

Plasticidade da folha e lenho de cinco espécies lenhosas em duas áreas de restinga no Sul do Brasil

Maiara Matilde da Silva^{1,2} & João Carlos Ferreira de Melo Júnior²

¹ Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação

² Universidade da Região de Joinville, Programa Institucional de Pesquisa em Ciências Ambientais, Laboratório de Morfologia e Ecologia Vegetal mmatilde.eco@gmail.com; jcmelo_wood@hotmail.com

Recebido em 30. VIII. 2016

Aceito em 25.VII.2017

DOI 10.21826/2446-8231201772204

RESUMO – O presente estudo verificou comparativamente a plasticidade de *Clusia criuva* Cambess., *Myrsine venosa* A. DC., *Ocotea pulchella* (Nees e Mart.) Mez, *Pera glabrata* (Schott) Poepp. Ex Baill e *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. Foram mensurados atributos funcionais de folha e caule, e em campo foram tomados a altura e diâmetro caulinar à altura do peito. A heterogeneidade ambiental foi caracterizada pela análise química dos solos, espessura da serapilheira e umidade gravimétrica. Para cada atributo morfoanatômico calculou-se o índice de plasticidade fenotípica. Os atributos foliares apresentaram variação entre as restingas em todas as espécies estudadas, destacando-se a área específica foliar. Atributos da madeira pouco variaram, mostrando maior herdabilidade de caracteres ou condição hídrica similar do ponto de vista do uso do recurso hídrico. Os resultados corroboram com outros estudos e indicam que a folha é mais plástica, respondendo às variações do hábitat.

Palavras-chave: anatomia de madeira, morfologia foliar, respostas plásticas

ABSTRACT – **Leaf and wood plasticity of five restinga species in two areas of the South Brazil.** This study examined comparatively the plasticity of five “lenhosas” species occurring in two areas of salt marsh in Santa Catarina State, as follow: *Clusia criuva* Cambess., *Myrsine venosa* A. DC., *Ocotea pulchella* (Nees e Mart.) Mez, *Pera glabrata* (Schott) Poepp. Ex Baill and *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. Functional attributes of leaf and stem were measured, and in the field trees’ height and diameter were taken at breast height. The environmental heterogeneity was characterized by chemical analysis of the soil, thickness of litter and gravimetric moisture. For each morphological and anatomical attribute the phenotypic plasticity index was calculated. Leaf traits showed variation among the areas in all studied species, especially regarding specific leaf area. Wood attributes changed little, showing a higher inheritability of characters or similar responses to the water condition from the point of view of water resources’ use of. The results corroborate to other studies indicating that leaf is more plastic to habitats variations.

Keywords: wood anatomy, leaf morphology, plastic response

INTRODUÇÃO

Restinga é um termo ecológico que se refere a um grande complexo fitogeográfico composto por um mosaico de formações vegetais (herbáceas, arbustivas e arbóreas) regidas por condições edáficas e que se distribui na planície arenosa de idade quaternária do litoral brasileiro (Araújo & Lacerda 1987, Scarano 2002, Melo Júnior & Boeger 2015). A restinga sul-brasileira está entre as latitudes 28°30’S no estado de Santa Catarina e 33°45’S no extremo sul do Rio Grande do Sul (IBGE 2012).

De forma geral, plantas do ambiente de restinga estão expostas ao soterramento pela areia, à incidência frequente de ventos, à falta de água ou, em alguns locais, ao alagamento, à alta salinidade, à pobreza de nutrientes no solo e ao excesso de calor e luminosidade (Zamith & Scarano 2004). Vários estudos têm demonstrado que a vegetação sujeita a esses fatores estressantes expressam respostas funcionais por meio de ajustes estruturais que contribuam efetivamente para seu crescimento e sobrevivência (Boeger & Gluzezak 2006,

Rosado & Mattos 2010, Melo Júnior & Boeger 2016). A essas respostas é atribuído o conceito de plasticidade fenotípica, representando a capacidade de um mesmo genótipo produzir diferentes fenótipos para que o organismo possa ajustar seu desenvolvimento, fisiologia e história de vida em resposta às características do ambiente (Sultan 2000, Gratani 2014).

Estudos avaliando a plasticidade fenotípica têm sido desenvolvidos para determinar o melhor regime de luz para cultivo de espécies com importância econômica, como por exemplo o de Gondim *et al.* (2008), que demonstrou a variação anatômica de nas folhas de *Colocasia esculenta* L. (Schott), o taro japonês, sob diferentes intensidade de sombreamento; e o de Boeger *et al.* (2009), em que se analisou a estrutura foliar de quatro espécies medicinais consorciadas com *Ilex paraguariensis* (erva-mate), em três condições de luz, para contribuir para o delineamento de métodos de cultivo dessas espécies. Com o mesmo objetivo, de fornecer informações para manejo e cultivo, Lima *et al.* (2010) avaliaram o crescimento inicial e a plasticidade

fenotípica de *Caesalpinia echinata* Lam (pau-brasil) - Fabaceae, *Cariniana legalis* (Martius) Kuntze (jequitibá) - *Lecythidaceae* e *Genipa americana* L. (Jenipapo) - Rubiaceae, em diferentes níveis de luz.

