ISSN:1984-2295

Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: www.ufpe.br/rbgf

Efeito do Gradiente de Luminosidade sobre Respostas Estruturais de *Hyeronima alchorneoides* (Phyllanthaceae) em Ambiente Florestal

Raissa Iana Leite Jardim¹, Maiara Matilde da Silva^{1,2}, João Carlos Ferreira de Melo Júnior¹

¹Universidade da Região de Joinville, Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Anatomia e Ecologia Vegetal – Rua Paulo Maschitzki, n. 10, CEP 89219-710, Joinville, SC, Brasil.

² Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – Centro Politécnico, Rua Evaristo F. Ferreira da Costa, n. 418, CEP 81530-090, Curitiba, PR, Brasil.

*Autor para correspondência: jcmelo_wood@hotmail.com

Artigo recebido em 30/09/2017 e aceite em 29/03/2018

RESUMO

A luz é um dos recursos mais importantes para a estrutura e funcionamento da comunidade vegetal. Espécies florestais exigentes em luz passam o período inicial da vida no sub-bosque, onde a luz é um recurso escasso. Assim espera-se que ocorram variações estruturais nas características morfoanatômicas foliares entre os estágios de desenvolvimento de tais espécies. O presente estudo avaliou as respostas estruturais durante os estágios de desenvolvimento nas folhas de *Hyeronima alchorneoides* em Floresta Ombrófila Densa (FOD), em Santa Catarina. Os estratos florestais foram classificados seguindo a estratificação natural da FOD, sendo: estrato um (sub-bosque); estrato dois (intermediário); e estrato três (dossel). Cinco indivíduos de cada estrato florestal foram selecionados, dos quais foram avaliados: massa seca e fresca, conteúdo de água, área e área específica foliar, comprimento e largura da lâmina, comprimento do pecíolo, densidade de tricomas e de estômatos, e espessura dos tecidos da lâmina foliar. As características morfológicas apresentaram maior variação do que as características anatômicas. Os indivíduos do sub-bosque apresentaram maior lâmina foliar, para maximizar a superfície receptora de luz, enquanto os indivíduos de dossel apresentaram maior espessura de parênquima paliádico para o aproveitamento da luz direta, menor área foliar e maior densidade estomática, evitando a perda de água. Os indivíduos do estrato intermediário apresentaram características mais semelhantes aos indivíduos do sub-bosque, evidenciando que a intensidade luminosa neste estrato ainda é baixa para esta espécie. As diferentes estratégias representam a aclimação à luz de *H. alchorneoides* e evidenciam a capacidade de explorar diferentes ambientes até atingir o estágio adulto.

Palavras-chave: Ambiente físico, floresta atlântica, radiação luminosa, plasticidade estrutural, licurana

Effect of the Luminosity Gradient on Structural Responses of *Hyeronima alchorneoides* (Phyllanthaceae) on Forest Environment

ABSTRACT

(Structural responses of *Hyeronima alchorneoides* (Phyllanthaceae) to the Light Intensity in Forest Environment) The light is one of the most important resources to the structure and operation of the vegetal community. Forestry species, which demand light, spend all the beginning of life on the understory where the light is a scarce resource. Therefore, it is expected to happen a structural variation in the characteristics of the morphoanatomy foliar among the stages of development of such species. The present research evaluated the structural answers during the development stages on the leaves of *Hyeronima alchorneoides* in dense ombrophylous forest (FOD), in Santa Catarina. The forest stratum were classified according to the natural forest stratification, being: stratum one (understory); stratum two (intermediate); and stratum three (canopy). Were selected five individuals of each forest strata, which were evaluated: dry and fresh bulk, water content, area and specific foliar area, length and spread from the lamina, length of the petiole, trichomes and stomata density, and width of leaf tissue. The morphological characteristics show bigger variation than the anatomical characteristics. The individuals from the understory show a bigger leaf lamina to maximize the surface that receives light, while the individuals from dossel show bigger palisade parenchyma thickness to the use of direct light, smaller foliar area and high stomatal density, that regulate water loss. Individuals from the intermediate strata shows that the characteristics are more similar to the individuals from the understory, putting in evidence that the light intensity on this stratum is still lower to this specie. The different strategies represent the acclimatization to the H's light. *H. alchorneoides* show the ability to explore different environments until it reach the adult stage.

