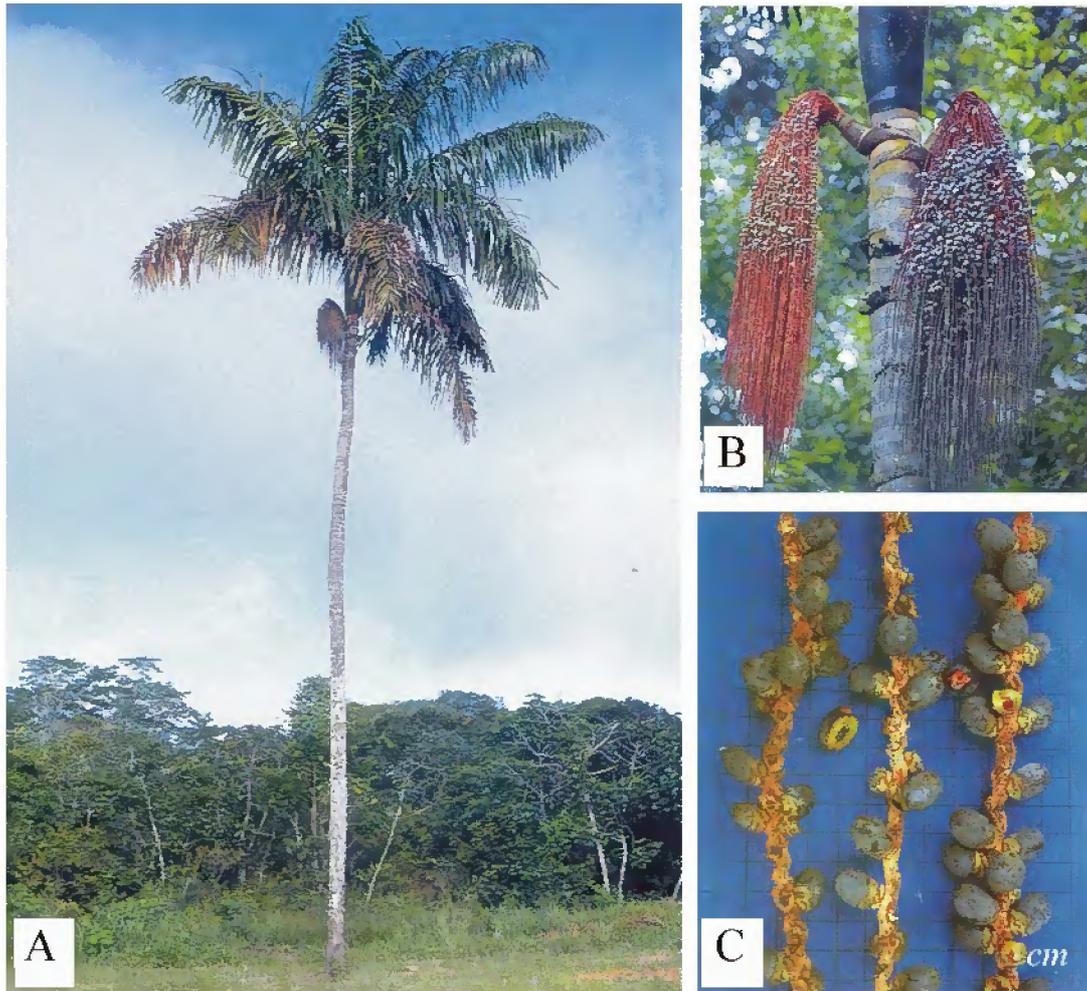


Figura 1. *Oenocarpus bacaba* Mart.. **A:** Hábito vegetativo; **B:** Detalhe da inserção da infrutescência; **C:** Detalhe dos frutos.
Fonte: Lorenzi (1996).

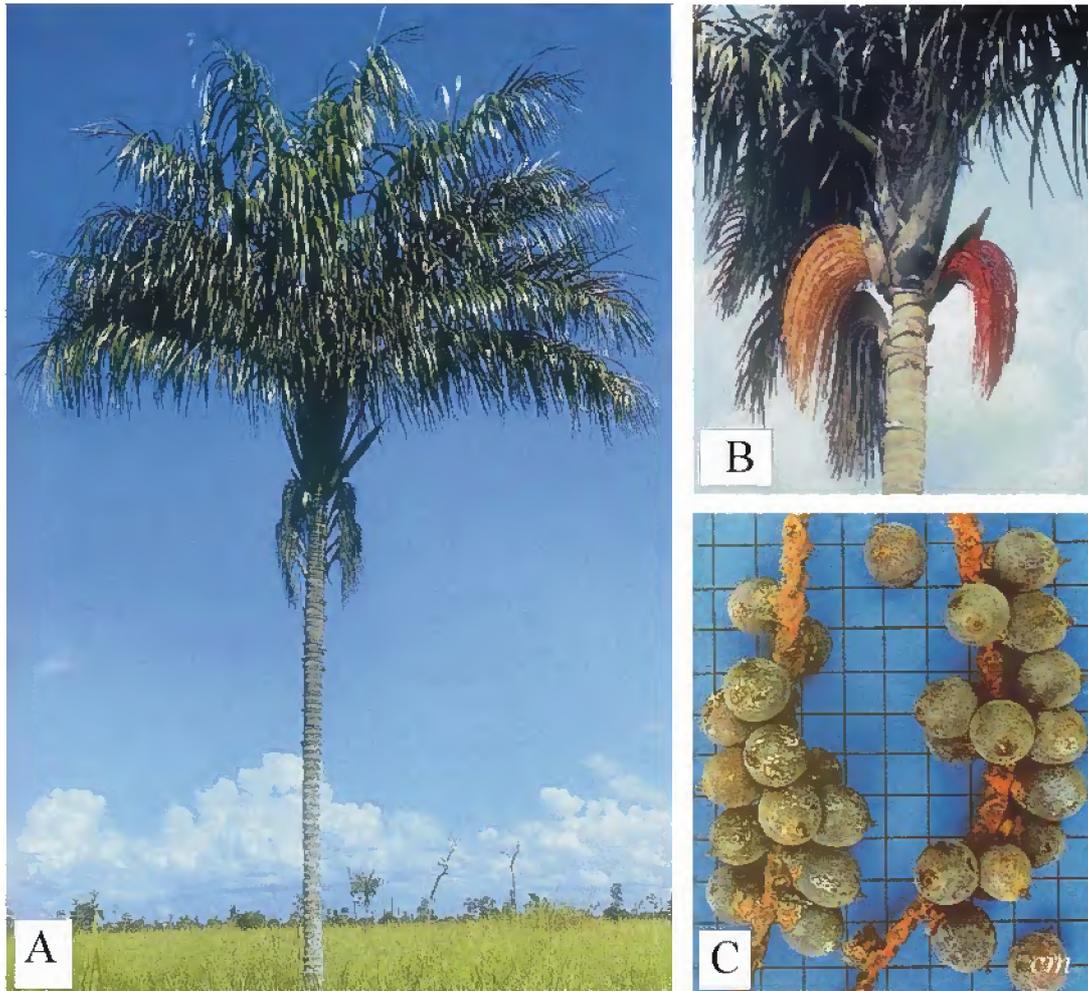


Figura 2. *Oenocarpus distichus* Mart.. **A:** Hábito vegetativo; **B:** Detalhe da inserção da inflorescência e infrutescência; **C:** Detalhe dos frutos.
Fonte: Lorenzi (1996).

2.3.3. *Oenocarpus mapora* H. Karst.

Palmeira multicaule, com fúlcreas formando pequenas touceiras, de 5 a 15 m de altura e 4 a 17 cm de diâmetro. Folhas pinadas de 5 a 12, em disposição espiralada, com 2,1 a 5 m de comprimento; bainha 0,4 a 1,4 m de comprimento, com lígula fibrosa de cerca de 20 cm; pecíolo 0,6 a 1,15 m de comprimento; número de pinas 40 a 90 por lado, regularmente dispostas, exceto as do meio que formam grupos de 3 a 5, porém, no conjunto da folha, dispõem-se mais ou menos no mesmo plano. Inflorescência infrafoliar na antese. Frutos subglobosos, medindo 2 a 3 cm de diâmetro, de coloração preta-purpúrea quando maduros (Fig. 3).

Ocorre no Panamá, Costa Rica, Colômbia, Venezuela, Equador, Peru, Bolívia e Brasil nos estados do Acre, Amazonas e Pará (Anexo I C).

2.3.4. *Oenocarpus minor* Mart.

Palmeira multicaule, com 2 a 8 m de altura e 4 a 7 cm de diâmetro. Folhas pinadas de 4 a 13, em disposição espiralada, com 2 a 4 m de comprimento; bainha 0,4 a 0,5 m de comprimento; pecíolo 0,15 a 0,5 m de comprimento; número de pinas 42 a 79 por lado, agrupadas regularmente e dispostas no mesmo plano. Inflorescência infrafoliar na antese. Frutos globoso-elipsóides, medindo 1,3 a 1,5 cm de diâmetro, de coloração roxo-escura quando maduros (Fig. 4).

Ocorre na Colômbia e Brasil nos estados do Amazonas, Pará e Rondônia (Anexo I D).

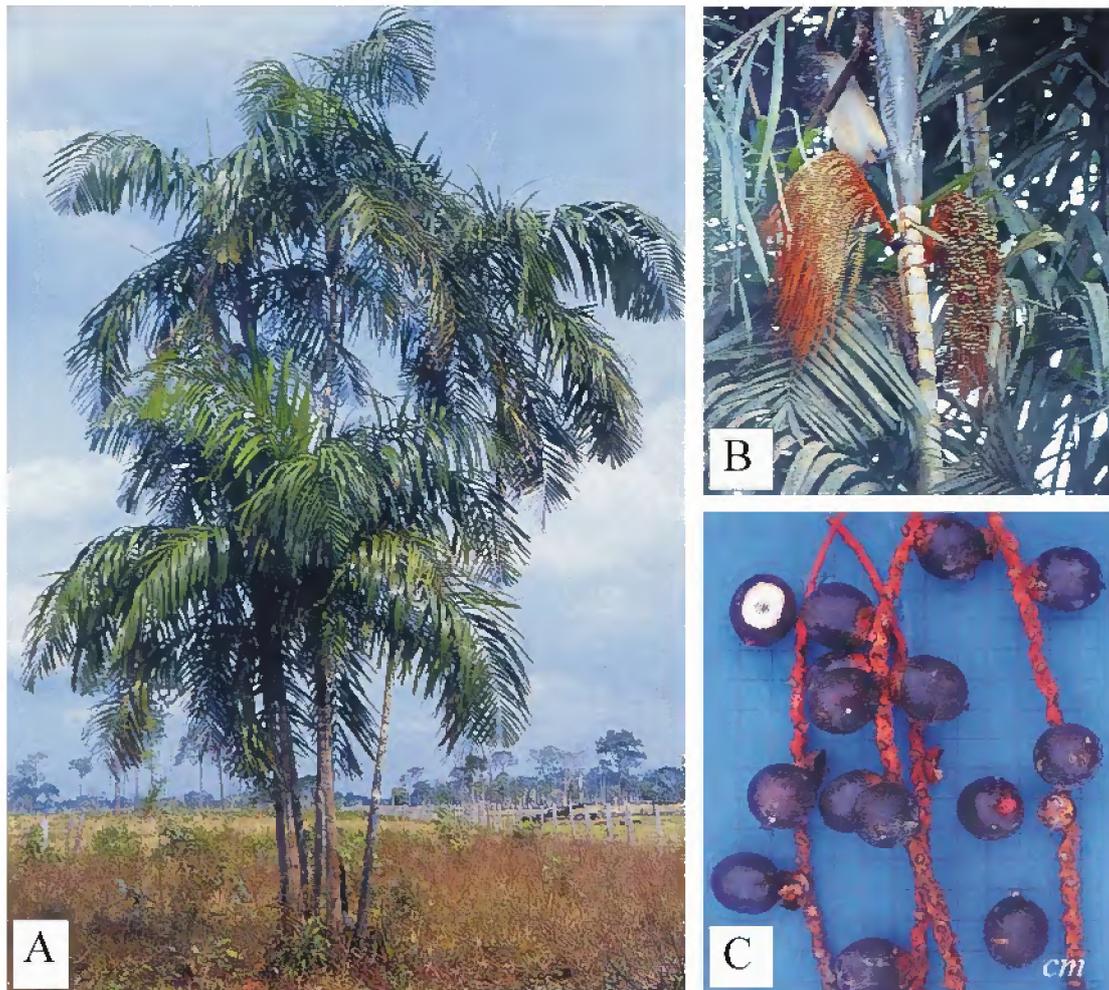


Figura 3. *Oenocarpus mapora* H. Karst.. **A:** Hábito vegetativo; **B:** Detalhe da inserção da inflorescência e infrutescência; **C:** Detalhe dos frutos.
Fonte: Lorenzi (1996).

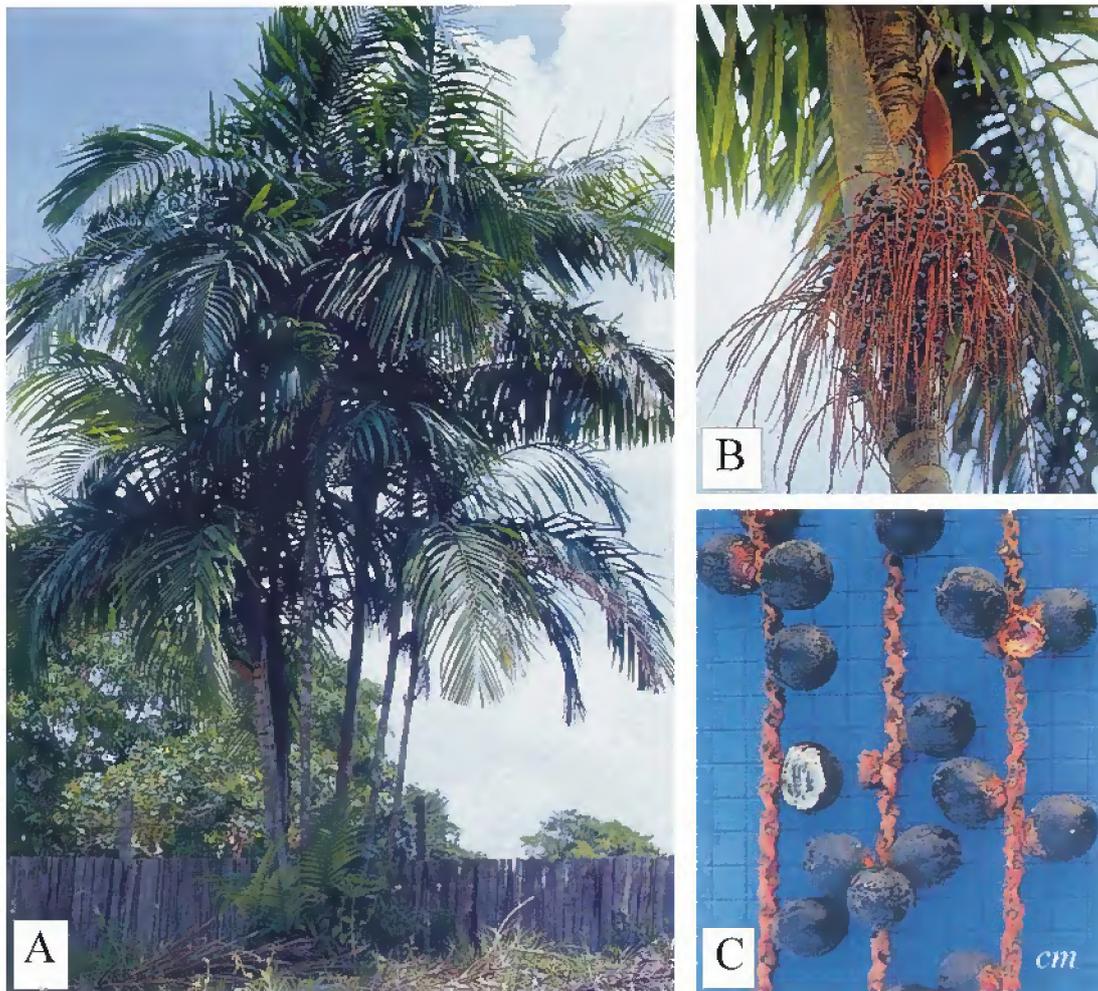


Figura 4. *Oenocarpus minor* Mart.. **A:** Hábito vegetativo; **B:** Detalhe da inserção da infrutescência; **C:** Detalhe dos frutos.
Fonte: Lorenzi (1996).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

3.1.1. Áreas de coleta

O material botânico estudado foi coletado em duas áreas do município de Belém, Pará, Brasil: no Parque Zoobotânico do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e na Área de Proteção Ecológica do Guamá (APEG) (Fig. 5).

3.1.2. Material botânico

Foram estudados três indivíduos para cada espécie de *O. bacaba* Mart., *O. distichus* Mart., *O. mapora* H. karst. e *O. minor* Mart.. A identificação destes *taxa* foi realizada mediante comparação com exsicatas do Herbário João Murça Pires/MG e auxílio de literatura específica, principalmente Uhl & Dransfield (1987) e Henderson *et al.* (1995).

As folhas utilizadas para o estudo anatômico foram localizadas na planta conforme indicação da Fig. 6, consideradas maduras e denominadas de folha um (F1), aquela situada próxima à folha senescente (Fse), e de folha dois (F2) a subsequente a primeira.

As espécies foram coletadas em janeiro, abril e maio de 2005. Do material botânico coletado, parte foi destinada à confecção de exsicatas e incorporadas, como testemunho, ao Herbário João Murça Pires/MG com número de registro: MG 178490 (*Oenocarpus minor* Mart.), MG 178491 (*O. distichus* Mart.), MG 178492 (*O. mapora* H. Karst.) e MG 178493 (*O. bacaba* Mart.). A outra parte foi fixada em F.A.A.₇₀ (Johansen, 1940) por 24 horas e após, conservada em álcool a 70% para ser utilizada nos estudos histológicos e histoquímicos.

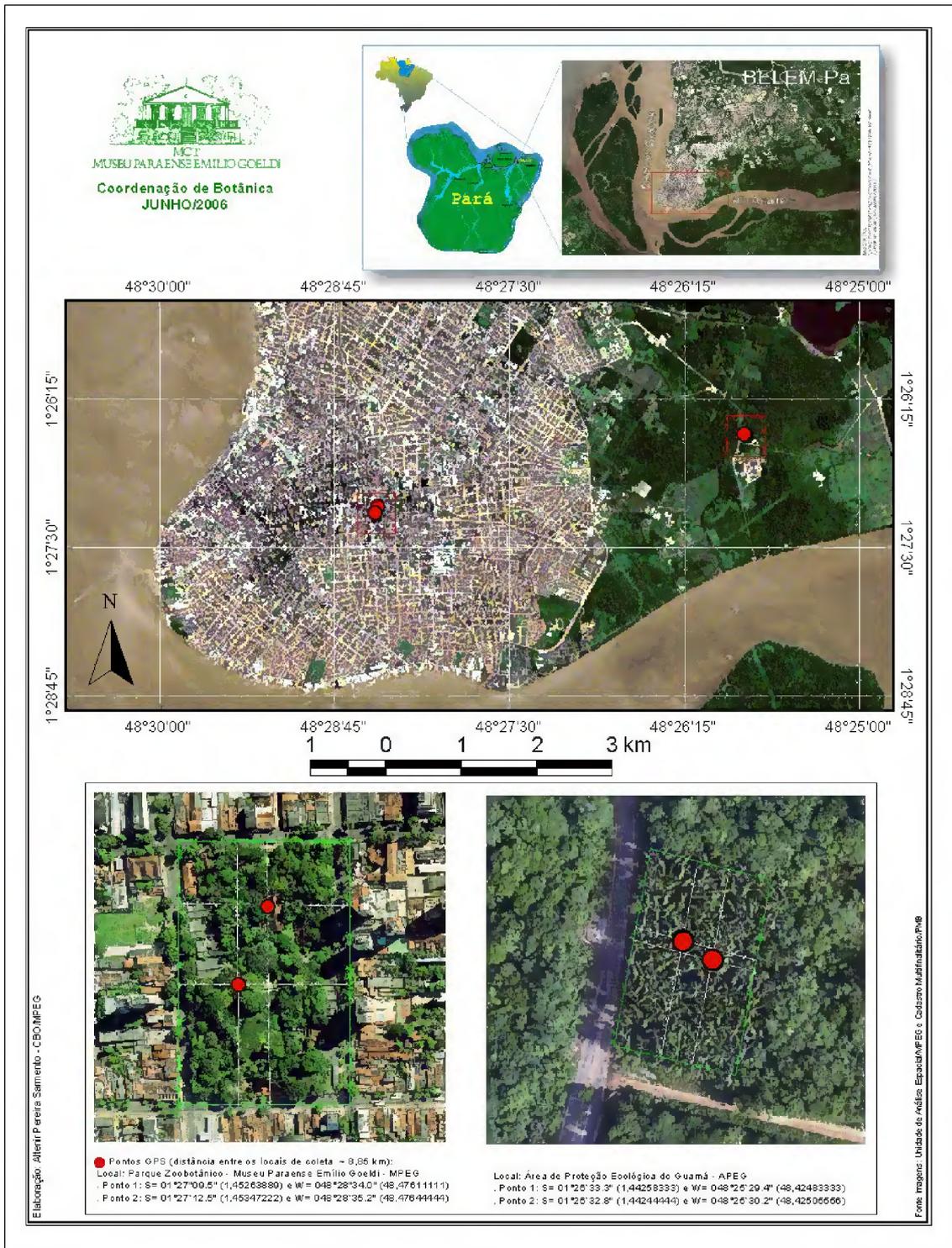


Figura 5. Mapa das áreas de coleta do material botânico. Parque Zoobotânico do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e Área de Proteção Ecológica do Guamá (APEG), município de Belém, Pará, Brasil.

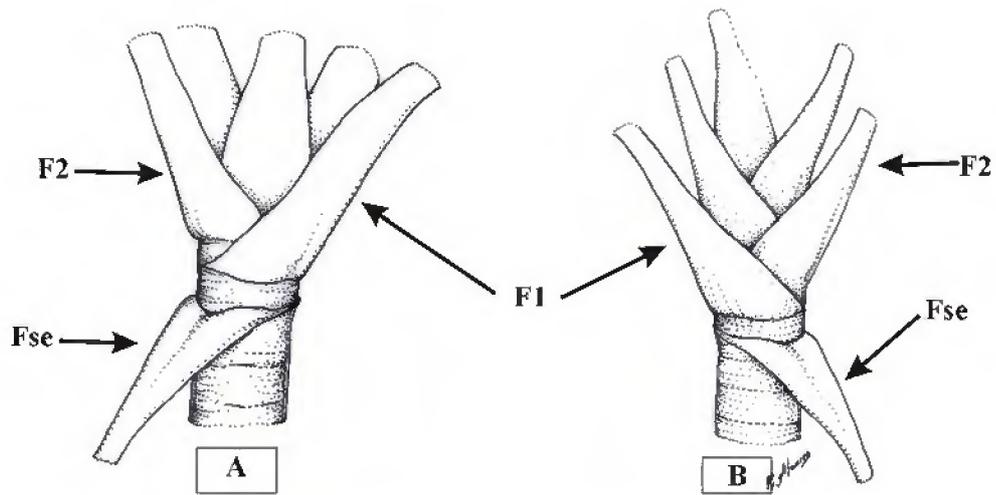


Figura 6. Representação esquemática da inserção foliar. **A:** *Oenocarpus distichus* Mart. **B:** *O. bacaba* Mart., *O. mapora* H. Karst. e *O. minor* Mart.. Folha senescente (**Fse**); Folhas maduras (**F1** e **F2**).

3.2. Métodos

3.2.1. Análise anatômica

Para a análise anatômica, o axis foliar (bainha, pecíolo e ráquis) e as pinas das folhas coletadas foram divididos em três regiões: apical, mediana e basal (Fig. 7 AI). Do axis, foram retiradas amostras das regiões periférica, central e mediana (Fig. 7 BI). As pinas, por sua vez, tiveram o limbo subdividido em ápice, meio e base, considerando-se para cada uma destas sub-regiões secções da nervura central, margem e porção intermediária a as duas anteriores (Fig. 7 CI).

3.2.1.1. Dissociação de epidermes

Secções das pinas foram fervidas em solução aquosa de ácido nítrico 20% por 20 a 30 minutos. Após completa dissociação, as epidermes adaxial e abaxial foram lavadas em água destilada, retirando-se o mesofilo excedente com auxílio de pincéis. Posteriormente, foram coradas com azul de astra e fucsina básica 1% (Braga, 1977), seguindo-se a desidratação pela série etanólica (Johansen, 1940) e pós-desidratação pela série aceto-butílica (Kraus & Arduin, 1997) crescentes, sendo montadas em bálsamo-do-canadá entre lâmina e lamínula.

3.2.1.2. Secções histológicas

Secções histológicas transversais e longitudinais foram realizadas nas pinas e axis foliar. Utilizou-se duas técnicas:

- Secções à mão: foram feitas com auxílio de lâmina de barbear, utilizando-se cortiça como suporte. A seguir, as secções foram clarificadas em solução aquosa de hipoclorito de sódio comercial na diluição 2:1 até total despigmentação, lavadas com água destilada e coradas com azul de astra e fucsina básica 1% (Braga, 1977), e azul de metileno 1% (Johansen, 1940). A montagem foi feita em glicerina 50% aquosa, entre lâmina e lamínula, isolando-se os bordos da lamínula com esmalte incolor segundo Purvis *et al.* (1964);

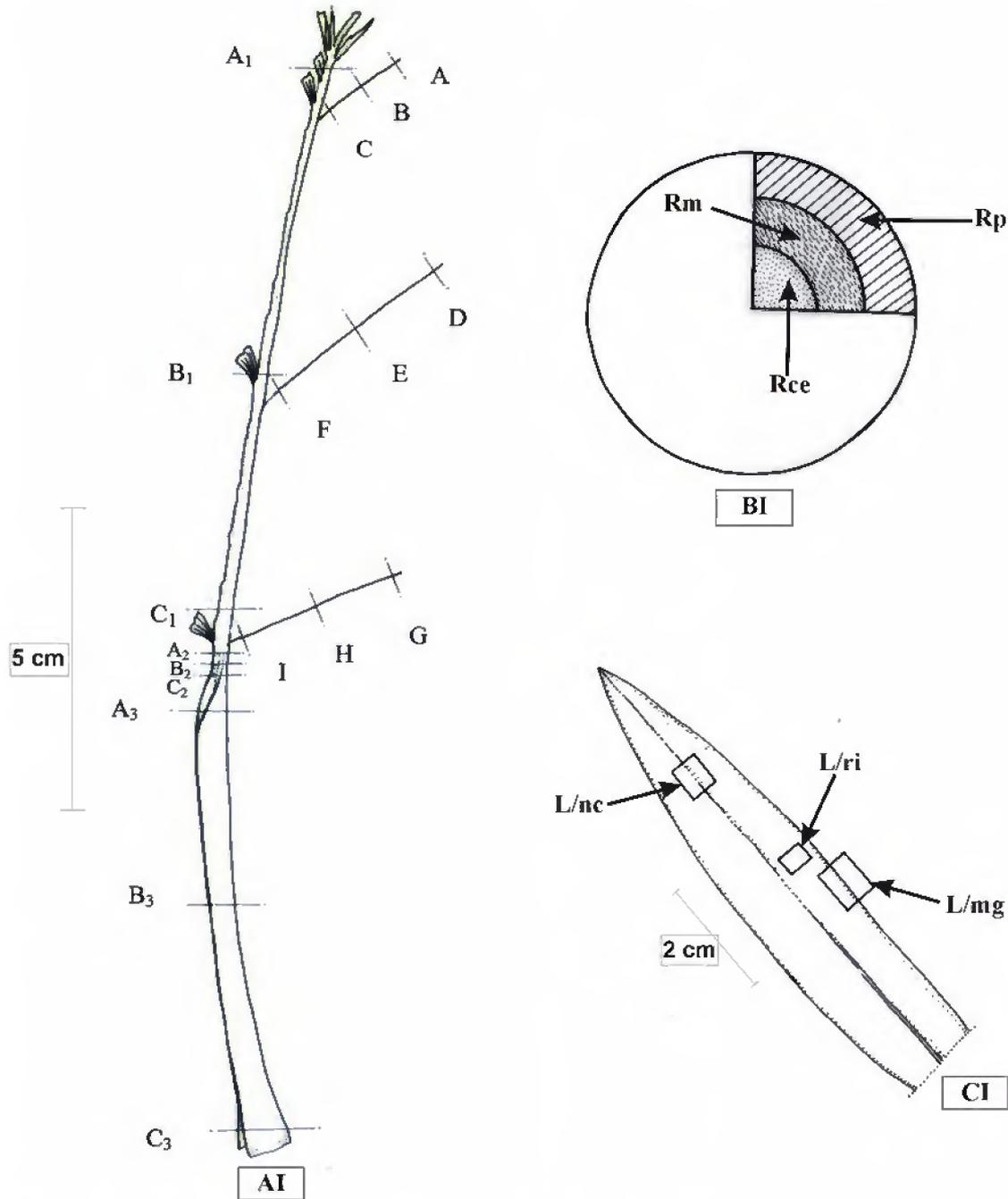


Figura 7. Representação esquemática das secções realizadas nas folhas das espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart. **AI:** Representação geral. **A:** Ápice das pinas apicais; **B:** Meio das pinas apicais; **C:** Base das pinas apicais; **D:** Ápice das pinas medianas; **E:** Meio das pinas medianas; **F:** Base das pinas medianas; **G:** Ápice das pinas basais; **H:** Meio das pinas basais; **I:** Base das pinas basais; **A₁:** Ráquis apical; **B₁:** Ráquis mediano; **C₁:** Ráquis basal; **A₂:** Pecíolo apical; **B₂:** Pecíolo mediano; **C₂:** Pecíolo basal; **A₃:** Bainha apical; **B₃:** Bainha mediana; **C₃:** Bainha basal. **BI:** Axis foliar. **Rce:** Região central; **Rm:** Região mediana; **Rp:** Região periférica. **CI:** Pinas. **L/mg:** Limbo/margem; **L/nc:** Limbo/nervura central; **L/ri:** Limbo/região intermediária.