Frequentemente os estudos sobre plasticidade fenotípica são realizados com vistas a buscar a relação entre a variação morfoanatômica em espécies de comunidades naturais e a intensidade luminosa do ambiente, a taxa de herbivoria e o grau de sucessão (Ré-Jorge 2007, Boeger *et al.* 2009, Anjos Silva 2010, Sabbi *et al.* 2010). No entanto, segundo Melo Júnior & Boeger (2015), poucos estudos de plasticidade fenotípica têm relacionado as variações morfoanatômicas nas plantas com as características nutricionais do solo. Esses mesmos autores demonstraram que as espécies de restinga podem apresentar altos valores de plasticidade fenotípica, regidas principalmente pelas características edáficas do ambiente, que podem ser muitas vezes estressantes pela baixa disponibilidade de nutrientes e água. Todorovisky *et al.* (2015) comprovaram variações morfoanatômicas em *Nectandra oppositifolia* Ness. (*Lauraceae*) relacionadas às diferenças na quantidade de nutrientes nos solos de ambiente de restinga e floresta ombrófila densa.

Diante do exposto, o presente estudo verificou o plasticidade de cinco espécies lenhosas de restinga por meio da comparação de atributos foliares e do lenho de populações distribuídas em duas áreas de restinga arbustivo-arbórea do litoral de Santa Catarina caracterizadas por distintas condições edáficas. Sendo tais áreas relativamente próximas umas das outras, o que configura uma microescala espacial, este estudo teve como objetivos responder às seguintes questões: a) as espécies apresentam respostas estruturais semelhantes em ambas as áreas de ocorrência? b) quais fatores ambientais podem estar agindo como filtro ambiental? c) em qual área as espécies estão sob maior pressão ambiental e como as características morfoanatômicas refletem adaptações a esse ambiente?

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em duas áreas de restinga da planície costeira do estado de Santa Catarina, litoral sul do Brasil, nos municípios de Balneário Barra do Sul e São Francisco do Sul. O primeiro localiza-se no litoral norte do estado (26°30'S e 40°37'W), com 12 km de praia. Possui clima subtropical, com temperatura média anual de 23°C e precipitação média anual de 1.759 mm/ano (Knie 2002, Climate-Data 2014). São Francisco do Sul (26°17'S e 48°33'W) apresenta clima influenciado pela umidade marítima, com temperatura média anual de 20,3°C e precipitação média de 1.874 mm/ano (Knie 2002). Ambas as áreas têm a vegetação de restinga distribuída em comunidades estruturalmente distintas, sendo a formação arbustivo-arbórea selecionada como área de coleta das espécies.

Realizou-se a caracterização ambiental das duas áreas de restinga com base nas características nutricionais do solo, espessura da serapilheira e umidade gravimétrica (Santos *et al.* 2013). A espessura da camada de serapilheira foi medida e anotada em campo, tomando-se 15 medidas por área. A umidade gravimétrica dos solos foi obtida pela diferença entre peso fresco e peso após secagem por 72 h em estufa a 105°C (Santos *et al.* 2013). Todas as coletas para a caracterização das áreas foram feitas na proximidade dos indivíduos amostrais.

As espécies *Clusia criuva* Cambess. (*Clusiaceae*), *Myrcine venosa* A. DC. (*Myrsinaceae*), *Ocotea pulchella* (Nees e Mart.) Mez (*Lauraceae*), *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill (*Peraceae*) e *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (*Pentaphylacaceae*) foram selecionadas em função de serem apontadas como espécies abundantes nesse ambiente. Com posição social de destaque na estrutura da comunidade, juntas correspondem a 50% da somatória do valor de importância das espécies da formação arbustivo-arbórea de restinga (Melo Júnior & Boeger 2015). Em cada área de estudo amostraram-se cinco espécimes de cada espécie selecionada, totalizando um grupo amostral de 10 plantas por espécie. De cada indivíduo, foram coletadas 25 folhas expostas ao sol, completamente expandidas, desprovidas de lesões e fixadas no 3° e 4° nós contando do ápice dos ramos. Amostras de madeira foram retiradas à altura do peito (1,3 m do solo) do ramo principal dos indivíduos por método não destrutivo (Barros *et al.* 2001). As amostras de lenho estão depositadas na Xiloteca Joiv, na Universidade da Região de Joinville. A biometria da altura (m) e o diâmetro à altura do peito (cm) dos espécimes coletados foram tomados em campo.

As folhas coletadas foram prensadas e secas em estufa a 60°C para posterior avaliação morfológica. Avaliaram-se os seguintes atributos funcionais foliares: massa seca foliar (g); área foliar (cm²), por meio de imagem digitalizada em *scanner* de mesa acoplado ao *software* Sigma Scan Pro (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA); área específica foliar (área foliar/massa seca foliar) (cm².g⁻¹) (Witkowski & Lamont 1991); comprimento e largura do limbo foliar (cm), medidos com auxílio de paquímetro digital Mitotoyo. As amostras de madeira foram amolecidas por cozimento, e cortes anatômicos nos planos transversal, longitudinal e radial foram seccionados em micrótomo de deslize para a preparação de lâminas histológicas (Johansen 1940). Os cortes foram clarificados, corados com safranina, desidratados em série álcool-etílica crescente e montados em resina sintética (Kraus & Arduim 1977, Paiva *et al.* 2006). Realizou-se a dissociação dos elementos celulares segundo o método de Franklin (1945), e estes foram corados segundo Berlyn & Miksche (1976). A caracterização microscópica de lenho consistiu em avaliação quantitativa de características tais como: comprimento, diâmetro tangencial e frequência de elementos de vaso, conforme as orientações do IAWA Committee (1989).

