

# Estrutura foliar de espécies lenhosas de dossel e sub-bosque em uma floresta subtropical do sul do Brasil<sup>1</sup>

Márcia Bündchen <sup>2</sup>, Maria Regina Torres Boeger <sup>3</sup> & Carlos Bruno Reissmann <sup>4</sup>

Parte da tese de Doutorado da primeira autora, Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

<sup>2</sup> Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, Rua Coronel Vicente, 281, Centro, CEP 90030-041, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. marcia.bundchen@poa.ifrs.edu.br

<sup>3</sup> Universidade Federal do Paraná, Departamento de Botânica, Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, Paraná, Brasil.

<sup>4</sup> Universidade Federal do Paraná, Departamento de Solos e Engenharia Agrícola, Rua dos Funcionários, 1540, Juvevê, CEP 80035-050, Curitiba, Paraná, Brasil.

Recebido em 14.VIII.2014. Aceito em 26.V.2015.

---

**RESUMO** – Este estudo identificou características morfoanatômicas foliares de espécies que ocupam diferentes estratos em uma floresta subtropical do sul do Brasil. A análise de componentes principais explicou 88,51 % da variação dos dados, constituindo dois grupos distintos, sendo um formado por *Cedrela fissilis* Vell., *Cupania vernalis* Cambess., *Matayba elaeagnoides* Radlk. e *Nectandra lanceolata* Nees & Mart. (dossel) e outro por *Allophylus guaraniticus* (A. St.Hill.) Radlk., *Lantana brasiliensis* Link. e *Gymnanthes concolor* Spreng. (sub-bosque), com características de plantas de sol e de sombra, respectivamente. A densidade estomática, as espessuras dos parênquimas paliádico e esponjoso e a porcentagem de espaços de ar no parênquima esponjoso constituíram parâmetros importantes na determinação da área foliar específica e na caracterização morfológica das espécies de dossel e sub-bosque.

Palavras-chave: anatomia foliar, floresta estacional decidual, floresta com Araucária

**ABSTRACT** – **Leaf structure of canopy and understory woody species from a subtropical forest in southern Brazil.** This study evaluated leaf morphoanatomical characteristics of species that occupy different strata in a subtropical forest in South Brazil. The principal component analysis explained 88,51 % of data variation, defining two groups: one formed by *Cedrela fissilis* Vell., *Cupania vernalis* Cambess., *Matayba elaeagnoides* Radlk. and *Nectandra lanceolata* Nees & Mart. (canopy) and another formed by *Allophylus guaraniticus* (A. St.Hill.) Radlk., *Lantana brasiliensis* Link. and *Gymnanthes concolor* Spreng. (understory), with sun and shade features, respectively. Stomata density, palisade and spongy parenchyma thickness and the percentage of spongy parenchyma air spaces were found as important traits to estimate specific leaf area and morphological characterization of canopy and understory species.

Key words: Araucaria forest, deciduous forest, leaf anatomy

---

## INTRODUÇÃO

Florestas são habitats heterogêneos nos quais as plantas estão expostas a uma ampla gama de variáveis ambientais que determinam sua distribuição e sobrevivência (Rijkers *et al.* 2000). Essa

heterogeneidade se reflete também na organização vertical da vegetação, condicionada principalmente pelo gradiente de luz. À medida que a luz incide na copa das árvores mais altas, vai sendo gradativamente absorvida até chegar ao chão da floresta, e essa distribuição desigual da radiação determina a

formação de estratos ocupados por espécies com distintos requerimentos de luz (McDonald & Norton 1992, Montgomery & Chazdon 2001).

Plantas que ocupam guildas diferentes na floresta, tais como dossel e sub-bosque, experimentam condições distintas, especialmente, na disponibilidade da luz nos estratos da floresta, promovendo modificações nos seus atributos morfológicos (Rozendaal *et al.* 2006), anatômicos e fisiológicos (Stewart *et al.* 1990, Ogushi *et al.* 2006). Nas folhas, tais diferenças implicam em “trade-offs” que envolvem principalmente os parâmetros fotossintéticos e o investimento em biomassa foliar, resultando em diversas adaptações que afetam a capacidade de aquisição de luz por plantas que ocupam os diferentes estratos (Givnish 1988).

As características de folhas de sol e de sombra são bem descritas na literatura (Gratani *et al.* 2006, Mantuano *et al.* 2006, Oguchi *et al.* 2006). Vários estudos indicam que as folhas de sombra apresentam maior área foliar, razão parênquima esponjoso: parênquima paliçádico maior do que um, maior área específica foliar, menor densidade estomática e menor espessura da lâmina (Gould 1993, Klich 2000, Boeger *et al.* 2004). Essas características, encontradas nas folhas de sombra, maximizam a aquisição de luz em ambientes com baixa disponibilidade de luz (Werner *et al.* 1999). Algumas dessas características são importantes como indicadores de taxas de crescimento relativo (RGR<sub>max</sub>) (Garnier & Laurent 1994) e de estratégias de uso dos recursos (Vendramini *et al.* 2002). Em contrapartida, as folhas de sol apresentam estratégias para minimizar a fotoinibição causada pela alta irradiação. Uma das características morfológicas apresentadas pelas folhas de sol é a adequação da relação superfície/volume. Em virtude disso, as folhas de sol possuem menor área foliar com maior espessura, devido ao incremento da espessura do parênquima paliçádico, invertendo a relação parênquima esponjoso:paliçádico para menor do que um (Cao 2000, Sanches *et al.* 2009).

No sul do Brasil, predominam as florestas subtropicais nas quais a estratificação vertical é bem característica. Nas áreas de Floresta Ombrófila Mista e de Floresta Estacional Decidual, desenvolvem-se dosséis nos quais predominam espécies perenes e decíduas, respectivamente. Nessas fisionomias, o sub-bosque é composto por arvoretas e arbustos lenhosos, além de árvores jovens em diferentes estágios de crescimento. As duas tipologias florestais compartilham grande parte das espécies nas regiões em que se conectam, os ecótonos (Klein 1978), os

quais constituem áreas de especial diversidade (Ruschel *et al.* 2007).