- Secções com micrótomo rotativo – foram específicas à bainha, por ser uma região bastante fibrosa. Amostras desta região foram submetidas, previamente, ao amolecimento com solução de etilenodiamina 10% (Carlquist, 1982), mantidas em estufa a 55°C por 24 horas. Após este período, as mesmas foram lavadas quatro vezes a cada 30 minutos com solução aquosa de glicerina 20% até completa retirada do agente amolecedor. Posteriormente, seguiu-se as etapas de desidratação em série etanólica crescente, infiltração e inclusão em parafina segundo Johansen (1940). Os blocos de parafina confeccionados foram desbastados na face a ser seccionada expondo-se o material incluído, com posterior imersão em solução aquosa de glicerina 10% por 24 horas (Jewell, 1958). As secções seriadas de 20 µm foram distendidas em banho maria a 40°C, em seguida aderidas por albumina em lâminas histológicas e acondicionadas em estufa a 55°C por 24 horas. As secções afixadas foram desparafinadas pela série aceto-butílica e hidratadas pela série etanólica (Johansen, 1940) decrescentes, posteriormente coradas com azul de astra e fucsina básica 1 % (Braga, 1977), e azul de metileno 1% (Johansen, 1940), seguindo-se a desidratação e pós-desidratação de acordo com Johansen (1940), sendo montadas em balsamo-do-canadá entre lâmina e lamínula.

3.2.1.3. Maceração

Secções das folhas foram mergulhadas em uma mistura de peróxido de hidrogênio 30 vol. e ácido acético glacial na proporção de 1:1 (Franklin, 1945), permanecendo em estufa a 55°C por duas semanas. Posteriormente, o macerado foi submetido à centrifugação em 4500 rpm por 20 minutos, seguido de lavagem em água destilada. Sucessivas centrifugações alternadas com lavagem em água destilada foram realizadas até o desaparecimento de traços do ácido, verificação esta feita com o auxílio de fitas de pH. Para a coloração, utilizou-se safranina hidroalcoólica 5% (Kraus & Arduin, 1997), montando-se o macerado em meio temporário segundo Purvis *et al* (1964).

Foram analisadas, aos três espécimes das quatro espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., quatro amostras para cada uma das regiões da folha consideradas no item 3.2.1,

totalizando 1.728 amostras. A leitura das lâminas foi realizada em toda a extensão de sua área, não se estabelecendo um número determinado de campos observacionais.

3.2.1.4. Testes histoquímicos

Foram realizados com o objetivo de identificar possíveis substâncias ergásticas presentes nas folhas, utilizando-se os reagentes mostrados no Quadro 1.

Quadro 1: Testes histoquímicos empregados nas folhas à identificação de substâncias ergásticas.

SUBSTÂNCIA	REAGENTE	COLORAÇÃO	AUTOR
Mucilagem	Azul de metileno	Azul intenso	Salatino & Silva, 1975
Amido	Lugol	Roxo a negro	Johansen, 1940
Lignina	Floroglucinol 2% + Ac. Clorídrico PA	Vermelha	Johansen, 1940
	Cloreto de zinco iodado	Amarela	Jensen, 1962
Cristais de sílica	Fenol	Rosa	Jensen, 1962

3.2.1.5. Microscopia de luz e ilustrações

As fotomicrografias foram realizadas em vários aumentos com auxílio de fotomicroscópio Zeiss (Laboratório de Anatomia Vegetal - MPEG) e câmara Olympus C-35B acoplada ao microscópio Olympus CH-30 (Herbário Normélia Vasconcelos/HF - UFPA). Os desenhos foram feitos pelo ilustrador científico do Departamento de Botânica do MPEG.

3.2.1.6. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Amostras das folhas foram desidratadas pela série etanólica crescente de Johansen (1940). Especificamente às pinas, após a desidratação, utilizou-se dois grupos amostrais:

- Grupo I: submetido ao clorofórmio PA por três semanas, trocando-se este solvente a cada três dias. O objetivo do uso desta substância foi a remoção, parcial ou completa, da cutícula e cera epicuticular, permitindo, desta forma, a observação das células epidérmicas e dos estômatos;
- Grupo II: não tratado com o solvente acima. Objetivando-se, desta maneira, o estudo morfológico da camada cuticular e cera epicuticular.

Em seguida, as amostras de ambos os grupos foram processadas em secador de ponto crítico, montadas em suportes metálicos e metalizadas com ouro durante dois minutos e meio. O material foi analisado em microscópio eletrônico LEO modelo 1450 VP, pertencente ao Laboratório Institucional de Microscopia Eletrônica de Varredura do MPEG. As microanálises para substâncias minerais foram realizadas através do detector EDS marca Gresham, equipado com janela Be, acoplado ao MEV (Silveira, 1989).

3.2.2. Análise dos dados

A análise dos dados anatômicos obtidos foi realizada de maneira qualitativa, seguindo-se a terminologia adotada por Tomlinson (1961; 1990), Metcalfe & Chalk (1979) e Fahn (1990).

Por tratar-se de um estudo para fins de subsídio taxonômico através da caracterização histológica, utilizou-se o critério da comparação micromorfológica nas mesmas regiões entre as espécies estudadas e, entre e dentre os espécimes de cada uma destas espécies.

Para facilitar a identificação das mesmas, elaborou-se uma chave dicotômica na qual foram destacadas as características anatômicas relevantes para a separação dos *taxa*.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Descrição anatômica

4.1.1. Pinas

4.1.1.1. Epiderme em vista frontal

A epiderme das pinas em vista frontal, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., apresenta as regiões costal e intercostal da face adaxial formadas por células isodiamétricas de contornos hexagonais, com paredes anticlinais retas e organizadas paralelamente ao eixo longitudinal das pinas (Fig. 8 A), ocorrendo esporadicamente células de aspecto retangular e arredondado (Fig. 8 B). Já na face abaxial, na região intercostal, as células epidérmicas são heterodimensionais de paredes anticlinais retas, apresentando formas variadas e sem organização definida, enquanto que na região costal estas células assumem aspectos retangulares, algumas com uma ou ambas as extremidades agudas, seguindo o sentido das nervuras (Fig. 8 C e D). Este heteromorfismo celular já havia sido descrito por Tomlinson (1961) para as Arecaceae.

Os estômatos e tricomas ocorrem predominantemente nas regiões costal e intercostal da epiderme abaxial (Fig. 8 C).

Os estômatos são tetracíticos, organizados em fileiras longitudinais paralelas às nervuras, algumas vezes também formando fileiras perpendiculares a estas. Podem ocorrer células geminadas, isto é, células subsidiárias (polares ou não) comuns a dois estômatos (Fig. 8 D e F). De acordo com Tomlinson (1969), estes tipos de estômatos são comuns a poucas famílias de Liliopsidas dentre elas as Arecaceae e Cyperaceae. Entretanto, na superfície adaxial de *O. minor* Mart. e *O. mapora* H. Karst., foram observados estômatos ciclocíticos isolados (Fig. 8 G).

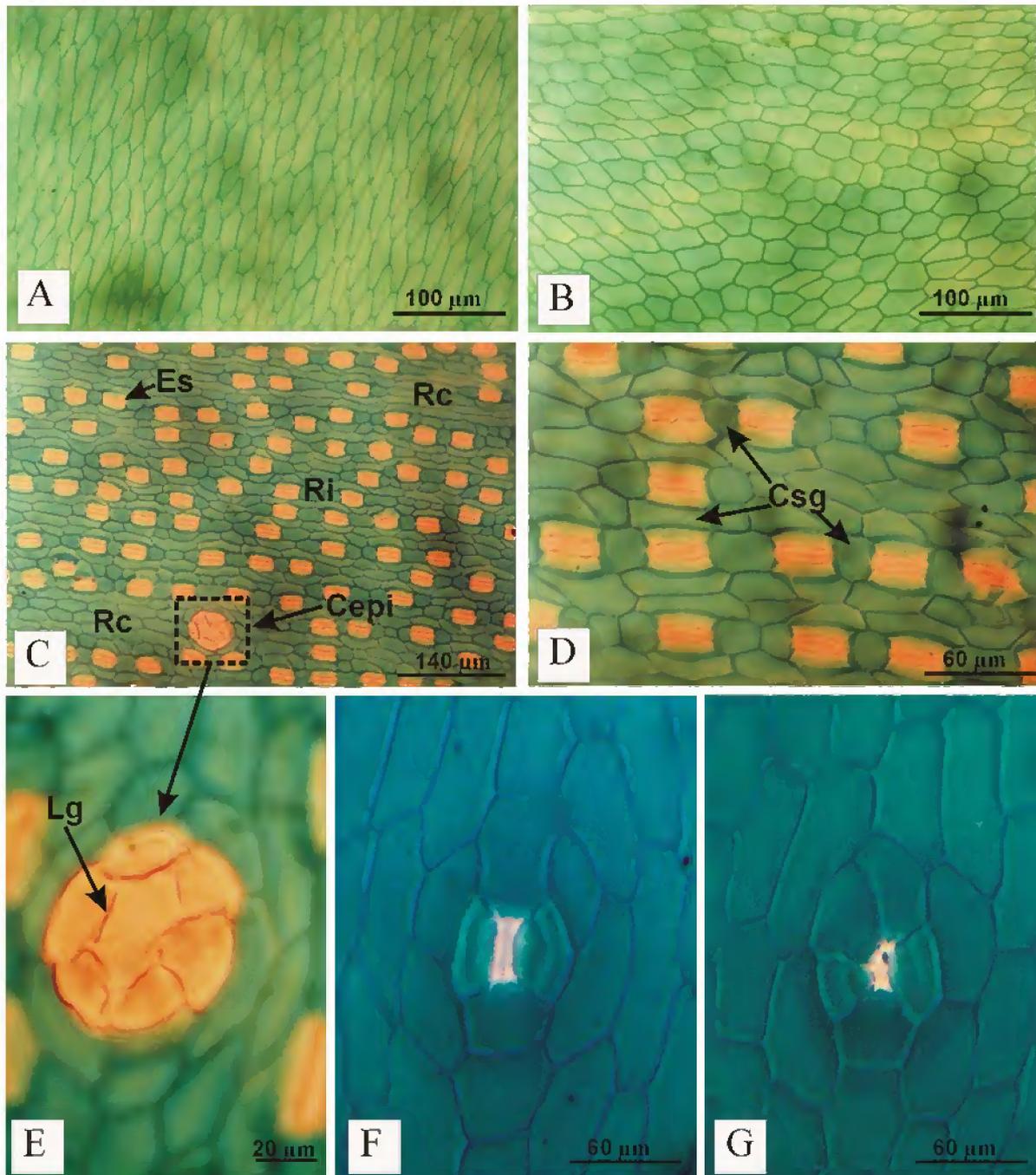


Figura 8. Vista frontal da epiderme das pinas de *Oenocarpus* Mart.. **A-E:** *O. bacaba* Mart.. **A e B:** Vista geral da epiderme adaxial; **C:** Vista geral da epiderme abaxial; **D:** Detalhe da epiderme abaxial; **E:** Detalhe evidenciando lignificação das paredes das células que circundam a região basal dos tricomas. **F e G:** *O. minor* Mart., epiderme adaxial. **F:** Detalhe do estômato tetracítico; **G:** Detalhe do estômato ciclocítico. Célula epidérmica imbricada (**Cepi**); Célula subsidiária geminada (**Csg**); Estômato (**Es**); Lignificação (**Lg**); Região costal (**Rc**); Região intercostal (**Ri**).

Varias interpretações têm sido feitas para tentar explicar a presença de estômatos em ambas as superfícies foliares, embora com poucos esclarecimentos a respeito. Cutter (2002) considera que folhas anfiestomáticas e hipoestomáticas são características de plantas que crescem em ambientes mesofíticos o qual, segundo Esau (1985), proporciona maior frequência estomática na face abaxial. Porém, Menezes (1984), estudando espécies de Velloziaceae, demonstrou que plantas crescendo numa mesma pedra, sob as mesmas condições climáticas, podem apresentar estômatos restritos às fendas da superfície abaxial ou em ambas as faces, no mesmo nível das demais células epidérmicas, o que representaria uma situação derivada por estar relacionada a mecanismos fisiológicos de retenção de água mais eficientes. Já em espécies de *Syagrus* Mart. (Arecaceae) oriundas de ambientes áridos, Leite & Scatena (2001) observaram complexos estomáticos nas duas faces dos segmentos foliares. Rocha (2004), por sua vez, ao estudar a anatomia das pinas de *Astrocaryum murumuru* var. *murumuru* Mart. (Arecaceae) proveniente de ambiente mesofítico, verificou que os estômatos estão restritos à epiderme abaxial.

Os tricomas, diagonalmente dispostos à superfície, são tectores, solitários, aparentemente multicelulares e formados por filamento duplo envolto por membrana cuticular lisa (Fig. 9 A), apresentando região basal circundada por cinco a oito células epidérmicas de paredes ligeiramente onduladas e lignificadas (Fig. 8 E). Por meio da MEV, notou-se que tais células possuem aspecto semicircular e disposição imbricada, estando em nível superior as demais células do tecido epidérmico (Fig. 9 B).

Dos cinco tipos de tricomas classificados por Tomlinson (1961) às palmeiras, o que mais se aproxima da descrição feita para os *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart., corresponde ao tipo III. Este consiste de uma base elipsoidal ou relativamente esférica com poucas células largas pontuadas, terminando geralmente em um filamento distal ou expansão semelhante a escudo.

O autor *supra* citado considera, ainda, que os tricomas estão em geral, ausentes na epiderme foliar de Arecaceae. No entanto, estudos recentes de Vilhena-Potiguara (2002), Kikuchi (2004) e Passos (2004) têm demonstrado o contrário. Isto pode ser devido ao fato do autor ter trabalhado com material herborizado e/ou com folhas, em cujo estágio de desenvolvimento estes apêndices estavam ausentes, uma vez que a diferenciação de tricomas não ocorre de maneira sincronizada na lâmina foliar conforme relatam Marques *et al.* (2004) para *Beilschmiedia rigida* (Mez) Kosterm. (Lauraceae).

Observou-se em MEV que as faces superior e inferior encontram-se revestidas por cutícula lisa, sobre a qual há uma densa cobertura de cera epicuticular disposta em placas retangulares justapostas e em grupos filamentosos de extremidade gancheiforme (Fig. 9 C). A cera chega a obstruir o ostíolo de alguns estômatos (Fig. 9 D).

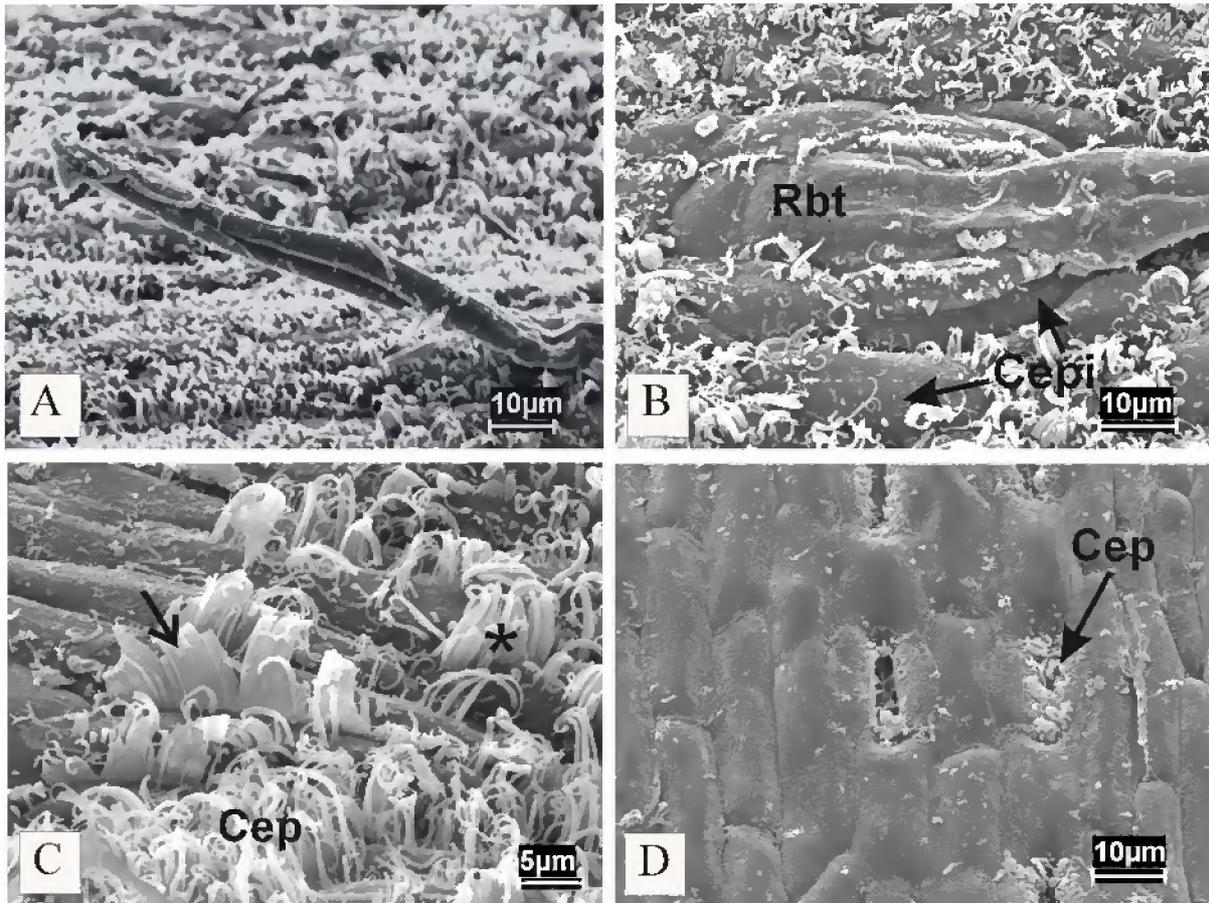


Figura 9. Eletromicrografias dos apêndices epidérmicos das pinas de *Oenocarpus* Mart.. **A e B:** *O. distichus* Mart., face inferior. **A:** Tricoma tector; **B:** Detalhe das células que circundam a região basal dos tricomas. **C e D:** *O. mapora* H. Karst., face superior. **C:** Cera epicuticular; **D:** Ostíolo estomático obstruído por cera epicuticular. O asterístico indica cera epicuticular em grupos filamentosos e a seta em placas retangulares. Cera epicuticular (**Cep**); Célula epidérmica imbricada (**Cepi**); Região basal do tricoma (**Rbt**).

De acordo com Metcalfe & Chalk (1979), a morfologia da cera epicuticular constitui uma característica adicional útil ao diagnóstico taxonômico, já que a mesma permanece constante independente de mudanças da morfologia foliar.

Do ponto de vista fisiológico, Gates (1968) considera que uma cobertura de cera, dentre outros fatores, confere resistência à difusão do vapor d'água do mesófilo para o ambiente externo, atuando de forma efetiva no controle da transpiração exercida pela cutícula. Contrapondo este autor, Esau (1974) e Cutter (2002) assinalam que os depósitos de cera epicuticular parecem não desempenhar papel importante na redução da transpiração, mas, afetam o grau de umidade da superfície. Para Rentschler (1974), densas coberturas de cera sobre os estômatos diminuem drasticamente a perda d'água pelas folhas. Desta maneira, os depósitos de cera epicuticular verificados sobre as superfícies dos *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart., podem estar relacionados com a resistência à transpiração e desidratação foliares.

Com relação à ornamentação cuticular, Metcalfe & Chalk (1979) verificaram que cutícula estriada ocorre na maioria das espécies de ambiente xérico ou em folhas de sol e, cutícula lisa, nas espécies mesófitas, hidrófitas ou em folhas de sombra. No entanto, Vieira & Gomes (1995), ao estudarem a superfície foliar de quatro espécies de *Psychotria* L. (Rubiaceae), encontraram cutícula lisa e estriada em folhas de sombra. Já Mantovani *et al.* (1995) observaram estriações na cutícula foliar de duas espécies de *Rudgea* Salisb. (Rubiaceae) provenientes de ambiente mesofítico. O exposto nos leva a inferir que os fatores ambientais podem ou não influenciar os padrões de ornamentação cuticular, por isso são considerados por Stace (1965) como de valor adicional à anatomia taxonômica.

4.1.1.2. Em secção

4.1.1.2.1. Região intermediária do limbo

As pinas em secção transversal, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., apresentam ambas as faces formadas por células epidérmicas de aspecto retangular com paredes anticlinais e periclinais espessadas, cobertas por cutícula lisa de espessamento conspícuo que se projeta ao nível das paredes anticlinais. Na face adaxial, entretanto, as células epidérmicas são em geral, isodiamétricas e visivelmente maiores que as da face

abaxial, as quais são heterodimensionais. É importante ressaltar que na epiderme adaxial ocorre, esporadicamente, uma leve invaginação formando um sulco (Fig. 10 A, B e C). Estrutura semelhante foi descrita por Tomlinson (1961) na epiderme abaxial dos gêneros *Ceroxylon* Bonpl. ex DC (Arecaceae) e *Pseudophoenix* H. Wendl. ex Sarg. (Arecaceae), ambos pertencentes à subfamília Ceroxyloideae.

Corpos silicosos elípticos cobertos por pequenas granulações (Fig. 10 B) foram verificados nas epidermes adaxial e abaxial, tendo sido confirmados por testes histoquímicos segundo Johansen (1940) (Quadro 1).

Metcalf & Chalk (1983) consideram que, entre as Liliopsidas, os corpos silicosos caracterizam gêneros, espécies e algumas vezes a família na qual ocorrem, uma vez que a presença e forma destas incrustações minerais são geneticamente determinadas e pouco influenciadas pelos fatores ambientais (Moller & Rassmussen, 1984).

Quanto à função, a presença de sílica em tecidos superficiais tem sido associada à refletância das folhas (Campos & Labouriau, 1969), à proteção mecânica contra o ataque de insetos e patógenos (Paviani, 1972), ao controle da transpiração excessiva e retenção de água (Sangster, 1977), à prevenção do colapso tecidual subjacente em condições de seca (Metcalf & Chalk, 1983), assim como ao balanço das trocas térmicas com o meio externo (Adatia & Besford, 1986). Em relação aos *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart., acredita-se que as duas primeiras e a última funções sejam as mais prováveis devido ao ambiente mesofítico dos mesmos, o que poderá ser comprovado mediante estudos ecofisiológicos os quais não figuram como objetivos deste trabalho.

Os estômatos em secção transversal estão em nível subepidérmico e, raramente, ao mesmo nível das demais células deste tecido. Estruturalmente, estes apêndices possuem células subsidiárias que se arqueiam ao entorno das células-guarda, as quais exibem saliência cuticular nas bordas externas inferiormente ao poro estomático, terminando em projeção cuticular que delimita uma cavidade interna ou dorsal às proximidades da câmara subestomática (Fig. 10 D). Verificou-se em MEV que as células-guarda apresentam lume estreito e triangular, cuja saliência cuticular resulta da projeção da cutícula pelas margens externas das paredes anticlinais destas células (Fig. 10 E), por isso Metcalf & Chalk (1979) e Fahn (1990) a denominam de margem cuticular.

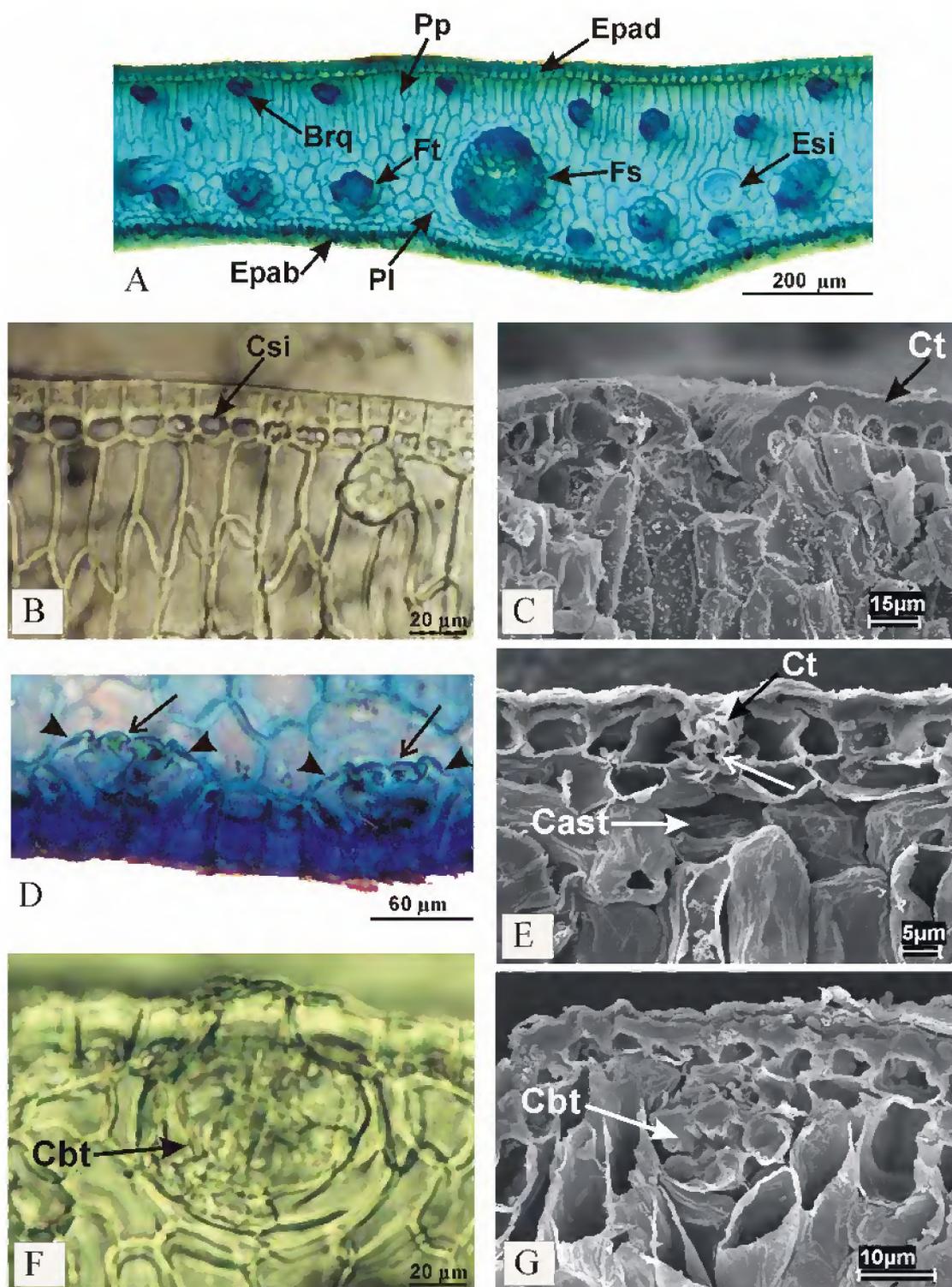


Figura 10. Secções transversais das pinas de *Oenocarpus* Mart.. **A-C:** *O. bacaba* Mart.. **A:** Vista geral do mesofilo; **B:** Epiderme adaxial detalhando corpos silicosos elípticos; **C:** Eletromicrografia da epiderme adaxial com invaginação. **D e E:** *O. minor* Mart.. **D:** Epiderme abaxial mostrando estômatos sub-epidérmicos; **E:** Eletromicrografia da epiderme adaxial detalhando estômato sub-epidérmico. **F e G:** *O. distichus* Mart.. **F:** Detalhe da base do tricoma tector; **G:** Eletromicrografia da base do tricoma tector. As setas indicam projeção cuticular e as pontas de seta células subsidiárias. Braquiesclereide (**Brq**); Células basais do tricoma (**Cbt**); Corpo silicoso (**Csi**); Câmara sub-estomática (**Cst**); Cutícula (**Ct**); Epiderme abaxial (**Epab**); Epiderme adaxial (**Epad**); Estrutura secretora interna de mucilagem (**Esi**); Floema (**Fl**); Feixe secundário (**Fs**); Feixe terciário (**Ft**); Parênquima lacunoso (**Pl**); Parênquima paliçádico (**Pp**).