As variáveis avaliadas apresentaram distribuição normal. Efetuou-se a comparação de médias entre as

duas populações por meio do teste t de Student, com nível de significância de 5% (Zar 1999), em *software* R Studio (Crawley 2007). Para cada variável morfológica e anatômica das espécies estudadas calculou-se o índice de plasticidade fenotípica (IPF) (Valladares *et al.* 2006).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Condições edáficas da formação de restinga arbustivo-arbórea de Barra do Sul e São Francisco do Sul

Os atributos nutricionais dos solos de restinga variaram entre as áreas estudadas (Tab. 1). O solo da restinga de Barra do Sul apresenta acidez média, com pH de 5,5, diferentemente do solo de São Francisco do Sul, que possui acidez muito alta, com pH de 3,53. Os elementos que mais variaram entre os locais estudados foram os íons H⁺Al e Ca. Em região sob condições tropicais, a elevada precipitação pluviométrica provoca uma intensa lixiviação de elementos químicos do solo, especialmente Ca²⁺ e Mg²⁺, os quais são gradualmente substituídos por H e Al, o que intensifica a acidificação do solo (EMBRAPA 1997). Na restinga de São Francisco do Sul, a decomposição da matéria orgânica (MO) pode ser um dos principais processos de adição de íons de H⁺ ao solo por meio da formação de compostos orgânicos saturados de H⁺, os quais atuam no aumento da acidez do solo (Amaral Filho *et al.* 2005, Faquin 2005).

Em solo com pH menores de 5,5 pode ocorrer alta toxicidade por Al, afetando o crescimento e o desenvolvimento das plantas (EMBRAPA 1997, Miguel *et al.* 2010). Isso pode explicar o fato de os indivíduos amostrados em São Francisco do Sul serem, de forma geral, menores em altura e com caules com menor diâmetro. As altas concentrações de alumínio no solo de São Francisco do Sul podem ainda estar reduzindo a disponibilidade e absorção de P do solo e também na inibição competitiva da absorção de nutrientes catiônicos, como Mg²⁺ e K⁺ e micronutrientes (Faquin 2005), enquanto os menores teores de Al favorecem um aumento da disponibilidade de fósforo (EMBRAPA 1997). Os dados obtidos no presente estudo corroboram com tais observações, à medida que o solo de São Francisco do Sul apresenta maior concentração de H⁺Al e uma concentração reduzida de magnésio e fósforo, enquanto em Barra do Sul o solo tem menores concentrações de H⁺Al e maiores concentrações de P em comparação a São Francisco do Sul.

A concentração de Ca no solo demonstrou variação entre as duas áreas, mas em ambos os ambientes o teor de cálcio no solo é baixo, podendo ser maior em outras fisionomias de restinga desses locais (Melo Júnior & Boeger 2015). Segundo White (1998), o cálcio geralmente se encontra em baixa concentração nos solos ácidos, que são típicos do território brasileiro.

Um elemento que apresentou variação acentuada entre as áreas de estudo foi o fósforo (P), sendo a maior concentração no solo da restinga de Barra do Sul. O P é rapidamente adsorvido nas superfícies dos coloides do solo ou é precipitado como fosfatos de cálcio (Ca), magnésio (Mg), ferro (Fe) e alumínio (Al). Por isso, geralmente sintomas

Tabela 1. Valores médios dos atributos nutricionais dos solos (n=15) e umidade gravimétrica (n=15) nas restingas de São Francisco do Sul (SFS) Barra do Sul (BBS). H + Al = acidez potencial, CTC = capacidade de troca catiônica, V = saturação por bases, MO = matéria orgânica.

Atributos do solo	SFS	BBS
pH	3,53	5,5
P (mg/dm ³)	1,00	3,7
K (cmolc/dm ³)	1,30	0,11
Ca (cmolc/dm ³)	5,67	1,1
Mg (cmolc/dm ³)	1,00	1,00
H + Al (cmolc/dm ³)	21,67	1,8
SB (cmolc/dm ³)	8,80	2,25
CTC (cmolc/dm ³)	30,47	4,05
V (%)	29,00	55,44
MO (g/dm ³)	14,67	9,0
Espessura da serapilheira (cm)	3,70	2,69
Umidade gravimétrica (g)	14,10	6,53

de deficiência de P incluem a diminuição na altura da planta (Ronquim 2010), o que foi observado nos indivíduos amostrais da restinga de São Francisco do Sul.

O atributo edáfico que mais variou entre as áreas estudadas foi a capacidade de troca catiônica (CTC), sendo o maior valor obtido para o solo da restinga de São Francisco do Sul. Essa característica está diretamente relacionada ao conteúdo de matéria orgânica no solo. A CTC de um solo representa a quantidade de cátions permutáveis retidos na superfície dos coloides (Ca²⁺ + Mg²⁺ + K⁺ + H⁺ + Al³⁺) (Lopes & Guidolin 1989). Os coloides orgânicos constituem o húmus, produtos da decomposição da matéria orgânica, transformados biologicamente (Ronquim 2010). Na maioria dos solos tropicais prevalecem coloides com carga negativa e que, portanto, atraem cátions (SBCS 2004). Quanto maior a CTC do solo, maior o número de cátions que esse solo pode reter. Portanto, a CTC é uma característica físico-química fundamental da nutrição e da fertilidade do solo (Noble *et al.* 2000, Ronquim 2010). Conforme Ronquim (2010), se a maior parte da CTC do solo está ocupada por Ca²⁺, Mg²⁺ e K⁺, pode-se dizer que se trata de um solo com alto potencial de nutrição vegetal, mas, se grande parte da CTC está ocupada por cátions potencialmente tóxicos como H⁺ e Al³⁺, esse solo é pobre. Um solo pode apresentar alto valor de CTC total, porém, caso uma parcela significativa das cargas negativas do solo (coloides) esteja adsorvendo íons H⁺, a CTC efetiva será menor (SBCS 2004). Nesse sentido, o solo de São Francisco do Sul pode apresentar maior toxidez às plantas em virtude da alta concentração de Al, podendo ser menos fértil que o de Barra do Sul.