Considerando o conjunto de atributos foliares normalmente associados com as estratégias de plantas de sol e de sombra (Givnish 1988), esse estudo objetivou verificar se os atributos morfoanatômicos foliares podem ser utilizados para caracterizar as espécies de dossel e de sub-bosque em dois grupos funcionais com relação à disponibilidade de luz.

## MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido no Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, no município de Joaçaba, Santa Catarina, Brasil (27°10'41"S e 51°30'17"O). A área de estudo é um fragmento florestal de cerca de 200 ha, localizado a 770 m de altitude, na transição entre duas fitofisionomias do bioma Floresta Atlântica: a Floresta Estacional Decidual (FED) e a Floresta Ombrófila Mista (FOM) (Klein 1978), abrigando espécies características dessas duas formações florestais (Raimundo 2003). Nessa área, a estratificação vertical permite distinguir dois estratos formados pelas espécies lenhosas: o dossel é formado por árvores de grande porte, latifoliadas perenes e decíduas e o sub-bosque é formado por árvores menores, arvoretas e arbustos lenhosos. A radiação fotossinteticamente ativa (Photosynthetically Available Radiation - PAR) no sub-bosque representa cerca de 3,5 % da PAR disponível no dossel, de acordo com mensurações realizadas com Light Meter Li-COR Modelo 250 no período de estudo (valores médios de PAR-dossel:  $1685 \pm 92,01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; valores médios de PAR-sub-bosque  $45 \pm 92,01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

O solo da área é derivado do derrame basáltico do intervalo Juro-cretássico, classificado como Nitossolo Bruno, com alto teor de argila, pH ácido e elevado teor de nutrientes (Bündchen *et al.* 2013). O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Cfa, subtropical, mesotérmico, com temperatura média no mês mais frio inferior a 18 °C, e temperatura média no mês mais quente acima de 22 °C, com verões quentes, geadas pouco frequentes e tendência de concentração das chuvas nos meses de verão, sem estação seca definida e precipitação média anual de 1500-1700 mm (Pandolfo *et al.* 2002).

A partir de levantamento florístico prévio na área (Raimundo 2003) e de estudos fitossociológicos em fitofisionomias similares (Jarenkow & Waechter 2001, Ruschel *et al.* 2007), dez espécies lenhosas foram selecionadas dentre aquelas com maior valor

de importância e, no mínimo, com cinco indivíduos na área de estudo. Dessas, cinco espécies compõem o grupo representante do “dossel” e cinco espécies fazem parte do “sub-bosque” da floresta (Tab. 1).

**Tabela 1.** Lista das espécies estudadas e suas famílias botânicas, altura média e respectivo desvio-padrão entre parênteses, estrato da floresta ao qual pertencem e padrão fenológico de desenvolvimento (PFD).

Espécie	Família	Altura	Estrato	PFD
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	18 (1,5)	Dossel	Decídua
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	15 (1,3)	Dossel	Perene
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	Bignoniaceae	14 (1,2)	Dossel	Decídua
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Sapindaceae	15 (2,3)	Dossel	Perene
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart.	Lauraceae	18 (1,5)	Dossel	Perene
<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.Hill.) Radlk.	Sapindaceae	2,2 (0,3)	Sub-bosque	Perene
<i>Calyptanthus tricona</i> D. Legrand	Myrtaceae	6,5 (0,8)	Sub-bosque	Perene
<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	Euphorbiaceae	5,6 (0,7)	Sub-bosque	Perene
<i>Lantana brasiliensis</i> Link.	Verbenaceae	1,4 (0,2)	Sub-bosque	Perene
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	Meliaceae	2,3 (0,3)	Sub-bosque	Perene

A coleta das folhas foi realizada no mês de fevereiro de 2010, abrangendo cinco indivíduos por espécie, cuja altura foi estimada em campo. No dossel, a coleta das folhas foi efetuada ascendendo-se com equipamento de escalada e utilizando podão para acessar os ramos mais altos, enquanto no sub-bosque foi utilizada tesoura de poda manual ou podão.

Folhas completamente expandidas sem sinais de epifilia e de danos por herbivoria foram coletadas a partir do quarto nó no sentido ápice-base, nos ramos mais externos da copa de forma a garantir a similaridade das amostras. Nas espécies com folhas compostas, os folíolos foram considerados funcionalmente similares às folhas simples (Rijkers *et al.* 2000) e o folíolo mediano foi utilizado como unidade amostral. As folhas destinadas à análise histológica foram fixadas em FAA<sub>70</sub> por 48 h (Johansen 1940) e armazenadas em álcool etílico 70 %. Amostras da região mediana das folhas foram desidratadas em série ascendente de álcool etílico até 95 %, processadas em glicolmetacrilato (Leica) de acordo com as especificações do fabricante, seccionadas em micrótomo rotativo a 5 µm de espessura, coradas com solução aquosa de azul de toluidina 0,05 %, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1965) e montadas entre lâmina e lamínula com meio de montagem entellan®. Em microscopia óptica, com a utilização do programa Motic Images Plus 2.0 (MIP-2.0), foram mensuradas (em µm) as seguintes espessuras: cutícula da face adaxial da epiderme (AdC), epiderme na face adaxial (AdE), parênquima

paliçádico (PM), parênquima esponjoso (SM), epiderme na face abaxial (AbE), cutícula da face abaxial da epiderme (AbC) e espessura foliar total (LT). Todas as mensurações foram realizadas em regiões da folha livres de nervuras. A porcentagem relativa de espaços intercelulares no parênquima esponjoso (AS %) e a razão parênquima paliçádico/parênquima esponjoso (P:S) também foram estimadas.