Key-words: *licurana*, light radiation, physical environment, rain forest, structural plasticity

Introdução

A qualidade e a quantidade de luz solar incidente sobre os vegetais é um fator determinante para o seu crescimento e desenvolvimento, podendo alterar não apenas a morfologia e a fisiologia da planta, mas o funcionamento e a montagem das comunidades (Valladares et al., 2004; Craine e Dybzinski, 2013). Em florestas densas, a intensidade luminosa incide diretamente sobre o dossel e varia espacialmente ao longo de um gradiente vertical no sub-bosque em função dos espaços existentes entre as copas das árvores e pelo movimento das copas (Craine e Dybzinski, 2013), podendo chegar apenas a 1-2% próximo ao solo desse ambiente (Valladares et al., 2004; Gommers et al., 2013).

Além da menor intensidade luminosa, a luz que chega ao sub-bosque é rica em cor verde e empobrecida em vermelha, visto que foi filtrada e refletida pelas folhas das plantas do dossel (Wang e Foltá, 2013). A luz incidente no dossel, em contrapartida, apresenta comprimentos de luz na coloração azul-vermelha (Valladares et al., 2004). Tal variação vertical no regime e na qualidade da luz, resultantes da estrutura da floresta, resulta em alta riqueza específica (Valladares, 2003; Boeger et al., 2005). A partir dessa variação lumínica as espécies sofrem ajustes morfoanatômicos funcionais que lhes permitem adaptar-se ao regime de luz em que estão expostas para otimizar a alocação de recursos e garantir o seu desenvolvimento (Valladares, 2004; Croce e Amerongen, 2014; Wit et al., 2016), sendo a folha o órgão mais ajustável a essa variação no ambiente (Gratani et al., 2006).

As florestas tropicais são estruturadas ao longo de um eixo vertical e são compostas por estratos de vegetação. O estrato superior é representado por espécies, em geral, de hábito arbóreo e está sujeito à luz solar total. O estrato do sub-bosque, que pode variar de um a dois níveis de altura, compreende espécies em sua maioria arbustivas e arvoretas sujeitas a altos níveis de sombreamento. Por fim, o último estrato está associado ao chão da floresta e é representado maciçamente por plantas herbáceas sujeitas quase que à escuridão (Gommers et al., 2013). As espécies sujeitas ao sombreamento apresentam adaptações estruturais e fisiológicas para a condição de baixa luminosidade (Craine e Dybzinski, 2013), tais como a baixa razão clorofila a/b e a expansão volumétrica do parênquima esponjoso, eficiente na captura de luz difusa (Givnish, 1988; Valladares et al., 2004; Boeger et al., 2006). Em contrapartida, as espécies de dossel desenvolvem folhas mais espessas, com expansão volumétrica do parênquima paliçádico,

eficiente na captura de luz direta, menor área foliar (Givnish, 1988; Boeger et al., 2008), aumento da massa seca foliar relacionado ao incremento no teor de carboidratos (Siebeneichler, 2008) e maior densidade estomática por unidade de área foliar (Carvalho, 2006).

Antes de alcançarem os maiores níveis de luz no dossel, as espécies a ele pertencentes passam obrigatoriamente o estágio inicial do seu desenvolvimento em sub-bosque sombreado (Valladares et al., 2004; Valladares e Niinemets, 2008; Wang e Foltá, 2013). É esperado que essas espécies possuam certo grau de plasticidade ao longo do seu desenvolvimento para que tenham condições de otimizar a alocação de recursos em condição de sombreamento e consigam atingir seu crescimento máximo rumo ao dossel (Valladares e Niinemets, 2008; Wang e Foltá, 2013). A plasticidade é o meio pelo qual os organismos apresentam alterações fenotípicas afim de maximizar suas taxas de desenvolvimento sob condições adversas (Nicotra et al., 2010; Gratani, 2014), como, por exemplo, em condições de sombreamento impostas pela estratificação da radiação luminosa (Wit et al., 2016).

