

Estrutura foliar de seis espécies do subosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista

Maria Regina Torres Boeger¹, Miriam Kaehler², João Carlos Ferreira de Melo Júnior², Marion Zaneetti Gomes², Liege da Silva Oliveira², Cláudia Regina Marquetti Chaves² e Eliane de Souza Schottz²

Recebido: 16.03.2006; aceito: 20.10.2006

ABSTRACT - (Leaf structure of six understory species from a remnant of "Floresta Ombrófila Mista"). Plant species from the understory forests are, generally, classified as "ciófitas" due the low light imposed by the dense canopy. This situation certainly favours species that developed adaptive processes related to the limitation or absence of light. This study presents a morphological and anatomical characterization of six species that compose the lower strata of a remnant of "Floresta Ombrófila Mista". Fresh and dry weight, water content, leaf area, specific leaf area, stomata density and leaf thickness were measured from 20 leaves for each species. The analysis of quantitative morphological traits indicated large amplitude, while the internal structure was similar among species, characterized by dorsiventral mesophyll and hypostomatism. The homogeneity of the internal structure appears to be influenced by light limitation whereas the variability of quantitative morphological characteristics is apparently more associated with water availability, which in the study area is large, a consequence of the high precipitation and soil type.

Key words: Araucaria Forest, leaf anatomy, leaf morphology, shade leaves

RESUMO - (Estrutura foliar de seis espécies do subosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista). As espécies dos subosques são, geralmente, classificadas como ciófitas devido à condição de sombreamento imposta pelo dossel. Tal situação certamente favorece espécies que tenham desenvolvido processos adaptativos associados com a diminuição ou ausência de luz. Este trabalho apresenta a caracterização morfo-anatômica de seis espécies que compõem o estrato inferior de um remanescente de floresta ombrófila mista. Massa fresca e seca foliares, teor de água, área foliar, área específica foliar, densidade estomática e espessura dos tecidos foram medidos em 20 folhas de cada espécie. A análise da morfologia quantitativa indicou uma grande amplitude, enquanto que a organização interna da folha foi semelhante entre as espécies, caracterizada pelo mesófilo dorsiventral e hipoestomatismo. A homogeneidade na estrutura interna parece estar fortemente influenciada pela limitada condição de luz, enquanto que a variabilidade das características morfológicas aparentemente é mais dependente da disponibilidade de água, que no ambiente de estudo é grande, em função da alta precipitação e tipo de solo.

Palavras-chave: anatomia foliar, Floresta com Araucária, folhas de sombra, morfologia foliar

Introdução

A Floresta Ombrófila Mista ou Floresta de Pinheiros ou ainda, Floresta com Araucária (Klein 1984) apresenta uma fisionomia bastante característica pela presença da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze, que domina o dossel com sua copa em forma de cálice, e pela ocorrência de algumas espécies das famílias como Podocarpaceae (*Podocarpus lambertii* Klotz), Lauraceae (*Ocotea pulchella* (Nees) Mez, *Ocotea porosa* (Nees) Barroso) e Aquifoliaceae (*Ilex paraguariensis* St. Hill.). A terminologia "mista"

origina-se da mistura de duas floras (tropical afro-brasileira e temperada austro-brasileira) decorrente das condições propícias do Planalto Meridional Brasileiro, cujos fatores ambientais estão associados à latitude e às altitudes que determinam uma situação peculiar na Região Neotropical (IBGE 1992).

Devido à região de ocorrência estar ligada a outras formações vegetais tais como a floresta ombrófila densa, floresta estacional decidual e campos sulinos, a composição florística e estrutural da floresta mista apresentam variações ao longo de sua área de distribuição, nas quais a espécie dominante

1. Centro Politécnico, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Laboratório de Anatomia Ecológica, Caixa Postal 19.031, 81531-990 Curitiba, PR, Brasil
2. Centro Politécnico, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Caixa Postal 19.031, 81531-990 Curitiba, PR, Brasil
3. Autor para correspondência: rboeger@ufpr.br

(*A. angustifolia*) associa-se com diferentes grupos de espécies (Klein 1960). Conseqüentemente, o sub-bosque é formado por diversos tipos de agrupamentos vegetais, consoante com o estágio de desenvolvimento dos mesmos e de acordo com os diferentes locais onde ocorrem. Nos subboscques mais desenvolvidos, os agrupamentos vegetais são formados por um pequeno número de espécies arbóreas (Klein 1984).

As espécies pertencentes aos subboscques, geralmente, são classificadas como ciófitas obrigatórias ou facultativas devido à condição de sombreamento imposta pelo dossel. Tal situação impõe às espécies processos adaptativos condicionados pela diminuição ou ausência de luz (Kozlowski & Pallardy 1997). As adaptações fotossintéticas com relação às condições de luz estão, usualmente, associadas com as mudanças anatômicas e fisiológicas na folha (Klich 2000), órgão da planta mais suscetível a alterações ambientais (Dickison 2000).

De uma maneira geral, as ciófitas exibem folhas grandes e macias com pouco desenvolvimento de tecidos mecânicos, cutícula pouco espessa e tecido paliádico formado por um único estrato ou até mesmo ausente. Estas características são consideradas típicas de plantas de sombra (Givnish 1988, Dickison 2000).

Em florestas, estudos sobre a fitocomunidade com enfoque na estrutura foliar, limitam-se às espécies mais importantes de algumas formações (Medina *et al.* 1990, Turner *et al.* 1995) ou ainda as dominantes que formam o dossel. Investigações da estrutura foliar de espécies do subosque encontram suporte nos estudos comparativos de folhas de sol e sombra e, muitas vezes, são monoespecíficos.

Assim, este trabalho apresenta a caracterização morfológica e anatômica de seis espécies que compõem o estrato inferior de um remanescente de floresta ombrófila mista, com o objetivo de avaliar as estratégias utilizadas por estes vegetais para se desenvolver em ambientes sombrios. Os resultados obtidos são comparados com outros estudos que utilizam a morfologia foliar como indicador fisionômico.