De Paula (1975) e Kikuchi (2004) descreveram as mesmas características às margens das células-guarda de *Euterpe oleraceae* Mart. (Arecaceae) e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae) respectivamente. Os autores, no entanto, adotam o termo crista cuticular e não margem cuticular.

A morfologia e margem cuticular das células-guarda fornecem um importante diagnóstico a nível genérico e específico (Solereder, 1908), relevância esta que pode ser constatada em publicações de Tomlinson (1961, 1969) para as Arecaceae e Commelinales-Zingiberales respectivamente, de Carr & Carr (1979) a *Eucalyptus* L'Hér (Myrtaceae) e de Ramassamy & Kannabiran (1996) a membros de Myrtales.

Observou-se, ainda, que as bases dos tricomas são pluricelulares, constituídas por quatro a sete células de aspecto elipsoidal em disposição irregular, situando-se internamente no mesofilo e associadas ou não a grupos de braquiesclereídes (Fig. 10 F e G).

Tomlinson (1990) cita que os tricomas das palmeiras constituem-se de um sistema basal multicelular persistente, com células freqüentemente esclerenquificadas ou cutinizadas e afundadas no mesofilo, originando um filamento distal ou algo semelhante a escudo, sendo úteis para fins de diagnóstico taxonômico.

Mediante o uso de floroglucinol acidificado, detectou-se que as bases dos tricomas, margem e camada cuticulares apresentam impregnações de lignina, o que foi confirmado através do cloreto de zinco iodado (Quadro 1).

O mesofilo destes *taxa* é constituído por parênquima clorofiliano diferenciado em paliçádico e lacunoso, ou seja, é do tipo dorsiventral. O parênquima paliçádico possui de uma a três camadas de células colunares com paredes retas e alongadas no eixo longitudinal. O parênquima lacunoso é formado por células poligonais irregulares com espaços intercelulares reduzidos, exceto nas regiões subjacentes às células estomáticas onde as lacunas delimitam câmaras subestomáticas (Fig. 10 A e E).

Cutler (1978) cita que independente da diferenciação, o mesofilo pode ser utilizado como um critério a mais na identificação de espécies. O referido autor considera, também, que as variações ambientais não alterarão os arranjos celulares deste, visto que estão rigidamente controlados pelo genoma. Complementando, Judd *et al.* (2002) comentam que a distribuição e a forma das células mesofilicas, assim como a presença ou ausência de espaços intercelulares podem ser utilizadas como características de diagnóstico. Sabe-se, entretanto, que a quantidade de tecido fundamental do mesofilo, a altura do parênquima paliçádico e a compactação do lacunoso não são úteis para fins de diagnóstico, uma vez que sofrem

influenciais de fatores tais como intensidade luminosa, disponibilidade de água do solo, umidade atmosférica e posição da folha na planta conforme consideram Esau (1974) e Raven (2001).

Ainda no mesofilo, observou-se braquiesclereídes em grupos, feixes vasculares e estruturas secretoras internas. Os grupos de braquiesclereídes encontram-se dispersos em ambos os parênquimas, alguns destes tangenciando as epidermes e associados a “stegmatas¹” com corpos silicosos esféricos, enquanto que os feixes vasculares concentram-se no parênquima lacunoso embora os de dimensões maiores adentrem o parênquima paliçádico, já as estruturas secretoras localizam-se entre os parênquimas paliçádico e lacunoso (Figs. 10 A e 11 A).

Segundo Esau (1974), a distribuição dos esclereídeos é de interesse especial quanto ao problema de diferenciação nas plantas. Neste sentido, a importância taxonômica dos esclereídeos pode ser evidenciada em trabalhos de Foster (1946) e Rao & Dakshni (1963), que tratam do padrão de distribuição e morfologia dos esclereídeos foliares em *Memecylon* L. (Melastomataceae) e *Mouriria* Juss. (Melastomataceae), respectivamente, demonstrando que este tipo morfológico celular esclerenquimático constitui um importante carácter genérico a estas *taxa*, assim como observado nas espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart..

No que diz respeito à função, acredita-se que a presença de esclereídeos ao longo das pinas nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., possa ser interpretada como um reforço para aumentar a resistência mecânica das mesmas em decorrência da sua grande extensão, corroborando com as observações feitas por Tomlinson (1990) aos gêneros de Arecaceae que não apresentam hipoderme, pois nestes, segundo o referido autor, a distribuição difusa de esclereídeos confere um suporte mecânico adicional aos tecidos do limbo.

Os feixes vasculares visualizados, secundários e terciários, são colaterais com floema indiviso voltado à face abaxial e xilema à adaxial. Os terciários, de menor porte, encontram-se envolvidos completa ou parcialmente por bainha parenquimática, alguns possuindo, ao nível do floema, uma pequena concentração de esclerênquima associado a “stegmatas” com corpos silicosos esféricos, não sendo possível distinguir-se meta e protoxilema (Fig. 11 A). Já os secundários, de médio porte, com base no número de vasos metaxilemáticos dividem-se em quatro tipos: I, II, III e IV com, respectivamente, um, dois, três e quatro vasos de metaxilema e, apresentando, protoxilema indistinguível. Estes feixes estão circundados por bainha mista,

¹ Stegmatas são idioblastos com conteúdo silicosos.

isto é, esclerenquimática (fibras e braquiesclereídes) nos pólos e parenquimática nas laterais, verificando-se uma bainha parenquimática de forma parcial (Fig. 11 B-E).

Os tipos I (Fig. 11 B), II (Fig. 11 C) e IV (Fig. 11 E) ocorrem em *O. distichus* Mart., *O. mapora* H. Karst. e *O. bacaba* Mart. respectivamente. Já o tipo III (Fig. 11 D) é observado nestes *taxa* e em *O. minor* Mart..

Brittan (1970), ao estudar a anatomia caulinar e foliar de *Thysanotus* R. Br. (Liliaceae), distinguiu quatro espécies deste gênero com base no número dos vasos de metaxilema e disposição do floema nos feixes vasculares foliares. Vilhena-Potiguara (2002) observou que no mesofilo de *Raphia taedigera* (Mart.) Mart. (Arecaceae), há três tipos de feixes vasculares em relação às características das bainhas que os envolve.

Complementando, Cutler (1978) considera que os padrões de arranjo do tecido vascular, da lâmina foliar, parecem estar sob forte controle genético, por isso sofrem quase nenhuma variação ambiental, exceto quanto ao número destes na folha.

Desta forma, a delimitação dos feixes vasculares em tipos, como proposto acima aos observados nas pinas dos *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart., representa uma relevante adição ao diagnóstico diferencial destes, exceto o tipo III por ser comum aos mesmos.

As estruturas secretoras internas em secção transversal apresentam-se visivelmente isodiamétricas, delimitadas por uma camada de células semicirculares com paredes delicadas, constituindo o epitélio (Fig. 11 F). Já em secção longitudinal, estas estruturas assumem aspecto alongado, com células epiteliais projetando-se parcialmente para o interior do lume da estrutura (Fig. 11 G). Algumas sem conteúdo aparente, enquanto outras com conteúdo denso que reagiram positivamente para mucilagem por meio do azul de metileno (Quadro 1).

De acordo com Esau (1972) e Fahn (1979), as estruturas secretoras internas de aspecto isodiamétrico são denominadas de cavidades e, as alongadas, de canais ou ductos que podem encontrar-se isolados ou anastomosados. No entanto, Lersten & Curtis (1986), ao estudarem estruturas secretoras internas em órgãos vegetativos e reprodutivos de *Eupatorium rugosum* King & Robison (Asteraceae), observaram espaços secretores isolados com diferentes graus de alongação, classificando-os como cavidades tubulares ao invés de ductos. Ademais, também afirmam que o emprego do termo “cavidade tubular” poderá ser aplicado a outros *taxa* e não apenas as Asteraceae, desde que as estruturas secretoras internas sejam consideravelmente menores que um canal, porém, obviamente mais longas que uma cavidade esférica ou ovóide.

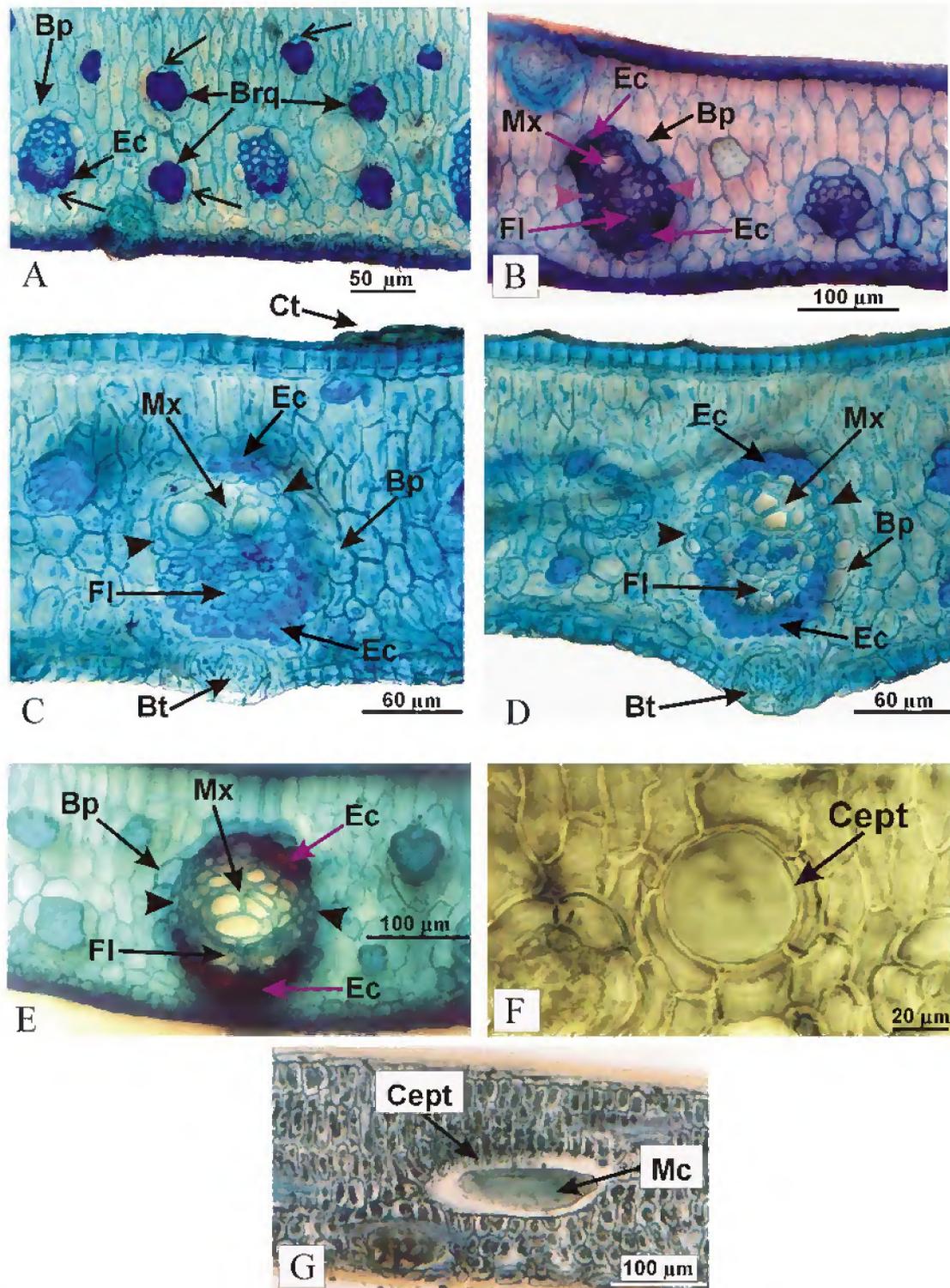


Figura 11. Secções transversais das pinas de *Oenocarpus* Mart.. **A:** Mesofilo de *O. bacaba* Mart. mostrando braquiesclereides e feixes vasculares terciários. **B:** Mesofilo de *O. distichus* Mart. detalhando feixe vascular secundário tipo I. **C:** Mesofilo de *O. mapora* H. Karst. detalhando feixe vascular secundário Tipo II. **D:** Mesofilo de *O. minor* Mart. detalhando feixe vascular secundário Tipo III. **E:** Mesofilo de *O. bacaba* Mart. detalhando feixe vascular secundário Tipo IV. **F e G:** Mesofilo de *O. minor* Mart.. **F:** Estrutura secretora interna de mucilagem em secção transversal; **G:** Estrutura secretora interna de mucilagem em secção longitudinal. As setas indicam stegmatas e as pontas de seta parênquima. Bainha parenquimática (**Bp**); Braquiesclereide (**Brq**); Base do tricoma (**Bt**); Célula epitelial (**Cept**); Cutícula (**Ct**); Esclerênquima (**Ec**); Floema (**Fl**); Metaxilema (**Mx**), Mucilagem (**Mc**).

O contexto acima mostra-nos que as definições de cavidade, canal e ducto secretores dependem da concepção de cada autor e/ou pesquisador, visto que não seguem um padrão de natureza anatômica descritiva e mensurativa. Por isso, optou-se nesta dissertação em se utilizar a denominação geral estrutura secretora interna, uma vez que em secção transversal podem ser chamadas de cavidades e, em secção longitudinal, de canais, ductos ou, ainda, de cavidades tubulares consoante anteriormente discutido.

Tomlinson (1990) considera que as cavidades secretoras de mucilagem em palmeiras, consistem de um revestimento interno de células epiteliais com paredes delgadas e bastante indiferenciadas, aparentando terem originado-se esquizolisigenamente.

Esau (1974) cita que nos espaços lisígenos aparecem células parcialmente desintegradas ao longo da periferia, ao passo que nos espaços esquizógenos há, geralmente, uma nítida delimitação por células intactas. Estes últimos assemelham-se, estruturalmente, aos espaços visualizados nas pinas das espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart..

Entretanto, Turner *et al.* (1998) e Turner (1999) ressaltam que, independentemente da origem, as cavidades e os canais são, muitas vezes, artefatos de uma preparação inapropriada da amostra. Os autores seguem comentando que a aparência lisígena das glândulas de *Citrus limon* (L.) Burm. f. (Rutaceae), freqüentemente citadas nos livros textos como sendo cavidades lisígenas em virtude das características estruturais, constitui, na verdade, um artefato de fixação da amostra causado pela turgescência osmótica das células glandulares quanto imersas em solução hipotônica. Como conseqüência, há uma ruptura celular levando a falsa impressão de que a autólise segue a maturação, por isso denominado de processo lisígeno por alguns pesquisadores.

O exposto aponta à necessidade da realização de estudos ontogênicos posteriores, cujas técnicas obedeçam aos gradientes celulares, para que se esclareça a origem destas estruturas observadas no mesofilo dos *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart. sendo, todavia, consideradas como esquizógenas neste trabalho, devido as evidências estruturais acima descritas.

A presença de cavidades secretoras nas folhas de plantas vasculares constitui um importante caractere taxonômico e anatômico (Vieira *et al.*, 2001). Suportando tal proposição, Metcalfe & Chalk (1950) listam 70 famílias de Magnoliopsidas apresentando cavidades com diferentes tipos de secreção, sendo 40 de conteúdo inespecífico, 16 contendo mucilagem e 14 com substância tanífera. Os referidos autores, porém, não fazem menção das mesmas em Liliopsidas.

4.1.1.2.2. Nervura central

A nervura central em secção transversal, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., encontra-se representada na figura 12. Verificou-se que esta estrutura é mais proeminente adaxialmente, situando-se na região mediana do limbo das pinas.

A epiderme possui características semelhantes a do mesofilo, entretanto, com células visivelmente menores.

O tecido parenquimático consiste de células heterodimensionais com formas, geralmente, esféricas, ocorrendo grupos de braquiesclereídes associados ou não a “stegmatas” com corpos silicosos esféricos, situados principalmente nas adjacências da epiderme. Em *O. minor* Mart. (Fig. 12 C), estes esclereídeos distribuem-se por toda a extensão da nervura, enquanto que nas três outras espécies situam-se, principalmente, no parênquima voltado à face adaxial (Fig. 12 A, B e D).

A maior parte desta nervura está ocupada por tecido esclerenquimático (fibras e braquiesclereídes) compacto, no qual estão dispersos feixes vasculares colaterais com floema indiviso e bipartido por um tabique esclerenquimático horizontal. Em *O. bacaba* Mart. (Fig. 12 A) e *O. minor* Mart. (Fig. 12 C), observou-se a presença de tecido floemático isolado.

Ressalta-se que em *O. minor* Mart. (Fig. 12 C), o tecido esclerenquimático é contínuo, enquanto que nas três outras espécies (Fig. 12 A, B e D) este tecido é interrompido por células parenquimáticas ao nível mediano da nervura.

Quanto à forma, constatou-se que os contornos da nervura variam bastante entre as espécies não se observando, entretanto, diferenças entre regiões. Em *O. bacaba* Mart. (Fig. 12 A) e *O. mapora* H. Karst. (Fig. 12 B) é elíptica, já em *O. minor* Mart. (Fig. 12 C) mostra-se côncava na face abaxial e retilínea com arestas arredondadas na face adaxial, enquanto que em *O. distichus* Mart. (Fig. 12 D) apresenta-se irregular com ligeira sinuosidade.

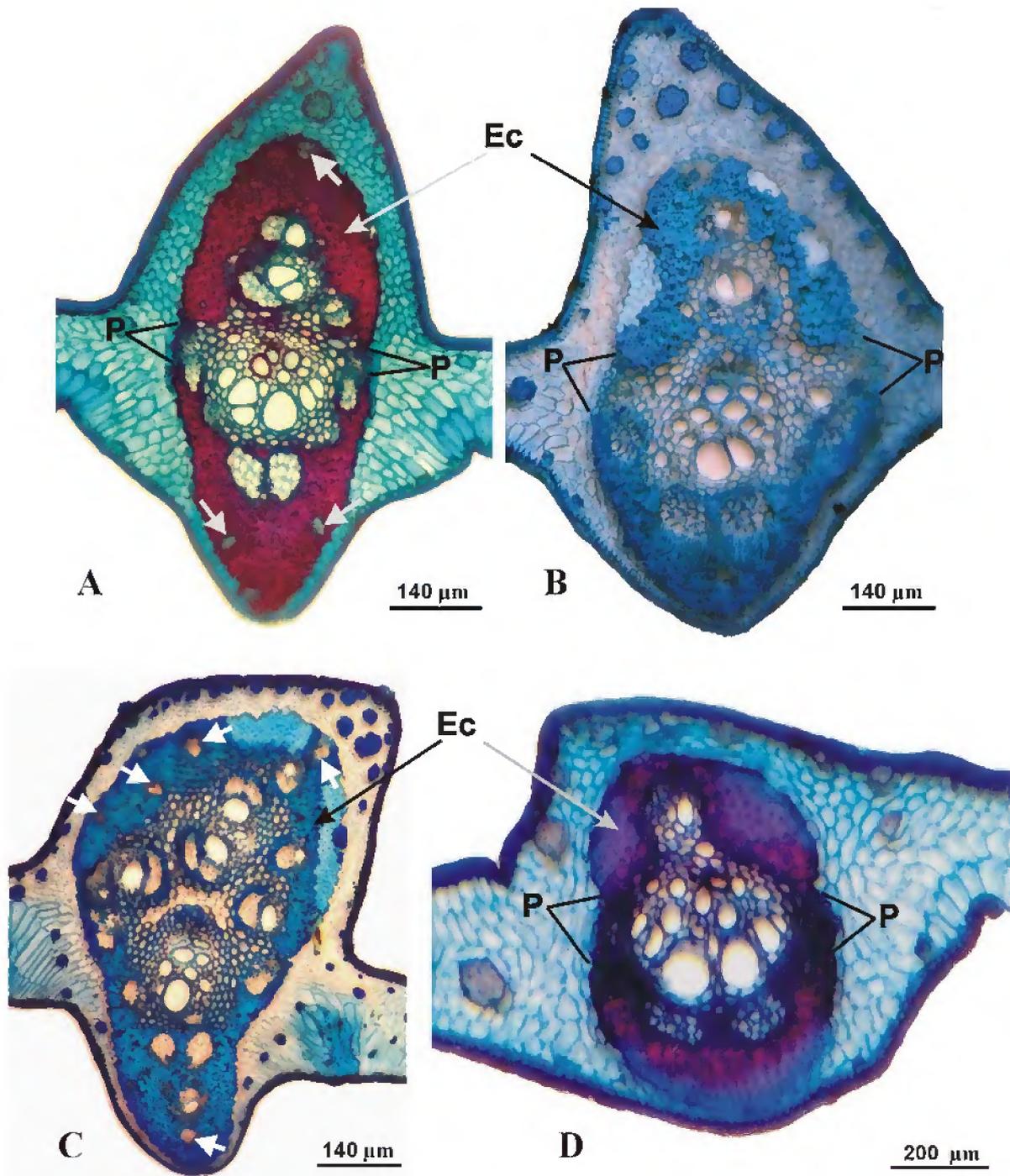


Figura 12. Secções transversais da nervura central de *Oenocarpus* Mart.. **A:** *O. bacaba* Mart.. **B:** *O. mapora* H. Karst.. **C:** *O. minor* Mart.. **D:** *O. distichus* Mart.. As setas indicam tecido floemático isolado. Esclerênquima (Ec); Parênquima (P).

Características anatômicas da nervura central em secção transversal, tais como forma ou contorno, distribuição de esclerênquima e tecidos vasculares têm sido utilizadas como um importante critério na delimitação taxonômica conforme podemos verificar em trabalhos que versam sobre anatomia sistemática, dentre eles citamos os de Tomlinson (1960) às gramíneas, de Glassman (1972) a 51 espécies do gênero *Syagrus* Mart. (Arecaceae) e de D'Arcy & Keating (1979) a sete espécies de *Calophyllum* L. (Clusiaceae).

4.1.1.2.3. Tecido de expansão

Secções transversais do limbo das pinas, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., revelaram que no limite do mesofilo com a nervura central, subjacentes à epiderme abaxial, ocorrem células parenquimáticas em paliçada alongadas no eixo longitudinal, de paredes espessadas e em disposição oblíqua à diagonal (Fig. 13 A e B), denominadas de buliformes por Esau (1974), de tecido de expansão por Tomlinson (1990) e de motoras por Raven *et al.* (2001).

Em *O. bacaba* Mart., *O. distichus* Mart. e *O. mapora* H. Karst. (Fig. 13 A), este tecido é uniestratificado, enquanto que em *O. minor* Mart. é pluriestratificado com três camadas celulares (Fig. 13 B) e associado ou não a elementos de vaso (Fig. 13 C).

Nos *taxa supra* citados, verificam-se conspícuos campos primários de pontuação nas paredes laterais de algumas células centrais que compõem este tecido.

Tomlinson (1961) considera que o tecido de expansão está relacionado com os mecanismos de flexibilidade das pinas, ou seja, com movimentos de dobramento e desdobramento os quais, segundo Salisbury & Ross (1991), resultam de mudanças na pressão de turgor destas células, por isso os chamam de movimentos hidronásticos ou higronásticos.

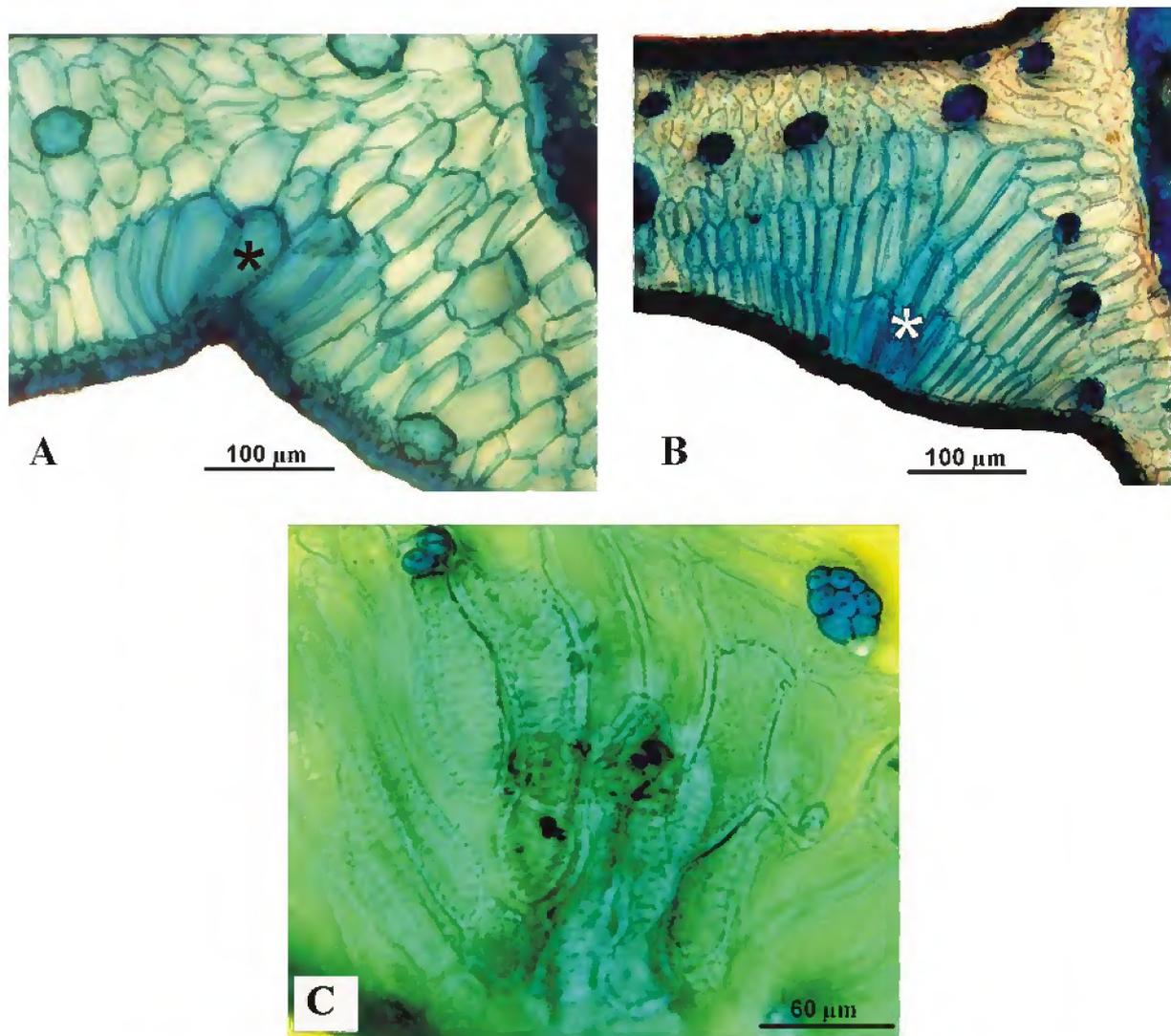


Figura 13. Secções transversais das pinas de *Oenocarpus* Mart.. **A:** *O. bacaba* Mart., detalhando tecido de expansão uniestratificado. **B e C:** *O. minor* Mart.. **B:** Detalhe do tecido de expansão pluriestratificado; **C:** Detalhe dos elementos de vaso associados ao tecido de expansão. Os asteriscos indicam célula (s) central (s) do tecido com campos primários de pontuação nas paredes laterais.

4.1.1.2.4. Margem

A margem em secção transversal e observada por meio da MEV, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., está representada na figura 14. Verificou-se que esta estrutura encontra-se voltada à face abaxial, ou seja, é revoluta.

As células epidérmicas são morfologicamente semelhantes às do mesofilo, exceto por não apresentarem incrustações silicosas. Subjacentes a este tecido, ocorrem feixes de fibras.

Similarmente à nervura central, a maior parte da margem está ocupada por tecido esclerenquimático compactado, no qual estão dispersos feixes vasculares colaterais com floema indiviso e bipartido por um tabique esclerenquimático horizontal. Em *Oenocarpus bacaba* Mart. (Fig. 14 A), *O. distichus* Mart. (Fig. 14 B) e *O. mapora* H. Karst. (Fig. 14 D) estes feixes dispõem-se enfileirados, enquanto que em *O. minor* Mart. (Fig. 14 C) distribuem-se aleatoriamente.

Como um todo, os contornos desta estrutura geram formas que caracterizam cada uma das espécies não havendo, porém, diferenças entre regiões. Em *O. bacaba* Mart é quadrangular (Fig. 14 A), enquanto que em *O. distichus* Mart. mostra-se retangular (Fig. 14 B), já em *O. minor* Mart. apresenta-se deltóide (Fig. 14 C) e, em *O. mapora* H. Karst., não há uma forma geométrica definida, sendo convexa na face adaxial e retilínea nas faces abaxial e lateral (Fig. 14 D).

A anatomia da margem foliar representa um caractere útil à identificação e separação de *taxa* pertencentes ao mesmo gênero conforme tem sido demonstrado por Sajo *et al.* (1995), Bieras & Sajo (2004) e Scatena *et al.* (2004), ratificando, assim, a relevância desta estrutura ao diagnóstico e taxonomia das espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart..