A espécie *Hyeronima alchorneoides* Allemão (Phyllanthaceae), conhecida popularmente por licurana, é uma árvore semidecídua, polimórfica, exigente de luz direta (Pinto, 1999; Embrapa, 2009) que se desenvolve bem em ambientes úmidos (Flores, 1993). É abundante na Floresta Atlântica na formação ombrófila de terras baixas (FODTB) (Roderjan, 2002). Seus espécimes estão amplamente distribuídos, principalmente no estado de Santa Catarina e no Paraná, podendo ocorrer desde altitudes de 5m, no litoral Sul e Sudeste, até 1.500m, no interior da Bahia (Flores, 1993). Dominante nos estádios sucessionais inicial e climaxico de florestas secundárias, apresenta densidade de até 25 indivíduos por hectare, mas também pode ser abundante em floresta primária (Embrapa, 2009). Seus indivíduos ficam submetidos à baixa intensidade luminosa nos estágios iniciais de desenvolvimento devido à densidade do dossel e, quando adultos, podem apresentar tronco com 100cm de diâmetro (Embrapa, 2009) e alcançar até 40m de altura, ocupando o estrato superior da floresta (Flores, 1993).

Este trabalho investigou as variações morfoanatômicas foliares em uma população de *Hieronima alchorneoides* representada por espécimes ocupantes de três estratos florestais em resposta ao gradiente de luz formado pela estratificação vertical do ambiente. As hipóteses deste estudo são: 1) os indivíduos juvenis,

ocorrentes no estrato um, apresentam lâminas foliares maiores para aumentar o aproveitamento da luz; 2) os indivíduos do estrato florestal dois apresentam características mais semelhantes aos adultos do dossel, visto que já passaram do período inicial de estabelecimento da planta; e 3) os indivíduos ocorrentes no dossel (estrato três) apresentam menor área foliar afim de reduzir a área de exposição à luz e, consequentemente, reduzir a área de transpiração.

Material e métodos

A área de estudo compreende um remanescente de Floresta Ombrófila Densa (FOD), pertencente ao Jardim Botânico da Universidade da Região de Joinville, localizada no município de Joinville, Santa Catarina, Brasil (26°18'16''S e 48°50'44''W). Apresenta clima tropical úmido, classificado como Cfa segundo Köpper. O solo predominante é do tipo QHa, sendo caracterizado como um depósito aluvial holocênico do sistema deposicional costeiro (SIMGeo, 2015). A temperatura média anual é de 21,1°C, sendo fevereiro o mês com as temperaturas mais altas do ano, atingindo cerca de 29,4°C, e julho o mês com a menor temperatura, por volta de 17,1°C. A pluviosidade média anual é de 1.706mm, com a menor pluviosidade em julho (77mm) e a maior em fevereiro (246mm) (Climate-Data, 2016).

Seguindo a estratificação natural da FOD, foram identificados três estratos florestais, sendo: estrato 1, denominado sub-bosque, compreende indivíduos juvenis de até 5 m de altura; estrato 2, denominado estrato intermediário, compreende plantas de 5 a 10 m de altura; e estrato 3, denominado dossel, compreende árvores entre 15 e 20 m de altura.