A densidade estomática (SD), ou seja, o número de estômatos por unidade de área (estômatos mm<sup>-2</sup>) foi determinada na face abaxial de vinte folhas por indivíduo, utilizando microscópio óptico acoplado à câmara clara. O comprimento do poro estomático (SL) foi mensurado em cinco folhas de cada indivíduo, a partir de epidermes dissociadas em solução de ácido acético e água oxigenada 30 vol, 1:1 (Franklin 1945), em estufa a 60°C e coradas com solução aquosa de safranina a 1 % (Johansen 1940). A área foliar (cm<sup>2</sup>) foi calculada utilizando-se a imagem digitalizada em “scanner” de mesa acoplado em computador, por meio do programa SigmaScanPro (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). Foram digitalizadas vinte folhas por indivíduo, a partir das quais foi determinada a massa seca (g) em balança de precisão após a completa desidratação. A partir desses dados, calculou-se a área específica foliar [SLA = área foliar (cm<sup>2</sup>)/massa seca (g)].

A análise de componentes principais (ACP) foi aplicada ao estudo, visando identificar a combinação de atributos que melhor explica a variação total dos dados e evidenciar a ocorrência de agrupamentos que

reflitam as adaptações ao ambiente do sub-bosque ou ao ambiente do dossel. Para essa análise, a espessura da cutícula foi somada à espessura da epiderme a fim de normalizar os dados e P:S não foi incorporada ao cálculo da ACP por ser resultado de uma razão entre duas variáveis incluídas na análise.

As características morfológicas foram comparadas entre as variáveis e entre os dois grupos ecológicos “dossel” e “sub-bosque” por meio do teste *t* de Student. O coeficiente de correlação de Pearson foi calculado para avaliar a associação linear entre a SLA e a espessura das camadas foliares e também entre a altura das árvores e as demais variáveis. A interpretação dos valores dos coeficientes de Pearson seguiu Dancy & Reidy (2006), onde  $r = 0,10$  até  $0,30$  é considerada fraca;  $r = 0,40$  até  $0,60$  é moderada e  $r = 0,70$  até  $1$  é forte. Todos os dados foram *log* transformados para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade das variâncias. Foram considerados

significativos os resultados com  $P < 0,05$ . As análises foram realizadas no programa PAST (Hammer *et al.* 2001).

## RESULTADOS

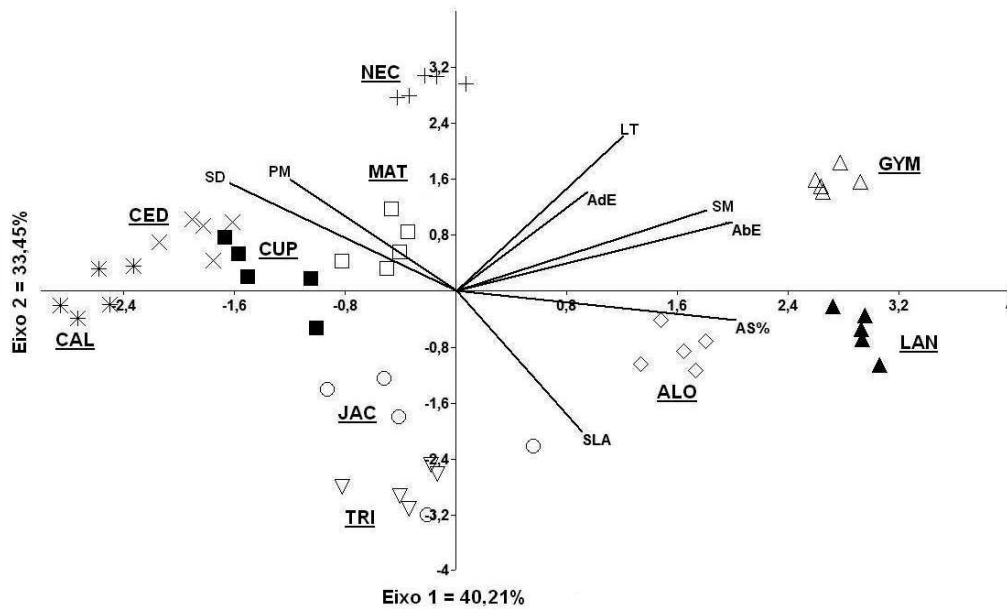
A Análise de Componentes Principais indicou a formação de três eixos principais (utilizando o critério de Kaiser: autovalor  $> 1$ ) que juntos explicaram 88,51 % da variação dos dados (Tab. 2). O primeiro eixo explicou 40,21 %, sendo que as variáveis que mais contribuíram na sua formação foram densidade estomática, espessuras do parênquima esponjoso e da face abaxial da epiderme e AS%. O segundo eixo explicou 33,45 % e a SLA, densidade estomática, espessuras do parênquima paliçádico e total tiveram forte contribuição na formação desse eixo. Já o terceiro eixo correspondeu a 14,85 % da variação dos dados, com maior participação da espessura da face adaxial da epiderme.

**Tabela 2.** Autovalores e porcentagem de variância explicada pelos três primeiros eixos na análise de componentes principais e coeficientes de correlação entre as variáveis avaliadas e os eixos da ACP. Legenda: SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, AdE = espessura da epiderme na face adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, AbE = espessura epiderme na face abaxial, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, LT = espessura foliar total.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Autovalor	3,22	2,67	1,18
% variância	40,21	33,45	14,85
SLA	0,36	-0,75	0,44
SD	-0,72	0,62	-0,04
PM	-0,54	0,66	0,33
SM	0,73	0,43	-0,49
AS%	0,82	-0,16	-0,11
AdE	0,38	0,52	0,70
AbE	0,81	0,36	0,31
LT	0,49	0,82	-0,17

Por meio da ACP, foram evidenciados dois grupos de espécies (Fig. 1), um deles abrangendo *Cedrela fissilis*, *Cupania vernalis*, *Matayba elaeagnoides* e *Nectandra lanceolata*, espécies do dossel, apresentando menor SLA e maiores densidade estomática e espessura do parênquima paliçádico (Tab. 3). O outro grupo, correspondendo ao sub-bosque, com maiores espessura do

parênquima esponjoso e AS %, inclui *Allophylus guaraniticus*, *Lantana brasiliensis* e *Gymnanthes concolor*. A espécie *Calyptanthus triconus*, do sub-bosque, apresentou características muito similares às espécies de dossel, como altos valores de densidade estomática e da espessura do parênquima paliçádico, além de baixo AS % (Tab. 3, Fig. 1).