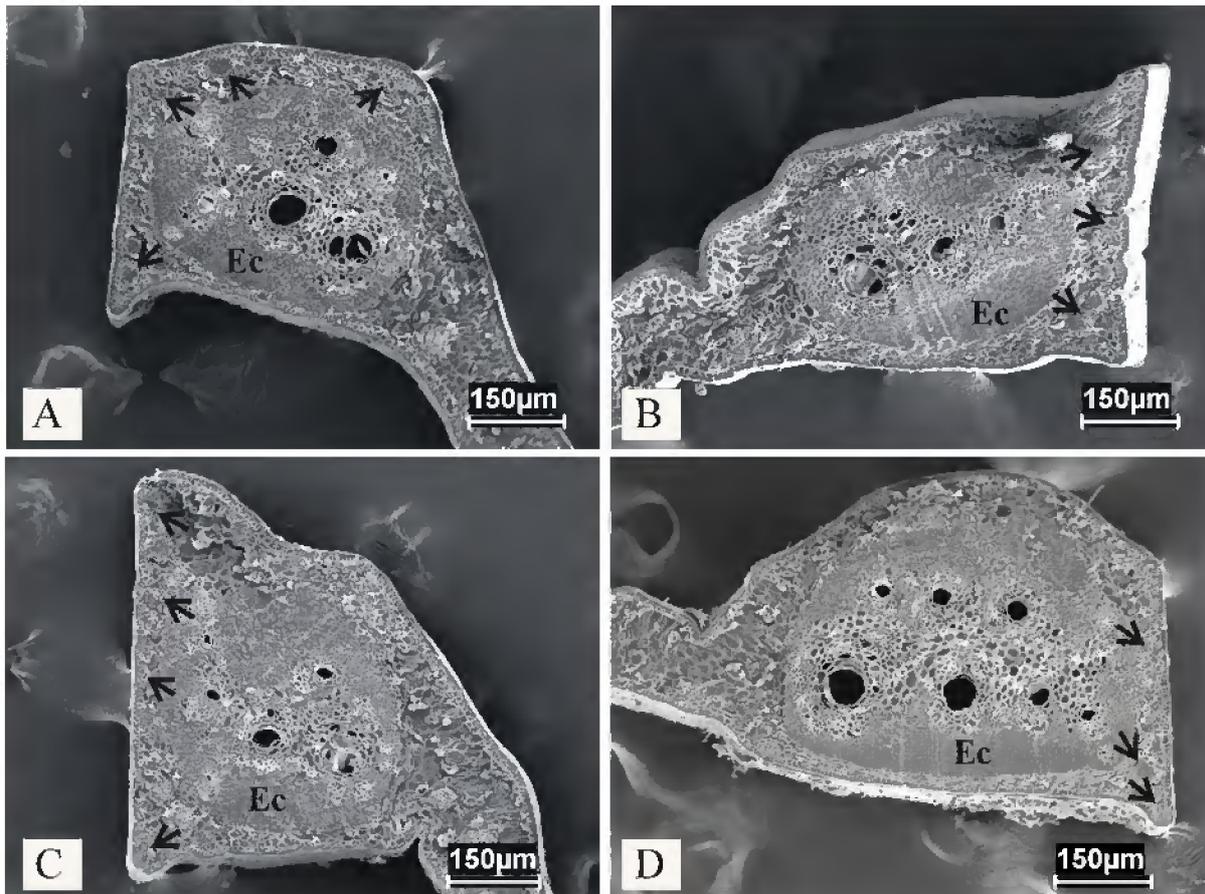


Figura 14. Eletromicrografias das secções transversais da margem das pinas de *Oenocarpus* Mart.. **A:** *O. bacaba* Mart., **B:** *O. distichus* Mart., **C:** *O. minor* Mart., **D:** *O. mapora* H. Karst.. As setas indicam feixes de fibras. Esclerênquima (**Ec**).

4.1.2. Axis foliar em secção transversal

Visando uma melhor compreensão do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., optou-se por descrever em primeiro momento, os tecidos dérmico e fundamental da ráquis, pecíolo e bainha, tratando estas regiões de maneira particularizada embora haja entre elas semelhanças estruturais. Os tecidos vasculares, por sua vez, foram focalizados como um todo ao axis foliar destes *taxa*.

4.1.2.1. Tecidos dérmico e fundamental

4.1.2.1.1. Ráquis

A epiderme da ráquis em secção transversal e observada por meio da MEV, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., é constituída por células de aspecto arredondado, com paredes anticlinais e periclinais não espessadas e revestidas por cutícula lisa de espessamento conspícuo, verificando-se corpos silicosos elípticos semelhantes aos observados nas pinas, no entanto, sem granulações (Fig. 15 A). Subjacentes a este tecido, ocorrem grupos de feixes vasculares adnados entre si e calotas fibrosas (Fig. 15 B-D), ambos situados por toda a periferia do órgão e sem formarem um cilindro esclerenquimático periférico, contrapondo com as observações feitas por Tomlinson (1961) ao axis foliar de algumas palmeiras da tribo Areceae, já que segundo o referido autor, nesta região da folha, os feixes vasculares organizam-se em um cilindro compacto.

Nestas espécies, em todas as regiões consideradas, não há distinção entre córtex e medula, devido ao padrão aleatório de distribuição dos feixes vasculares no tecido fundamental. Tecido este que, nas regiões mediana e central, difere entre os *taxa* estudados quanto à forma e organização celulares.

Em *O. bacaba* Mart. (Fig. 16 A), o parênquima é formado unicamente por células heterodimensionais de forma esférica. Já em *O. distichus* Mart. (Fig. 16 B), *O. mapora* H. Karst. (Fig. 16 C) e *O. minor* Mart. (Fig. 16 D) verificam-se células heterodimensionais de aspecto esférico e elíptico. Estas últimas células formam faixas contínuas ao redor dos feixes vasculares em *O. mapora* Mart. e *O. minor* Mart., sendo que nesta espécie tais faixas celulares confluem em determinadas regiões e, em *O. distichus* Mart., apresentam-se isoladas.

Ressalta-se que fibras isoladas e em feixes ocorrem dispersas entre as células parenquimáticas destas espécies.

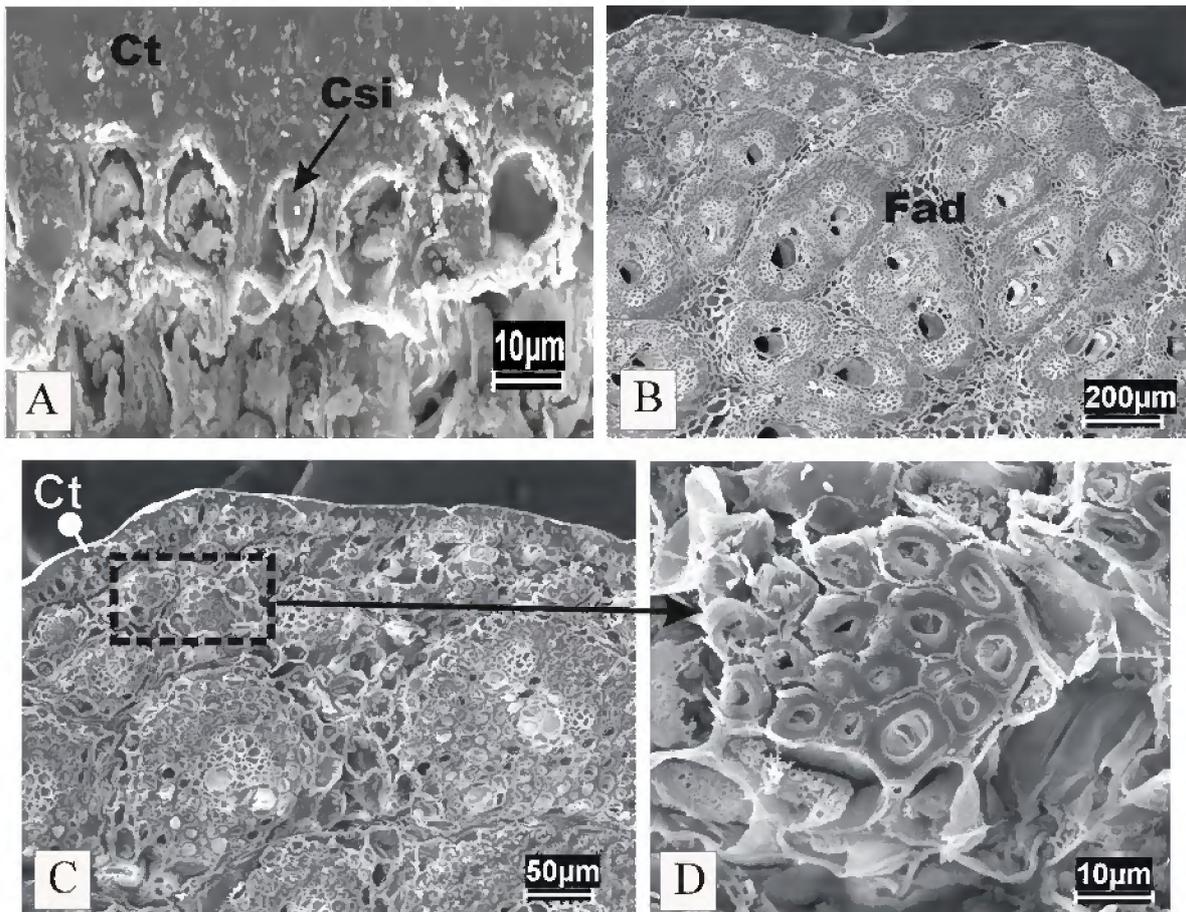


Figura 15. Eletromicrografias das secções transversais da região periférica da ráquis de *Oenocarpus bacaba* Mart. **A:** Detalhe da epiderme mostrando cutícula e corpos silicosos; **B:** Vista geral mostrando adnação dos feixes vasculares; **C:** Detalhe mostrando calotas fibrosas; **D:** Detalhe de uma calota fibrosa. Corpo silicoso (**Csi**); Cutícula (**Ct**); Feixes adnados (**Fad**).

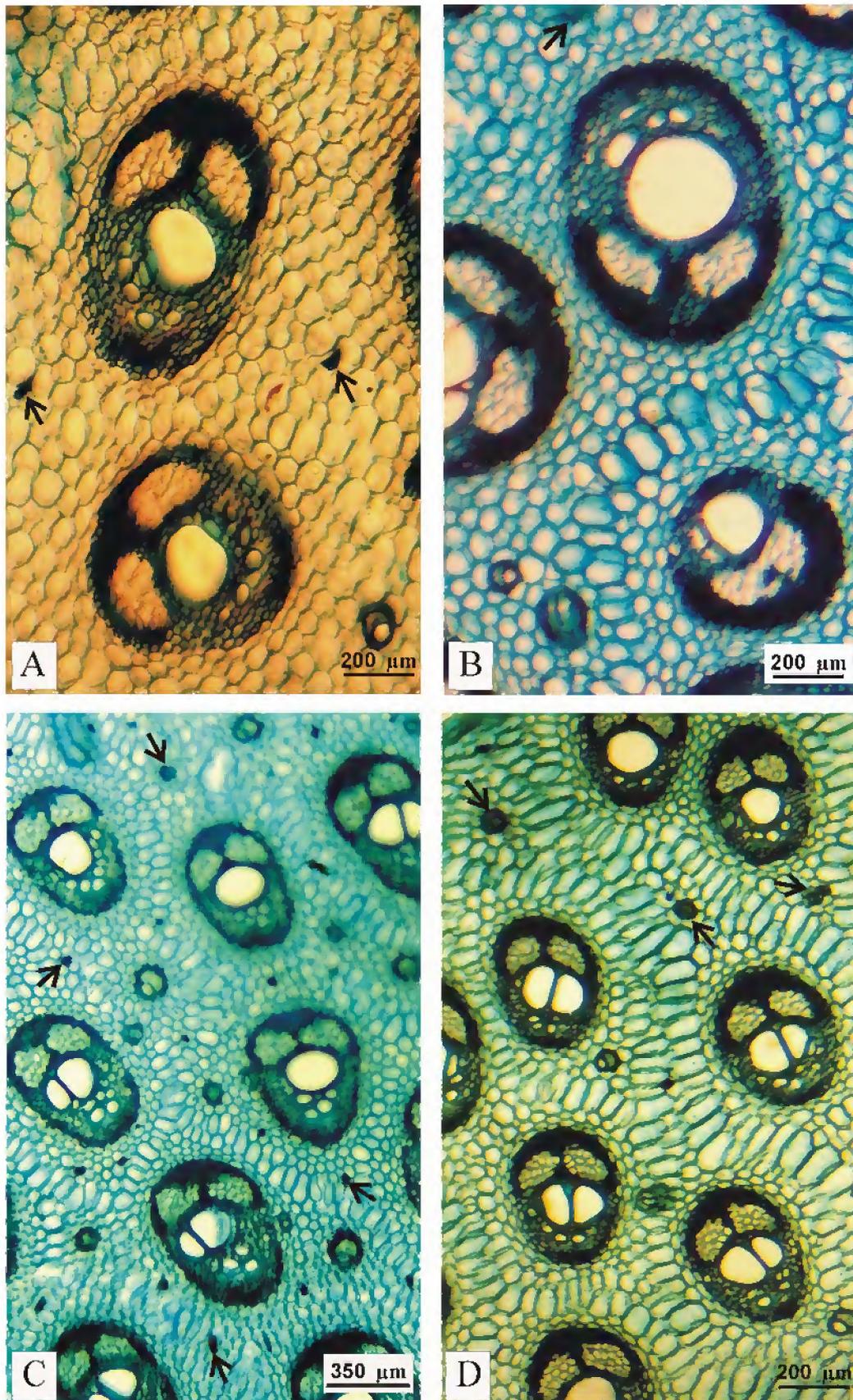


Figura 16. Secções transversais da região central da ráquis de *Oenocarpus* Mart., evidenciando o tecido parenquimático. **A:** *O. bacaba* Mart.. **B:** *O. distichus* Mart.. **C:** *O. mapora* H. Karst.. **D:** *O. minor* Mart.. As setas indicam fibras isoladas e em feixes.

4.1.2.1.2. Pecíolo

A anatomia do pecíolo em secção transversal, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., assemelha-se a da ráquis pois não apresenta regiões cortical e medular definidas, há agrupamentos de feixes vasculares e calotas fibrosas no parênquima situado na periferia do órgão e possui epiderme com células morfologicamente iguais. O parênquima das regiões mediana e central pode, também, ser classificado em função da forma e organização celulares, notando-se diferenças entre os *taxa*.

A figura 17 A representa o tecido parenquimático em *O. bacaba* Mart., *O. distichus* Mart. e *O. minor* Mart., que é histologicamente semelhante ao da ráquis de *O. mapora* H. Karst., pois consiste de células heterodimensionais de forma esférica e elíptica, estas últimas células formam faixas contínuas ao entorno dos feixes vasculares. Já em *O. mapora* H. Karst. (Fig. 17 B), observam-se células heterodimensionais de aspecto esférico e colunar, estas com paredes aparentemente sofrendo processo esquizógeno, levando a formação de lacunas aeríferas (Fig. 17 C). As primeiras células formam em geral, uma bainha parenquimática que envolve os feixes vasculares, enquanto que as colunares dispõem-se em faixas contínuas ao redor destes.

É comum ocorrerem, dispersos no parênquima fundamental destas espécies, feixes de fibras associados a “stegmatas” isolados com corpos silicosos esféricos.

De acordo com Tomlinson (1961, 1990), a organização estrutural peciolar varia desde a inserção até a extremidade distal do órgão, apresentando células epidérmicas de forma quadrangular ou retangular, observações estas que não condizem às espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart. consoante descrito.

O autor acima enfatiza, ainda, que os feixes vasculares periféricos encontram-se, geralmente, envolvidos por bainha fibrosa mais espessa que os demais e, apesar de não estarem fundidos, formam uma rígida crosta mecânica que em conjunto com os feixes de fibras são responsáveis pela sustentação, proteção e dureza do órgão, funções estas que são inerentes ao tecido esclerenquimático conforme citam Eames & MacDaniels (1925) e Fahn (1990).

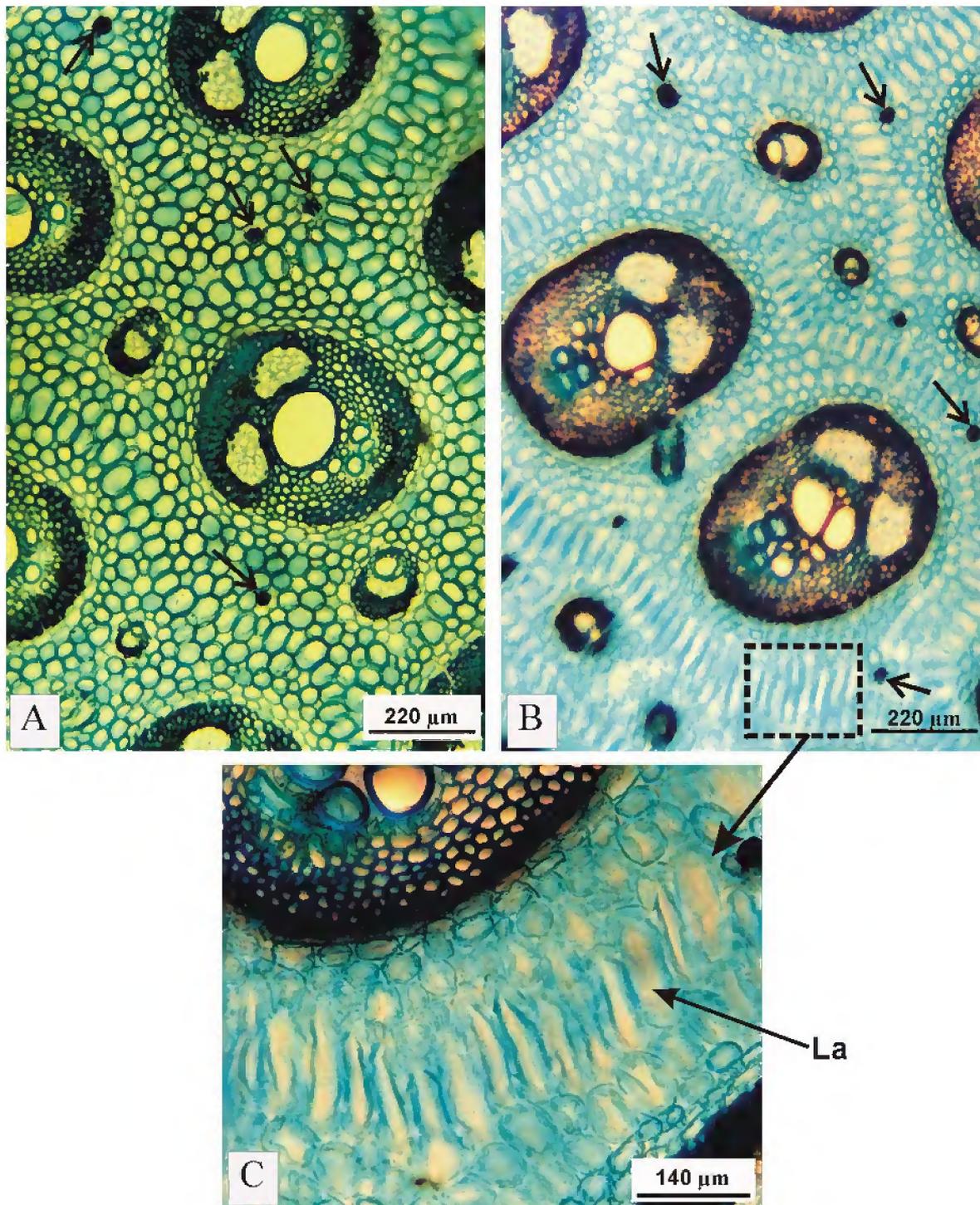


Figura 17. Secções transversais da região central do pecíolo de *Oenocarpus* Mart., evidenciando o tecido parenquimático. **A:** *O. bacaba* Mart.. **B e C:** *O. mapora* H. Karst.. **C:** Detalhe de B mostrando células de aspecto colunar e lacunas aeríferas. As setas indicam feixes de fibras associados a stegmatas. Lacuna aerífera (**La**).

4.1.2.1.3. Bainha

A epiderme da bainha em secção transversal, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., é constituída por células de aspecto quadrado e arredondado, com paredes retas a ligeiramente sinuosas e interrompidas por fibras a intervalos, sobre a qual se observa uma delgada cutícula ondulada. Estômatos morfologicamente semelhantes aos encontrados nas pinas, exceto por apresentarem projeção cuticular voltado à superfície, ocorrem em nível igual e inferior as demais células deste tecido (Fig. 18 A e B).

A bainha tal como a ráquis e o pecíolo, em todas as regiões consideradas destes *taxa*, não apresenta tecido fundamental delimitado em córtex e medula, pois feixes vasculares dispõem-se aleatoriamente neste tecido.

O tecido parenquimático, na face dorsal periférica, é formado por células alongadas no eixo vertical e organizadas compactamente em extratos paralelos à superfície (Fig. 18 A). Característica esta que não foi observada nas demais regiões da bainha. Organização parenquimática semelhante foi descrita por Kikuchi (2004) ao analisar a bainha de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae), porém, na face ventral.

Verificou-se, ainda, que ocorrem dispersos neste parênquima fibras isoladas e em feixes envoltos por uma bainha contínua de “stegmatas” com corpos silicosos esféricos (Fig. 18 D). Notou-se em MEV que estes idioblastos silicosos estão dispostos em fileiras longitudinais, adjacentes e paralelas aos feixes de fibras, possuindo paredes espessadas, forma discóide e com uma cavidade ou depressão central na qual se situa o corpo de sílica, de aspecto esférico-globoso e superfície espiculada semelhante a drusas (Fig. 18 C), apresentando alta concentração de dióxido de silício (SiO_2) dectada pela análise em EDS (Anexo II).

Ressalta-se que as fibras isoladas foram observadas apenas no parênquima fundamental de *O. minor* Mart., enquanto que os feixes de fibras ocorrem nas três outras espécies.

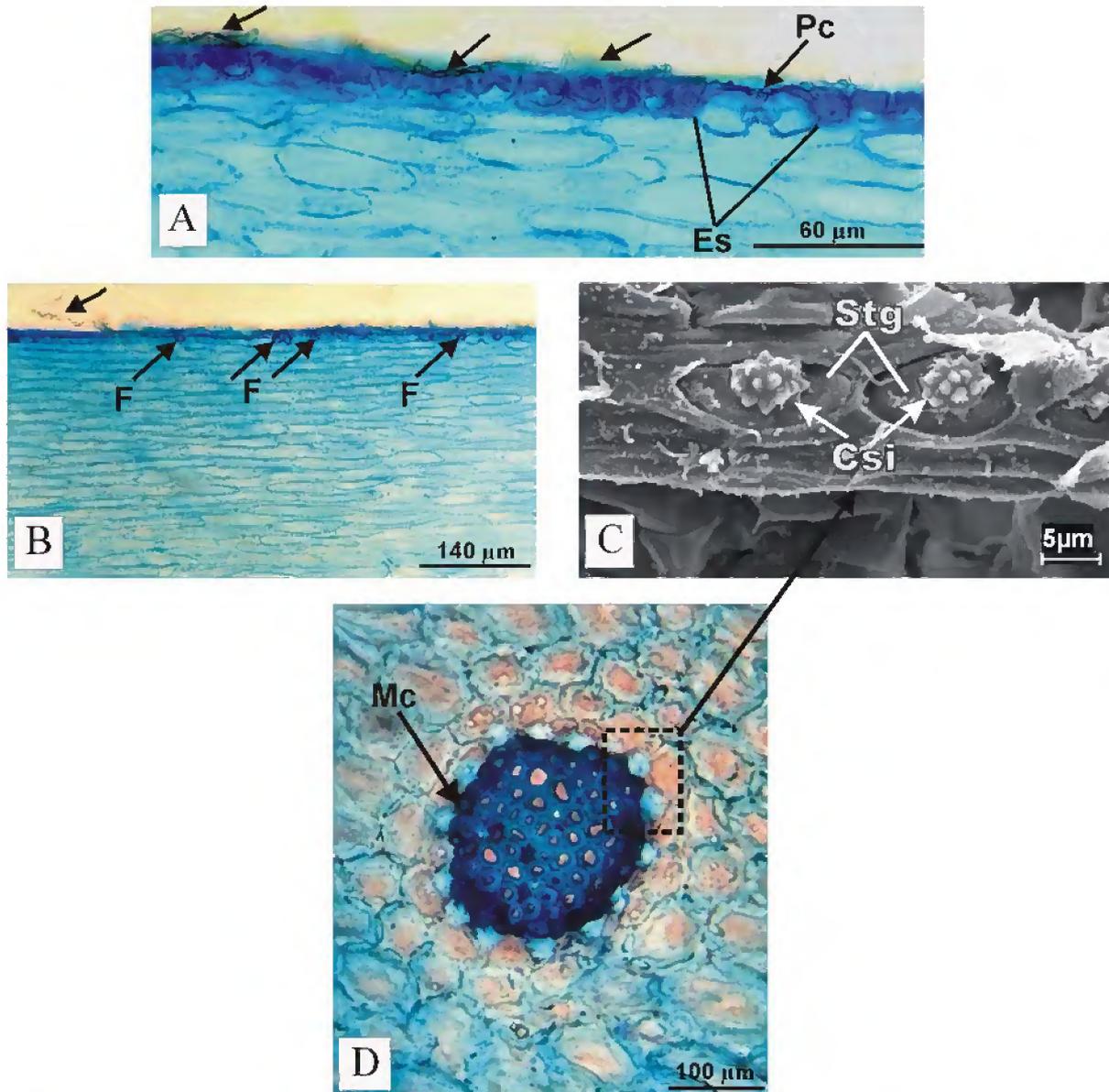


Figura 18. Secções transversais da bainha foliar de *Oenocarpus* Mart.. **A e B:** *O. bacaba* Mart., face dorsal periférica. **A:** Detalhe da epiderme; **B:** Vista geral desta região. **C e D:** *O. distichus* Mart.. **C:** Eletromicrografia de um feixe de fibras envolto por bainha de stegmatas; **D:** Feixe de fibras envolto por bainha contínua de stegmatas. As setas indicam cutícula. Projeção cuticular (**Pc**); Corpo silicoso (**Csi**); Estômato (**Es**); Fibra (**F**); Mucilagem (**Mc**); Stegmatas (**Stg**).

Embora a histologia parenquimática da face dorsal periférica da bainha seja comum aos *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart. conforme descrito acima, constatou-se que a forma e organização celulares deste tecido, nas regiões mediana e central desta parte do axis foliar, são características a cada uma das espécies (Fig. 19).

Em *O. bacaba* Mart. (Fig. 19 A), ocorrem células parenquimáticas heterodimensionais de aspecto retangular e esférico. As primeiras células encontram-se justapostas e organizadas em faixas longitudinais, enquanto que as esféricas situam-se às imediações dos feixes vasculares formando uma bainha. Já em *O. distichus* Mart. (Fig. 19 B), ocorrem células heterodimensionais de forma esférica e fusiforme. As primeiras células situam-se, geralmente, às proximidades dos feixes vasculares formando ou não uma bainha, enquanto que as fusiformes dispõem-se em faixas contínuas ao entorno destas estruturas de condução. Em *O. mapora* H. Karst. (Fig. 19 C), verificam-se células heterodimensionais de aspecto esférico, elipsóide e retangular. As duas últimas células dispõem-se em faixas isoladas e possuem paredes aparentemente sofrendo processo esquizógeno, tendendo a formar lacunas aeríferas às semelhanças do pecíolo. *O. minor* Mart. (Fig. 19 D), por sua vez, apresenta tecido parenquimático histologicamente semelhante ao da ráquis de *O. bacaba* Mart., pois é formado unicamente por células heterodimensionais de forma esférica.