Cinco indivíduos amostrais de cada estrato da floresta foram selecionados aleatoriamente a partir da caracterização acima descrita, dos quais foram coletadas 7 folhas completamente desenvolvidas e fixadas entre o 3° e 6° nós no sentido ápice-base, totalizando 35 folhas por estrato. Folhas com danos provocados por herbívoros ou com evidências de fitopatologias foram desconsideradas. Desse total, 25 folhas foram destinadas à análise morfológica e as 10 folhas restantes à análise anatômica. Foram definidos como atributos morfológicos qualitativos: o tipo e a forma da lâmina foliar, a forma da margem e do ápice, a textura foliar, o padrão de venação e a filotaxia, classificados segundo o Leaf Working Group (1999). Os atributos morfológicos quantitativos incluíram: o diâmetro a altura do peito (DAP), medido com fita métrica milimetrada (cm); a massa fresca foliar

(g), obtida em balança analítica de precisão SHIMADZU AUY 220 a partir da saturação hídrica de folhas submersas em água destilada por 12 horas; a massa seca foliar (g), obtida em balança analítica de precisão a partir do peso seco constante de folhas secas em estufa de circulação forçada de ar a 70° C por 72 horas; o conteúdo de água na folha, obtido razão do resultado da subtração entre a massas fresca e seca pela massa fresca (Pais, 1998); a área foliar (cm²), obtida por imagem digitalizada em scanner de mesa acoplado ao software Sigma Scan pro (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA); a área específica foliar (cm².g⁻¹), calculada pela razão entre área foliar e massa seca (Witkowski e Lamont, 1991); o comprimento e a largura do limbo (cm) e o comprimento do pecíolo (cm) medidos com régua milimetrada; e a espessura foliar (mm) medida com paquímetro digital Mitotoyo.

Para a anatomia, as folhas foram fixadas em FAA 70% (formol, ácido acético e álcool 70%) durante o período de 48 horas e, em seguida, armazenadas em etanol 70% (Kraus e Arduin, 1997). Lâminas semipermanentes foram produzidas a partir de cortes histológicos em secção transversal do terço médio foliar, à mão livre, utilizando lâmina de barbear. Os cortes foram lavados em água destilada, corados com azul de toluidina 1% (Feder e O'Brien, 1968), montados em água glicerina 30% (O'Brien e McCully, 1981) e lutados com verniz vitral incolor (Acrilex®). Foram definidos como atributos anatômicos: o tipo de mesofilo, a espessura da epiderme + cutícula das faces adaxial e abaxial da lâmina foliar (µm), a espessura dos parênquimas paliádico e lacunoso (µm), a espessura total do limbo (µm), a densidade de tricomas e de estômatos (n°/mm²). A densidade de tricomas e de estômatos foi estimada em dez campos de 1,0 mm² em microscópio de luz com câmara clara acoplada a partir da modelagem de películas de esmalte incolor sobre ambas as faces epidérmicas de folhas previamente desidratadas (Segatto et al., 2004). Todas as medidas anatômicas foram feitas em software Dino Capture 2.0 utilizando câmera acoplada (Dino Eye AM423X) ao fotomicroscópio Olympus CX31. Fotomicrografias foram obtidas no mesmo equipamento.

Para caracterizar o gradiente vertical de luz ao longo da estratificação da floresta foram tomadas, em campo, medidas da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) sobre cada um dos estratos florestais, totalizando 15 medidas, com o uso de luxímetro "light meter" (Thal-300, Instrutherm).

As médias e desvio padrão de todas as

características quantitativas e PAR foram calculadas. Após o teste de normalidade dos resíduos, os valores médios foram comparados por Análise de Variância (ANOVA one-way) e *post hoc* teste de Tukey, com nível de significância de 95% ($\alpha \leq 0,05$). Análise de Componentes Principais (PCA) com base nos atributos biológicos foi realizada para se verificar a contribuição dos mesmos na distinção entre os estratos da floresta. As análises estatísticas foram realizadas em ambiente R (versão 3.2.5) com o pacote Rcmdr (versão 2.3-0) e auxílio de pacotes complementares (Borcard et al., 2011).