**Fig. 1** Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (ACP) representando a posição das espécies de dossel (**NEC** = *Nectandra lanceolata*, **MAT** = *Matayba elaeagnoides*, **CUP** = *Cupania vernalis*, **JAC** = *Jacaranda micrantha*, **CED** = *Cedrela fissilis*) e do sub-bosque (**ALO** = *Allophylus edulis*, **CAL** = *Calyptanthes tricona*, **GYM** = *Gymnanthes concolor*, **LAN** = *Lantana brasiliensis*, **TRI** = *Trichilia elegans*) em relação às variáveis mensuradas (SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, AdE = espessura da epiderme na face adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, AbE = espessura da epiderme na face abaxial, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, LT = espessura foliar total).

Além disso, *Jacaranda micrantha* apresentou a maior SLA e a menor densidade estomática entre as árvores do dossel. No sub-bosque, o menor valor da SLA correspondeu a *Gymnanthes concolor*, enquanto

*Trichilia elegans* exibiu a menor espessura do parênquima esponjoso e AS % (Tab. 3), assumindo uma posição intermediária no diagrama de ordenação da ACP.

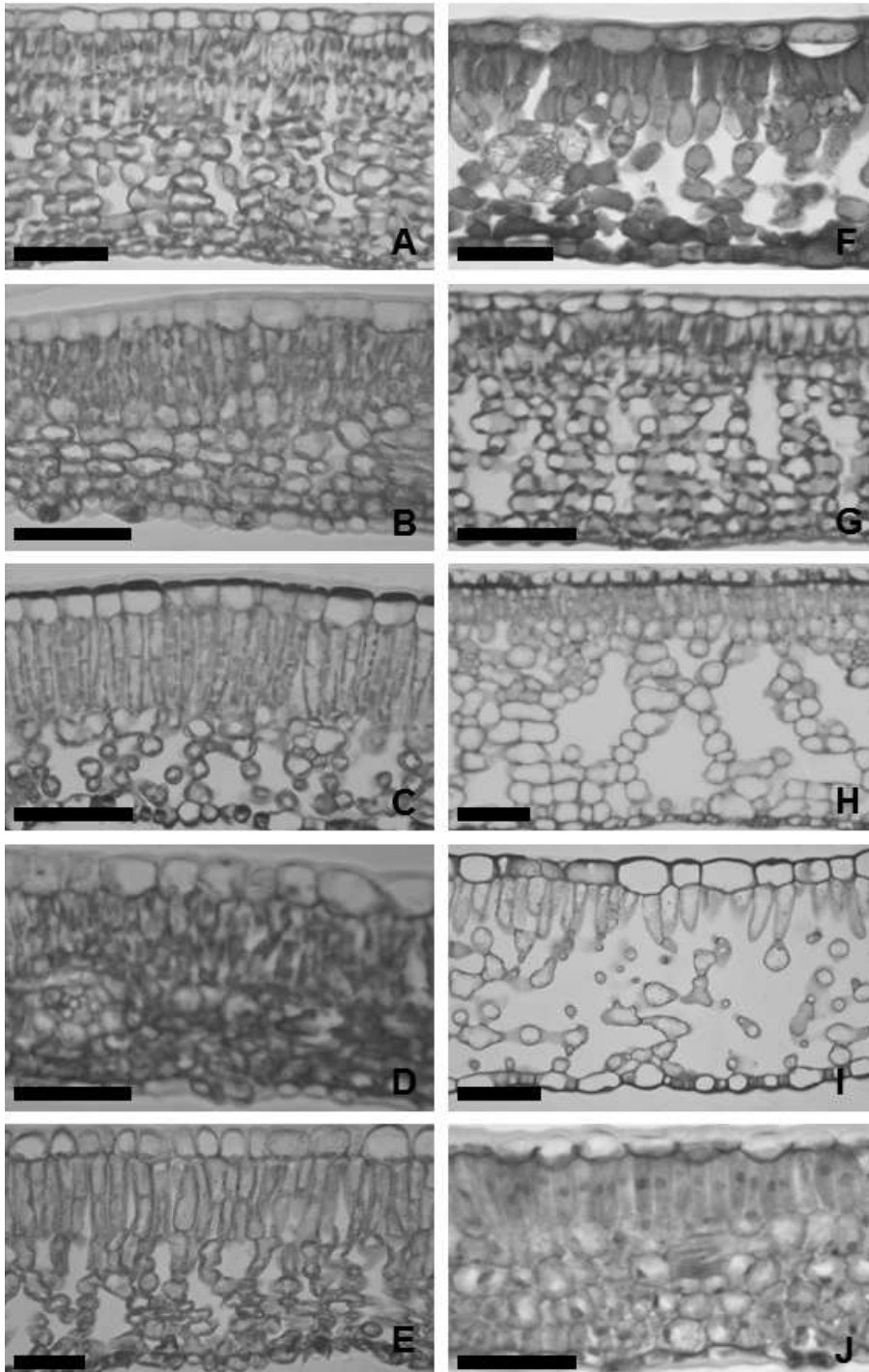
**Tabela 3.** Médias e respectivos desvios-padrão entre parênteses das características foliares das espécies do dossel (**NEC** = *Nectandra lanceolata*, **MAT** = *Matayba elaeagnoides*, **CUP** = *Cupania vernalis*, **JAC** = *Jacaranda micrantha*, **CED** = *Cedrela fissilis*) e do subosque (**ALO** = *Allophylus guaraniticus*, **CAL** = *Calyptanthes tricona*, **GYM** = *Gymnanthes concolor*, **LAN** = *Lantana brasiliensis*, **TRI** = *Trichilia elegans*). Na comparação entre dossel e sub-bosque, as médias seguidas por letras minúsculas iguais, na mesma linha, não são significativamente diferentes entre os grupos ecológicos (teste *t* de student,  $P < 0,05$ ).