Material e métodos

O estudo foi realizado num fragmento de Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), localizado no Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná, região leste do Município de Curitiba, PR (25°25'S e 49°17'W), numa altitude de 900 m (Hirai *et al.* 1998), com cerca de 2,5 ha. Segundo os dados fornecidos pelo Instituto Tecnológico SIMEPAR para

o ano de 2003, a temperatura média anual de Curitiba é de 17,8 °C, sendo a maior temperatura média durante o mês de fevereiro de 23,1 °C e a menor durante o mês de agosto, de 13,2 °C. A média anual de umidade relativa do ar é cerca de 85% e precipitação anual total é de 1.175,7 mm, sendo março o mês de maior precipitação média, com 165,1 mm e agosto o de menor, com 9,0 mm, sem ocorrência de deficiência hídrica ao longo do ano. Na área predominam os solos hidromórficos, próximos aos canais de drenagem, e os Cambissolos e Podzólicos ocorrem nas regiões mais drenadas. O relevo é suave ondulado (Neto *et al.* 2001). A área de estudo possui dois estratos arbóreos bem definidos, com o subosque sombreado. A incidência de luz foi medida com luxímetro digital Chauvin Arnoux, modelo CA 810 (Paris, França), sendo que a intensidade luminosa do subosque foi estimada em 9,4%.

Estudos florísticos prévios foram realizados na área de estudo que serviram de consulta para a escolha das espécies (Cervi *et al.* 1989). Seis espécies de hábito arbustivo ou arbóreo foram selecionadas, sendo que o critério de seleção das espécies baseou-se no número mínimo de indivíduos (cinco) com altura mínima de 2,0 m e altura máxima de até 3 m, para melhor padronizar a condição luminosa. As espécies selecionadas foram *Leandra australis* (Cham) Cogn. (Melastomataceae), *Roupala brasiliensis* Klotz (Proteaceae), *Piper gadichaudianum* Kunth. (Piperaceae), *Myrcia rostrata* D.C. (Myrtaceae); *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae) e *Pavonia sepium* St. Hill. (Malvaceae). O material botânico resultante dos estudos florísticos encontra-se depositado no Herbário do Departamento de Botânica (UPCB) da UFPR, sob os seguintes registros: *Leandra australis* (30.850), *Roupala brasiliensis* (17.216), *Piper gadichaudianum* (50.271), *Myrcia rostrata* (28953) e *Pavonia sepium* (15.923).

Leandra australis caracteriza-se por ser uma espécie arbustiva ou subarbustiva, de 1 a 2 m de altura com folhas inteiras e opostas, ocorrendo em capoeiras (Wurdack 1962). *Roupala brasiliensis*, conhecida como carvalho-brasileiro, é uma árvore perenifólia a semicaducifólia, com 10 a 20 m de altura. Possui folhas simples, alternas e ocorre na região centro-oeste, sudeste e sul do Brasil, em florestas secundárias, apresentando regeneração natural em florestas secundárias. É uma espécie secundária tardia que ocorre com porte arbustivo no cerrado e em florestas de galeria. Em florestas tropicais e subtropicais, possui

porte mediano a grande (Lorenzi 1992, Gonzalez *et al.* 2004). *Piper gadichaudianum* possui folhas simples, alternas, com ápice acuminado. Caracteriza-se como uma espécie arbustiva de 1 a 3 m de altura, e sua ocorrência está associada às clareiras e bordas. É comum em ambientes de regeneração e na floresta ombrofila densa, em estágio secundário (Guimarães & Valente 2001). *Myrcia rostrata* possui porte pequeno, de 4 a 8 m, com copa irregular e rala, podendo atingir até 12 m de altura dentro da floresta. As folhas são simples, cartáceas, com glândulas visíveis por transparência, pecioladas e com nervação densa reticulada. Esta espécie é heliófita, seletiva higrófila, pioneira, característica de áreas abertas, como borda de capões e subosque de pinhais (Lorenzi 1998, Backes & Irgang 2002). *Cupania vernalis*, conhecida como camboatá, é uma árvore perenifólia, com folhas alternas, compostas, pinadas, com até 18 folíolos. Ocorre em diferentes estratos da floresta, comportando-se, muitas vezes, como uma espécie esciófita (Lorenzi 1992, Backes & Irgang 2002), podendo atingir até 9 m de altura. *Pavonia sepium* é uma espécie com porte arbustivo, possui folhas alternas e inteiras e geralmente ocorre nas florestas litorâneas e ombrófila mista, podendo atingir até 3 m de altura (Müller & Waechter 2001).

Foram coletadas seis folhas e/ou folíolos de sombra completamente expandidos entre o 4º e 6º nós a partir do ápice, por indivíduo, num total de cinco indivíduos, para cada uma das espécies, totalizando 30 folhas. No caso de folhas compostas (*C. vernalis*), coletou-se os folíolos medianos, os quais foram interpretados como folhas simples (Bongers & Popma 1990). Das 30 folhas, dez foram fixadas em FAA (Kraus & Arduin 1997) por aproximadamente 48 h e armazenadas em álcool etílico 70% e 20 folhas foram pesadas imediatamente após a coleta. Posteriormente, as mesmas folhas foram secas em estufa a 55 °C, até obter massa constante. Ramos vegetativos foram coletados para identificação e descrição morfológica das espécies.

As massas (g) fresca e seca foram mensuradas em balança analítica Celtac, modelo FA2104N, com precisão de 0,0001 g e o teor de água (%) foi calculado pela representatividade percentual da diferença entre a massa fresca e a massa seca em relação à massa fresca. A área foliar (cm²) foi calculada a partir da imagem digitalizada em scanner de mesa, com o programa Sigma Scan (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA) e a área foliar específica (AFE,

cm² g⁻¹) estimada pela relação área foliar/massa seca (Witkowski & Lamont 1991).

Nas folhas secas previamente, foi estimada a densidade estomática, a partir da modelagem da face abaxial da epiderme com esmalte de unha incolor, pela contagem dos estômatos situados numa área de 1,0 mm², utilizando-se 20 campos, um por folha.

As análises anatômicas foram realizadas a partir de preparações semipermanentes de secções transversais do terço médio da folha, obtidas à mão livre, com auxílio de lâmina de barbear. As secções foram clarificadas em hipoclorito de sódio a 10 % e, posteriormente, coradas com azul de toluidina (O'Brien *et al.* 1965) e montadas em glicerina a 30%. As fotomicrografias foram realizadas em microscópio fotônico (Olympus BA 51) com máquina fotográfica acoplada (Canon S55). As escalas foram incluídas com o programa Image J (Abramoff *et al.* 2004). A medição das espessuras (μm) total e dos tecidos foi feita em microscópio fotônico, com auxílio de ocular micrométrica.