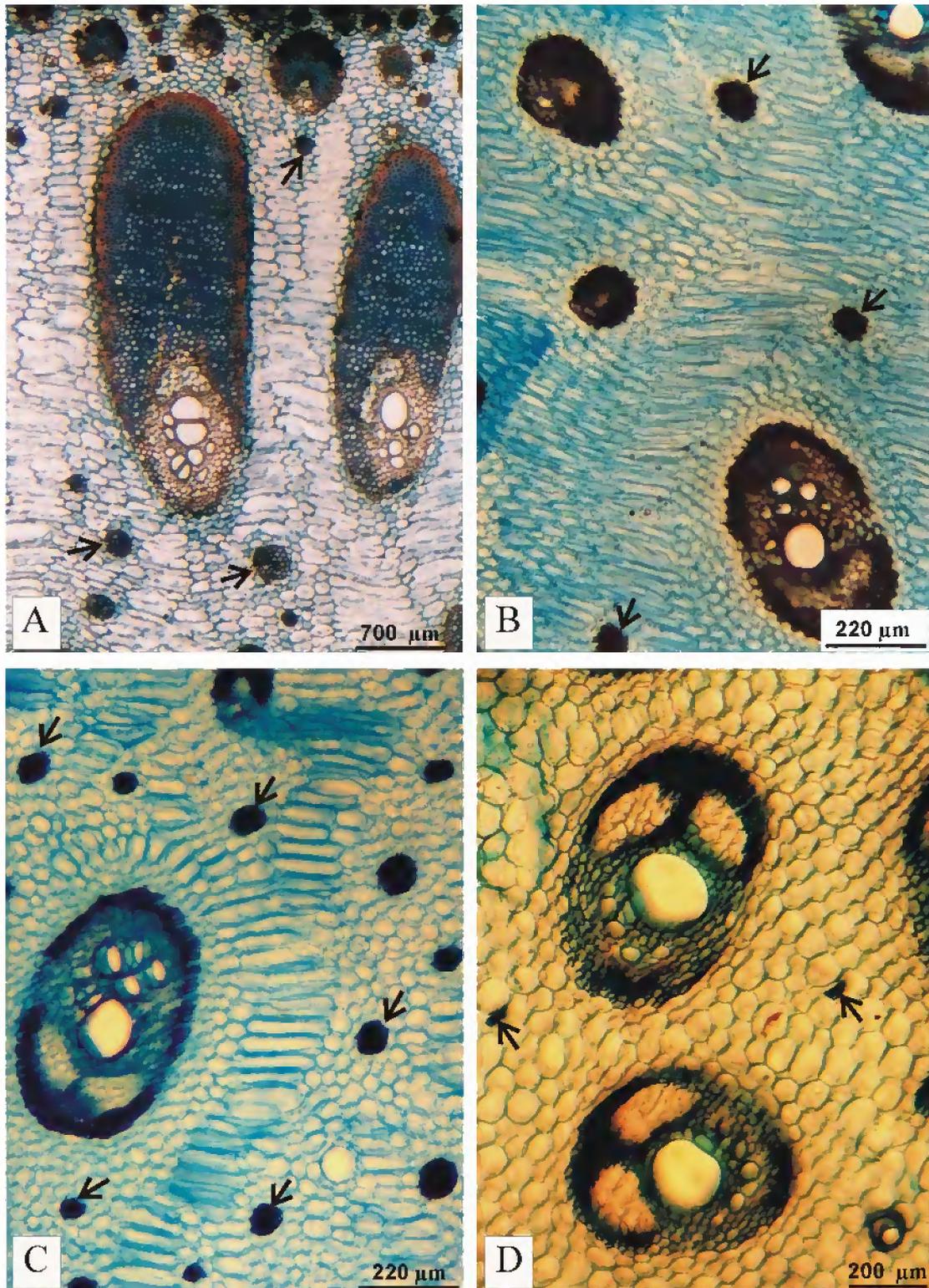


Figura 19. Secções transversais da região central da bainha foliar de *Oenocarpus* Mart., evidenciando o tecido parenquimático. **A:** *O. bacaba* Mart.. **B:** *O. distichus* Mart.. **C:** *O. mapora* H. Karst.. **D:** *O. minor* Mart.. As setas indicam fibras isoladas e em feixes envoltos por bainha de stegmatas.

4.1.2.2. Tecidos vasculares

Os feixes vasculares do axis foliar em corte transversal, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., compõem-se de xilema, floema e bainhas que os envolve (Fig. 20).

O xilema consiste de parênquima de preenchimento, metaxilema e protoxilema. O parênquima pode ser escasso ou abundante e, ocasionalmente, com fibras. O metaxilema encontra-se representado por um a cinco vasos de calibre largo ou estreito (Fig. 20 A-M), enquanto que o protoxilema compreende vasos e traqueídeos em número irregular, geralmente, variando entre dois e 18, algumas vezes parcial ou completamente colapsados e/ou ocluidos e sem formarem lacunas (Fig. 20 C, G e I) embora seja citado por Esau (1974) que, no xilema primário de Liliopsidas, o protoxilema com tais características tende a formá-las.

Klotz (1978) observou que no pecíolo de 45 espécies da tribo Areceae, o número de vasos metaxilemáticos de largo calibre por feixe vascular é variado, verificando feixes com apenas um ou com três a cinco vasos. As constatações feitas por Klotz (1978) e as deste trabalho vão de encontro às considerações de Tomlinson (1961) em relação aos feixes vasculares do axis foliar da referida tribo, pois, segundo o autor, os mesmos possuem um único vaso de largo calibre no metaxilema.

Do ponto de vista filogenético, Cheadle & Uhl (1948) consideram que a presença de traqueídeos e mais de dois vasos no metaxilema constituem uma condição plesiomórfica entre as Liliopsidas.

Afora as implicações filogenéticas, o número e dimensão dos elementos do metaxilema têm sido utilizados para fins de distinção taxonômica entre grupos (Klotz, 1978) e espécies de palmeiras (Bhat *et al.*, 1993), bem como de outras famílias de Liliopsidas, *e. g.* em Eriocaulaceae (Coan *et al.*, 2002).

O floema, por sua vez, consiste de tubos crivados com células companheiras pouco evidentes. A presença de parênquima não é clara. Este tecido pode, em relação à partição, apresentar-se indiviso, isto é, com um campo floemático (Fig. 20 B, D, E, F, H, J e M), ou diviso com dois (Fig. 20 A, C, G e I) ou três campos floemáticos (Fig. 20 L) por feixe vascular.

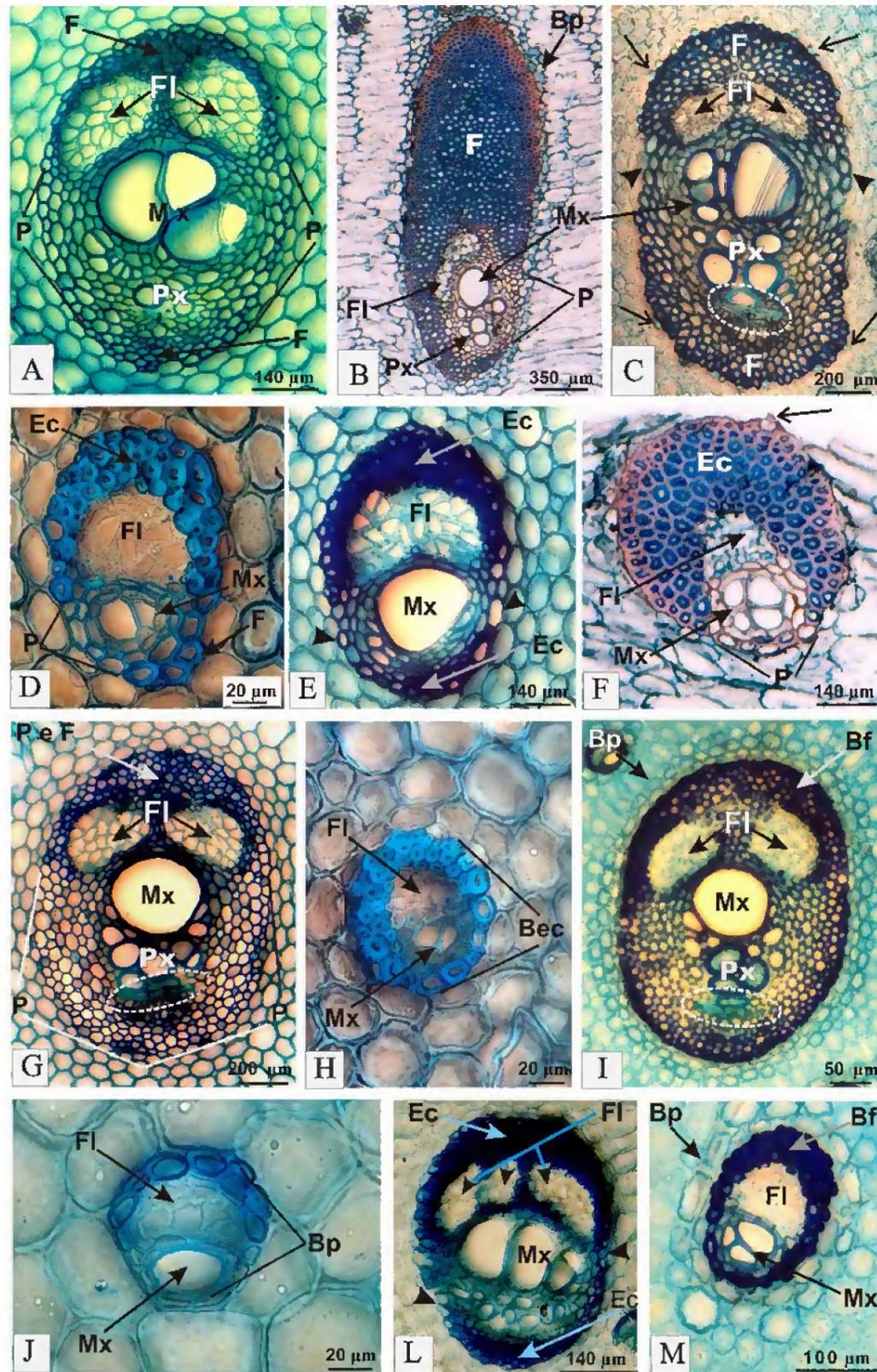


Figura 20. Secções transversais da axis foliar de *Oenocarpus* Mart., detalhando a estrutura e organização dos feixes vasculares. **B, D, E, F, H, J e M:** Floema indiviso. **A, C, G e I:** Floema bipartido. **L:** Floema tripartido. **B, E, G, I e J:** Metaxilema com um vaso. **D e H:** Metaxilema com dois vasos. **A e M:** Metaxilema com três vasos. **F e L:** Metaxilema com quatro vasos. **C:** Metaxilema com cinco vasos. **C, G e I:** Protoxilema colapsado e/ou ocluído indicado pelo pontilhado. **A, B, F, G e L:** Floema padrão 1. **A, F, G e L:** Floema padrão 1 subpadrão a. **B:** Floema padrão 1 subpadrão b. **C, D, E, H, I, J e M:** Floema padrão 2. **C, D, H, J e M:** Floema padrão 2 subpadrão a. **E e I:** Floema padrão 2 subpadrão b. **A, B e C:** Bainha mista padrão 1. **A:** Bainha mista padrão 1 subpadrão a. **B e C:** Bainha mista padrão 1 subpadrão b. **B:** Bainha mista padrão 1, subpadrão b variação b1. **C:** Bainha mista padrão 1, subpadrão b variação b2. **D, E, F e L:** Bainha mista padrão 2. **D, E e L:** Bainha mista padrão 2 subpadrão a. **F:** Bainha mista padrão 2 subpadrão b. **G:** Bainha mista padrão 3. **H:** Bainha mista padrão 4. **I:** Bainha não mista padrão 1. **J:** Bainha não mista padrão 2. As pontas de seta indicam região parenquimática. Bainha esclerenquimática (**Bec**); Bainha fibrosa (**Bf**); Bainha parenquimática (**Bp**); Esclerênquima (**Ec**); Fibras (**F**); Fibra e parênquima (**F e P**); Floema (**FI**); Metaxilema (**Mx**); Parênquima (**P**); Protoxilema (**Px**).

Com base no agrupamento, aspecto e espessamento parietais dos tubos crivados, determinou-se dois padrões e quatro subpadrões para este tecido:

Padrão 1: tubos crivados de aspecto esférico e poligonal, com paredes delgadas retas e/ou ligeiramente sinuosas a sinuosas (Fig. 20 A, B, F, G e L):

- Subpadrão a: tubos crivados agrupados irregularmente (Fig. 20 A, F, G e L);
- Subpadrão b: tubos crivados agrupados em fileira unisseriada (Fig. 20 B).

Padrão 2: tubos crivados de aspecto poligonal, com paredes retas e agrupados irregularmente (Fig. 20 C, D, E, H, I, J e M):

- Subpadrão a: sem espessamento parietal (Fig. 20 C, D, H, J e M);
- Subpadrão b: com espessamento parietal conspicuo em arranjo reticulado (Fig. 20 E e I).

Segundo Parthasarathy (1968), a anatomia do floema em secção transversal fornece um valioso caractere de diagnóstico taxonômico para as *Arecaceae*, desde que correlacionado com outros critérios morfológicos ou anatômicos, visto que nesta família o grau de variação do tecido floemático é bastante limitado. Neste sentido, Weiner & Liese (1993) separaram 13 gêneros de palmeiras da subfamília *Calamoideae* através de características estruturais dos feixes vasculares caulinares, dentre elas os padrões de arranjo e número de campos floemáticos.

Em relação à bainha dos feixes vasculares, observou-se que a mesma é formada por um ou mais tipos morfológicos celulares, por isso denominada de não mista e mista respectivamente. Dentre as quais foram verificados padrões e subpadrões. Externamente a alguns feixes, pode haver presença de bainha parenquimática em um a três estratos (Fig. 20 B, I e M).

De acordo com estas características, determinou-se quatro padrões de bainha mista e dois de não mista:

a) Bainha mista:

Padrão 1: fibrosa, intercalada ou interrompida por parênquima ao longo do feixe (Fig. 20 A-C):

- Subpadrão a: fibras em organização não radial (Fig. 20 A);
- Subpadrão b: fibras em organização radial (Fig. 20 B e C), extensionando-se longitudinalmente em relação ao maior eixo do feixe (variação b1) (Fig. 20 B); ou sem esta característica (variação b2) (Fig. 20 C).

Padrão 2: esclerenquimática (fibras e braquiesclereídes), intercalada ou interrompida por parênquima ao longo do feixe (Fig. 20 D, E, F e L):

- Subpadrão a: esclerênquima em organização não radial (Fig. 20 D, E e L);
- Subpadrão b: esclerênquima em organização radial (Fig. 20 F).

Padrão 3: células fibrosas e parenquimáticas alternadas entre si, no pólo floemático, e exclusivamente parenquimáticas nas demais regiões do feixe vascular (Fig. 20 G).

Padrão 4: esclerenquimática (fibras e braquiesclereídes) por todo o feixe (Fig. 20 H).

b) Bainha não mista:

Padrão 1: fibrosa (Fig. 20 I).

Padrão 2: parenquimática, cujas células podem apresentar espessamento parietal conspícuo (Fig. 20 J).

Verificou-se, ainda, “stegmatas” isolados ou enfileirados associados à região esclerenquimática da bainha de alguns feixes vasculares (Figs. 20 C, F e 23 B, C). Todavia, não foram considerados como um caractere seguro à delimitação dos padrões, visto que os mesmos podem desprender-se do feixe durante a realização das secções.

Segundo Tomlinson (1961), os feixes vasculares do axis foliar, nas palmeiras arecoídes, encontram-se envolvidos por bainha fibrosa, geralmente, bem desenvolvida ao redor do floema e interrompida, ao nível do xilema, por parênquima esclerenquificado. O referido autor considera, também, que as freqüentes distinções desta bainha são importantes como auxiliar na identificação de palmeiras.

Embora as observações acima feitas por Tomlinson (1961), o mesmo em nenhum momento faz comentários sobre a presença de esclereídes nas bainhas vasculares de *Arecaceae* e, como se observou nas espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart., este tipo celular esclerenquimático também se mostrou de relevante valor na diferenciação e, por conseguinte, na delimitação dos padrões de bainha vascular a estas espécies.

A organização estrutural dos feixes vasculares, descrita anteriormente, representa uma importante fonte de características taxonômicas. No entanto, entre os autores citados, apenas Cheadle & Uhl (1948) os classifica em tipos levando em consideração a dimensão (calibre) e número dos elementos do metaxilema, conformação ou arranjo do xilema e disposição deste em relação ao floema.

Baseando-se nos padrões de floema e bainha estabelecidos, assim como nos números de campos floemáticos e vasos metaxilemáticos, elaborou-se uma proposta de classificação aos feixes vasculares observados no axis foliar dos *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart.. Estes elementos permitiram classificá-los em 44 tipos, denominados de T1 a T44, e reuni-los

em nove grupos, designados de GI a GIX, cujas características estruturais encontram-se sumarizadas no **Quadro 2**.

Os tipos T1 a T9, T10 a T15, T16 a T18, T19 a T21, T22 e T23, T24 a T28, T29 a T35, T36 a T38 e, T39 a T42 pertencem aos grupos GI (Figs. 21 e 22), GII (Fig. 23), GIII (Fig. 24), GIV (Fig. 25 A-C), GV (Fig. 25 D e E), GVI (Fig. 26), GVII (Fig. 27), GVIII (Fig. 28) e GIX (Fig. 29) respectivamente.

Nos grupos GI a GV, os feixes vasculares possuem floema indiviso, com um a cinco vasos de metaxilema respectivamente (Figs. 21-25). Já nos grupos GVI a GIX, os feixes vasculares apresentam floema diviso em dois campos, com um a três vasos de metaxilema (de GVI a GVIII em respectivo) e com cinco vasos em GIX (Figs. 26-29).

Embora possuam em comum o floema tripartido, os feixes tipo T43 (Fig. 30 A) e T44 (Fig. 30 B) não formam grupos, devido apresentarem número de vasos metaxilemáticos diferentes.

Quanto à disposição do xilema em relação ao floema (ou vice-versa) nestes feixes, os mesmos podem ser considerados como colaterais. Ressalta-se que o tipo T44 (Fig. 30 B) não se adequa a esta classificação em função da peculiaridade de sua estrutura organizacional visualizada em microscopia de luz, pois parece ser oriundo de anastomoses entre dois feixes. Entretanto, observou-se na MEV que as células que compõem a região central mediana, do menor eixo deste feixe, assemelham-se morfológicamente a células em divisão anticlinal, como se o mesmo tendesse a originar outros dois (Fig. 30 C). A presente suposição só poderá ser ratificada, ou refutada, mediante estudos de histogênese foliar focando feixes vasculares. Desta forma, são considerados, neste trabalho, como sendo um tipo morfológico em concordância com Tomlinson (1990), que denomina de composto os feixes vasculares com tal estrutura, e não como um estágio intermediário de desenvolvimento mediante observado.

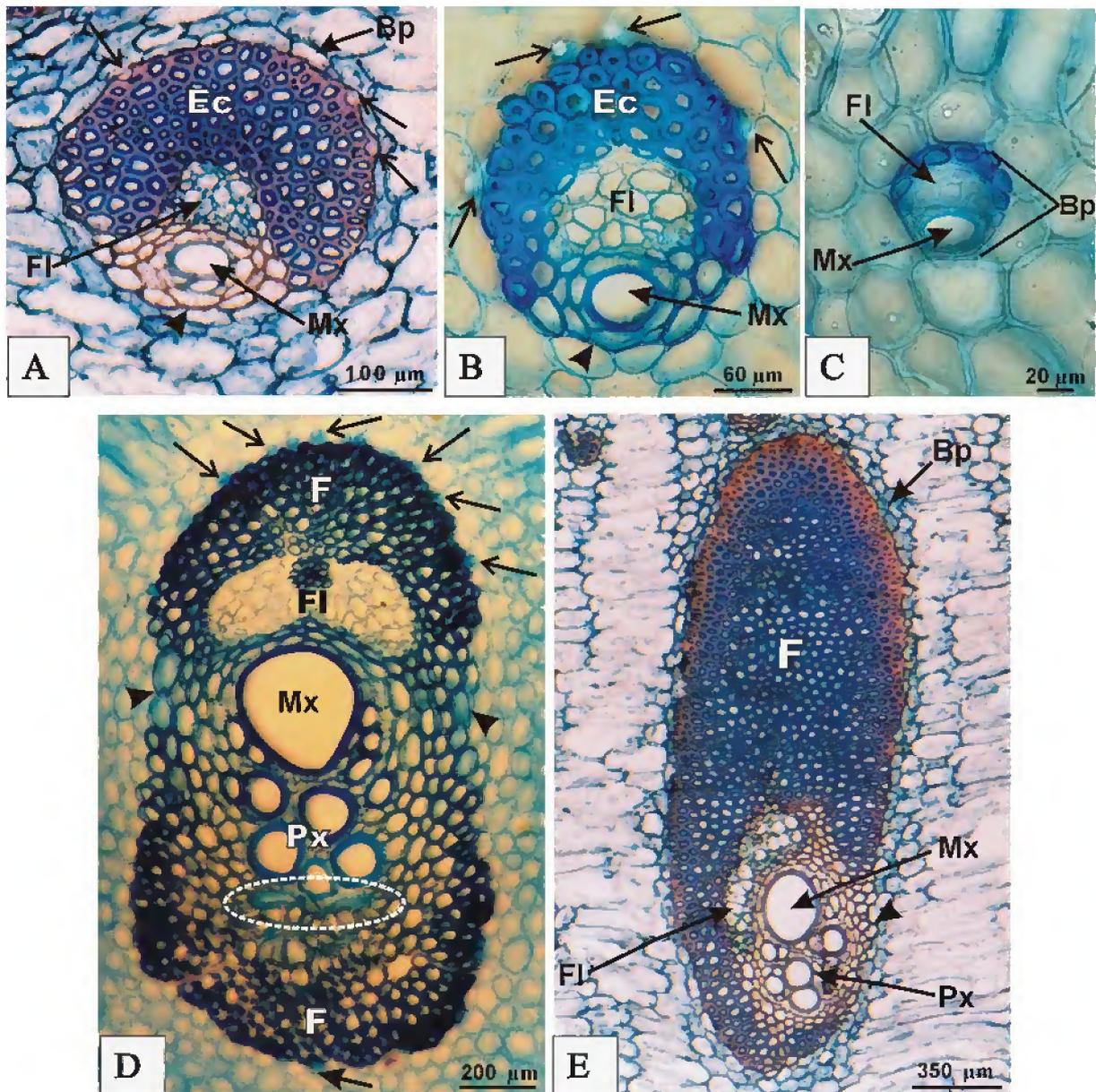


Figura 21. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo I, de T1 a T5. A: T1; B: T2; C: T3; D: T4; E: T5. As setas indicam stegmatas, as pontas de seta região parenquimática e o pontilhado protoxilema colapsado e ocluído. Bainha parenquimática (Bp); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (FI); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px).

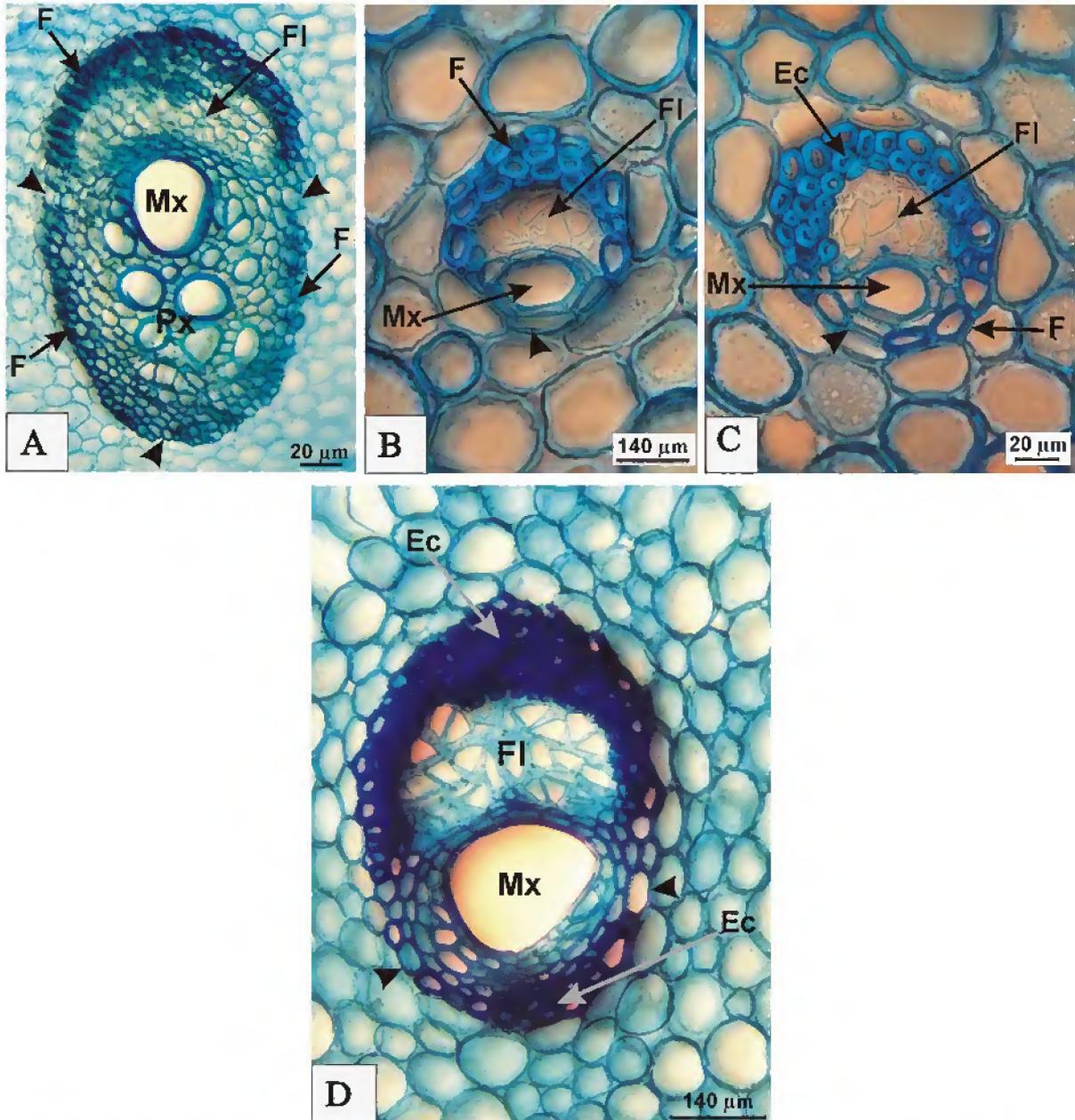


Figura 22. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo I, de T6 a T9. A: T 6; B: T 7; C: T8; D: T9. As pontas de seta indicam região parenquimática. Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (Fl); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px).

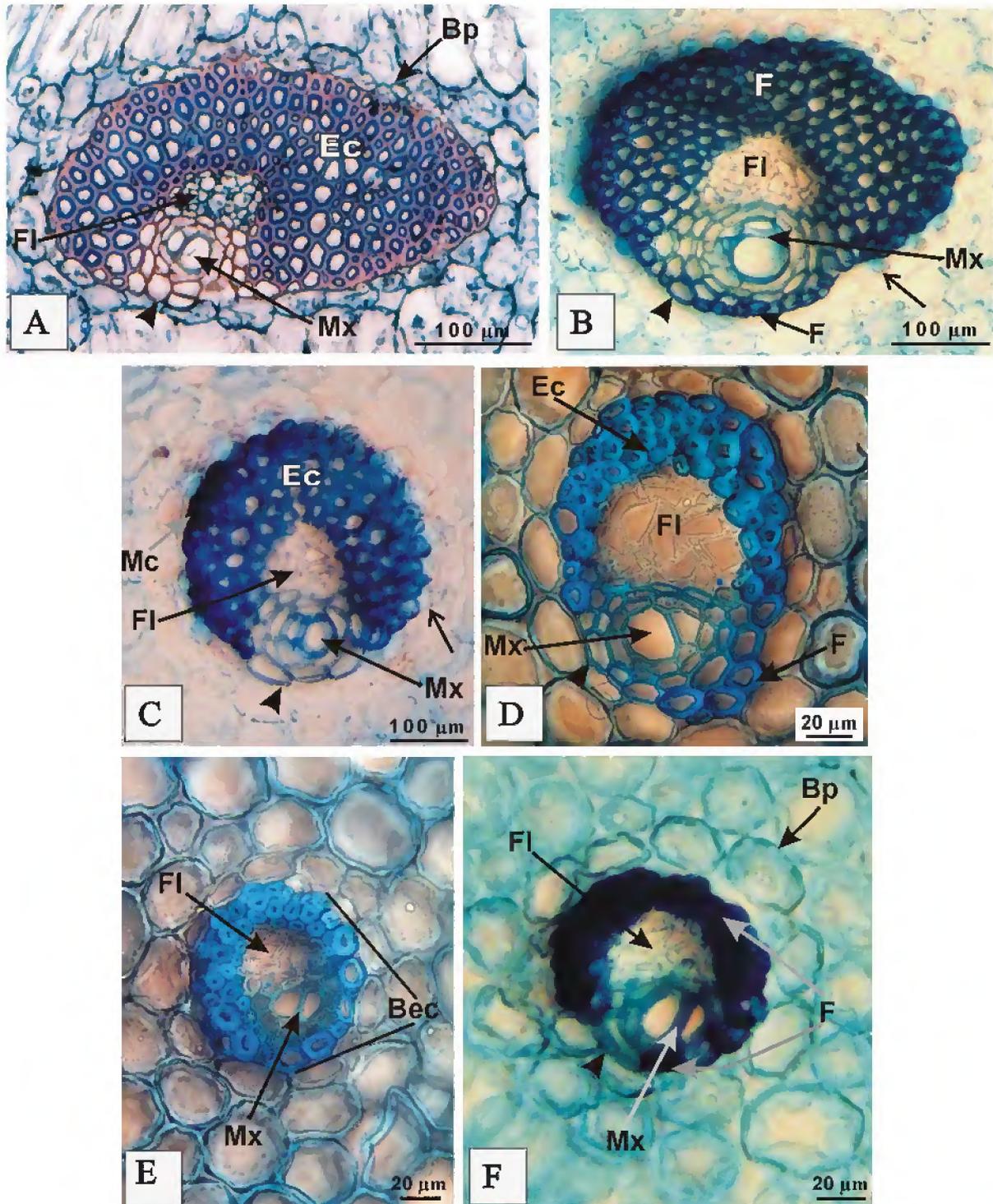


Figura 23. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo II. A: T10; B: T11; C: T12; D: T13; E: T14; F: T15. As setas indicam stegmatas enfileirados e as pontas de seta região parenquimática. Bainha parenquimática (Bp); Bainha esclerenquimática (Bec); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (FI); Metaxilema (Mx); Mucilagem (Mc).