Resultados

A intensidade luminosa incidente sobre *H. alchorneoides* em cada estrato da floresta variou significativamente e mostrou-se gradativa da maior exposição à radiação ao maior nível de sombreamento do dossel ao sub-bosque (Tab. 1). A análise de variância (ANOVA) indicou dissimilaridades entre as populações desta espécie para a maioria das características morfoanatômicas analisadas de forma a diferenciá-las entre os estratos da floresta (Tab. 1). A análise de componentes principais (PCA)

Fig. 1). Os atributos de área foliar, área específica foliar, largura do limbo, altura da planta e diâmetro do caule foram mais relacionados ao eixo principal um, que explicou 39,3% da variância. Já o eixo principal dois explicou 34,4% da variância e esteve mais relacionado aos atributos de espessura total da lâmina, massa seca e espessura dos parênquimas paliçádico e lacunoso.

Hyeronima alchorneoides apresentou variações quantitativas e qualitativas significativas entre os indivíduos ocorrentes nos diferentes estratos da floresta. De modo geral, em todos os estratos a lâmina foliar simples possui simetria total do limbo, margem lisa e venação broquidódroma. No entanto, a forma da folha variou entre ovada e elíptica, o ápice foliar variou entre acuminado, obtuso e agudo, sem apresentar nenhum padrão predominante entre os três estratos. A textura foliar variou progressivamente, do estrato um ao três, de subcartácea a cartácea. A venação mostrou-se mais fechada no estrato três e gradativamente mais aberta até o estrato um (Tab. 1, Fig. 2).

As características morfológicas foliares quantitativas de *H. alchorneoides* apresentaram

Figura 1 – Análise de componentes principais dos atributos morfoanatômicos relativos aos estratos florestais em gradiente lumínico ocupados por *Hyeronima alchorneoides* em FOD, Santa Catarina, Brasil. Os dois primeiros eixos principais (PCA 1 e 2) explicam 39,3% e 34,4% da variância dos dados, respectivamente.

mostrou que os dois primeiros eixos explicaram juntos 73,7% da variância total dos dados (Tab. 1,

maior variação que as anatômicas (Tab. 1). O diâmetro do caule aumentou gradativamente com

a ascensão dos indivíduos nos estratos florestais, sendo o maior valor referente ao estrato três. O conteúdo de água foliar foi maior nos indivíduos do estrato um e decresceu gradativamente até o estrato três. A lâmina foliar mais espessa foi observada nos indivíduos do estrato intermediário. A área foliar foi maior nos indivíduos do estrato um, enquanto os indivíduos do estrato dois apresentaram valores intermediários, seguidos dos indivíduos de dossel, que apresentaram os menores valores para este atributo. A área específica foliar foi maior nos indivíduos do estrato um, intermediária no estrato dois e consideravelmente menor nos indivíduos do dossel. O comprimento e largura da lâmina foliar foram maiores no estrato um, decrescendo com a ascensão nos estratos florestais, sendo que os menores valores desses atributos foram observados no estrato três. O comprimento do pecíolo apresentou o mesmo padrão da AEF, ou seja, decresceu no sentido estrato um-três. Os valores médios das massas fresca e seca foram similares entre os indivíduos dos três estratos. (Tab. 1).

A análise anatômica de *H. alchorneoides* evidenciou variações estatisticamente

significativas entre os estratos (Tab. 1). Os indivíduos do sub-bosque apresentaram maior espessamento da epiderme face adaxial que diminuiu gradativamente até o dossel. A espessura do parênquima paliçádico foi maior em indivíduos do dossel e não variou entre os estratos um e dois. O parênquima lacunoso foi mais espesso nos indivíduos que se desenvolvem no sub-bosque e estrato intermediário. Nos estratos um e dois foi observada menor razão parênquima paliçádico/lacunoso. A maior espessura da lâmina foliar foi observada no estrato três, com valores intermediários no estrato dois e menores no estrato um. O mesofilo é dorsiventral e a epiderme da face abaxial não apresentou variação de espessura entre os indivíduos dos três estratos da floresta (Tab. 1).

A maior densidade de tricomas, em ambas as faces da epiderme, foi observada nos indivíduos adultos que se desenvolvem no dossel (Tab. 1). O tricoma encontrado é glandular do tipo peltado. A folha é hipoestomática com maior densidade de estômatos nas folhas do dossel e sem variação significativa entre os indivíduos do estrato um e dois.