As médias e respectivos erros-padrão foram calculados para todas as variáveis quantitativas. Foi realizada análise de variância de uma via (ANOVA) entre todas as variáveis tendo sido testada a normalidade dos resíduos e comparadas as médias através do Teste de Comparação Múltipla de Tukey com o programa JMP versão 4.0.4 (SAS 2000), com nível de 5% de probabilidade. Com este mesmo programa também foi realizado o Teste de Correlação de Pearson tendo sido considerada alta correlação quando $-0,6 \geq r \geq 0,6$. A análise dos componentes principais (PCA) foi utilizada para determinar a maior variância entre as variáveis quantitativas, através do programa Past, versão 1,34 (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

A análise de variância (ANOVA) indicou uma grande variabilidade entre as espécies (tabela 1) para as características quantitativas morfológicas estudadas. Os dados mostraram que os valores médios dessas características variaram entre as espécies e alguns destes diferiram estatisticamente.

Os maiores valores médios para área foliar em *Roupala brasiliensis*, para as espessuras da face adaxial e abaxial da epiderme e para o teor de água de *Piper gaudichaudianum* foram significativamente diferentes, quando comparados com os valores médios das demais espécies.

Tabela 1. Valores médios e respectivos erros-padrão das variáveis morfológicas e anatômicas das espécies em estudo. Letras iguais representam médias não significativamente diferentes. Espessuras total e dos tecidos, n = 10 (q = 2,89, GL=59); demais variáveis, n = 20 (q = 2,90 GL = 119).

	<i>Leandra australis</i>	<i>Roupala brasiliensis</i>	<i>Piper gaudichaudianum</i>	<i>Myrcia rostrata</i>	<i>Cupania vernalis</i>	<i>Pavonia sepium</i>
Massa seca (g)	0,07 ± 0,00 ^b	0,18 ± 0,01 ^a	0,08 ± 0,01 ^b	0,07 ± 0,00 ^b	0,19 ± 0,02 ^a	0,06 ± 0,00 ^b
Teor de água (%)	68,43 ± 0,81 ^b	69,74 ± 0,93 ^b	73,74 ± 0,86 ^a	56,27 ± 1,8 ^c	50,46 ± 0,83 ^d	54,06 ± 0,35 ^c
Área foliar (cm ²)	13,09 ± 0,64 ^d	37,87 ± 2,43 ^a	21,47 ± 1,34 ^c	9,67 ± 0,54 ^d	30,79 ± 3,05 ^b	14,86 ± 1,00 ^d
AFE (cm ² .g ⁻¹)	195,80 ± 7,97 ^b	206,15 ± 3,87 ^b	278,07 ± 5,82 ^a	142,34 ± 2,34 ^b	167,84 ± 12,67 ^b	270,25 ± 5,47 ^a
Espessura total (μm)	96,35 ± 3.18 ^c	175,34 ± 7.95 ^a	131,25 ± 3.42 ^b	161,43 ± 5.86 ^a	159,81 ± 3.29 ^a	112,02 ± 4.26 ^c
Densidade estomática (n°.mm ⁻²)	532 ± 27 ^a	244 ± 20 ^b	130 ± 10 ^c	440 ± 22 ^a	179 ± 8 ^c	457 ± 32 ^a
Espessura da epiderme adaxial (μm)	13,79 ± 0,34 ^c	19,86 ± 1,05 ^b	27,80 ± 1,53 ^a	18,39 ± 1,67 ^{b,c}	21,53 ± 0,99 ^b	21,11 ± 1,18 ^b
Espessura da epiderme abaxial (μm)	10,03 ± 0,28 ^b	16,72 ± 1,71 ^c	30,30 ± 1,13 ^a	19,24 ± 1,89 ^c	20,69 ± 0,96 ^c	9,61 ± 0,64 ^b
Espessura do parênquima paliçádico (μm)	28,22 ± 1.85 ^b	42,32 ± 2.97 ^a	33,65 ± 2.90 ^b	52,34 ± 4.62 ^a	32,01 ± 0,99 ^b	28,84 ± 2,04 ^b
Espessura do parênquima lacunoso (μm)	44,31 ± 1,73 ^c	96,45 ± 8,28 ^a	39,50 ± 2,60 ^c	71,47 ± 4,91 ^b	85,58 ± 2,01 ^{a,b}	52,46 ± 2,81 ^c
Razão parênquima Lacunoso/paliçádico	1,61	2,42	1,22	1,46	2,70	1,89

As demais características analisadas apresentaram diferenças significativas apenas entre algumas espécies. Os valores de espessuras total e do parênquima lacunoso das folhas de *Roupala brasiliensis*, apesar de também serem maiores, não diferiram significativamente de algumas espécies, como *Cupania vernalis* (tabela 1). Os maiores valores de AFE de *Pavonia sepium* foram semelhantes aos de *P. gaudichaudianum*, que diferiram significativamente das demais espécies. Os maiores valores para densidade estomática das folhas de *Leandra australis* não foram estatisticamente diferentes apenas dos valores das folhas de *Myrcia rostrata* e *P. sepium*, enquanto que os maiores valores de massa seca ocorreram nas folhas de *Cupania vernalis*, apesar de não haver diferenças significativas com os valores de *R. brasiliensis*. As folhas de *M. rostrata* apresentaram os maiores valores para a espessura do parênquima paliçádico, entretanto este valor é semelhante e não estatisticamente diferente de *R. brasiliensis* (tabela 1).

A razão parênquima lacunoso/paliçádico apresentou para todas as espécies valores > 1 (tabela 1), sendo os maiores valores encontrados para as espécies *C. vernalis* e *R. brasiliensis*, respectivamente.

A análise de componente principal (PCA) mostrou que os dois primeiros componentes (massa seca e área foliar) explicaram 80% da variância total (figura 1,

tabela 2). A massa seca e a área foliar são as mais relacionadas com PC1, que explicou 54,4 % da variância (tabela 2). PC2 explicou 25,6 % da variância (figura 1, tabela 2) e relaciona-se quase que exclusivamente com teor de água (tabela 2). No PC1, observa-se um agrupamento para as espécies *L. australis*, *P. sepium* e *M. rostrata*, enquanto *C. vernalis* e *R. brasiliensis* apresentaram uma ampla variação e *P. gaudichaudianum* apresenta distribuição intermediária entre os grupos citados (figura 1). No PC2, observa-se dois grupos isolados: *P. gaudichaudianum* e *P. sepium*, enquanto *C. vernalis*, *L. australis*, *R. brasiliensis* e *M. rostrata* apresentaram distribuição mais homogênea para o conjunto de caracteres analisados.