Características	NEC	MAT	CUP	JAC	CED	Média dossel	ALO	CAL	GYM	LAN	TRI	Média sub-bosque
Área específica foliar	87,4 (8,8)	129,9 (15,5)	105,9 (14,6)	202,1 (74,9)	79,7 (10,5)	121,0 (55,4)b	147,2 (12,8)	124,9 (16,6)	97,3 (4,2)	214,6 (24,7)	155,7 (20,8)	147,9 (42,8)a
densidade estomática	924,8 (95,4)	818,9 (127,6)	912,5 (285,1)	455,2 (155,6)	1170,7 (166,8)	856,4 (287,2)a	300,4 (52,5)	819,5 (62,7)	481,1 (54,6)	241,0 (48,3)	329,3 (45,1)	434,3 (218,0) b
Comprimento poro estomático	11,7 (0,6)	8,1 (0,6)	10,7 (0,6)	12,6 (0,5)	14,7 (1,8)	11,5 (2,1)a	10,5 (1,8)	7,3 (0,6)	6,7 (0,4)	16,7 (0,4)	13,6 (0,6)	10,9 (4,0)a
Espessura cutícula face adaxial	4,9 (0,4)	5,4 (0,3)	5,5 (0,5)	2,2 (0,3)	2,9 (0,02)	4,2 (1,4)a	0,01 (0,00)	4,5 (1,2)	4,1 (0,6)	0,01 (0,00)	4,5 (0,5)	2,6 (2,3)b
Espessura cutícula face abaxial	17,1 (1,0)	19,6 (0,9)	15,2 (2,2)	14,7 (1,1)	10,1 (0,4)	15,3 (3,4)a	19,4 (1,7)	10,8 (2,1)	16,2 (0,9)	20,8 (1,8)	7,3 (0,1)	14,9 (5,4)a
Espessura parênquima paliçádico	104,6 (14,0)	60,9 (2,3)	53,3 (3,4)	48,5 (3,9)	60,3 (6,02)	66,7 (23,3)a	33,5 (1,1)	75,0 (12,8)	32,9 (0,5)	40,0 (2,6)	29,5 (4,1)	42,2 (18,0)b
Espessura Parênquima esponjoso	88,4 (15,1)	53,6 (4,9)	53,0 (2,7)	49,0 (4,65)	87,8 (4,6)	67,3 (20,1)b	94,9 (8,0)	70,6 (9,5)	179,8 (9,2)	113,1 (4,8)	61,8 (2,9)	104,0 (43,4)a
Espessura epiderme abaxial	10,0 (1,6)	10,0 (0,9)	8,8 (0,4)	9,7 (1,1)	7,3 (0,5)	9,2 (1,4)b	12,1 (0,8)	8,5 (0,9)	12,6 (1,1)	15,7 (1,0)	6,8 (0,7)	11,2 (3,3)a
Espessura epiderme adaxial	3,3 (0,6)	3,2 (0,5)	2,1 (0,3)	1,1 (0,3)	1,5 (0,1)	2,2 (1,0) a	0,01 (0,00)	1,8 (0,2)	3,2 (0,2)	0,01 (0,00)	3,3 (0,5)	1,7 (1,5)a
Espessura total	228,4 (28,9)	152,6 (8,1)	138,1 (6,9)	125,2 (9,2)	167,0 (9,2)	162,8 (39,2)a	159,9 (7,3)	171,3 (21,8)	248,9 (8,1)	189,7 (6,3)	113,2 (6,1)	176,6 (46,2) a
Porcentagem de ar no par. esponjoso	16,8 (1,4)	13,0 (2,6)	10,8 (2,2)	38,2 (6,6)	15,3 (2,3)	18,8 (10,6)b	37,8 (3,7)	22,3 (1,3)	47,2 (4,3)	65,8 (6,5)	21,1 (2,0)	38,8 (17,3)a
Razão par. Paliçádico/esponjoso	1,2 (0,07)	1,1 (0,06)	1,0 (0,02)	1,0 (0,05)	0,7 (0,06)	1,0 (0,18)a	0,4 (0,04)	1,1 (0,15)	0,2 (0,01)	0,3 (0,02)	0,5 (0,07)	0,5 (0,32)b

Com relação à organização dos tecidos foliares (Figs. 2 A-J), embora a espessura total média não tenha diferido entre o grupo de espécies do dossel e aquelas do sub-bosque, a análise comparativa da estrutura interna foliar revelou diferenças significativas.

A maioria das características foliares estudadas diferiu entre dossel e sub-bosque, exceto para comprimento do poro estomático, espessura foliar total, espessura da face adaxial da epiderme e

espessura da cutícula na face abaxial. No dossel, as folhas apresentaram menor SLA, maior densidade estomática, maiores espessuras da cutícula na face adaxial e do parênquima paliçádico, além de maior razão da espessura do parênquima paliçádico/esponjoso (Tab. 3; Figs. 2 A-E), enquanto as espécies do sub-bosque apresentaram maiores espessura do parênquima esponjoso, espessura da face abaxial da epiderme e AS% (Tab. 3; Figs. 2 F-J).