O índice de saturação por base (V) do solo da restinga de São Francisco do Sul (29,00) foi menor que em Barra do Sul (55,44), constituindo assim um solo distrófico (V<50%). Em Barra do Sul, para esse atributo classifica-se o solo como eutrófico (V>50%). A eutrofização é gerada principalmente por altos valores de Na, provenientes em grande parte por *spray* marinho (Leão & Dominguez 2000). Um índice V baixo significa que há muitos coloides sendo neutralizados por H⁺ e Al³⁺, assim, o solo torna-se ácido, podendo até conter

alumínio em nível tóxico às plantas (Lopes & Guidolin 1989, Ronquim 2010), o que pode justificar a menor altura dos indivíduos de São Francisco do Sul.

Os óxidos de ferro e alumínio são importantes componentes da fração mineral dos solos sob condições tropicais e contribuem pouco para a capacidade de troca de cátions. Todavia a matéria orgânica (MO) desempenha um importante papel nas características químicas, físicas e microbiológicas do solo, sendo responsável por mais de 70% da capacidade de troca catiônica (CTC) dos solos tropicais, pelo fato de estar em sua maioria com cargas negativas (Ronquim 2010). A concentração de matéria orgânica (MO) no solo também resulta do acúmulo de serapilheira sobre o solo, que é maior em São Francisco do Sul.

A umidade gravimétrica foi mais elevada no solo de São Francisco do Sul. Esse atributo, que traduz a disponibilidade de água entre as partículas de solo, apresenta influência nos processos de evolução do solo (compactação do solo e aeração do solo) e no desenvolvimento das plantas (desenvolvimento radicular) (Timm *et al.* 2006). Embora a maior quantidade de água ocorra no solo de São Francisco do Sul, as concentrações de Ca e Al podem dificultar a absorção pelas plantas (Melo Júnior & Boeger 2015).

Variações estruturais das espécies

Os atributos anatômicos do lenho e morfológicos foliares avaliados estão sumarizados na tabela 2. A espécie *P. glabrata* apresentou diferenças significativas em todos os atributos foliares entre os locais de estudo.

Em *C. criuva* e *O. pulchella* a massa seca foliar não evidenciou diferença estatística entre os espécimes das áreas estudadas. Em *M. venosa* e *P. glabrata* o maior valor de massa seca foliar ocorreu em Barra do Sul; isso pode ocorrer por causa da condição favorável do solo, que não é ácido e não contém tanto alumínio quando comparado com o solo de São Francisco do Sul (Miguel *et al.* 2010). A maior presença de Ca no solo, como ocorre em São Francisco do Sul, pode interferir negativamente na produção de matéria seca foliar, por impedir a absorção de K pela inibição competitiva, uma vez que K é um nutriente importante para o metabolismo da planta e pode influenciar na produção de matéria seca (Veloso *et al.* 2001, Faquin 2005), embora baixas concentrações de Ca atuem como sinérgicos (Faquin 2005).

A espécie *P. glabrata* apresentou diferença estatística em comprimento e largura do limbo foliar, *C. criuva* e *M. venosa* variaram apenas em comprimento do limbo e *T. brasiliensis* mostrou diferença estatisticamente significativa apenas para largura do limbo foliar. Esses atributos resultam na área foliar (AF), a qual variou em *P. glabrata*, *T. brasiliensis* e *M. venosa*, com maiores valores médios na restinga de Barra do Sul, exceto em *T. brasiliensis*, que foi maior em São Francisco do Sul. De acordo com Melo Júnior & Boeger (2015), a área foliar não possui relação com a diversidade funcional do ambiente de restinga, ou seja, a disponibilidade de nutrientes no solo do ambientais de restinga pode influenciar mais fortemente

em outras características foliares mais importantes para a sobrevivência das plantas na restinga.

O atributo morfológico foliar que apresentou diferença estatisticamente significativa entre os indivíduos de todas as espécies analisadas foi a área específica foliar (AEF) (Tab. 2), sendo as maiores médias observadas nas plantas da restinga de Barra do Sul. A AEF expressa a razão entre área foliar e massa seca da folha, trata-se de um fator importante por descrever a alocação da biomassa da folha por unidade de área, refletindo o “*trade-off*” entre rápida produção de biomassa e eficiente conservação de nutrientes (Witkowski & Lamont 1991, Poorter & Garnier 1999). Maiores AEF demonstram que os indivíduos de Barra do Sul investem mais em produção fotossintética, enquanto menores AEF são características de plantas xeromórficas (Boeger *et al.* 2008). A xeromorfia é resultado do maior desenvolvimento de tecidos de sustentação mecânica e pode estar relacionada com a disponibilidade hídrica do ambiente (Melo Júnior *et al.* 2012).