Todas as espécies estudadas possuem epiderme uniestratificada, tanto na face adaxial como na abaxial (figuras 2-7). As células variaram em forma (figuras 8-11), como observado na face adaxial das epidermes de *P. gaudichaudianum* e *C. vernalis*, que são formadas por células grandes e retangulares a quadradas em vista frontal (figura 8). Todas as espécies estudadas apresentaram estômatos somente na face abaxial, caracterizando as folhas como hipostomáticas (figuras 9, 11). Tricomas numerosos e bifurcados, que ocorrem na face abaxial da epiderme, foram observados em *R. brasiliensis* (figura 6). Tricomas pluricelulares unisseriados, em ambas as

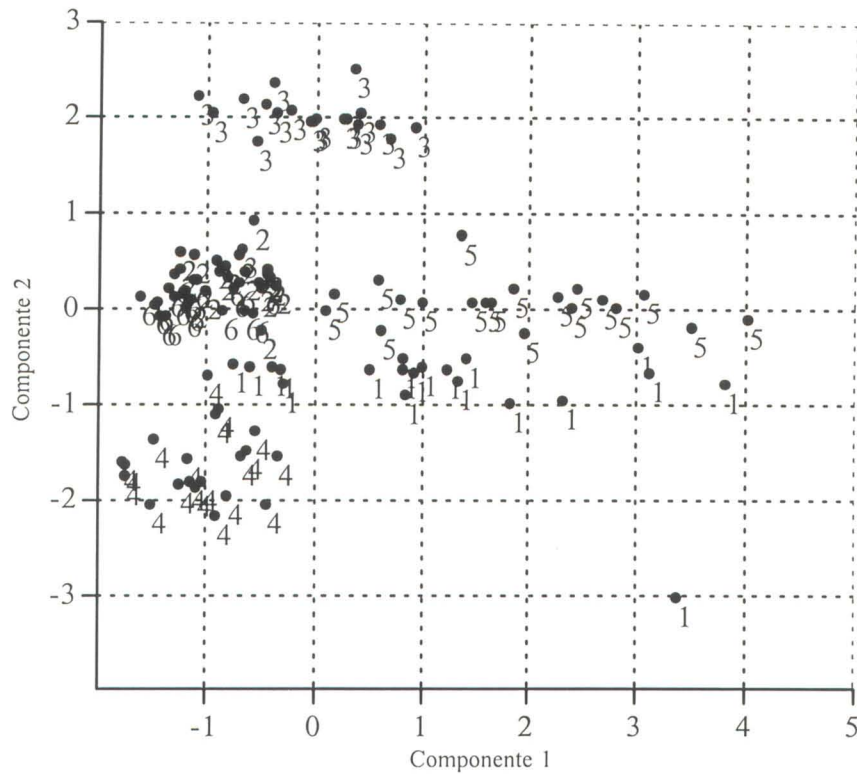


Figura 1. Análise de componentes principais (PCA) de uma matriz de correlação de características foliares das espécies estudadas. Os dois primeiros eixos principais explicam 54,4 e 25,6 % da variância dos dados, respectivamente. 1. *Cupania vernalis*; 2. *Leandra australis*; 3. *Piper gadichaudianum*; 4. *Pavonia sepium*; 5. *Roupala brasiliensis*; 6. *Myrcia rostrata*.

faces da epiderme foram encontrados em *P. gadichaudianum*. Ainda nesta espécie, ocorre uma camada subepidérmica na face abaxial, aclorofilada, com dimensões maiores quando comparadas com as células do parênquima lacunoso (figura 3).

O mesofilo é tipicamente dorsiventral em todas as espécies, diferenciado em parênquimas paliçádico e lacunoso (figuras 2-7). O parênquima

paliçádico é caracterizado por uma camada de células justapostas e o parênquima lacunoso por duas a três camadas de células, com espaços intercelulares grandes. Em *P. sepium*, ocorre uma segunda camada mais interna de parênquima paliçádico (figura 5), cujas células apresentam um formato cônico. As glândulas estão presentes no mesofilo de *P. gadichaudianum* e de *M. rostrata* (figura 4). Nesta última, células com conteúdo escuro (provavelmente compostos fenólicos) foram encontradas no mesofilo (figura 4). Em *P. sepium*, drusas foram observadas no mesofilo.

Os feixes vasculares imersos no mesofilo são do tipo colateral e envoltos por uma bainha parenquimática na maioria das espécies estudadas, com exceção de *C. vernalis* (figura 7) e *M. rostrata* (figura 4) que apresentaram extensão de bainha esclerenquimática.

Discussão

Folhas que se desenvolvem em ambientes com menor disponibilidade de luz, como os subosques de