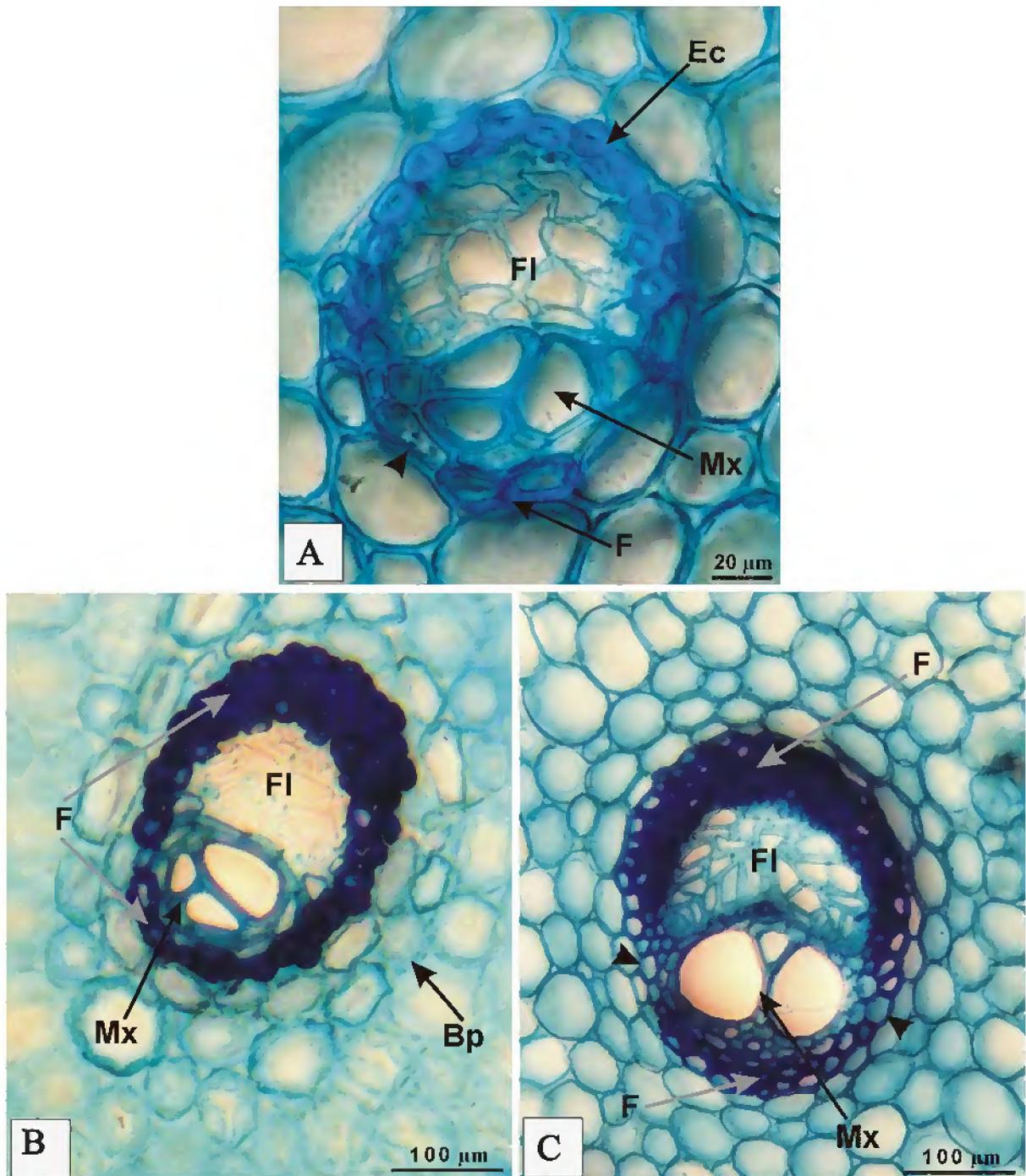


Figura 24. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo III. A: T16; B: T17; C: T18. As pontas de seta indicam região parenquimática. Bainha parenquimática (Bp); Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (FI); Metaxilema (Mx).

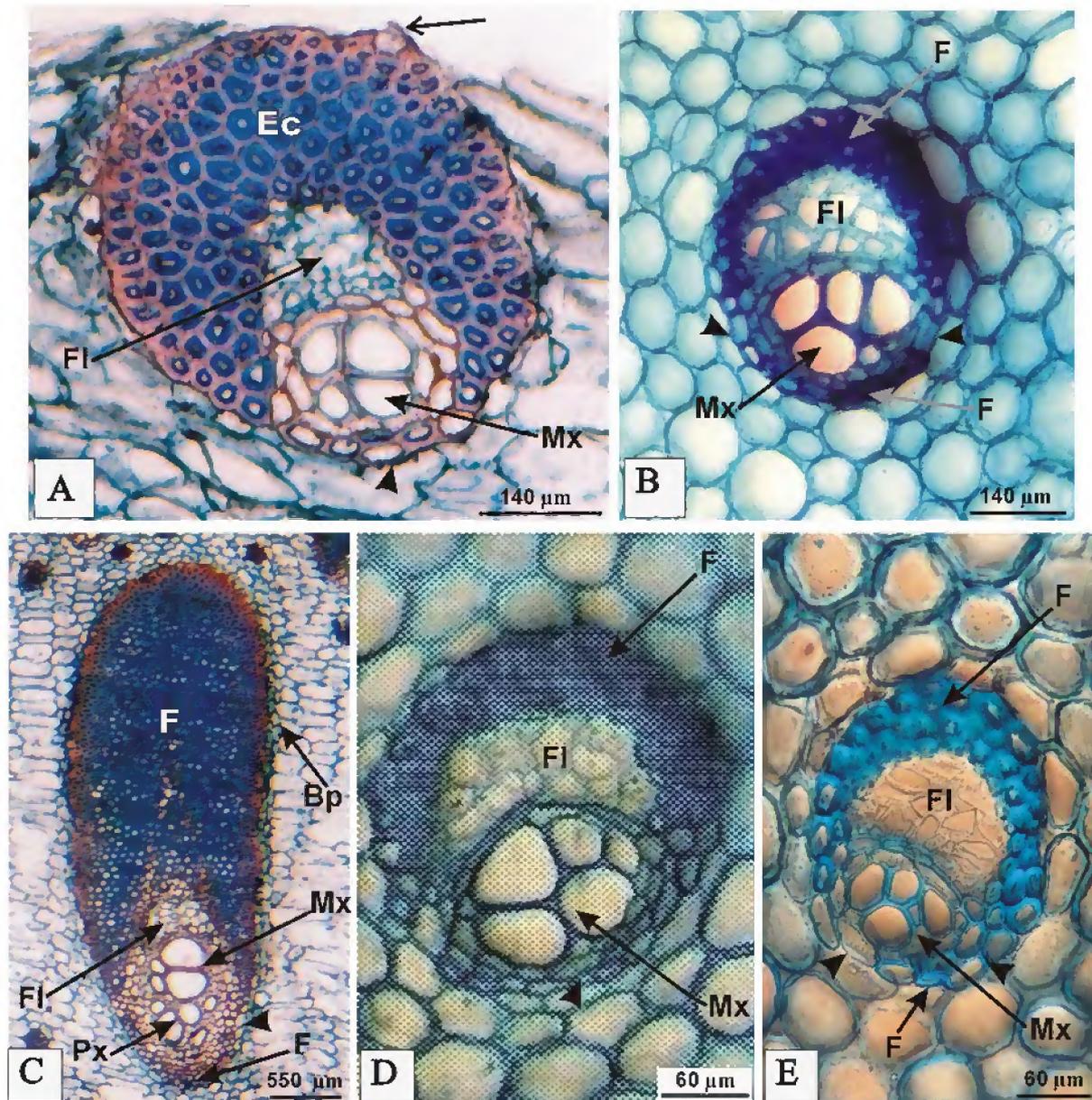


Figura 25. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares dos Grupos IV e V. **A, B e C:** Grupo IV. **A:** T19; **B:** T20; **C:** T21. **D e E:** Grupo V. **D:** T22; **E:** T23. A seta indica stigmata e as pontas de seta indicam região parenquimática. Bainha parenquimática (**Bp**); Esclerênquima (**Ec**); Fibras (**F**); Floema (**FI**); Metaxilema (**Mx**); Protoxilema (**Px**).

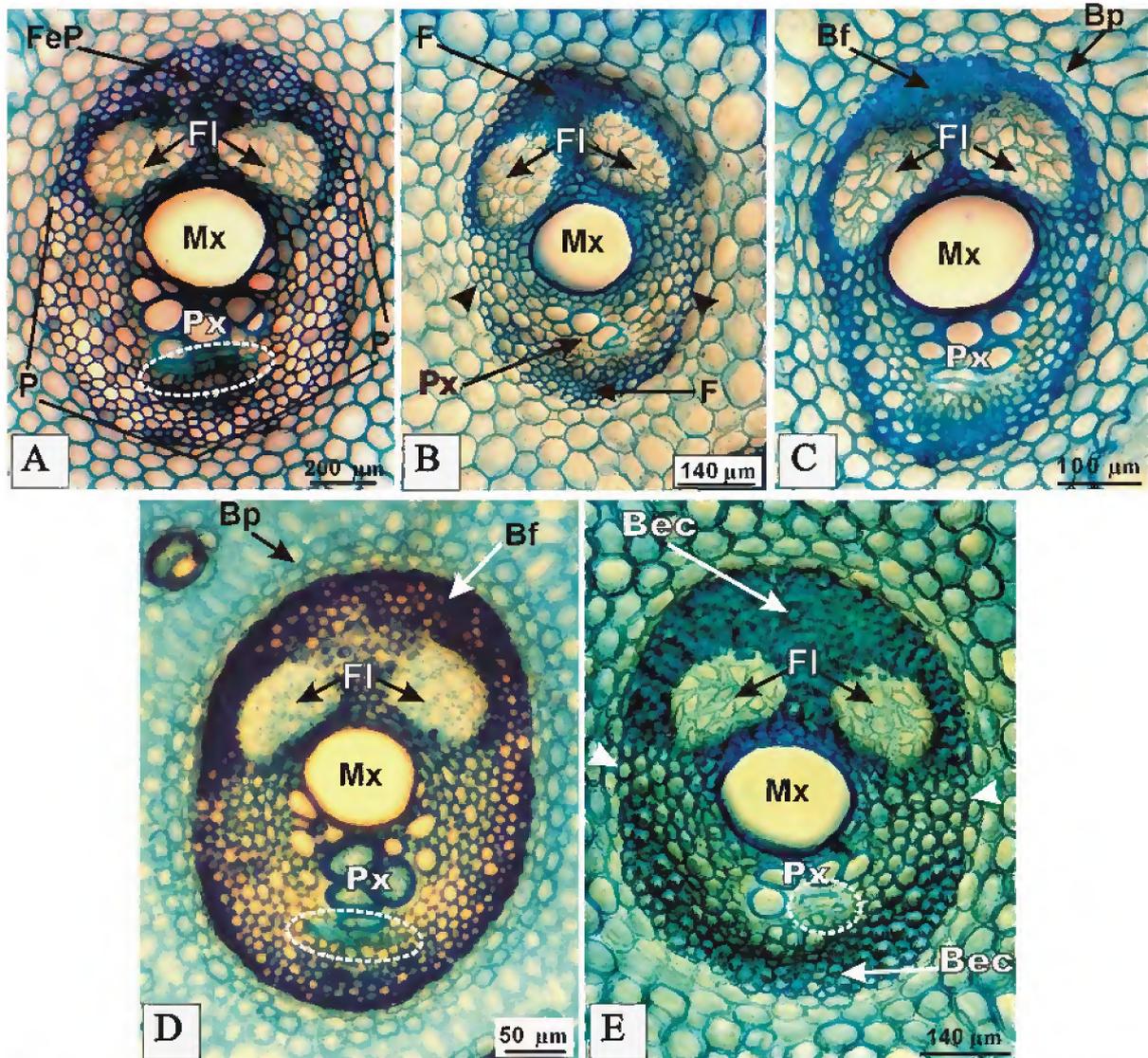


Figura 26. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo VI. **A:** T24; **B:** T25; **C:** T26; **D:** T27; **E:** T28. As pontas de seta indicam região parenquimática e o pontilhado protoxilema colapsado e ocluído. Bainha esclerenquimática (Bec); Bainha fibrosa (Bf); Bainha parenquimática (Bp); Fibras (F); Fibra e Parênquima (F e P); Floema (FI); Metaxilema (Mx); Parênquima (P); Protoxilema (Px).

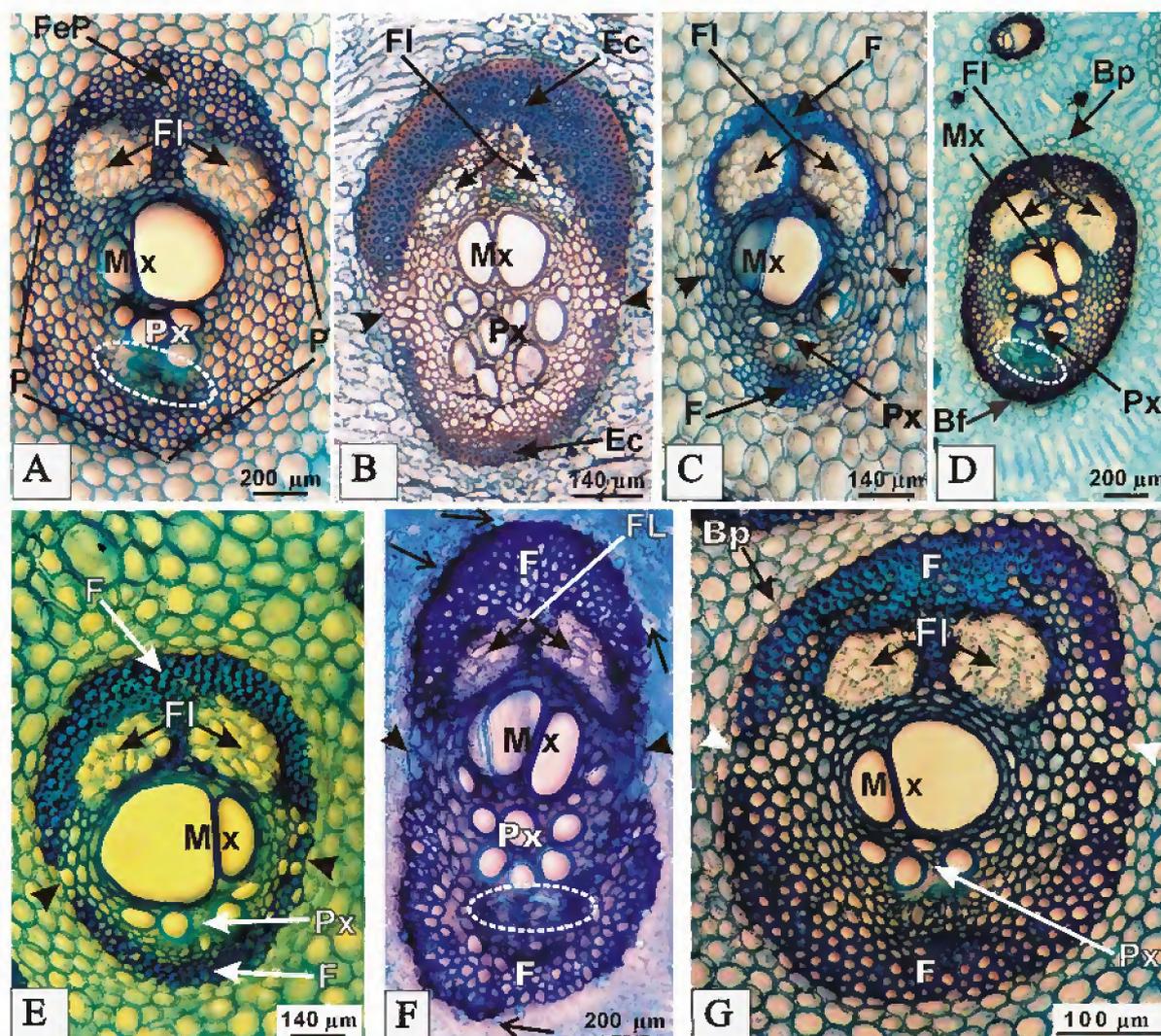


Figura 27. Seções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo VII. A: T29; B: T30; C: T31; D: T32; E: T33; F: T34; G: T35. As setas indicam stegmatas, as pontas de seta região parenquimática e o pontilhado protoxilema ocluído. Bainha esclerenquimática (Bec); Bainha parenquimática (Bp); Fibras (F); Fibra e Parênquima (F e P); Floema (FI); Metaxilema (Mx); Parênquima (P); Protoxilema (Px).

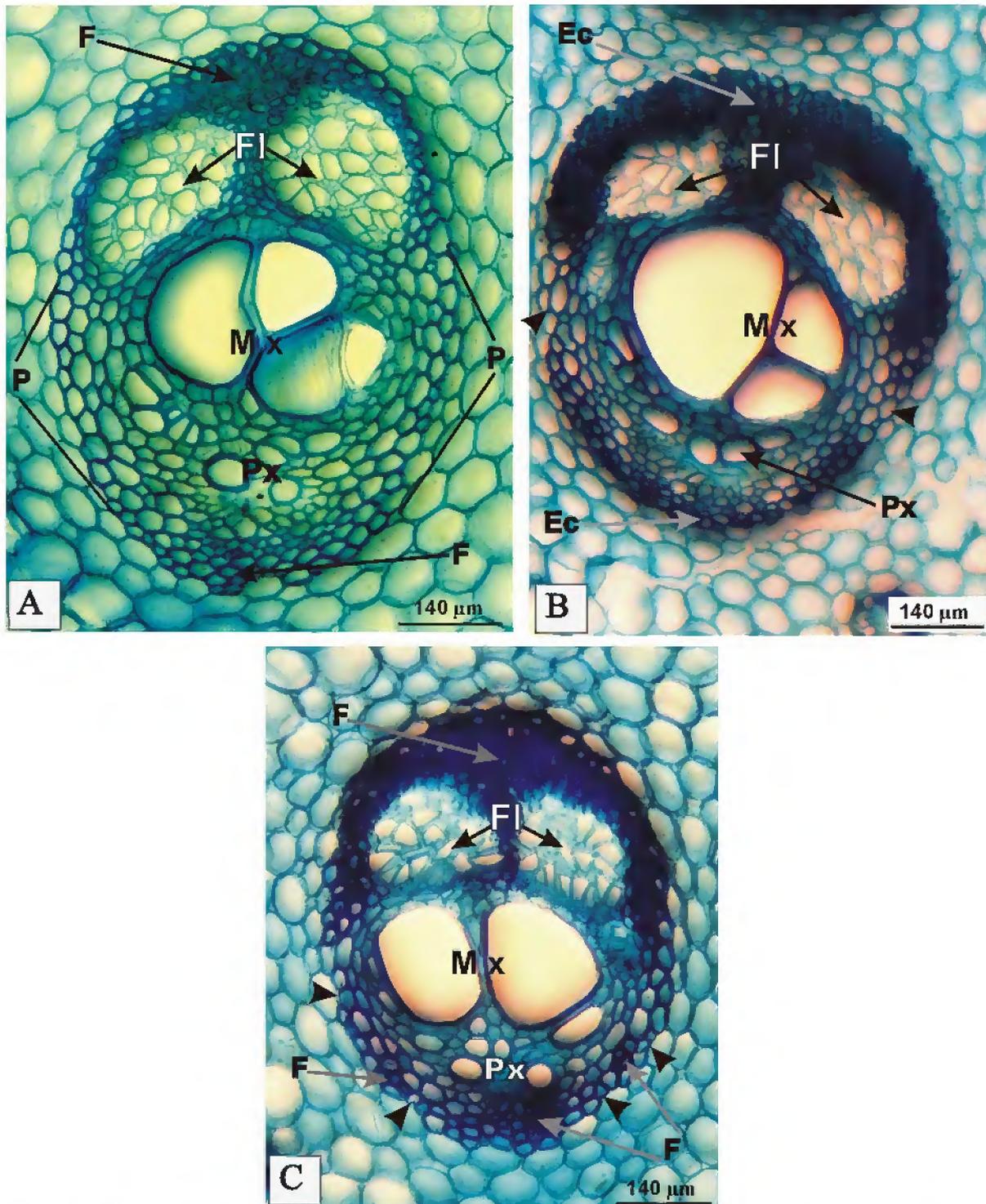


Figura 28. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo VIII. A: T36; B: T37; C: T38. As pontas de seta indicam região parenquimática. Esclerênquima (Ec); Fibras (F); Floema (FI); Metaxilema (Mx); Parênquima (P); Protoxilema (Px).

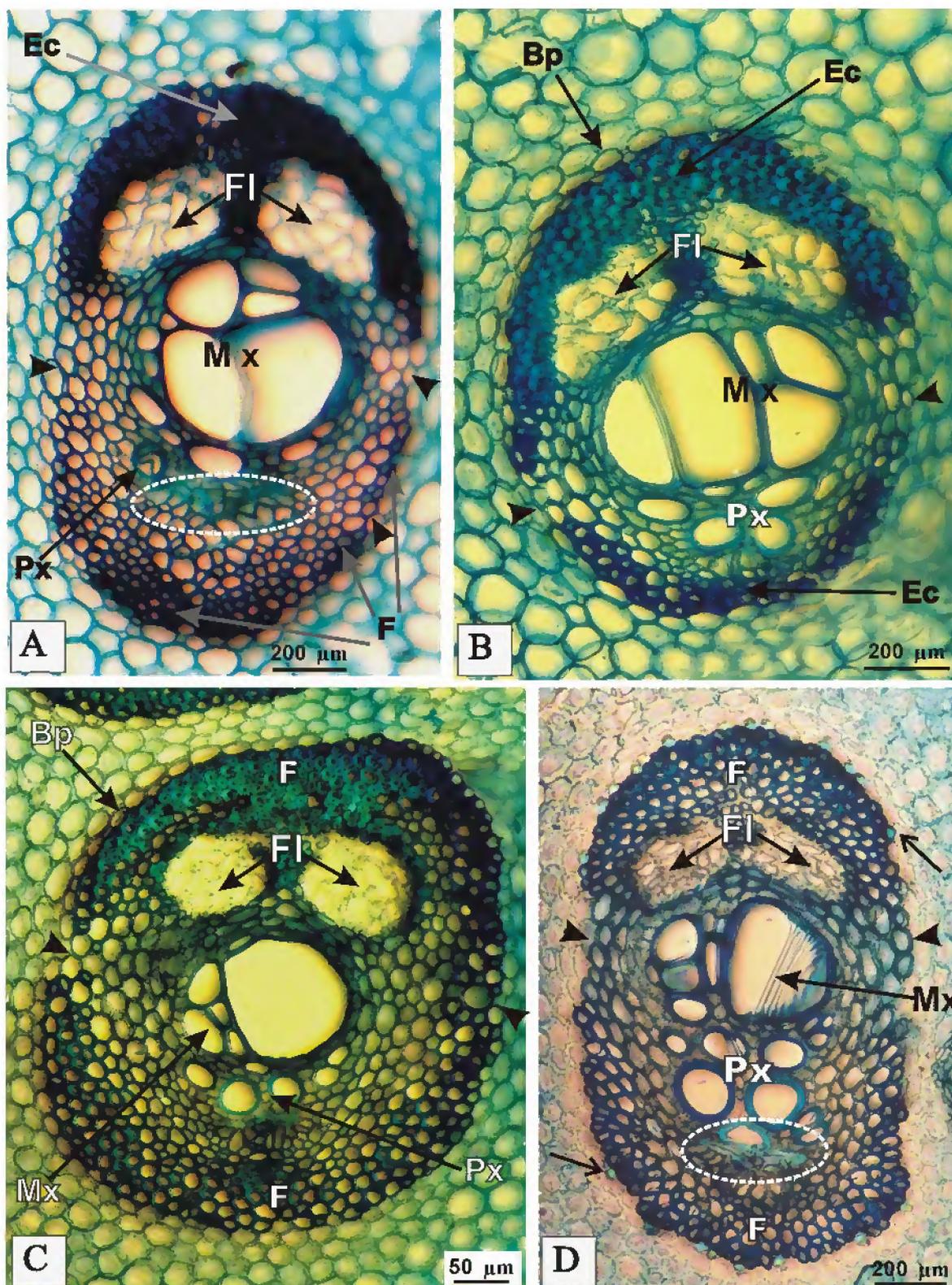


Figura 29. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando feixes vasculares do Grupo IX. A: T39; B: T40; C: T41; D: T42. As setas indicam stegmats enfileirados, as pontas de seta região parenquimática e o pontilhado protoxilema colapsado e ocluído. Bainha parenquimática (Bp); Esclerenquima (Ec); Fibras (F); Floema (FI); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px).

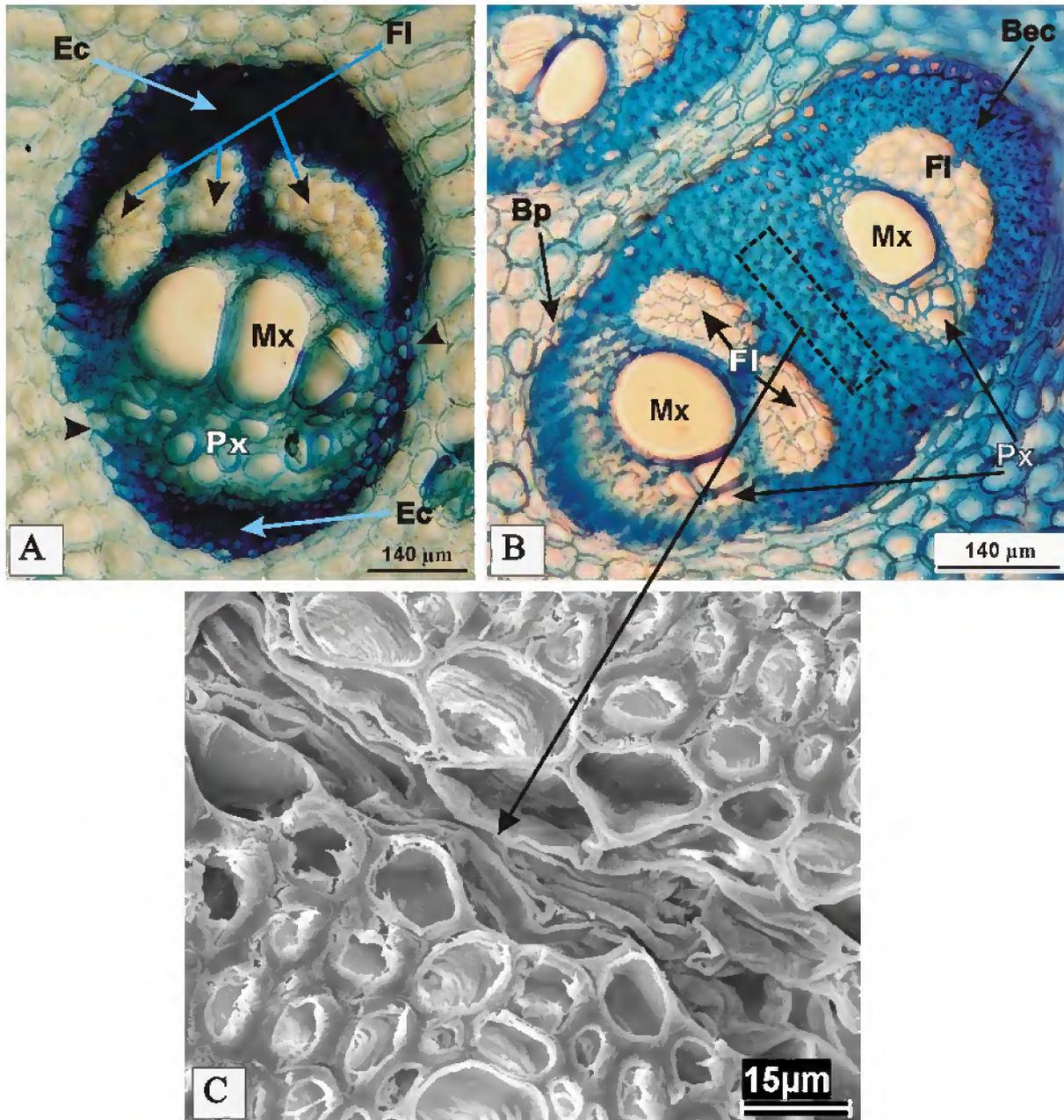


Figura 30. Secções transversais do axis foliar, nas espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., detalhando tipos de feixes vasculares. A: T43. B e C: T44; C: Eletromicrografia da região central mediana de T44. As setas indicam região parenquimática. Bainha parenquimática (Bp); Bainha esclerenquimática (Bec); Esclerênquima (Ec); Floema (FI); Metaxilema (Mx); Protoxilema (Px).

Quanto à distribuição destes 44 tipos de feixe vasculares, classificados ao axis foliar das espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart., verifica-se no **Quadro 3** que a mesma é bastante heterogênea, tanto entre e dentre regiões (ráquis, pecíolo e bainha) de cada um dos *taxa*, como entre os mesmos.