Os atributos anatômicos de lenho não apresentaram diferenças estatísticas significativas (Tab. 2), exceto em *M. venosa*, que exibiu diferença para o atributo de frequência de vaso. É consenso que a evolução do lenho está diretamente relacionada à disponibilidade hídrica e ao desenvolvimento de estratégias para maximizar a condutividade hidráulica (Ennos 1999, Sperry 2003). Segundo Carlquist (1977), quanto maior o diâmetro dos vasos, maior a eficiência na condução de água, bem como a suscetibilidade de formação de bolhas de ar que acabam interrompendo o fluxo de água e sais minerais. Estudo realizado com *Andira fraxinifolia* Betnh. (*Fabaceae*) em ambiente de restinga com maior concentração de sódio no solo mostrou que o lenho dessa espécie é formado por vasos de grande diâmetro e baixa frequência por unidade de área (Silva *et al.* 2016). Por outro lado, a presença de vasos numerosos e estreitos contribui efetivamente para aumentar a segurança na condutividade hidráulica, pois, se ocorrerem embolias em alguns vasos, o fluxo de seiva é garantido pelos outros vasos encontrados em grande número (Baas & Carlquist 1985, Denardi & Marchiori 2005). Quanto menor for o calibre do elemento de vaso, maior será a sua frequência por unidade de área (Dickison 2000, Luchi 2004), o que foi observado no lenho das espécies *P. glabrata* e *M. venosa* neste estudo. Por outro lado, as demais espécies com populações amostradas na restinga de São Francisco do Sul apresentaram maior diâmetro acompanhado pela maior frequência de vasos. Tal combinação pode estar relacionada ao aumento na eficácia do transporte de água para as folhas (Baas *et al.* 1983).

Potencial plástico das espécies

O índice de plasticidade (Tab. 3), considerado alto quando $\geq 0,6$ (Valladares *et al.* 2006), corrobora com diversos estudos, o que demonstra que a folha é o órgão vegetal que mais responde às mudanças no ambiente e apresenta elevada plasticidade fenotípica (Dickison 2000, Boeger & Gluzezak 2006, Silva *et al.* 2016, Melo Júnior & Boeger 2016). No presente estudo, os maiores valores de

Tabela 2. Valores médios e respectivos desvios-padrão (\pm) das variáveis morfoanatômicas de caule e folha das cinco espécies em cada restinga estudada. Letras diferentes na mesma linha indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$).

Espécie / Variável	São Francisco do Sul	Balneário Barra do Sul
<i>Clusia criuva</i>		
Altura da planta (m)	4.33 \pm 0.77 a	4.53 \pm 0.44 a
Diâmetro do caule (cm)	34.70 \pm 5.37 a	30.20 \pm 2.20 b
Comprimento do elemento de vaso (mm)	848.32 \pm 104.59 a	800.52 \pm 95.45 a
Diâmetro tangencial do vaso (mm)	100.80 \pm 22.10 a	75.33 \pm 16.79 a
Frequência de vasos (n. ^o /mm ²)	13.99 \pm 3.14 a	12.87 \pm 2.63 a
Comprimento foliar (mm)	100.06 \pm 14.25 b	116.43 \pm 16.28 a
Largura foliar (mm)	49.11 \pm 10.62 a	44.81 \pm 7.89 a
Área foliar (cm ²)	30.22 \pm 12.71 a	28.74 \pm 7.06 a
Área específica foliar (cm ² /g)	40.19 \pm 4.43 b	49.76 \pm 7.38 a
Massa seca foliar (g)	0.77 \pm 0.34 a	0.58 \pm 0.14 a
<i>Pera glabrata</i>		
Altura da planta (m)	4.83 \pm 0.73 a	4.16 \pm 0.87 a
Diâmetro do caule (cm)	30.6 \pm 7.41 a	32.10 \pm 5.58 a
Comprimento do elemento de vaso (mm)	869.01 \pm 137.22 a	768.36 \pm 128.13 a
Diâmetro tangencial do vaso (mm)	103.98 \pm 12.16 a	104.62 \pm 11.14 a
Frequência de vasos (n. ^o /mm ²)	9.61 \pm 4.34 a	7.98 \pm 3.57 a
Comprimento foliar (mm)	60.95 \pm 7.09 b	89.83 \pm 11.99 a
Largura foliar (mm)	28.22 \pm 3.32 b	39.02 \pm 6.29 a
Área foliar (cm ²)	10.03 \pm 1.95 b	21.58 \pm 5.85 a
Área específica foliar (cm ² /g)	63.71 \pm 16.48 b	75.64 \pm 17.38 a
Massa seca foliar (g)	0.18 \pm 0.9 b	0.30 \pm 0.10 a
<i>Ocotea pulchella</i>		
Altura da planta (m)	4.44 \pm 0.99 a	4.27 \pm 0.69 a
Diâmetro do caule (cm)	34.6 \pm 7.38 a	32.4 \pm 4.42 a
Comprimento do elemento de vaso (mm)	606.99 \pm 101.01 a	644.69 \pm 101.16 a
Diâmetro tangencial do vaso (mm)	112.33 \pm 23.19 a	104.94 \pm 19.98 a
Frequência de vasos (n. ^o /mm ²)	17.98 \pm 6.92 a	15.56 \pm 7.68 a
Comprimento foliar (mm)	51.00 \pm 7.04 a	51.86 \pm 6.38 a
Largura foliar (mm)	19.52 \pm 2.34 a	18.62 \pm 2.74 a
Área foliar (cm ²)	6.13 \pm 1.42 a	5.95 \pm 1.39 a
Área específica foliar (cm ² /g)	65.47 \pm 8.98 b	71.16 \pm 11.99 a
Massa seca foliar (g)	0.09 \pm 0.02 a	0.08 \pm 0.01 a
<i>Myrsine venosa</i>		
Altura da planta (m)	4.96 \pm 0.83 a	4.44 \pm 0.60 a
Diâmetro do caule (cm)	23.6 \pm 4.45 b	29.0 \pm 4.10 a
Comprimento do elemento de vaso (mm)	614.69 \pm 97.34 a	627.73 \pm 95.02 a
Diâmetro tangencial do vaso (mm)	60.76 \pm 9.06 a	64.01 \pm 12.17 a
Frequência de vasos (n. ^o /mm ²)	43.01 \pm 8.48 a	38.86 \pm 7.25 b
Comprimento foliar (mm)	101.52 \pm 13.44 b	115.50 \pm 16.28 a
Largura foliar (mm)	44.75 \pm 5.85 a	44.68 \pm 7.89 a
Área foliar (cm ²)	26.74 \pm 6.19 b	30.30 \pm 8.26 a
Área específica foliar (cm ² /g)	50.78 \pm 7.42 b	54.10 \pm 9.48 a
Massa seca foliar (g)	0.53 \pm 0.13 b	0.57 \pm 0.15 a
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>		
Altura da planta (m)	4.49 \pm 0.87 a	4.73 \pm 0.61 a
Diâmetro do caule (cm)	36.0 \pm 5.84 a	29.9 \pm 4.20 b
Comprimento do elemento de vaso (□m)	1359.57 \pm 270.02 a	1273.46 \pm 225.73 a
Diâmetro tangencial do vaso (□m)	55.94 \pm 10.88 a	52.82 \pm 11.48 a
Frequência de vasos (n. ^o /mm ²)	97.33 \pm 7.36 a	86.00 \pm 13.23 a
Comprimento foliar (mm)	65.93 \pm 9.12 a	64.33 \pm 7.46 a
Largura foliar (mm)	25.49 \pm 3.55 a	19.98 \pm 3.72 b
Área foliar (cm ²)	10.3 \pm 1.96 a	7.3 \pm 1.84 b
Área específica foliar (cm ² /g)	40.03 \pm 11.55 b	55.25 \pm 9.12 a
Massa seca foliar (g)	0.27 \pm 0.07 a	0.13 \pm 0.05 b