**Figs. 2 A-J.** Seções transversais da região mediana das folhas das espécies do dossel: **A-E.** **A.** *Cedrela fissilis*; **B.** *Cupania vernalis*; **C.** *Jacaranda micrantha*; **D.** *Matayba elaeagnoides*; **E.** *Nectandra lanceolata*; e das espécies do sub-bosque: **F-J.** **F.** *Allophylus guaraniticus*; **G.** *Calyptanthes tricona*; **H.** *Gymnanthes concolor*; **I.** *Lantana brasiliensis*; **J.** *Trichilia elegans*. Barras = 50  $\mu$ m

Os coeficientes de correlação entre a altura das plantas e os caracteres foliares evidenciaram uma relação positiva e significativa ( $P < 0,05$ ) para a densidade estomática ( $r = 0,78$ ) e espessura do parênquima paliçádico ( $r = 0,70$ ); enquanto SLA ( $r = -0,46$ ), espessura do parênquima esponjoso ( $r = -0,32$ ) e AS% ( $r = -0,66$ ) foram negativamente correlacionadas com a altura. Para os demais caracteres foliares não houve correlação com a altura.

A correlação entre SLA e a densidade estomática foi a única significativa e negativa ( $P < 0,05$ ) para os três grupos analisados: espécies de dossel ( $r = -0,79$ ), espécies de sub-bosque ( $r = -0,57$ ) e conjunto de todas espécies ( $r = -0,70$ ). Quanto às demais características, houve correlação negativa e significativa ( $P < 0,05$ ) entre SLA e a espessura da cutícula da face adaxial ( $r = -0,53$ ) e da face abaxial ( $r = -0,45$ ), a espessura do parênquima paliçádico ( $r = -0,43$ ) e a espessura total foliar ( $r = -0,38$ ) para o conjunto de espécies. Para as espécies do dossel, a SLA foi negativa e significativamente ( $P < 0,05$ ) correlacionada com a espessura do parênquima paliçádico ( $r = -0,46$ ), espessura do parênquima esponjoso ( $r = -0,63$ ) e a espessura total ( $r = -0,56$ ). No sub-bosque, o SLA das espécies apresentaram correlação negativa e significativa ( $P < 0,05$ ) com a espessura da cutícula da face adaxial ( $r = -0,60$ ). Correlações positivas e significativas ( $P < 0,05$ ) ocorreram entre SLA com espessura da epiderme da face adaxial ( $r = 0,33$ ) e percentagem relativa de ar no parênquima esponjoso ( $r = 0,55$ ), para o conjunto de espécies; com a percentagem relativa de ar no parênquima esponjoso ( $r = 0,66$ ) para as espécies do dossel e comprimento do poro estomático ( $r = 0,85$ ) e espessura da cutícula da face abaxial ( $r = 0,58$ ) para as espécies do sub-bosque. As demais correlações não foram significativas.

## DISCUSSÃO

O primeiro eixo da ACP, correlacionado principalmente com as variáveis SD, SM, AdE e AS %, refletiu o "trade-off" entre o uso eficiente da luz (SM), transpiração (SD) e difusão dos gases (AS %). Já no segundo eixo, as variáveis SLA, LT e PM indicaram a contribuição dos atributos relacionados com a alocação de biomassa nas folhas (SLA e LT) e eficiência fotossintética (PM) para explicar a variação dos dados.

De modo geral, a distribuição das espécies em relação aos eixos da ACP produziu dois agrupamentos, um com as espécies do dossel, que apresentaram

atributos mais próximos àqueles descritos para folhas de sol (menor SLA e maior PM) e outro com as espécies do sub-bosque, cujas características correspondem às das folhas de sombra (maiores SM e AS %). *Jacaranda micrantha* e *T. elegans* apresentaram-se independentes desses dois grupos, enquanto o conjunto de características foliares de *C. tricona*, espécie do sub-bosque, foi similar ao das folhas de sol, aproximando-se do grupo de espécies do dossel no diagrama de dispersão da ACP.

A divergência das características morfoanatômicas de *C. tricona* pode indicar maior adaptação de algumas espécies no uso dos micro-habitats formados no sub-bosque, nos quais a intensidade luminosa é mais elevada, devido à descontinuidade entre as copas das árvores do dossel (Inácio & Jarenkow 2008).

O valor médio de SLA verificado no sub-bosque foi significativamente maior do que no dossel (Tab. 3) e está de acordo com o descrito para plantas que se desenvolvem em ambientes com baixa disponibilidade de luz (DeWalt *et al.* 2004). A SLA tem sido referida como uma característica-chave no espectro de variação da estrutura foliar em diversos ecossistemas, inclusive florestas tropicais (Reich *et al.* 1991). Nesse estudo, foi uma variável importante para explicar a variação dos dados, com forte correlação negativa com o segundo eixo da ACP.

Folhas com maior proporção de biomassa alocada no parênquima paliçádico, como nas árvores do dossel (Tab. 3, Figs. 2A-C), têm, geralmente, menor SLA. Isso é resultado da maior compactação do mesofilo, que aumenta a densidade foliar (Evans & Poorter 2001). Já em ambientes sombreados, o maior valor da SLA é interpretado como uma estratégia para aumentar a eficiência na captura da luz com menor investimento em biomassa (Casas *et al.* 2011, DeWalt *et al.* 2004).

A maior densidade estomática no dossel (Tab. 3) pode ser uma compensação à limitação imposta pelo tipo de organização do mesofilo, pois as folhas do dossel têm menor porcentagem de espaços intercelulares no parênquima esponjoso, indicando maior compactação. A maior compactação do mesofilo promove a máxima utilização da luz, porém, cria uma resistência que limita a difusão dos gases (Dickison 2000). Considerando que a resistência dos estômatos à difusão decresce com o aumento da densidade estomática (Peat & Fitter 1994), acredita-se que a maior SD, verificada nas árvores do dossel, favoreceria as trocas gasosas em contrapartida à AS % mais baixa.