Ainda neste quadro, observa-se que a variedade morfológica destas estruturas de condução é mais expressiva no axis foliar de *O. mapora* H. Karst. de que em relação a *O. bacaba* Mart., *O. distichus* Mart. e *O. minor* Mart. respectivamente. Entre estas espécies, apenas *O. distichus* Mart. possui tipos de feixe vasculares em comum a diferentes regiões do axis foliar: O T8 está presente na ráquis e bainha e, o T14, nesta e no pecíolo. Nota-se, também, que o feixe vascular tipo T33 está ausente apenas na ráquis de *O. bacaba* Mart. Entre as regiões do axis foliar, nas referidas espécies, a ráquis corresponde à região em que há mais repetições de tipos de feixe vasculares quando comparada, respectivamente, com a bainha e pecíolo.

Quadro 3: Distribuição dos tipos de feixe vasculares no axis foliar de *Oenocarpus* Mart..

Espécies	Regiões do axis foliar		
	Bainha	Pecíolo	Ráquis
<i>O. bacaba</i> Mart.	T1*; T5*; T10; T19; T21*; T30	T7*; T8*; T13; T24*; T29	T25*; T26*; T35; T36; T37*
<i>O. distichus</i> Mart.	T4; T8*; T11; T12; T14; T34; T42	T14; T31; T41	T8*; T33*; T37*; T39; T40
<i>O. mapora</i> H. Karst.	T1*; T2; T6; T24*	T9; T15; T17; T25*; T27; T28; T32*	T7*; T16*; T18; T20; T26*; T33*; T38
<i>O. minor</i> Mart.	T5*; T21*; T43	T16*; T22; T23; T32*	T3; T26*; T33*; T44

*Feixes comuns às mesmas regiões de cada espécie;

*Feixes comuns a diferentes regiões de cada espécie.

4.1.3. Elementos celulares

Os elementos celulares, quando observados de forma individualizada, mostraram-se comuns às folhas das espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart. e, raramente, diferenciaram regiões deste órgão vegetativo nestes *taxa*. Isto não significa dizer, entretanto, que a não observação é sinônimo da ausência de um ou outro elemento celular nos tecidos foliares.

4.1.3.1. Esclerênquima

O esclerênquima, nas folhas das espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., está representado por esclereídeos e fibras.

Os esclereídeos encontrados correspondem há três tipos morfológicos: braquiesclereídes (esclereídeos curtos e não ramificados), astroesclereídes (esclereídeos ramificados, curtos ou não, de forma mais ou menos estrelar) e macroesclereídes (esclereídeos de forma alongada ou colunar, ramificado ou não), alguns destes últimos com extremidade bifurcada ou exibindo projeções das paredes laterais (Fig. 31 A-C).

As fibras visualizadas são libriformes, de paredes retas a ligeiramente sinuosas, delgadas a conspicuamente espessadas e lignificadas ou não (Fig. 32 A-J). Entretanto, nas pinas de *O. mapora* H. Karst. e bainha dos demais *taxa*, observou-se que determinadas fibras possuem projeções das paredes laterais (Fig. 32 G e L). Quanto às extremidades, foi possível identificar-se variações morfológicas entre estas células tais como: afiladas dos tipos aguda (Fig. 32 A), pontiaguda (Fig. 32 B), acuminada (Fig. 32 C) e acicular (Fig. 32 D); serrilhadas (Fig. 32 E); bifurcadas desiguais (Fig. 32 F e G); curvadas (Fig. 32 H); falciformes (Fig. 32 I) e sagitiformes (Fig. 32 J).

Do ponto de vista da evolução, Fahn (1990) considera que as fibras libriformes são as mais especializadas filogeneticamente.

Em relação ao desenvolvimento, Esau (1974) comenta que a presença de curvas, bifurcações e ramificações nas células esclerenquimáticas constituem uma evidência de que as mesmas apresentam crescimento intrusivo ou interposicional, ou seja, quando a célula em desenvolvimento é impedida de sua progressão por outras células, por isso penetra por entre estas.

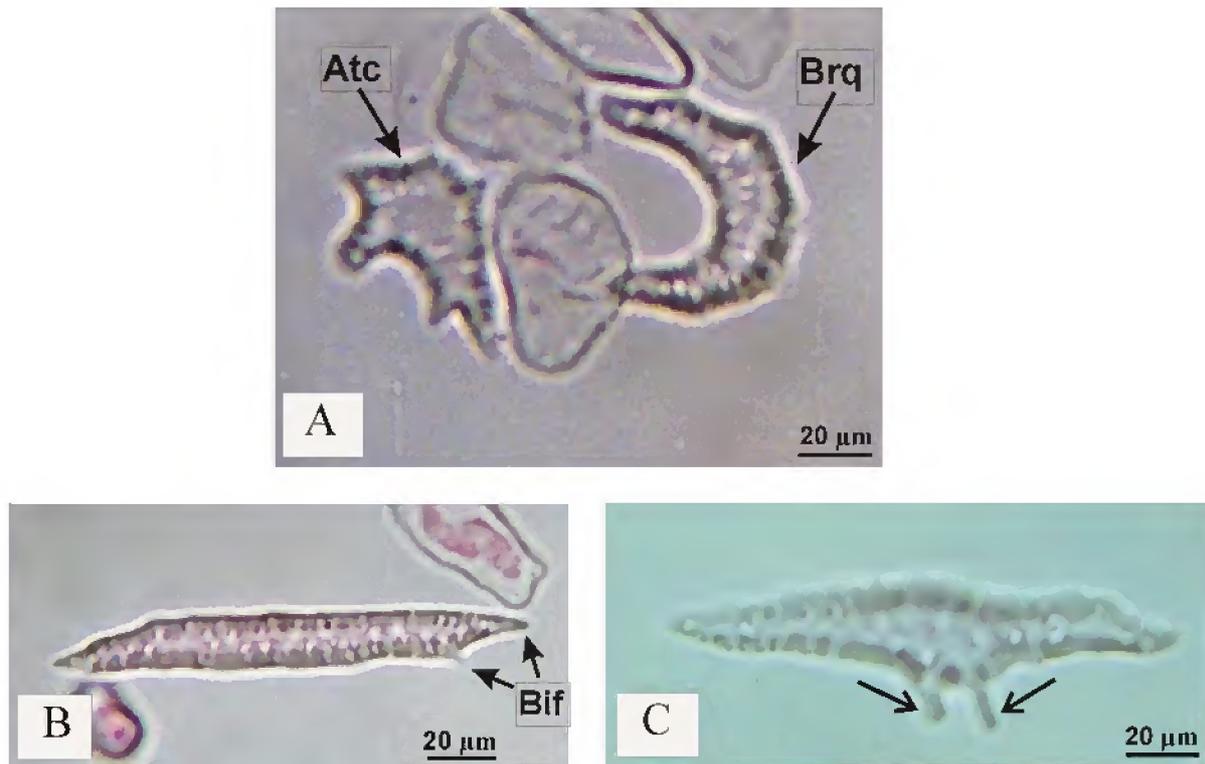


Figura 31. Esclereídeos foliares de *Oenocarpus* Mart.. **A e B:** *O. minor* Mart., macerado das pinas. **A:** Astrosclereíde e braquiesclereíde; **B:** Macrosclereíde bifurcado. **C:** Macerado do pecíolo de *O. distichus* Mart. detalhando macrosclereíde com projeções das paredes laterais. As setas indicam projeções das paredes laterais. Astrosclereíde (**Atc**); Bifurcação (**Bif**); Braquiesclereíde (**Brq**).

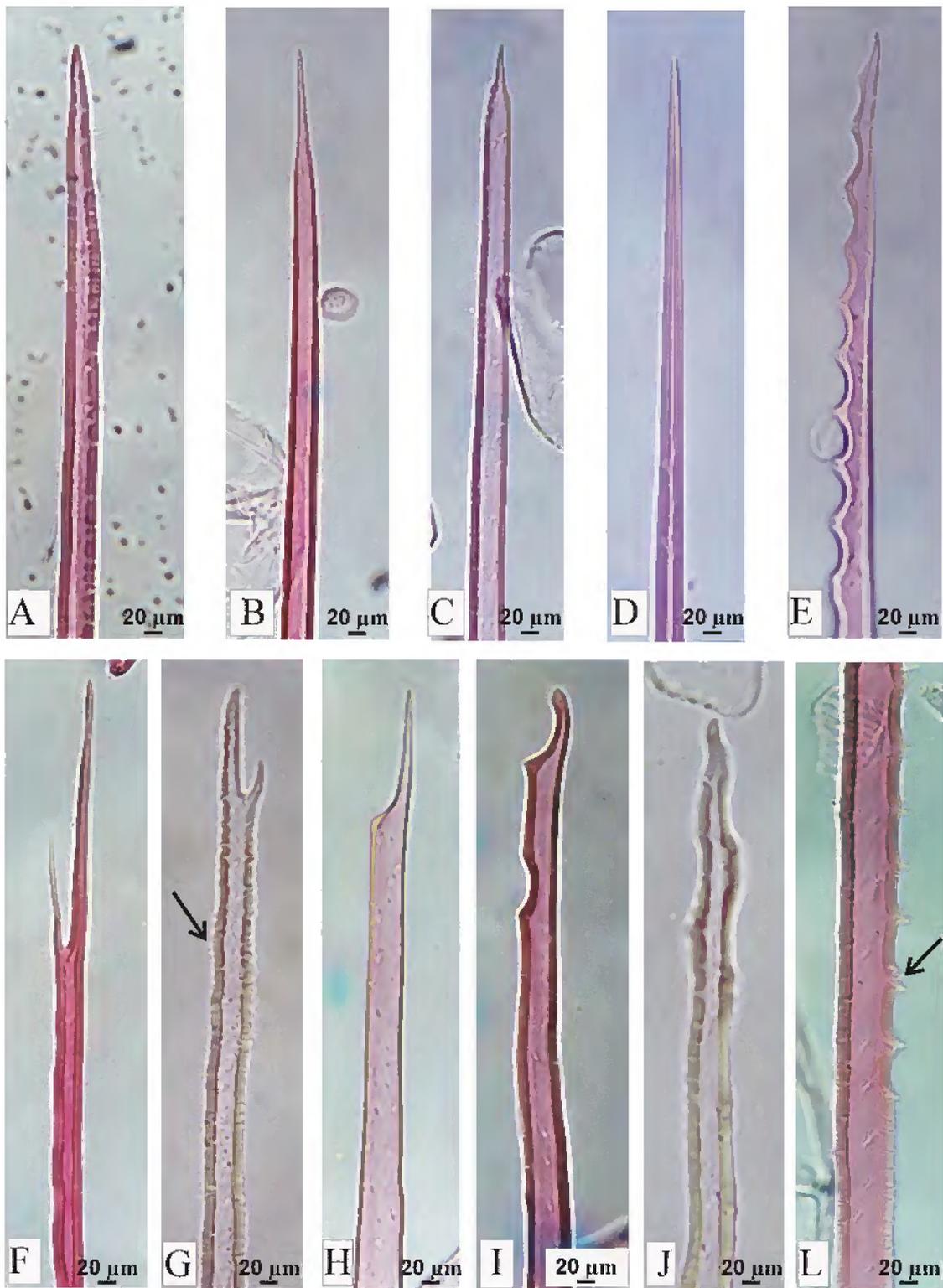


Figura 32. Fibras foliares de *Oenocarpus* Mart.. **A-D:** *O. bacaba* Mart., macerado das pinas. **A:** Afilada tipo aguda; **B:** Afilada tipo pontiaguda; **C:** Afilada tipo acuminada; **D:** Afilada tipo acicular. **E-G:** *O. minor* Mart., macerado da bainha. **E:** Serrilhada; **F e G:** Bifurcadas desiguais. **H-J:** *O. distichus* Mart., macerado das pinas. **H:** Curvada; **I:** Falciforme; **J:** Sagitiforme. **L:** Macerado das pinas de *O. mapora* H.Karst. detalhando projeções das paredes laterais da fibra. As setas indicam projeções das paredes laterais.

No que diz respeito ao diagnóstico diferencial entre os *taxa* analisados de *Oenocarpus* Mart., a morfologia celular esclerenquimática mostrou-se de pouco valor, pois é comum a estes. Contudo, pode ser considerada como somatória à identificação dos mesmos a semelhança do que foi constatado por Fonseca (1998) no estudo do lenho de espécies de Linaceae.

4.1.3.2. Elementos traqueais

Os elementos traqueais, nas folhas das espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., correspondem a elementos de vaso e traqueídeos.

Os elementos de vaso caracterizam-se em função do espessamento e pontuações das paredes secundárias, bem como em relação à placa de perfuração.

As paredes secundárias mostram quatro padrões de espessamento: anelar (Fig. 33 A e F), reticulado (Fig. 33 B), escalariforme-reticulado (Fig. 33 C e 34 E) e pontuado (Fig. 33 D e E). Nesta estrutura celular, as pontuações dispõem-se de forma escalariforme, oposta e alterna. É comum ocorrer mais de um padrão de pontuação nas paredes de um elemento de vaso, na mesma região ou em regiões diferentes, geralmente escalariformes e opostas ou opostas e alternas (Fig. 33 A-F e 34 A-D). Em alguns elementos de vaso, foram observados dois apêndices caudais (Fig. 33 D e E), assim como barras verticais de material parietal intercalando uma porção da parede a outra (Fig. 33 A, B, C e F).

As placas de perfuração, por sua vez, são simples ou múltiplas, estando orientadas em posição transversal ou oblíqua (Fig. 33 A, D e E). As múltiplas quanto ao arranjo das perfurações classificam-se em escalariforme (Fig. 35 A), reticulada (Fig. 35 B) e mista, ou seja, reticulada e escalariforme (Fig. 35 C).

Os traqueídeos exibem três tipos de espessamento parietal secundário: helicoidal laxo (Fig. 35 D), helicoidal denso (Fig. 35 E) e anelar (Fig. 35 F), este identificado por meio da MEV..

De modo geral, as características acima descritas aos elementos traqueais corroboram com as feitas por Cheadle (1944) e Tomlinson (1961) em espécies de *Arecaceae*. Entretanto, estes autores não citam a ocorrência, nas folhas, de vasos com espessamento parietal anelar e com placa perfurada simples, reticulada e mista. Os referidos autores comentam, também, que tais elementos celulares não atuam como um caractere de diagnóstico as Liliopsidas em virtude da uniformidade estrutural dos mesmos sendo, no entanto, importantes para demonstrar as relações de parentesco evolutivo entre os *taxa* pertencentes a esta classe de plantas.

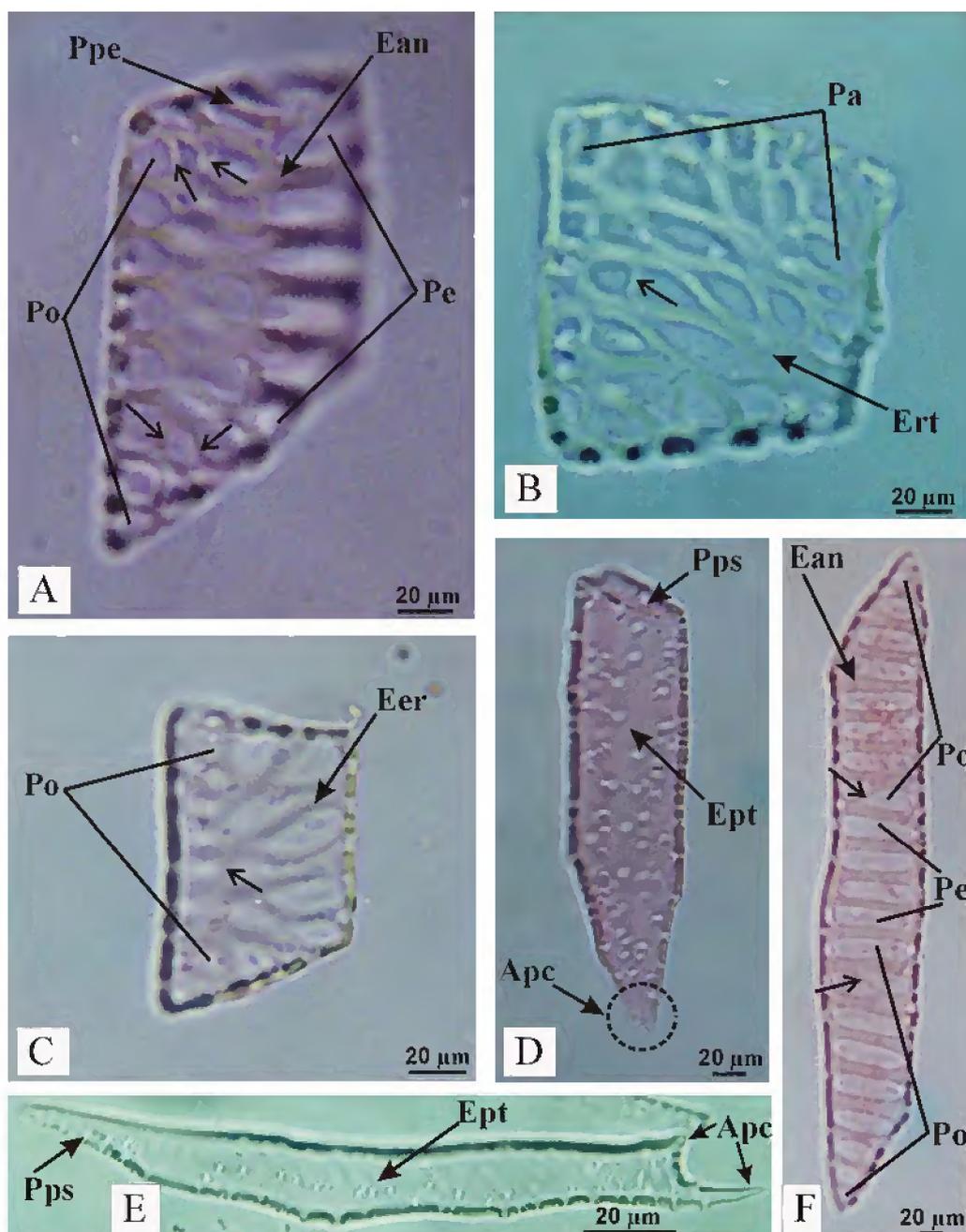


Figura 33. Elementos de vaso foliares de *Oenocarpus* Mart.. **A-C:** *O. minor* Mart., macerado das pinas. **A:** Placa perfurada escalariforme transversal, espessamento parietal anelar, pontuações escalariformes e oostas; **B:** Espessamento parietal reticulado e pontuações alternas; **C:** Espessamento parietal escalariforme-reticulado e pontuações oostas. **D-F:** *O. bacaba* Mart., macerado das pinas. **D:** Placa perfurada simples transversal, espessamento parietal pontuado, pontuações oostas e apêndices caudais; **E:** Placa perfurada simples oblíqua, espessamento parietal pontuado, pontuações oostas e apêndices caudais; **F:** Espessamento parietal anelar, pontuações escalariformes e oostas. As setas indicam barras parietais verticais. Apêndice caudal (**Apc**); Espessamento anelar (**Ean**); Espessamento escalariforme-reticulado (**Eer**); Espessamento pontuado (**Ept**); Espessamento reticulado (**Ert**); Pontuações alternas (**Pa**); Pontuações escalariformes (**Pe**); Pontuações oostas (**Po**); Placa perfurada escalariforme (**Ppe**); Placa perfurada simples (**Pps**).

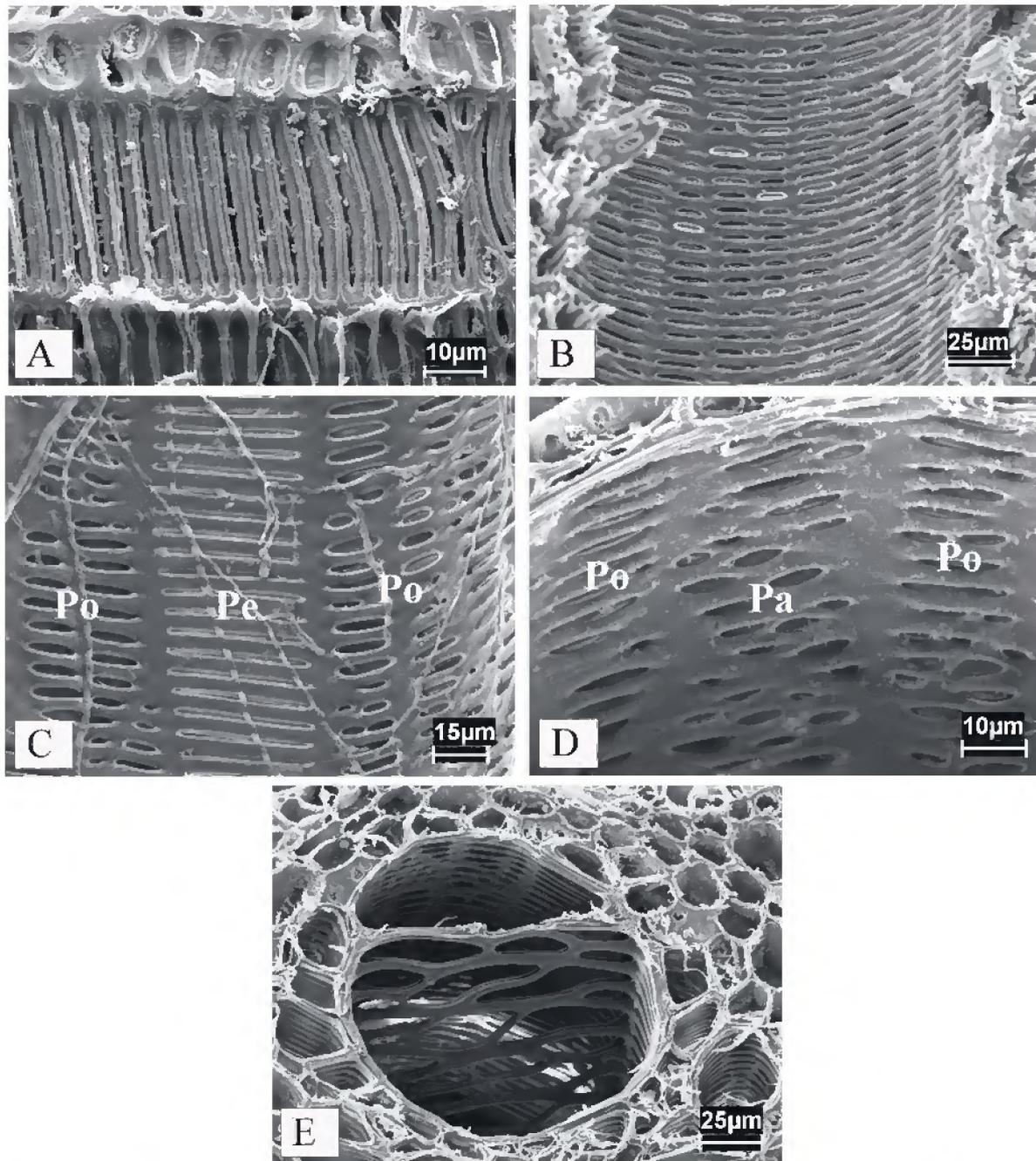


Figura 34. Eletromicrografias das secções dos vasos de *Oenocarpus* Mart.. **A-C:** *O. bacaba* Mart., pecíolo em secção longitudinal. **A:** Pontuações escalariformes; **B:** Pontuações opostas; **C:** Pontuações escalariformes e opostas. **D e E:** *O. mapora* H. Karst., bainha em secção transversal. **D:** Pontuações alternas e opostas; **E:** Espessamento parietal escalariforme-reticulado. Pontuações alternas (**Pa**); Pontuações escalariformes (**Pe**); Pontuações opostas (**Po**).

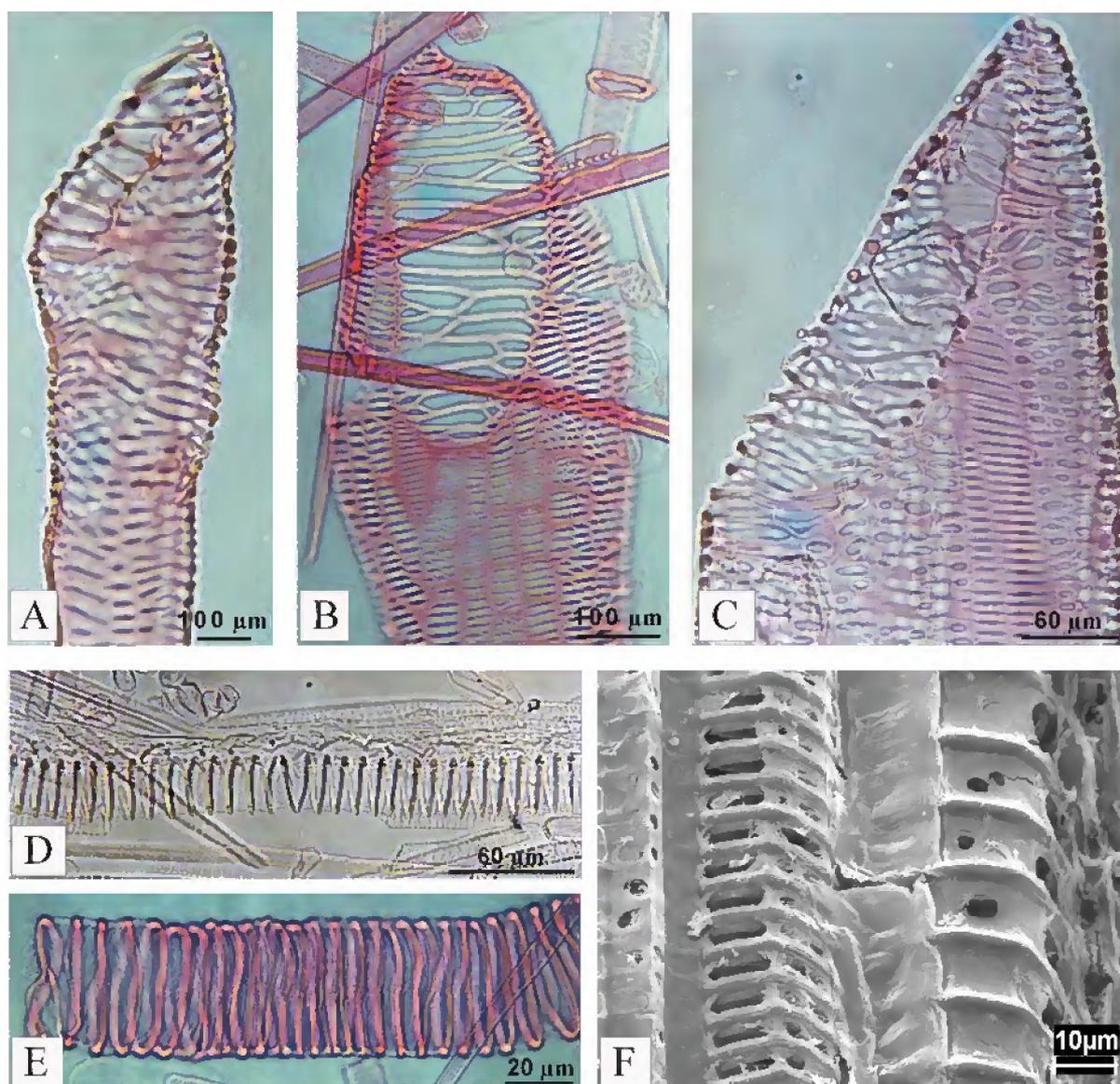


Figura 35. Elementos traqueais foliares de *Oenocarpus* Mart.. **A-C:** *O. distichus* Mart., macerado das pinas. **A:** Elemento de vaso com placa de perfuração escalariforme; **B:** Elemento de vaso com placa de perfuração reticulada; **C:** Elemento de vaso com placa de perfuração mista. **D e E:** *O. minor* Mart., macerado da bainha. **D:** Traqueídeo com espessamento helicoidal laxo; **E:** Traqueídeo com espessamento helicoidal denso. **F:** Eletromicrografia da secção longitudinal de um feixe vascular da ráquis de *O. bacaba* Mart. detalhando traqueídeo com espessamento anelar.

4.1.4. Substâncias ergásticas

Por meio das microscopias de luz e eletrônica de varredura e, quando possível, com confirmações através dos testes histoquímicos (Quadro 1) e EDS, observou-se, nas folhas das espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart., grãos de amido, sílica e mucilagem.

Os grãos de amido possuem contornos poliédricos, com algumas das faces ligeiramente côncava e convexa, apresentando o hilo fendido, cêntrico e sem zonas concêntricas aparentes ou visíveis (Fig. 36 A). Estes polissacarídeos foram visualizados apenas no macerado do axis foliar destas espécies.

De acordo com Meyer *et al.* (1965) e Costa (1994), os grãos de amido embora variem em tamanho e número, apresentam forma praticamente constante a uma determinada espécie, sendo por isso importantes à identificação da mesma. Contudo, Tomlinson (1961) assinala que, entre as palmeiras, não existe uma diversidade morfológica suficiente destes grãos para que possam ser utilizados como caractere de diagnóstico. A afirmação deste último autor está de acordo com as observações feitas nos *taxa* analisados de *Oenocarpus* Mart., visto que os grãos de amido acima descritos são comuns aos mesmos.