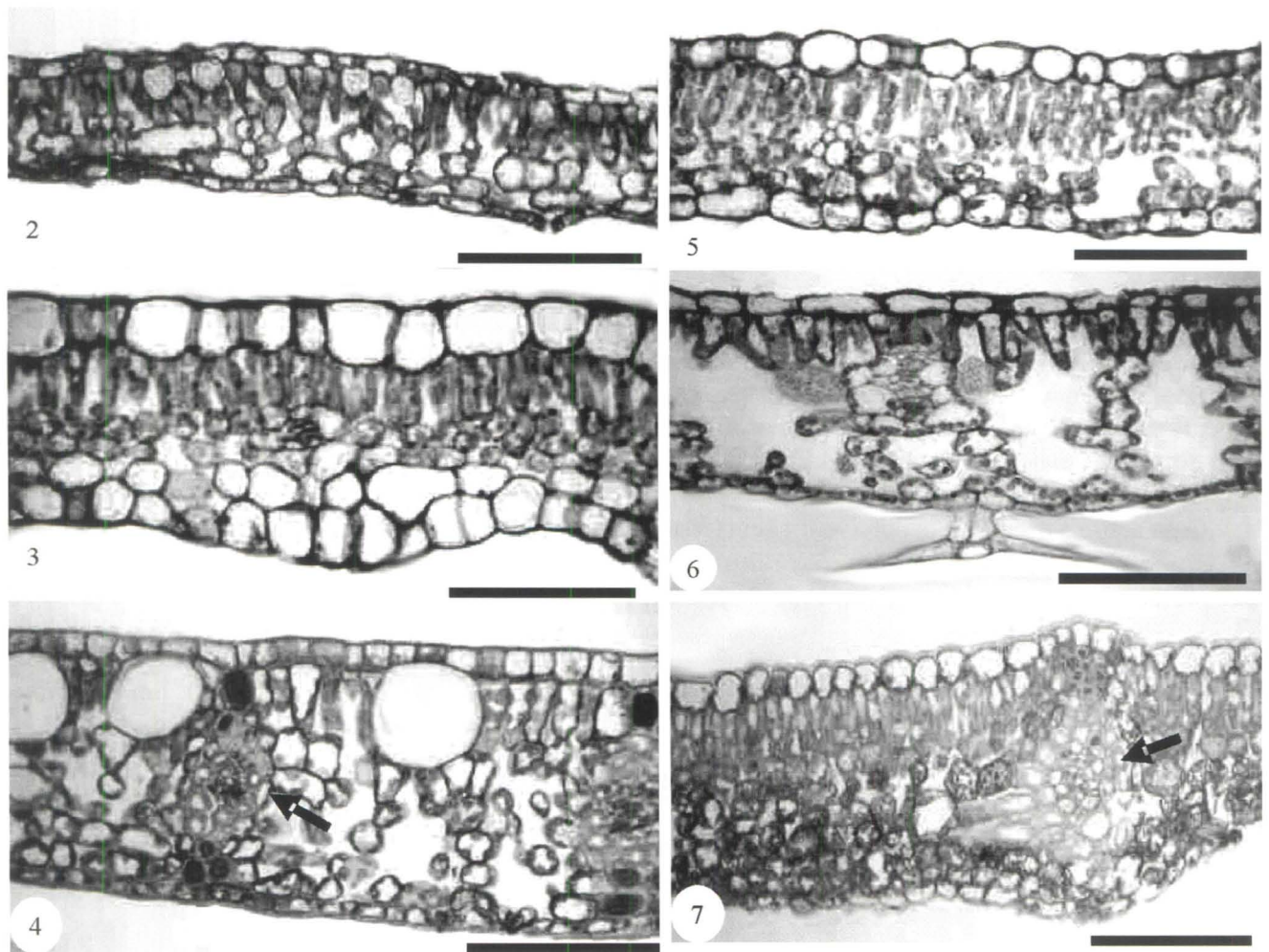
Tabela 2. Componentes principais da matriz de correlação entre as medidas das folhas das espécies estudadas (n = 20).

Variáveis	Componente principal	
	1	2
Massa seca	0,93	-0,1177
Área foliar	0,92	0,1273
Espessura total da lâmina	0,65	-0,2215
Teor de água	0,14	0,9742
Variância explicada pelos componentes	2,16	1,02
Porcentagem do total da variância explicada (%)	54,4	25,60

florestas ombrófilas, tendem a apresentar características morfológicas como maiores áreas foliares, menores massas secas, menores densidades estomáticas por unidade de área, menor espessura da lâmina foliar e estas características são interpretadas como estratégias para maior captação de luz difusa que se propaga no interior das formações florestais (Givinish 1988). As características morfológicas acima mencionadas, no entanto, podem não responder apenas à condição de luz. Vários autores relacionam estas características com outros fatores ambientais como altitude (Camerik & Werger 1981), disponibilidade hídrica do solo (Rôças *et al.* 2001), concentração de nutrientes (Boeger *et al.* 2005), entre outros.

Entre as características morfológicas foliares estudadas, a área foliar e massa seca explicaram a maior variância entre todas as características analisadas, indicando que as espécies em estudo utilizam diferentes estratégias para o uso de recursos disponíveis (Wilson *et al.* 1999, Vendramini *et al.* 2002). Plantas cujas folhas possuem maiores áreas e menores massas secas, como *P. gaudichaudianum*, parecem produzir mais tecido fotossintetizante e são mais vulneráveis à herbivoria, enquanto que folhas com menores áreas e maiores massas secas produzem maior quantidade de tecido mecânico e retêm por mais tempo os recursos obtidos como os nutrientes (Wilson *et al.* 1999).

Segundo Parkhurst & Loucks (1972), a área foliar “ótima” de uma dada espécie é diretamente



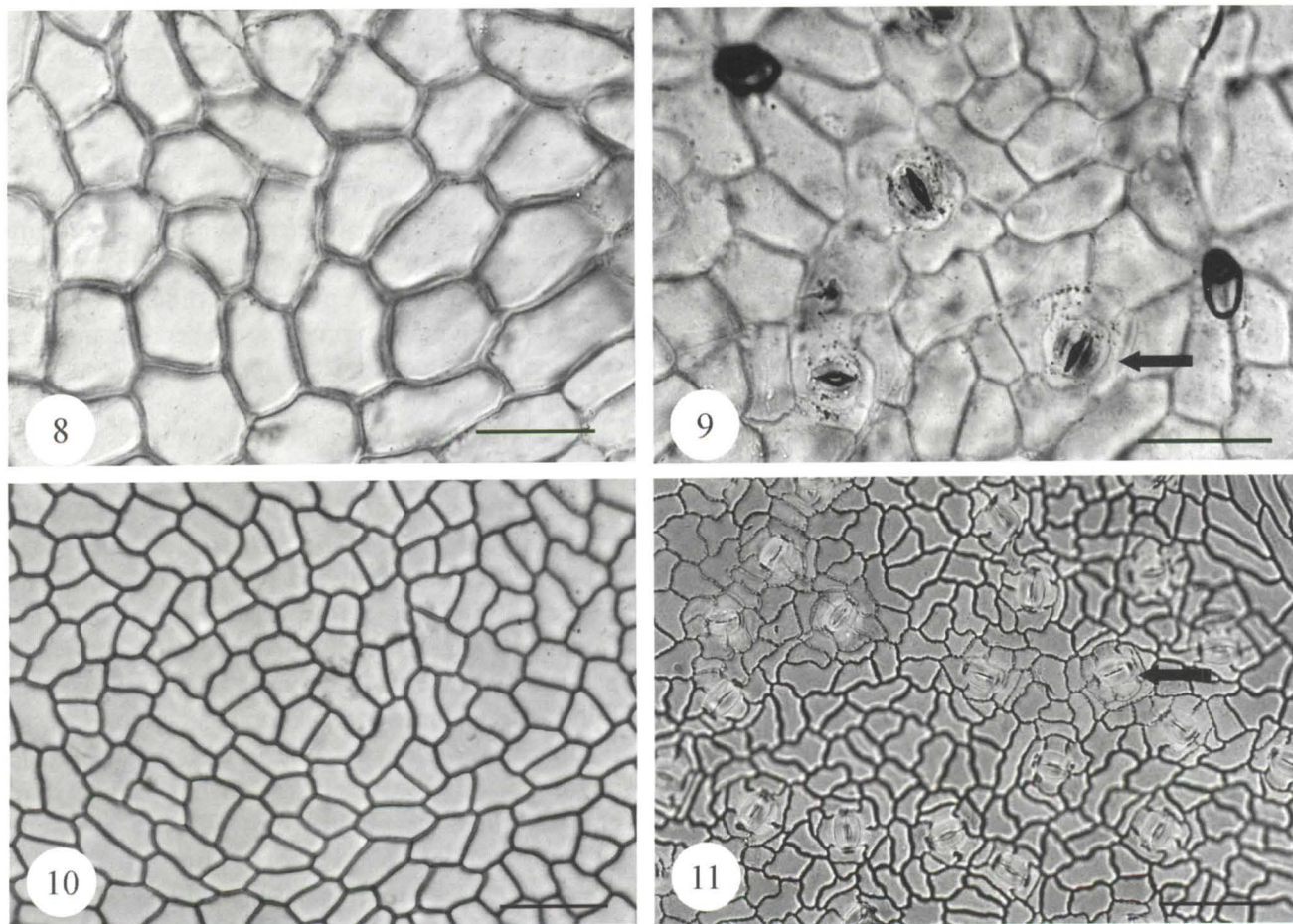
Figuras 2 - 7. Secções transversais da lâmina foliar. 2. *Leandra australis*. 3. *Piper gaudichaudianum*. 4. *Myrcia rostrata*. 5. *Pavonia sepium*. 6. *Roupala brasiliensis*. 7. *Cupania vernalis*. Barra = 200 μ m. A seta preta indica feixe vascular com extensão de bainha esclerenquimática.