Tabela 1 – Atributos morfoanatômicos foliares qualitativos e quantitativos (acompanhados de médias e respectivos desvios-padrão) relativos aos estratos florestais em gradiente lumínico ocupados por *Hyeronima alchorneoides* em FOD, Santa Catarina, Brasil e correlação entre tais atributos representados pelos componentes um e dois da Análise de Componentes Principais (PCA). Legenda: PAR: radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$). Letras diferentes representam diferenças estatísticas significativas com nível confiança de 0,05. Comp1: componente principal um. Comp2: componente principal dois.

	Estrato florestal e (PAR)			PCA	
	Sub-bosque	Intermediário	Dossel	Comp1	Comp2
	562,02 (86,15)c	1064,00 (19,85)b	1505,40 (180,53)a		
Atributos morfoanatômicos					
Altura da planta (m)	4,20 (0,83)c	8,60 (0,89)b	15,40 (1,81)a	-0,32	-0,24
Diâmetro do caule (cm)	4,13 (0,59)c	7,57 (0,85)b	15,72 (3,90)a	-0,31	-0,25
Simetria do limbo	simétrica	simétrica	simétrica	-	-
Ápice foliar	obtusos/acuminado	agudo/obtusos	agudo/obtusos	-	-
Margem foliar	lisa	lisa	lisa	-	-
Forma do limbo	ovada/elíptica	ovada/elíptica	ovada/elíptica	-	-
Textura foliar	sub cartácea	sub cartácea	cartácea	-	-
Venação	broquidódroma com venação mais aberta	broquidódroma com venação mais aberta	broquidódroma com venação mais fechada	-	-
Massa fresca foliar (g)	75,53 (25,14)a	69,03 (33,49)a	57,05 (27,60)b	0,29	-0,28
Massa seca foliar (g)	13,35 (7,96)b	12,39 (10,82)b	15,63 (10,43)a	0,18	-0,40
Conteúdo de água foliar (%)	80,52 (9,83)a	78,07 (2,03)a	69,13 (2,78)b	-0,15	-0,22
Área foliar (cm ²)	232,53 (72,28)a	206,48 (82,11)ab	158,24 (83,17)b	0,40	-0,21
Área específica foliar (cm ² .g ⁻¹)	165,05 (33,75)a	142,34 (20,32)b	94,17 (23,63)c	0,33	-0,23
Comprimento de lâmina (cm)	21,20 (3,03)a	19,83 (4,03)ab	18,24 (4,08)b	0,30	-0,21
Largura da lâmina (cm)	16,56 (3,26)a	15,81 (4,39)b	12,89 (3,66)c	0,33	-0,23
Razão comprimento:largura da lâmina	1,28	1,25	1,40	-	-
Comprimento do pecíolo (cm)	8,96 (2,68)a	7,52 (2,77)ab	6,40 (1,91)b	0,31	-0,21
Espessura total da lâmina (μm)	288,18 (28,53)b	297,54 (21,67)ab	319,85 (34,82)a	-0,02	-0,61
	401,17 (138,82)b	454,76 (119,21)b	727,32	-0,23	-0,28

Densidade de estômatos abaxial (n°/mm ²)	(134,17)a				
Densidade adaxial de tricomas (n°/mm ²)	27,57 (11,70)b	25,4 (11,91)b	49,41 (17,36)a	-0,23	-0,34
Densidade abaxial de tricomas (n°/mm ²)	26,87 (16,82)c	50,45 (36,89)b	296,16 (131,04)a	-0,30	-0,23
Espessura da face adaxial da epiderme (μm)	34,41 (5,19)a	32,62 (5,06)ab	30,70 (4,48)b	0,06	0,22
Espessura da face abaxial da epiderme (μm)	28,16 (4,45)a	26,34 (2,86)a	26,82 (4,17)a	0,20	0,14
Espessura do parênquima paliçádico (μm)	90,93 (18,42)b	95,94 (17,07)b	124,01 (23,36)a	-0,25	-0,35
Espessura do parênquima lacunoso (μm)	144,02 (22,32)a	151,75 (28,57)a	106,64 (16,31)b	0,16	0,34
Razão parênquima paliçádico/lacunoso	0,63	0,63	1,16	-	-

Figura 2 - Morfoanatomia foliar relativa aos estratos florestais em gradiente lumínico ocupados por

Hyeronima alchorneoides em FOD, Santa Catarina, Brasil. Legenda: A-C: área foliar. D-F: densidade de venação. G-I: espessura dos tecidos e da lâmina.