A sílica, quimicamente dióxido de silício (SiO_2), ocorre como incrustações sob a forma de corpos elípticos (Fig. 10 B) e esférico-espiculados (Fig. 36 B e C). Estes últimos estão presentes em “stegmatas” associados a fibras (presentes no parênquima do axis foliar, exceto na ráquis) e a braquiesclereídes do mesofilo e nervura central, enquanto que os primeiros foram observados nas paredes celulares da epiderme, exceto na margem e bainha foliar.

Complementando a discussão sobre estas substâncias minerais, Dahlgren & Clifford (1982) assinalam que a forma e distribuição dos corpos silicosos são freqüentemente características de ordens e famílias, dentre as quais cita as Arecales e Areceaceae estudadas por Tomlinson (1961), cujas observações corroboram, de modo geral, com as feitas neste trabalho, já que o mesmo não faz comentários acerca de *Oenocarpus* Mart., porém, apenas a subfamília Arecoideae ao qual pertence este gênero.

A mucilagem, por sua vez, foi diagnosticada em estruturas secretoras internas do mesofilo (Fig. 11 F e G) e como impregnações nas fibras (Fig. 36 F) da nervura central e axis foliar. O macerado e a MEV. mostraram, ainda, que esta substância faz-se presente no interior dos elementos de vaso (Fig. 36 D) e vasos (Fig. 36 E), sob a forma de corpos mucilaginosos, provavelmente resultantes do efeito coagulante exercido pelos solventes utilizados na preparação das amostras.

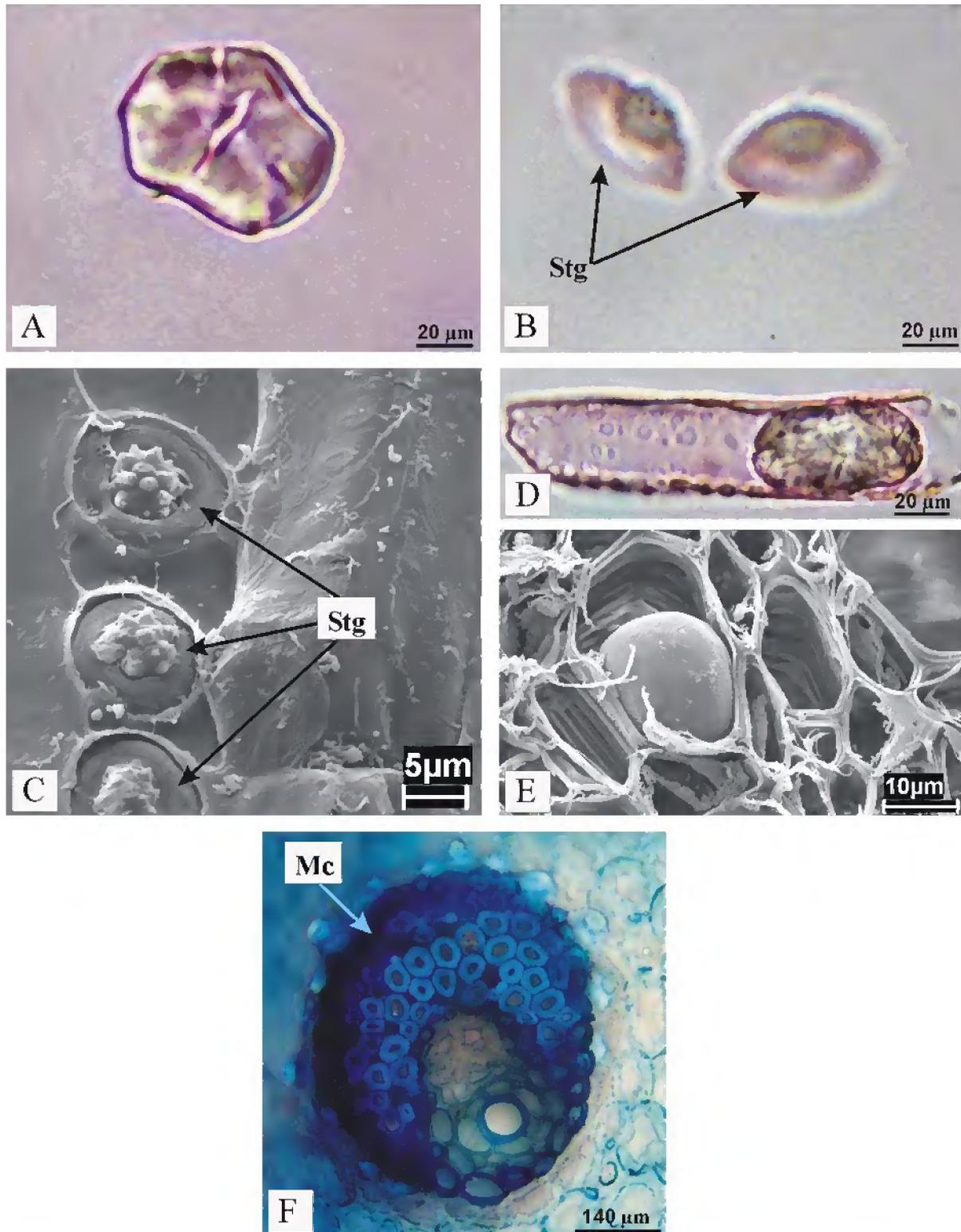


Figura 36. Substâncias ergásticas foliares de *Oenocarpus* Mart.. **A e B:** *O. distichus* Mart., macerado do pecíolo. **A:** Grão de amido; **B:** Corpos silicosos esférico-espiculados no interior de stegmatas. **C:** Eletromicrografia de um feixe de fibras da bainha de *O. minor* Mart. detalhando corpos silicosos esférico-espiculados no interior de stegmatas. **D-F:** *O. mapora* H. Karst.. **D:** Macerado das pinas detalhando corpo mucilaginoso no interior do elemento de vaso; **E:** Eletromicrografia de um feixe vascular do pecíolo detalhando corpo mucilaginoso no interior do vaso; **F:** Feixe vascular em secção transversal evidenciando bainha fibrosa impregnada por mucilagem. Mucilagem (**Mc**); Stegmatas (**Stg**).

Do ponto de vista químico, Costa (1994) considera que as mucilagens correspondem a substâncias macromoleculares de natureza glicídica (polissacarídeos ácidos ou neutros), que apresentam propriedades hidrofílicas. Devido a estas características, Eames & MacDaniels (1925) e Fahn (1979) atribuem-lhe diversas funções na economia da planta tais como: substância de reserva alimentar, aumento da capacidade de retenção de água e contra a perda da mesma nas células. As duas últimas funções sugerem que as mucilagens contribuem para a adaptação de espécies em ambientes xéricos conforme verificado por Rocha *et al.* (2002) nas malváceas *Hibiscus tiliaceus* L. e *Hibiscus pernambucensis* Arruda.

Considerando-se que os *taxa* estudados de *Oenocarpus* Mart. foram coletados em ambiente com características mesofíticas, infere-se que a mucilagem verificada nas folhas não corresponda a uma adaptação ecofisiológica e sim a um caractere químico inerente ao genótipo destas espécies. Já as propriedades físico-químicas, da referida substância, podem explicar a presença da mesma no interior dos elementos de vaso e vasos, uma vez que se solubiliza em água e, por conseguinte, pode estar difundindo-se pelos tecidos e impregnando estruturas consoante descrito.

4.2. Chave de identificação anatômica para os taxa estudados de *Oenocarpus* Mart..

Tomlinson (1961, 1969) e Parthasarathy (1968) consideram que características anatômicas dos órgãos vegetativos de Arecaceae são de valor ao diagnóstico diferencial entre espécies desta família. Segundo Klotz (1978), tais características ajudam, ainda, a esclarecer as inter-relações entre este grupo de plantas, assim como podem prover dados para avaliar as afinidades taxonômicas com os seus fósseis.

A presente chave, baseada em caracteres anatômicos anteriormente descritos, não necessariamente mostra as inter-relações de afinidades entre as espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart., porém, constitui uma ferramenta para distingui-las.

1. Nervura central apresentando tecido esclerenquimático contínuo, tecido de expansão pluriestratificado, margem de forma deltóide, ráquis constituída por células parenquimáticas de aspecto elíptico dispostas em faixas contínuas confluentes e com feixe vascular composto*O. minor* Mart.

1'. Nervura central apresentando tecido esclerenquimático descontínuo, tecido de expansão uniestratificado, margem de outras formas, ráquis constituída por células parenquimáticas de outros aspecto e organização e sem feixe vascular composto.

2. Epiderme apresentando apenas estômatos tetracíticos, margem de forma geométrica definida, pecíolo constituído por células parenquimáticas de aspecto elíptico.

3. Feixe vascular colateral do mesofilo tipo IV, nervura central de forma elíptica e com tecido floemático isolado, margem de forma quadrangular, bainha constituída por células parenquimáticas de aspecto retangular dispostas em faixas longitudinais e possuindo feixes vasculares colaterais dos tipos T10, T19 e T30.....*O. bacaba* Mart.

3'. Feixe vascular colateral do mesofilo tipo I, nervura central de forma irregular e sem tecido floemático isolado, margem de forma retangular, bainha constituída por células parenquimáticas de aspecto fusiforme dispostas em faixas contínuas e possuindo feixes vasculares colaterais dos tipos T4, T11, T12, T34 e T42.....*O. distichus* Mart.

2'. Epiderme apresentando estômatos tetracíticos e ciclocíticos, margem de forma geométrica indefinida, pecíolo constituído por células parenquimáticas de aspecto colunar.....*O. mapora* H. Karst.

5. CONCLUSÕES

O estudo anatômico de *Oenocarpus bacaba* Mart., *O. distichus* Mart., *O. mapora* H. Karst. e *O. minor* Mart. revelou a presença de características comuns às espécies tais como:

- pinas anfiestomáticas com cera epicuticular, cutícula lisa, estômatos tetracíticos e tricomas tectores;
- mesofilo dorsiventral com braquiesclereídes em grupos, estruturas secretoras de mucilagem e de feixes vasculares colaterais;
- organização estrutural da região periférica do axis foliar;
- tecido de sustentação constituído por fibras e esclereídeos de morfologia variada;
- elementos traqueais representados por traqueídeos e elementos de vaso;
- presença de mucilagem, grãos de amido e sílica nas formas de corpos elípticos e esférico-espiculados.

As características acima se mostraram importantes à caracterização geral das espécies, sendo de pouco ou nenhum valor à separação destas. Já as de ocorrência restrita, forneceram um diagnóstico preciso à identificação de cada *taxon* conforme demonstrado na chave anatômica. Entre estas, cita-se as mais relevantes:

- estômatos ciclocíticos;
- caracteres da nervura central como: geometria, padrão de distribuição do tecido esclerenquimático e presença ou ausência de tecido floemático isolado;
- geometria da margem;
- estratificação do tecido de expansão;
- forma e organização do parênquima das regiões mediana e central do axis foliar;
- especificidade de alguns tipos de feixe vasculares classificados ao axis foliar e pinas.

A diversidade anatômica foliar verificada nas espécies analisadas de *Oenocarpus* Mart. respondeu positivamente ao questionamento da pesquisa, contrapondo-se citações bibliográficas que afirmam não haver diferenças anatômicas qualitativas entre os representantes da subfamília Arecoideae, permitindo, assim, ampliar os conhecimentos sobre as mesmas, uma vez que a taxonomia destas baseia-se apenas em caracteres morfológicos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADATIA, M. H. & BESFORD, R. T. The effects of silicon on *Cucumber* plants grown in recirculating nutrient solution. **Annals of Botany**, 58: 343-351. 1986.

AGUIAR, M. O. & MENDONÇA, M. S. Aspectos morfo-anatômicos do embrião de *Euterpe precatoria* Mart. durante o processo germinativo. **Acta Botanica Brasilica**, 16 (3): 241-249. 2002.

ALMEIDA, S. S. & SILVA, P. J. D. As palmeiras: aspectos botânicos, ecológicos e econômicos. In: LISBOA, P. L. B. (org.), **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 1997. p. 235-251.

BALEÉ, W. Indigenous adaptation to amazonian palms forest. **Principes**, 32 (2): 47-54. 1988.

BALICK, M. Ethnobotany of palms in the neotropics. **Advances in Economic Botany**, 1: 9-23. 1984.

BALICK, M. Systematics and economic botany of the *Oenocarpus-Jessenia* (Palmae) complex. **Advances in Economic Botany**, 3: 1-140. 1986.

BERNAL, R.; GALENO, G. & HENDERSON, A. Notes on *Oenocarpus* in the colombian Amazon. **Brittonia**, 43: 154-164. 1991.

BHAT, K. M.; NASSER, K. M. M. & THULASIDAS, P. K. Anatomy and identification of south Indian rattans (*Calamus* species). **IAWA Journal**, 14 (1): 63-76. 1993.

BIERAS, A. C.; SAJO, M. G. Anatomia foliar de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do cerrado do estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 18 (3): 601-612. 2004.

BONDAR, G. **Palmeiras do Brasil**. São Paulo: Instituto de Botânica, 1964. p.33 e 34.

BRAGA, M. M. N. Anatomia foliar de Bromeliaceae da campina. **Acta Amazonica**, 7 (3): 30-36. 1977.

BRITTAN, N. H. A. A preliminary survey of the stem and leaf anatomy of *Thysanotus* R. Br. (Liliaceae). In: **Robson, N. K. B.; Cutler, D. F. & Gregory, M. (eds), New research in plant anatomy**. London: Academic Press, 1970. p. 57-70.

CAMPOS, A. C. & LABORIAU, L. G. Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados. II. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 4: 143-151. 1969.

CARLQUIST, S. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. **Stain technology**, 57 (5): 311-317. 1982.

CARR, S. G. & CARR, D. J. An unusual feature of stomatal microanatomy in certain taxonomically related *Eucalyptus* spp. **Annals of Botany**, 44: 239-243. 1979.

CHEADLE, V. L. & UHL, N. W. Types of vascular bundles in the monocotyledoneae and their relation to the late metaxylem conducting elements. **American Journal of Botany**, 35(3): 486-496. 1948.

CHEADLE, V. L. Specialization of vessels within the xylem of each organ in the monocotyledoneae. **American Journal of Botany**, 31: 81-92. 1944.

COAN, A. I.; SCATENA, V. L. & GIULIETTI, A. M. Anatomia de algumas espécies aquáticas de Eriocaulaceae brasileiras. **Acta Botanica Brasilica**, 16 (4): 371-384. 2002.

CORRÊA, M. P. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional, 1984. v.2, p. 229-231.

COSTA, A. F. **Farmacognosia**. 4^o ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 1994. v. 2, p. 1-91.

CRONQUIST, A. **An integrated system of the classification of flowering plants**. New York: Columbia University Press, 1981. p. 1082-1086.

CUTLER, D. F. **Applied plant anatomy**. London: Longman, 1978. 103p.

CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal: Parte I - Células e tecidos**. 2^o ed. Botucatu: Roca, 2002. 304 p.

D'Arcy, W. G. & Keating, R. C. Anatomical support for the taxonomy of *Calophyllum* L. (Clusiaceae) in Panama. **Annals of Missouri Botanical Garden**, 66: 557-571. 1979.

DAHLGREN, R. M. T. & CLIFFORD, H. T. **The monocotyledons: a comparative study**. London: Academic Press, 1982. p.38 e 90.

DE PAULA, J. E. Anatomia de *Euterpe oleracea* Mart. (Palmae da Amazônia). **Acta Amazonica**, 5 (3): 265-278. 1975.

DRANSFIELD, J. & UHL, N. W. An outline of the classification of palms. **Principes**, 30 (1): 3-11. 1986.

EAMES, A. J. & MacDANIELS, L. H. **An introduction to plant anatomy**. New York: McGraw-Hill, 1925. 427p.

ESAU, K. **Anatomia de plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blücher, 1974. 293p.

ESAU, K. **Anatomia vegetal**. 2º ed. Barcelona: Omega, 1972. 779p.

ESAU, K. **Plant anatomy**. 2º ed. Tokyo: Toppan Company, 1985. 767p.

FAHN, A. **Plant anatomy**. 4º ed. New York: Pergamon Press, 1990. 588p.

FAHN, A. **Secretory tissues in plants**. London: Academic Press, 1979. p. 115-128.

FONSECA, C. N. **Anatomia da madeira de Linaceae da Amazônia brasileira**. Belém: Faculdade de Ciências Agrárias do Pará, 1998. 65p. (Dissertação de Mestrado).

FOSTER, A. S. Comparative morphology of the foliar sclereids in the genus *Mouriria* Aubl. **Journal of the Arnold Arboretum**, 27 (3): 253-271. 1946.

FRANKLIN, G. L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, 51 (1): 39-24. 1945.

GATES, D. M. Transpiration and leaf temperature. **Review plant physiology**, 19: 211-238. 1968.

GLASSMAN, S. F. Systematic studies in the leaf anatomy of palm genus *Syagrus*. **American Journal of Botany**, 59 (8): 775-788. 1972.

HENDERSON, A. GALEANO, G. & BERNAL, R. **Field guide to the Palms of the Americas**. New Jersey: Princeton University Press, 1995. 418 p.

JENSEN, W. A. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco: W. H. Freeman, 1962. 408p.

JEWELL, F.F. Softening slash pine tissues for serial sectioning. **Stain Technology**. 33 (4): 191-192. 1958.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: MacGraw-Hill Book Co., 1940. 523p.

JONES, D. L. **Palms throughout the world**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1995. p.10-21.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. 576p.

KAHN, F. & DE GRANVILLE, J. J. **Palms in forest ecosystems of Amazonia**. Berlin: Springer-Verlag, 1992. 226p.

KAHN, F. Species richness and density of palms in terra firme forest of Amazonia. **Biotropica**, 20 (4): 266-269. 1988.

KIKUCHI, T. Y. P. **Caracterização morfo-anatômica e morfométrica das fibras de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae)**. Belém: PA- Museu Paraense Emílio Goeldi, 2004. 81p. (Dissertação de Mestrado).

KLOTZ, L. H. The number of wide vessel in petiolar vascular bundles of palms: an anatomical feature of systematic significance. **Principes**, 22 (2): 64-69. 1978.

KRAUS, J. E. & ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: EDUR, 1997. 198p.

LE COINTE, P. **Amazônia brasileira III: árvores e plantas úteis (indígenas e aclimatadas)**. São Paulo: Nacional, 1947. p. 335 e 336.

LEITE, K. R. B.; & SCATENA, V. L. Anatomia do segmento foliar de espécies de *Syagrus* Mart. (Arecaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Série Ciências Biológicas**, 1 (1): 3-14. 2001.

LERSTEN, N. L. & CURTIS, J. D. Tubular cavities in white snakeroot, *Eupatorium rugosum* (Asteraceae). **American Journal of Botany**, 73 (7): 1016-1021. 1986.

LORENZI, H. SOUZA, H. M.; MEDEIROS-COSTA, J. T.; CERQUEIRA, L. S. C. & BEHR, N. V. **Palmeiras do Brasil- nativas e exóticas**. São Paulo: Plantarum, 1996. 319 p.

MANTOVANI, A.; GOMES, M.; GOMES, D. M. S. & VIEIRA, R. C. Anatomia foliar de *Rudgea decipiens* Müll. Arg. (Rubiaceae) e *R. macrophylla* Benth. (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 9 (2): 247-261. 1995.

MARQUES, C. A.; BARROS, C. F. & COSTA, C. G. *Beilschmiedia rígida* (Mez) Kosterm. (Lauraceae): diferenciação e desenvolvimento da lâmina foliar. **Rodriguésia**, 55 (84): 89-100. 2004.

MARTENS, J. & UHL, N. W. Methods for the study of leaf anatomy in palms. **Stain Technology**, 55 (4): 241-246. 1980.

MEDINA, J. C. **Plantas fibrosas da flora mundial**. Campinas: Instituto Agrônômico, 1959. p.5-14.

MENEZES, C. R. **Estrutura morfo-anatômica de frutos e sementes de *Socratea exorrhiza* (Mart.) Wendl. (Arecaceae) ocorrentes na Região de Manaus – AM, Brasil**. Manaus: INPA/UA, 2000. 57p. (Dissertação de Mestrado).

MENEZES, N. L. **Características anatômicas e filogenia na família Velloziaceae**. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 1984. 240p. (Tese de Livre Docência).

METCALFE, C. R. & CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons - Wood structure and conclusion of the general introduction**. 2° ed. Oxford: Clarendon Press, 1983. v. 2, 308p.

METCALFE, C. R. & CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. 2° ed. Oxford: Clarendon Press, 1979. v. 1, 294p.

METCALFE, C. R. & CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, 1950. v. 2, p. 1346-1348.

MEYER, B. S.; ANDERSON, D. B. & BÖHNING. **Introdução à fisiologia vegetal**. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 1965. p. 257.

MIRANDA, I. P. de A. Avaliação do potencial do uso de algumas palmeiras da Amazônia. In: **Desafios da botânica brasileira no novo milênio: inventário, sistematização e conservação da diversidade vegetal**. Belém: MPEG; UFRA; EMBRAPA, Brasil/Museu Paraense Emílio Goeldi, 2003. p. 248.

MIRANDA, I. P. de A.; RABELO, A.; BUENO, C. R.; BARBOSA, E. M. & RIBEIRO, M. N. **Frutos de palmeiras da Amazônia**. Manaus: MCT/ INPA, 2001. 120p.

MOLLER, J. D. & RASMUSSEN, F. L. S. Stegmata in Orchidales: character state distribution and polarity. **Botanical Journal the Linnean Society**, 89: 53-76. 1984.

OLIVEIRA, J.; ALMEIDA, S. S. de; VILHENA-POTIGUARA, R. & LOBATO, L. C. B. Espécies vegetais produtoras de fibras utilizadas por comunidades amazônicas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, série Botânica, 7 (2): 393-428. 1991.

PARTHASARATHY, M. V. Observation on metaphloem in the vegetative parts of palms. **American Journal of Botany**, 55 (10): 1140-1168. 1968.

PASSOS, M. A. B. **Anatomia dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) em três fases de desenvolvimento**. Manaus: INPA/UFAM, 2004. 66p. (Dissertação de Mestrado).

PAVIANI, T. I. Estudos morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G. M. Barroso: I. **Revista Brasileira de Biologia**, 32 (4): 451-472. 1972.

PEDERSEN, H. B. & BALSLEV, H. **Ecuadorian palms for agroforestry**. Quito: Botanical Institute Aarhus University, 1990. p.1-7.

PURVIS, M. J.; COLLIER, D.C.; WALLS, D. **Laboratory techniques in botany**. London: Butterwoths, 1964. p. 152.

RAMASSAMY, V. & KANNABIRAN, B. Studies on the epidermal and stomatal morphology in transection in some members of Myrtales. **Phytomorphology**, 46 (2): 89-97. 1996.

RAO, T. A. & DAKSHNI, K. M. M. Systematics of *Meme cyclon* – A preliminary survey based on the sclereids morphology. **Indian Academy Science**, 30: 28-35. 1963.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 6^a ed. Guanabara: Koogan S. A. P., 2001. p. 412-435.

RENTSCHLER, I. Elektronemmikroskopische untersuchungen an wachsüberdeckten spaltöffnungen. **Planta**, 117: 153-161. 1974.

RIZZINI, C. T. & MORS, W. B. **Botânica econômica brasileira**. 2^o ed. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural, 1995. 248p.

ROCHA, C. B. R. **Anatomia das folhas e análise quantitativas das fibras de *Astrocaryum murumuru* var. *murumuru* Mart. (Arecaceae)**. Belém: PA- Museu Paraense Emílio Goeldi, 2004. 57p. (Dissertação de Mestrado).

ROCHA, J. F.; NEVES, L. de J. & PACE, L. B. Estruturas secretoras em folhas de *Hibiscus tiliaceus* L. e *Hibiscus pernambucensis* Arruda. **Revista Universidade Rural do Rio de Janeiro**, Série Ciências da Vida, 22 (1): 43-55 .2002.

SAJO, M. G.; WANDERLEY, M. G. L. & DE CARVALHO, L. M. Caracterização anatômica foliar para 14 espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae) Serra do Cipó, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 9 (1): 101-114. 1995.

SALATINO, A. & SILVA, J. B. Anatomia e óleos essenciais das folhas de *Piper regnellii* (Miq.) C. D. C var. *regnellii*. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 3: 95-106. 1975.

SALISBURY, F. B. & ROSS, C. W. **Plant physiology**. 4^a ed. Belmont: Wadsworth, 1991. p. 408-411.

SANGSTER, A. G. Characteristics of the silica deposition in *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. (Crabgrass). **Annals of Botany**, 41: 341-350. 1977.

SCATENA, V. L.; VICH, D. V. & PARRA, L. R. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 18 (4): 825-837. 2004.

SILVEIRA, M. O. O preparo de amostras biológicas para microscopia de varredura. In: **W. de SOUZA (ed.). Manual sobre técnicas básicas em microscopia eletrônica de varredura**, Técnicas básicas. Sociedade Brasileira de Microscopia Eletrônica, 1989. v. 1, p.71-82.

SOLEREDER, H. **Systematic anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, 1908. v. 2, p. 1078-1085.

STACE, C. A. Cuticular studies as an aid to plant anatomy. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany**, 4 (1): 1-83. 1965.

STACE, C. A. **Plant taxonomy and biosystematics**. London: Edward Arnold, 1980. p. 31-36.

TOMLINSON, P. B. **Anatomy of the monocotyledons-I. Gramineae**. New York: Oxford University Press, 1960. p. XIV, XV e 680.

TOMLINSON, P. B. **Anatomy of the monocotyledons-II. Palmae**. New York: Oxford University Press, 1961. 462 p.

TOMLINSON, P. B. **Anatomy of the monocotyledons-III. Commelinales-Zingiberales**. New York: Oxford University Press, 1969. p. 390-393.

TOMLINSON, P. B. **The structural biology of palms**. New York: Oxford University Press, 1990. 477p.

TURNER, G. W. A brief history of the lysigenous gland hypothesis. **Botanical Review**, 65: 76-88. 1999.

TURNER, G. W.; BERRY, A. M. & GIFFORD, E. M. Schizogenous secretory cavities of *Citrus limon* (L.) Burm. f. and a reevaluation of the lysigenous gland concept. **International Journal of Plant Science**, 159: 75-78. 1998.

UHL, N. W. & DRANSFIELD, J. **Genera Palmarum: a classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr.** Kansas: Allen Press, 1987. 610p.

VIEIRA, R. C. & GOMES, D. M. S. Superfície da lâmina foliar de *Psychotria nuda* (Cham. & Schltld.) Wawra, *P. leiocarpa* Cham. & Schltld., *P. stenocalyx* Müll. Arg. e *P. tenuinervis* Müll. Arg. (Rubiaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 9 (2): 263-270. 1995.

VIEIRA, R. C.; DELPRETE, P. G.; LEITÃO, G. G. & LEITÃO, S. G. Anatomical and chemical analyses of leaf secretory cavities of *Rustia formosa* (Rubiaceae). **American Journal of Botany**, 88 (12): 2151-2156. 2001.

VILHENA, R. C. Q.; LINS, A. & LUNA, M. S. Estudo anatômico, morfológico e do crescimento das raízes adventícias de *Iriartea exorrhiza* Mart. (Palmae), "Paxiúba". **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, série Botânica, 1 (1/2): 87-109. 1984.

VILHENA-POTIGUARA, R. C. de. **Estudos anatômicos, histoquímicos e quantitativos das fibras de órgãos vegetativos de palmeiras nativas da Amazônia**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi/CNPq. Relatório Final, 1995. 56p.

VILHENA-POTIGUARA, R. C. de. **Morfologia e anatomia dos órgãos vegetativos e análise quali e quantitativos das fibras de *Raphia taedigera* (Mart.) Martius. Arecaceae**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. Relatório Técnico CNPq, 2002. p.6-14.

VILHENA-POTIGUARA, R. C. de; ALMEIDA, S. S.; OLIVEIRA, J.; LOBATO, L. C. B. & LINS, A. L. F. A. Plantas fibrosas. I Levantamento botânico na micro-região do Salgado

(Pará-Brasil). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, série Botânica, 3 (2): 279-301. 1987.

WEINER, G. & LIESE, W. Generic identification key to rattan palms based on stem anatomical characters. **IAWA Journal**, 14 (1): 55-61. 1993.

ANEXOS

Anexo I: Mapas de distribuição das espécies de *Oenocarpus* Mart. **A:** *O. bacaba* Mart.; **B:** *O. distichus* Mart..



Elaboração: Aletir Pereira Samento - CBO/MP/EG.

Fonte: Guimarães, Mendes, Rosa (2011). Distribuição das espécies *Handersonia* (2000) e *Handersonia*...

Anexo I: Continuação. **C:** *O. mapora* H. Karst.; **D:** *O. minor* Mart..



Elaboração: Altair Pereira Samento - CBO/MPIC.

Fontes: Cartográfica: Mapas - Base ISA; Distribuição das espécies: Henderson *et al.* (1995) modificado

Anexo II: Análise em EDS detectando alta concentração de dióxido de silício (SiO_2) nos corpos silicosos presentes em stegmatas, situados ao redor dos feixes de fibras do parênquima da bainha foliar das espécies estudadas de *Oenocarpus* Mart.