Tabela 3. Índice de plasticidade fenotípica (IPF) para as variáveis anatômicas e morfológicas das espécies.

Espécie / Variável	IPF das espécies				
	<i>C. criuva</i>	<i>P. glabrata</i>	<i>O. pulchella</i>	<i>M. venosa</i>	<i>T. brasiliensis</i>
Altura da planta (m)	0.39	0.50	0.51	0.41	0.42
Diâmetro do caule (cm)	0.38	0.59	0.51	0.37	0.52
Comprimento do vaso (mm)	0.37	0.43	0.5	0.46	0.49
Diâmetro tangencial do vaso (mm)	0.64	0.33	0.59	0.54	0.73
Frequência de vaso (n. ^o /mm ²)	0.79	0.95	0.91	0.71	0.61
Comprimento foliar (mm)	0.52	0.54	0.64	0.57	0.51
Largura foliar (mm)	0.77	0.59	0.48	0.76	0.70
Área foliar (cm ²)	0.88	0.82	0.69	0.74	0.77
Área específica foliar (cm ² /g)	0.73	0.87	0.68	0.75	0.80
Massa seca foliar (g)	0.87	0.85	0.75	0.79	0.89

plasticidade fenotípica ocorreram no atributo de massa seca foliar, exceto em *C. criuva*, que foi mais plástica em área foliar, e *P. glabrata*, que apresentou maior plasticidade para AEF. Conforme afirmam Smith *et al.* (1997), a folha, por ser o órgão primário de síntese, tem maior plasticidade e é o que mais responde estruturalmente. Em ambientes mais restritivos em recursos, espera-se que as plantas possuam áreas foliares menores (Larcher 2000), o que não se observa para todas as espécies neste estudo. Assim, sugere-se que em solos nutricionalmente pobres as plantas apresentem maior investimento em tecidos mecânicos uma vez que estes, ao terem maior longevidade, reduzem o custo de produção de novas folhas. Em consequência, os elevados valores de massa seca, associados à redução da área foliar, resultam em menores valores de AEF nas plantas sob maior restrição de nutrientes (Hodgson *et al.* 2011, Todorovskiy *et al.* 2015). A AEF pode estar diretamente relacionada ao conteúdo de água nas folhas e à presença de tecidos lignificados, e ambas as situações são estratégias de economia de recursos, sendo água e carbono, respectivamente (Vendramini *et al.* 2002).