Já nas espécies do sub-bosque, o parênquima esponjoso mais espesso (Tab. 3, Figs. 2 H-I) e com maior proporção de espaços intercelulares poderia permitir trocas gasosas mais eficientes devido à maior área de superfície celular em contato com o ar (Dickison 2000), a despeito da menor densidade estomática apresentada por elas.

O parênquima esponjoso frouxamente arranjado, com amplos espaços intercelulares, também aumenta a distribuição da radiação no interior das folhas (Vogelmann *et al.* 1996), proporcionando o uso mais eficiente da luz difusa no interior da floresta (Smith *et al.* 1997). Dessa forma, as plantas de sub-bosque estudadas aumentariam sua eficiência na captura de luz, não somente pelo aumento da área de superfície foliar, como por meio da organização interna do parênquima clorofiliano sem, no entanto, afetar significativamente a espessura foliar média quando comparadas às do dossel.

Conforme as árvores crescem, elas frequentemente experimentam um aumento da limitação hídrica relacionado sobretudo com a mudança no microambiente na copa, como maior exposição ao vento e à radiação e menor umidade, além de maior resistência hidráulica e gravitacional à ascensão de água no xilema, devido ao aumento da altura (Ryan & Yoder 1997).

A forte correlação positiva observada neste estudo entre a altura e a densidade estomática é consistente com resultados similares em árvores amazônicas (Camargo & Marengo 2011) e pode refletir a necessidade de um maior número de estômatos para sustentar a condução da água nas árvores do dossel, considerando que a transpiração estomática é a principal força que determina a ascensão da água através do xilema (Hetherington & Woodward 2003, Taiz & Zeiger 2009).

A maior densidade estomática verificada nas árvores do dossel implica em taxas de transpiração mais elevadas em relação às espécies do sub-bosque, uma vez que não houve diferença significativa no diâmetro do poro estomático (Tab. 3). Na vegetação de modo geral, a variação na densidade estomática é muito maior do que a variação nas dimensões do ostíolo (Fitter & Hay 2002). Além disso, plantas adaptadas ao sombreamento tendem a ter menor densidade estomática devido às condições microclimáticas que permitem que os estômatos fiquem abertos por mais tempo (Peat & Fitter 1994).

Tanto no dossel como no sub-bosque, algumas das espécies avaliadas apresentaram características foliares distintas daquelas compartilhadas pelas

demais plantas do mesmo estrato. A ocorrência de fenótipos divergentes das folhas de sol e de sombra é resultado tanto do ambiente no qual os indivíduos se desenvolvem, como também da expressão do seu genótipo. Os fenótipos podem apresentar diferentes níveis de plasticidade (Casas *et al.* 2011) tornando complexa sua interpretação com base nas características morfoanatômicas e fisiológicas.

*Gymnanthes concolor*, uma das mais típicas espécies do sub-bosque da floresta subtropical no sul do Brasil (Jarenkow & Waechter 2001, Ruschel *et al.* 2007) e que cresce em ambiente sombreado, apresentou características mais comuns em plantas de dossel, como baixos valores de SLA, maiores espessuras total, espessura da epiderme e da cutícula na face adaxial (Tab. 3). Segundo Alberti & Morellatto (2008), a fenologia reprodutiva de *G. concolor* não é alterada pela incidência de luz na copa, o que sugere que a espécie possui pouca plasticidade no que se refere à disponibilidade de luz. Resultados semelhantes foram observados em *J. micrantha*, espécie de dossel, cujas características foliares são similares às folhas de sombra. Isto ocorre devido ao hábito decíduo desta espécie, uma vez que a SLA é inversamente relacionada com o tempo de vida da folha (Reich *et al.* 1991). Além das características morfológicas, é importante considerar os atributos funcionais relativos à história de vida das espécies, como a longevidade das folhas e o porte da planta, uma vez que esses atributos interagem com o ambiente nas comunidades naturais, formando diferentes combinações de características, o que habilita as espécies vegetais a sobreviverem em uma mesma área (Hallik *et al.* 2009).

Em suma, espécies de dossel e sub-bosque podem ser agrupadas com base em alguns parâmetros morfoanatômicos foliares, os quais correspondem aos atributos de folhas de sol e de sombra evidenciados em vários outros estudos (Givnish 1988, Smith *et al.* 1998, Klich 2000, Rozendaal *et al.* 2006, Markesteijn *et al.* 2007). Densidade estomática, espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima esponjoso e porcentagem de espaços de ar no parênquima esponjoso são parâmetros importantes na determinação da área foliar específica e na separação morfológica das espécies de dossel e sub-bosque.

No entanto, espécies com morfologias funcionais alternativas têm um espectro diversificado de possibilidades de aquisição dos recursos. Tais espécies podem ocupar nichos variados com relação à disponibilidade de luz no interior da floresta e



essa diferenciação contribui para a coexistência das espécies nos ecossistemas florestais (Sterck *et al.* 2011).

### AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de Produtividade Científica à segunda autora (Processo nº. 309386/2007-1) e à Universidade do Oeste de Santa Catarina, pelo apoio logístico na realização deste estudo.