Discussão

Os indivíduos de *H. alchorneoides* apresentaram variações morfoanatômicas relacionadas à intensidade luminosa que atinge os diferentes estratos florestais por eles ocupados. De acordo com o esperado, os indivíduos ocorrentes no sub-bosque, sob menor intensidade luminosa, apresentaram características foliares associadas à maximização do aproveitamento da luz. Em contrapartida, os indivíduos ocorrentes no dossel da floresta, apresentaram atributos relacionados à economia de água, visto que estes indivíduos estão expostos à alta intensidade luminosa e, provavelmente, apresentam evapotranspiração mais intensa. Os indivíduos do estrato dois apresentaram posição intermediária para a maioria dos atributos analisados, evidenciando alterações morfológicas associadas a ascensão destes indivíduos em direção ao ambiente mais iluminado.

A ascendência nos estratos florestais é crucial para o incremento da incidência luminosa a ser recebida pela planta (Cavaleri et al., 2010; Duursma et al., 2012; Wang e Folta, 2013), influenciando nos processos ecológicos essenciais. Dessa forma, a estratificação da floresta a partir das diferentes alturas pressupõe diferentes estratégias apresentadas pela espécie durante o seu desenvolvimento.

A área específica foliar (AEF) é o atributo mais comumente utilizado para caracterizar a eficiência do uso dos recursos. Folhas com altos valores de AEF apresentam pouca parede celular por unidade de área e maior volume do mesófilo ocupado por tecido fotossintético (Vendramini et al., 2002). A diminuição gradativa da AEF ao se acender nos estratos florestais é uma estratégia comumente observada em estudos que avaliaram o efeito da irradiância sobre a plasticidade fenotípica de espécies florestais, conforme registrado para *Mikania glomerata* Spreng. (Asteraceae) (Espíndola Júnior et al., 2009), *Schinus terebinthifolia* Raddi. (Anacardiaceae), *Pseudobombax grandiflorum* (Malvaceae), *Joannesia princeps* (Euphorbiaceae), *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Leguminosae Caesalpinoideae) e *Lecythis pisonis* Camb. (Lecythidaceae) (Silva, 2010). A maior área foliar observada em indivíduos juvenis proporcionou o aumento da superfície receptora de luz e influenciou diretamente nos valores de AEF, visto que a massa seca não variou entre os estágios de desenvolvimento. Situação similar foi observada

por Santos (2010) com *Guapira opposita* (Vell.) Reitz.

Outro atributo associado à AEF é o conteúdo de água foliar (Wilson et al., 1999; Vendramini et al., 2002). De acordo com os mesmos autores, folhas de plantas que estão expostas à condição de intensa luminosidade, altas temperatura e baixa umidade relativa do ar apresentam uma redução da AEF associada à redução do conteúdo de água foliar, pois sob tais condições, as plantas tendem a investir mais recursos em tecidos mecânicos, aumentando a fixação de carbono. Assim, a combinação da redução de área foliar, redução do conteúdo de água e o aumento da espessura foliar evidencia o alto investimento em tecido mecânico e produção foliar (Vendramini et al., 2002), tal qual foi observado nos indivíduos de *H. alchorneoides* que ocupavam o dossel neste estudo.