O atributo anatômico de caule com a maior plasticidade foi a frequência dos vasos (Tab. 3), o que reflete as estratégias das plantas para maximizar a condutividade hidráulica em ambientes comumente caracterizados pela escassez de água, exceto em *T. brasiliensis*, que foi mais plástica com relação ao diâmetro do elemento de vaso, também uma característica para melhorar a eficiência hidráulica. No entanto, os atributos anatômicos da madeira apresentaram, de modo geral, menor IPF, evidenciando a maior herdabilidade de caracteres ou maior grau de resposta às variações edáficas associado a outros módulos das plantas de acordo com o tipo de fator ou recurso mais influente sobre as populações (Kroon *et al.* 2005). No presente estudo, os módulos foliares demonstraram maior IPF em virtude da variação na disponibilidade de nutrientes, associada provavelmente à variação luminosa que ocorre nos ambientes de restinga, influenciando diretamente ajustes na morfoanatomia foliar (Kroon *et al.* 2005). Além disso, o menor IPF em atributos anatômicos da madeira indica condições muito similares de aproveitamento hídrico para tais espécies.

CONCLUSÃO

Evidenciamos que as espécies estudadas apresentaram certa convergência nas respostas anatômicas do lenho e morfológicas foliares em cada área. De um modo geral, os atributos anatômicos do lenho mostraram-se canalizados entre as populações de cada espécie, mas apresentaram uma tendência de aumento na frequência, diâmetro e comprimento dos vasos nas populações de São Francisco do Sul, possivelmente em detrimento do maior aporte hídrico neste local. Por outro lado, os atributos morfológicos evidenciaram maior expansão foliar e investimento em tecido fotossintético nos indivíduos de Barra do Sul, o que pode estar relacionado à melhor condição edáfica nesta área, representada pela baixa acidez e balanço entre nutrientes no solo. A restinga de São Francisco do Sul parece ser um ambiente mais restritivo quando comparado com a restinga da Barra do Sul, ao passo que os menores valores de AEF refletem a maior economia de recursos e o investimento em produção foliar. O reduzido IPF para os atributos do lenho evidenciou uma condição hídrica similar entre as áreas e a consequente convergência anatômica entre as espécies estudadas. Sendo assim, sugere-se que o filtro ambiental é decorrente da qualidade nutricional dos solos das restingas.

REFERÊNCIAS

- Amaral Filho, J.P.R., Fornasieri Filho, D., Farinelli, R. & Barbosa, J.C. 2005. Espaçamento, densidade populacional e adubação nitrogenada na cultura do milho. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 29(3):467-473.
- Anjos Silva, L. 2010. Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da floresta atlântica. Tese 120f. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Araújo, D.S.D. & Lacerda, L.D. 1987. A natureza das restingas. *Ciência Hoje* 6(33):42-48.
- Baas, P. & Carlquist, S.A. 1985. Comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *International Association of Wood Anatomists Journal* 6(4):349-353.
- Baas, P., Wheeler, E. & Fahn, A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *International Association of Wood Anatomists Journal* 4(2-3): 141-159.