influenciada pela eficiência do uso da água, que consiste na relação entre o CO₂ assimilado e a perda de água através da transpiração. Com base neste conceito, espera-se que folhas com maiores áreas foliares sejam encontradas em locais com maior disponibilidade de água e baixa intensidade luminosa, como o local de estudo, que apresenta uma pluviosidade bem distribuída ao longo do ano além da baixa disponibilidade de luz, devido ao dossel compacto. As menores áreas foliares são encontradas, freqüentemente, em ambientes mais secos e com alta intensidade luminosa (Givnish 1988, Klich 2000).

As folhas com maiores massas secas apresentaram as maiores áreas foliares, conforme indicado pela correlação positiva ($r = 0,87$ $p < 0,05$)

entre estas duas variáveis. Entretanto, espécies com diferentes áreas foliares (*L. australis* e *M. rostrata*) e (*R. brasiliensis* e *C. vernalis*) apresentaram a mesma massa seca. Provavelmente, esta diferença é decorrente da presença das extensões de bainha esclerenquimática presentes em *M. rostrata* e *C. vernalis*.

Os valores médios para área foliar e massa seca para o grupo de plantas estudadas (tabela 3) estão abaixo dos valores médios encontrados para as espécies de sombra de florestas temperadas (Ashton & Berlyn 1994, Hanba *et al.* 2002) e floresta ripária da Serra do Cipó (Marques *et al.* 2000). No entanto, estão bem acima dos valores encontrados para as espécies de sombra estudadas na floresta ciliar da



Figuras 8 - 11. Vistas frontais das faces abaxial e adaxial da epiderme foliar. 8. Face adaxial de *Piper gaudichaudianum*. 9. Face abaxial de *Piper gaudichaudianum*. 10. Face adaxial de *Cupania vernalis*. 11. Face abaxial de *Cupania vernalis*. Barra = 20 μ m. A seta preta indica os estômatos.

Tabela 3. Quadro comparativo dos valores médios das características morfológicas foliares de espécies em condição de sombra de diferentes formações vegetacionais. nc = não calculado.

Autor e data	Formação vegetacional e local	Nº de sp	Densidade estomática (nº mm ⁻²)	Área foliar (cm ²)	Massa seca (mg)	Espessura total (µm)	Espessura parênquima paliçádico (µm)	Espessura parênquima lacunoso (µm)
Marques <i>et al.</i> 1999	Floresta ciliar, MG	1	74	2,4	18,5	134	61	50
Hanba <i>et al.</i> 2002	Floresta temperada, Japão	3	595	29,2	nc	nc	nc	nc
Marques <i>et al.</i> 2000	Floresta ripária, MG	2	257	36,6	341	137	49	61,5
Ashton & Berlyn 1994	Floresta temperada úmida, New England, USA	3	514	nc	nc	89,3	215	nc
Ashton & Berlyn 1992	Floresta ombrófila densa terras baixas, Sri Lanka	4	378	nc	nc	128,8	35,7	nc
Cao 2000	Restinga – clareira, Bornéu	5	257	nc	nc	188,8	36,1	119,3
Cao 2000	Restinga – subosque, Bornéu	7	199	nc	nc	255,1	63,3	156,6
Mendes <i>et al.</i> 2001	Vegetação esclerófila, Portugal	1	79	4,5	51,4	250	46,5	181
Este estudo	Floresta ombrófila mista, PR	6	330	21,3	107,2	139,4	36,2	64,9

Serra do Cipó (Marques *et al.* 1999) e da vegetação esclerófila do Mediterrâneo (Mendes *et al.* 2001). Apesar destas espécies estarem em condições de sombreamento, possivelmente, as diferenças observadas entre as formações florestais ocorram em função do efeito sinérgico das condições de luz, hídricas e nutricionais, fazendo com que cada formação vegetacional possua espécies com características morfológicas ajustadas para a condição ambiental imposta.

Entre as características morfológicas foliares estudadas, a AFE e a espessura são consideradas as principais características indicadoras de taxa de crescimento e das estratégias do uso de recursos pelas plantas (Wilson *et al.* 1999, Vendramini *et al.* 2002). Folhas com altos valores de AFE são mais produtivas, apesar de serem mais vulneráveis a herbivoria e geralmente ocorrem em ambientes com maior disponibilidade de recursos (Wilson *et al.* 1999). A AFE também tem sido interpretada por vários autores (Camerik & Werger 1981, Marin & Medina 1981) como índice de esclerofilia, sendo que os valores mais altos indicam mesofilia, como as espécies estudadas, em função das maiores áreas foliares e baixos valores de massa seca.