### REFERÊNCIAS

- Alberti, L.F. & Morellatto, P.C. 2008. Influência da abertura de trilhas antrópicas e clareiras naturais na fenologia reprodutiva de *Gymnanthes concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae). Revista Brasileira de Botânica 31(1):53-59.
- Boeger, M.R.T., Alves, L.C. & Negrelle, R.R.B. 2004. Leaf morphology of 89 tree species from a Lowland Tropical Rain Forest (Atlantic Forest) in South Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology 47(6):933-943.
- Bündchen, M., Boeger, M.R.T., Reissmann, C.B. & Silva, S.L.C. da 2013. Status nutricional e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas da floresta subtropical no sul do Brasil. Scientia Forestalis 41(98):227-236.
- Camargo, M.A.B. & Marengo, R.A. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. Acta Amazônica 41(2):205-212.
- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting conditions in a Bornean heath Forest. Canadian Journal of Botany 78:1245-1253.
- Casas, R.R. de, Vargas, P., Pérez-Corona, E., Manrique, E., García-Verdugo, C., Balaguer, L. 2011. Sun and shade leaves of *Olea europaea* respond differently to plant size, light availability and genetic variation. Functional Ecology 25:802-812.
- Dancey, C. & Reidy, J. 2006. Estatística Sem Matemática para Psicologia: Usando SPSS para Windows. Artmed, Porto Alegre. 608 p.
- DeWalt, S.J., Denslow, J.S. & Hamrick, J.L. 2004. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. Oecologia 138:521-531.
- Dickison, W.C. 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, San Diego. 451 p.
- Evans, J.R. & Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific foliar area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant, Cell and Environment 24:755-767.
- Fitter, A.H. & Hay, R.K.M. 2002. Environmental Physiology of Plants. 3th. Ed. Academic Press, London. 355 p.
- Franklin, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resins composites, and a new macerating method for wood. Nature 155(3924):51.
- Garnier, E. & Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. New Phytologist 128:725-736.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective. Australian Journal of Plant Physiology 15:63-92.
- Gould, K. S. 1993. Leaf heteroblasty in *Pseudopanax crassifolius*: functional significance of leaf morphology and anatomy. Annals of Botany 71:61-70.
- Gratani, L., Covone, F. & Larcher, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. Trees 20:549-558.
- Hallik, L., Niinemets, Ü. & Wright, I.J. 2009. Tolerance to shade and drought in relation to foliage structural and functional traits in temperate woody species. New Phytologist 184:257-274.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): 9pp. Disponível em: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm). Acessado em 02.04.2012.
- Hetherington, A.M. & Woodward, F.I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature 424(21): 901-908.
- Inácio, C.D. & Jarenkow, J.A. 2008. Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. Revista Brasileira de Botânica 31(1):41-51.
- Jarenkow, J.A. & Waechter, J.L. 2001. Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 24(3):263-272.
- Johansen, D.A. Plant microtechnique. 1940. McGraw Hill, New York. 523 p.
- Klein, R.M. 1978. Mapa fitogeográfico do estado de Santa Catarina. In Flora Ilustrada Catarinense. (R. Reitz, org.) Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. p. 1-24.
- Klich, M.G. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. Environmental and Experimental Botany 44:171-183.
- Mantuano, D.G., Barros, C.F. & Scarano, F.R. 2006. Leaf anatomy variation within and between three "restinga" populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. Revista Brasileira de Botânica 29:209-215.
- Markesteyn, L., Poorter, L. & Bongers, F. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. American Journal of Botany 94:515-525.
- McDonald, D. & Norton, D.A. 1992. Light environments in temperate New Zealand Podocarp Rainforest. New Zealand Journal of Ecology 16(1):15-22.

- Montgomery, R.A. & Chazdon, R.L. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forest. *Ecology* 82(10): 2707–2718.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & McCully, M. 1965. Polychromatic staining of cell walls by toluidine blue. *Protoplasma* 59(2):368-373.
- Oguchi, R., Hikosaka, K., Hiura, T. & Hirose, T. 2006. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia* 149:571–582.
- Pandolfo, C., Braga, H.J., Silva Júnior, V.P., Massignam, A.M., Pereira, E.S. & Thomé V.M.R. 2002. Atlas climatológico digital do Estado de Santa Catarina. Epagri, Florianópolis. Disponível em <http://ciram.epagri.sc.gov.br/index.php>
- Peat, H.J. & Fitter, A.H. A. 1994. A comparative study of the distribution and density of stomata in the British flora. *Biological Journal of the Linnean Society* 52: 377-393.
- Raimundo, M.G. 2003. Estudo do processo de criação de uma unidade de conservação no vale do Rio do Peixe, SC. Dissertação 80 f., Universidade Regional de Blumenau, Blumenau.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86:16-24.
- Rijkers, T., Pons, T.L. & Bongers, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology* 14:77-86.
- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H. & Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light, relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20(2):207-216.
- Ruschel, A.R., Nodari, R.O. & Moerschbacher, B.M. 2007. Woody plant species richness in the Turvo State park, a large remnant of deciduous Atlantic forest, Brazil. *Biodiversity Conservation* 16:1699–1714.
- Ryan, M.G. & Yoder, B.J. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* 47: 235-242.
- Sanches, M. C., Mielke, M. S., Souza, C. S. D., Vieira, A. J. D., Lopes, M. M. M. & Silva Júnior, M. B. 2009. Morfologia foliar de indivíduos jovens e adultos de *Caesalpinia echinata* Lam. numa floresta semidecídua do sul da Bahia. *Revista Árvore* 33(5):885-893.
- Smith, W. K., Bell, D.T. & Shepherd, K.A. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five western Australian communities. *American Journal of Botany* 85:56-63.
- Smith, W., Vogelmann, T., DeLucia, E., Bell, D. & Shepherd, K. 1997. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience* 47:785–793.
- Stewart, G.R., Gracia, C.A., Hegarty, E.E. & Specht, R.L. 1990. Nitrate reductase activity and chlorophyll content in sun leaves of subtropical Australian closed-forest (rainforest) and open-forest communities. *Oecologia* 82:544-551.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F. & Poorter, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(51):20627–20632.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2009. *Fisiologia vegetal*. 4.ed. Artmed, Porto Alegre. 820 p.
- Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J. Thompson, K. & Hodgson, J. G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist* 54:147-157.
- Vogelmann, T.C., Nishio, J.N. & Smith, W.K. 1996. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science* 1(2): 65-70.
- Werner, C., Correia, O. & Beyschlag, W. 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* 20(1):15-23.