- Barros, C.F., Callado, C.H., Marcon, M.L., Costa, C.G., Cunha, M., Lima, H.R.P. & Marquete, O. 2001. Madeiras da mata atlântica: anatomia do lenho de espécies ocorrentes nos remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro – Brasil. Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 100 p.
- Berlyn, G.P. & Miksche, J.P. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State University, Ames. 326 p.
- Boeger, M.R.T., Espíndola Júnior, A., Macari Júnior, A., Reissmann, C.B., Alves, A.C.A. & Rickli F. L. 2009. Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. *Floresta* 31(1):215-225.
- Boeger, M.R.T. & Gluzezak, R.M. 2006. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia. Série Botânica* 61:73-82.
- Boeger, M.R.T., Gluzezak, R.M., Pil, M.W., Goldenberg, R. & Medri, M. 2008. Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no estado do Paraná. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3):443-452.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolutions: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64(7):887-896.
- Climate-Data. 2014. Available at: <http://pt.climate-data.org/location/194495/>. Accessed on 10 December 2014.
- Crawley, M.J. 2007. *The R book*. John Wiley and Sons, Chichester. 950 p.
- Denardi, L. & Marchiori, J.N.C. 2005. Anatomia ecológica da madeira de *Blepharocalyx salicifolius* (H. B. K.) Berg. *Ciência Florestal* 15(2):119-127.
- Dickson, W.C. 2000. *Integrative plant anatomy*. Academy Press, California. 533 p.
- EMBRAPA. 1997. Manual de métodos de análise de solo. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro. 212 p. Disponível em: https://www.agencia.cnpia.embrapa.br/Repositorio/Manual+de+Metodos_00fzvhotqk02wx5ok043a0ram31wtr.pdf. Acessado em 01/02/2016.
- Ennos, A.R. 1999. The aerodynamics and hydrodynamics of plants. *The Journal of Experimental Biology* 202(23):3281-3284.
- Faquin, V. 2005. Nutrição mineral de plantas. Monografia 186 f. Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Franklin, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 155(3924):51.
- Gondim, A.R.O., Puiatti, M., Ventrella, M.C. & Cecon, P.R. 2008. Plasticidade anatômica da folha de taro cultivado sob diferentes condições de sombreamento. *Bragantia* 67(4):1037-1045.
- Gratani, L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany* 313:1-17.
- Hodgson, J.G., Montserrat-Marti, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Plamer, C., Pérez-Rontomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., Espunyo, L.T. & Pla, F.H. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* 108:1337-1345.
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *International Association of Wood Anatomists Journal* 10(3):219-332.
- IBGE. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, São Paulo. 271 p.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York. 423 p.
- Knie, J.L.W. 2002. Atlas ambiental da região de Joinville, complexo hídrico da Baía da Babitonga. Fundação de Amparo à Tecnologia e ao Meio Ambiente, Deutsch Gesellschaft Für Technische Zusammenarbeit, Joinville. 144 p.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica. 198 p.
- Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.F. & Groenendaal, J.N. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166:73-82.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. RiMa, São Carlos. 531 p.
- Leão, Z.M.A.N. & Dominguez, J.M.L. 2000. Tropical Coast of Brazil. *Marine Pollution Bulletin* 41:112-122.
- Lima, M.A.O., Mielke, M.S., Lavinsky, A.O., França, S., Almeida, A.F.A. & Gomes, F.P. 2010. Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. *Scientias Forestalis* 38(87):527-534.
- Lopes, A.S. & Guidolin, J.A. 1989. Interpretação de análise de solo – conceitos e aplicações. Associação Nacional para Difusão de Adubos, São Paulo. 50 p.
- Luchi, A.E. 2004. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica* 27(2):271-280.
- Melo Júnior, J.C.F. & Boeger, M.R.T. 2015. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaará, estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42(2):207-232.
- _____. 2016. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from a restinga in southern Brazil. *Acta Biológica Colombiana* 21:51-62.
- Melo Júnior, J.F.C., Bona, C. & Ceccantini, G. 2012. Anatomia foliar de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae): interpretações ecológicas em diferentes condições edáficas de Cerrado. *Biotemas* 25(4):29-36.
- Miguel, P.S.B., Gomes, F.T., Rocha, W.S.D., Martins, C.E., Carvalho, C.A. & Oliveira, A.V. 2010. Efeitos tóxicos do alumínio no crescimento das plantas: mecanismos de tolerância, sintomas, efeitos fisiológicos, bioquímicos e controles genéticos. *CES Revista* 24:13-29.
- Noble, A.D., Gillman, G.P. & Ruaysoongnern, S.A. 2000. Cation exchange index for assessing degradation of acid soil by further acidification under permanent agriculture in the tropics. *European Journal of Soil Science* 51(2):233-243.
- Paiva, J.G.A., Fank-De-Carvalho, S.M., Magalhães, M.P. & Graciano-Ribeiro, D. 2006. Vermiz vitral 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasílica* 20(2):257-264.
- Poorter, H. & Garnier, E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *In Handbook of functional plant ecology* (F. Pugnaire & F. Valladares, eds.). CRC Press, New York, p. 81-120.
- Ré-Jorge, L. 2007. Plasticidade fenotípica e herbivoria na uivira, *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) em ambiente de duna e restinga. *In Workshop de Prática em Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica*. Universidade de São Paulo, São Paulo, p. 1-3.
- Ronquim, C.C. 2010. Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais. Embrapa, Campinas. 27 p.
- Rosado, B.H.P. & Mattos, E.A. 2010. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. *Journal of Vegetable Science* 21:43-54.
- Sabbi, L.B.C., Ângelo, A.C. & Boeger, M.R.T. 2010. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Irai, Paraná, Brasil. *Iheringia. Série Botânica* 65(2):171-181.
- Santos, M.L.M., Santos, H.G., Agilo, M.L.D., Souza, J.R.S. & Godoy, E.G. 2013. Calendário de solos. Embrapa Solos, Rio de Janeiro. 16 p.
- SBCS. 2004. Manual de adubação e calagem para os estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Porto Alegre. 400 p.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plants communities in stressful habitats marginal to Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90:517-524.
- Silva, K.R., Melo Júnior, J.C.F. & Boeger, M.R.T. 2016. Variações fenotípicas em *Andira fraxinifolia* Benth. (Fabaceae) em duas fitofisionomias de restinga. *Hoehnea* 43(2):229-237.
- Smith, W.K., Volgelmann, T.C., Delucia, E.H., Bell, D.T. & Shepherd, K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide?. *Bioscience* 47(11):785-793.
- Sperry, J.S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Science* 164(3):S115-S127.
- Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5(12):537-542.
- Timm, L.C., Pires, L.F., Roveratti, R., Arthur, R.C.J., Reichard, K., Oliveira, J.C.M., & Bacchi, O.O.S. 2006. Field spatial and temporal patterns of soil water content and bulk density changes. *Scientia Agricola* 63(1):55-64.
- Todorovskiy, E.C.D., Melo Júnior, J.C.F., Amorim, M.W. & Silva, M.M. 2015. Potencial plástico de *Nectandra oppositifolia* Nees. (Lauraceae) em fisionomias de floresta ombrófila densa e restinga. *Natureza on line* 13(12):70-76.

- Valladares, F., Sanches-Gomez, D. & Zavala, M.A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94(6):1103-1116.
- Veloso, C.A.C., Souza, F.R.S., Pereira, W.L.M. & Tenório, A.R.M. 2001. Relação cálcio, magnésio e potássio sobre a produção de matéria seca de milho. *Acta Amazonica* 31(2):193-204.
- 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* 154:147-157.
- White, P.J. 1998. Calcium channels in the plasma membrane of roots cells. *Annals of Botany* 81(2):173-183.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88(4):486-493.
- Zamith, L.R. & Scarano, F.R. 2004. Produção de mudas de espécies das restingas do município do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 18(1):161-176.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, New Jersey. 663 p.