A AFE pode ser afetada diretamente pela massa seca, espessura do mesófilo, tecidos de sustentação e teor de água (Meziani & Shipley 1999). Isto é observado em *P. gaudichaudianum* e *P. sepium*, que apesar de apresentarem massas secas semelhantes a *L. australis* e *M. rostrata*, possuem diferentes valores médios para área foliar e teor de água. *Piper*

gaudichaudianum apresenta os maiores valores médios de área foliar e teor de água entre as quatro espécies e pouco tecido mecânico, o que explica o maior grau de mesofilia, indicada pelo alto valor de AFE. Os baixos valores de massa seca são devido ao maior valor médio de teor de água, armazenada principalmente nas células epidérmicas e subepidérmicas. Esta capacidade de armazenamento reflete a maior espessura da epiderme tanto das faces adaxial como abaxial. Em contrapartida, o alto valor médio de AFE em *P. sepium* parece ser determinado, principalmente, pelo baixo valor de massa seca desta espécie.

Os maiores valores médios de espessura total da lâmina ocorreram nas espécies que apresentaram maior espessura dos tecidos que compõem o mesófilo, como em *R. brasiliensis*, *M. rostrata* e *C. vernalis*, como indica a correlação positiva da espessura total com as espessuras do parênquima lacunoso ($r = 0,84$ $p < 0,05$) e do paliçádico ($r = 0,63$ $p < 0,05$). Entretanto, todas as espécies possuem folhas que podem ser consideradas pouco espessas (< 200 µm), apesar de diferirem estatisticamente entre si. Espécies com folhas finas são características de plantas mesófilas de subosque (Thompson *et al.* 1992) e das formações vegetacionais como florestas ombrófilas (tabela 3).

Ao contrário das esclerófilas, as mesófilas além de possuírem lâminas finas (< 200 µm), como as espécies aqui estudadas, também apresentam pouco tecido de sustentação (Marques *et al.* 1999, Wilson *et al.* 1999). As espécies com maior espessura são

Roupala brasiliensis, devido a maior espessura do parênquima lacunoso, e *C. vernalis* e *M. rostrata*, que apresentaram extensões de bainha esclerenquimática, indicando a contribuição dos tecidos mecânicos na espessura destas duas últimas espécies (Garnier & Laurent 1994).

Os valores médios de densidade estomática de espécies de sombra geralmente são menores dos que os encontrados para folhas de sol (Marques *et al.* 1999, Mendes *et al.* 2001), uma vez que os estômatos em condições de menor luminosidade (e conseqüentemente maior umidade relativa do ar) podem permanecer abertos por mais tempo (Lleras 1977, Larcher 2000). Entretanto, os valores médios para a densidade estomática de folhas de sombra podem variar grandemente, como pode ser observado na bibliografia (tabela 3). O valor médio encontrado neste estudo indica que, nas folhas observadas, a densidade estomática encontra-se próxima aos valores médios das folhas de sombra encontrados para as espécies das florestas riparia e ombrófila densa de terras baixas (tabela 3). Porém é importante salientar que a maioria dos valores médios das folhas de sombra obtidos neste estudo está acima dos valores encontrados para algumas folhas de sol como em *Sebastiania myrtilloides* (121 estômatos mm⁻²), observado por Marques *et al.* (1999), e em *Myrtus communis* (143 estômatos mm⁻²), registrado por Mendes *et al.* (2001).

Apesar da maior densidade estomática relacionar-se positivamente com condições xéricas, a grande variabilidade da densidade estomática entre as mesófitas e entre as folhas de sombra, indica que a eficiência dos estômatos na regulação da perda de água pode não estar diretamente relacionada como o tamanho e densidade dos estômatos (Klich 2000). Assim, os valores médios de densidade estomática podem ser determinados pelo microclima onde a folha se desenvolve além da estrutura foliar (área foliar, organização do mesófilo e espessura da lâmina) de cada espécie (Gutschick 1999).

Embora exista variabilidade entre os caracteres quantitativos foliares para as espécies estudadas, a estrutura anatômica foliar não apresentou grande variação. Todas as espécies apresentaram a lâmina foliar composta por epiderme uniestratificada, nas duas faces, com mesófilo assimétrico formado por uma camada de células de parênquima paliçádico e com duas a três camadas de parênquima lacunoso. Este é o tipo de mesófilo mais comum encontrado entre as

folhas de dicotiledôneas (Fahn 1990).

Além dos fatores ambientais como luz, temperatura, solo e umidade (Larcher 2000), a organização da estrutura interna foliar é diretamente influenciada pelo balanço econômico entre o ganho de carbono e a perda da água (Givnish & Vermeij 1976). Assim, é esperado que as folhas de ambientes sob menor intensidade luminosa sejam mais finas em decorrência de poucas camadas de parênquima paliçádico e maior desenvolvimento do parênquima lacunoso (Vogelmann *et al.* 1996, Cao 2000). Isto pode ser observado na razão parênquima lacunoso/paliçádico > 1 entre as espécies estudadas.

Em todas espécies estudadas, observou-se a ocorrência de uma única camada de parênquima paliçádico, bem definida. Em algumas espécies, uma segunda camada mais interna, cujas células apresentaram formato mais irregular, caracterizaram um parênquima intermediário entre o paliçádico e o lacunoso, como em *M. rostrata* e *R. brasiliensis*. Os tecidos parenquimáticos clorofilianos, além de se diferenciarem na forma e tamanho das células, diferem também na quantidade de espaços intercelulares e na área superficial da célula por unidade de volume, o que afeta diretamente a taxa fotossintética (Parkhurst 1986). A ocorrência de um maior número de camadas do parênquima lacunoso em plantas de sombra está relacionado com a baixa radiação da luz, que é predominantemente difusa no interior da floresta (Larcher 2000).

O formato irregular juntamente com os espaços intercelulares do parênquima lacunoso gera muitas interfaces entre o ar e a água, que refletem e refratam a luz, o que torna aleatória a sua direção de movimento aumentando a trajetória dos fótons e conseqüentemente aumentando a probabilidade de absorção (Taiz & Zeiger 2004). Conseqüentemente, o parênquima lacunoso é mais eficiente na distribuição da luz difusa no interior da folha do que as células do parênquima paliçádico (Vogelmann *et al.* 1996) e a presença de maior número de camadas do parênquima lacunoso aumenta esta eficiência. Em ambientes com menor intensidade luminosa, como nos subosques de floresta, a ocorrência da relação parênquima lacunoso/paliçádico > 1 torna-se vantajosa como um mecanismo de otimização de captura de luz (Vogelmann *et al.* 1996, Taiz & Zeiger 2004).

Segundo Givnish (1988), a convergência entre espécies de diferentes famílias ou ordens no que se refere à expressão de uma dada característica (como

a estrutura interna foliar) em plantas restritas a uma determinada condição ambiental, como a condição de luz, é tida como a principal evidência que tal evento é resultado da seleção natural. A convergência de um padrão de resposta a um determinado nível de irradiância pode identificar um padrão de aclimação, que supostamente é geneticamente determinado, como adaptativo. Por outro lado, a disponibilidade de outros recursos vitais para as plantas, como a água e nutrientes, parece determinar uma menor pressão seletiva sobre algumas das características morfológicas quantitativas estudadas. Se os recursos não são limitantes a pressão seletiva é menor, permitindo a existência de estruturas e morfologias menos eficientes no uso dos recursos para atender as necessidades vitais das diferentes espécies vegetais.

Concluindo, a homogeneidade da estrutura interna das espécies estudadas parece estar fortemente influenciada pela limitada condição de luz, enquanto que a variabilidade das características morfológicas quantitativas é aparentemente mais dependente da disponibilidade de água, que no ambiente de estudo é alta, em função da alta precipitação e tipo de solo.

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica pelo auxílio financeiro, ao Biólogo Nilson Belém Filho pela confecção do laminário e ao Dr. Márcio Pie pela ajuda na análise do PCA.

Literatura citada

- Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J. & Ram, S.J.** 2004. Image Processing with Image J. *Biophotonics International* 11: 36-42.
- Ashton, P.M.S. & Berlyn, G.P.** 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. *New Phytologist* 121: 587-596.
- Ashton, P.M.S. & Berlyn, G.P.** 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (Section *Erythrobalanus*-Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany* 81: 589-597.
- Backes, P. & Irgang, B.** 2002. Árvores do Sul. Guia de identificação & Interesse Ecológico. Instituto Souza Cruz, Santa Cruz do Sul.
- Boeger, M.R.T., Wisniewski, C. & Reissmann, C.B.** 2005. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 167-181.
- Bongers, F. & Popma, J.** 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151: 354-365.
- Camerik, A.M. & Werger, M.J.A.** 1981. Leaf characteristics of the flora of the high plateau of Itatiaia, Brasil. *Biotropica* 13: 39-48.
- 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.
- Cervi, A.C., Paciornik, E.F., Vieira, R.F & Marques, L.C.** 1989. Levantamento das espécies vegetais de um remanescente de floresta de Araucária (Curitiba, Brasil). *Acta Biologica Paranaense* 18: 73-114.
- Dickison, W.C.** 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Harcourt Academic Press, San Diego.
- Fahn, A.** 1990. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Garnier, E. & Laurent, G.** 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytology* 128: 725-736.
- Givnish, T.J.** 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- Givnish, T.J. & Vermeij, G.J.** 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist* 110: 743-778.
- Gonzalez, C.C., Gandolfo, M.A. & Cúneo, R.N.** 2004. Leaf architecture and epidermal characters of the Argentinean species of Proteaceae. *International Journal of Plant Sciences* 165: 521-536.
- Guimarães, E.F. & Valente, M.C.** 2001. Piperáceas - Piper. In: A. Reis (ed.). *Flora Ilustrada Catarinense*, Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, p. 1-51.
- Gutschick, V.P.** 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* 143: 3-18.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D.** 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 1-9.
- Hanba, Y. T., Kogami, H. & Terashima, I.** 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell and Environment* 25: 1021-1030.
- Hirai, R.Y., Yano, O. & Ribas, M.E.G.** 1998. Musgos da mata residual do Centro Politécnico (Capão da Ed. Física), Curitiba, Paraná, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 11: 81-118.
- IBGE.** 1992. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro.
- Klein, R.M.** 1960. O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* 12: 17-44.
- Klein, R.M.** 1984. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. *Sellowia* 36: 5-54.
- Klich, M.R.** 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany* 44: 171-183.

- Kozłowski, T.T. & Pallardy, S.G. 1997. Physiology of woody plants. Academic Press, San Diego.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal. Editora Universidade Rural, Seropédica.
- Larcher, W. 2000. Ecofisiologia vegetal. RiMa, São Carlos.
- Lleras, E. 1977. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. *Acta Amazonica* 7: 473-476.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. v. 2, Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H. 1998. Árvores Brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. v. 2, Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Marin, D. & Medina, E. 1981. Duracion foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seca tropical. *Acta Científica Venezolana* 32: 508-514.
- Marques, A.R., Garcia, Q.S. & Fernandes, G.W. 1999. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Boletim Botânico* 18: 21-27.
- Marques, A.R., Garcia Q.S., Rezende, J.L.P. & Fernandes, G.W. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Tropical Ecology* 41: 47-60.
- Medina, E., Garcia, V. & Cuevas, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf, structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest of the upper Rio Negro region. *Biotropica* 22: 51-64.
- Mendes, M.M., Gazarini, L.C. & Rodrigues, M.L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments-effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany* 45: 165-178.
- Meziani, D. & Shipley, B. 1999. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment* 22: 447-459.
- Müller, S.C. & Waechter, J.L. 2001. Estrutura sinusial dos componentes herbáceo e arbustivo de uma floresta costeira subtropical. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 395-406.
- Neto, R.M.R., Kozera, C., Andrade, R.R., Cecy, A.T., Hummes, A.P., Fritzsos, E., Caldeira, M.V.W., Maciel, M.N.M. & Souza, M.K.F. 2002. Caracterização florística e estrutural de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista, em Curitiba, PR-Brasil. *Floresta* 32: 3-16.
- O'Brien, T.P., Feder, N. & McCully, M. 1965. Polychromatic staining of cell walls by toluidine blue. *Protoplasma* 59: 368-373.
- Parkhurst, D.F. 1986. Internal leaf structure: a three-dimensional perspective. In: T.J. Givnish (ed.). *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 215-249.
- Parkhurst, D.F. & Loucks, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- Rôças, G., Scarano, F.R. & Barros, C.F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 231-238.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2004. *Fisiologia Vegetal*, Artmed, Porto Alegre.
- Thompson, J., Proctor, J., Viana, V., Milliken, W., Ratter, J.A. & Scott, D.A. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology* 80: 689-703.
- Turner, I.M., Ong, B.L. & Tan, H.Y.W. 1995. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. *Biotropica* 27: 2-12.
- 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.
- 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: 65-70.
- Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytology* 143: 155-162.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.
- Wurdack, J.J. 1962. Melastomataceae de Santa Catarina. *Sellowia* 14: 182-183.