A redução da área foliar é uma estratégia estrutural que evita o aumento da temperatura nos tecidos do mesófilo, e consequentemente, a excessiva evapotranspiração (Givnish, 1988; Klich, 2000; Santos, 2010). Após alcançar os estratos que recebem maior intensidade luminosa, a planta passa a sofrer com maior perda de água, e para reduzir a área de transpiração foliar desenvolvem limbos de área reduzida (Reich et al., 2004), seguida do aumento da densidade de venação pelo arranjo condensando na distribuição dos feixes vasculares na lâmina foliar (Nardini et al., 2005) por meio da redução da distância entre as veias de menor calibre, conforme observado nas folhas de dossel de *H. alchorneoides* em oposição às folhas em maior nível de sombreamento (Fig. 1). Essa alta variabilidade interespecífica nas propriedades da venação foliar está relacionada aos aspectos funcionais foliares ligados à economia de água (Roth-Nebelsick et al., 2001).

A redução da área foliar em adultos resultou no aumento da espessura foliar e da massa seca, principalmente no dossel, tornando tais folhas mais enrijecidas e com textura cartácea, enquanto as folhas sombreadas exibiram menor espessura e massa seca e, por conseguinte, uma textura subcartácea. Em indivíduos do estrato intermediário, o aumento da espessura foliar ocorreu devido ao aumento da espessura do parênquima lacunoso, o qual é mais eficiente na absorção e reflexão de luz difusa no interior da folha quando comparado ao parênquima paliádico (Givnish, 1988, Vogelmann et al., 1996; Smith et al., 1997). Dessa forma, em

ambientes com menor incidência luminosa, o parênquima lacunoso é mais eficiente no aproveitamento da luz, e o aumento da espessura do parênquima lacunoso representa a aclimação da fotossíntese ao sombreamento (Givnish 1988; Valladares et al., 2004; Boeger et al., 2008). A importância do parênquima lacunoso em ambientes mais sombreados é evidenciada ainda pela espessura deste tecido e pela baixa razão parênquima paliádico/lacunoso nos indivíduos do sub-bosque, os quais estão submetidos ao intenso sombreamento. Diferentemente dos indivíduos do estrato intermediário, a espessura foliar nos indivíduos do dossel foi influenciada pela maior espessura de parênquima paliádico, o qual favorece o aproveitamento da luz direta (Givnish, 1988). Os resultados obtidos assemelham-se aos resultados apresentados para outras espécies arbóreas submetidas a diferentes níveis de luminosidade (Lambers et al., 1998; Dickson, 2000; Carvalho et al., 2006; Siebeneichler et al., 2008).

A eficiência na captura de luz, depende não só do tamanho da área foliar, mas da combinação da área foliar com o comprimento do pecíolo (Takenaka, 1994). A estratégia de aumento na área foliar, embora aumente a área de captação de luz, pode influenciar negativamente no sentido de que folhas maiores podem gerar auto sombreamento, limitando ainda mais a incidência luminosa no sub-bosque (Reich et al., 2004; Valladares et al., 2004). Dessa forma, o desenvolvimento de pecíolos longos nos indivíduos juvenis provavelmente é uma estratégia para a redução do auto sombreamento (Takenaka, 1994). Quanto maior a razão comprimento:largura foliar associada a um pecíolo longo, menor será o grau de auto sombreamento e maior a eficiência fotossintética (Takenaka, 1994). No presente estudo, foram identificadas duas estratégias afim de minimizar o auto sombreamento, corroborando os resultados de Reich et al. (2004). Uma das estratégias observadas neste estudo em indivíduos ocorrentes no sub-bosque é caracterizada por folhas com menor razão comprimento:largura de lâmina, ou seja, folhas largas para aumentar a superfície de captura de luz associadas à pecíolos longos para evitar o auto sombreamento. Nos indivíduos do dossel, no entanto, a maior razão comprimento:largura foliar evidencia que o estreitamento da lâmina foliar, é uma estratégia com equivalência funcional ao pecíolo longo (Valladares et al., 2002), mas com redução de área foliar para a transpiração.

A densidade estomática foi inversamente proporcional à área foliar, com maior número de

estômatos por unidade de área em indivíduos expostos à alta intensidade luminosa, o que é uma tendência observada em outros estudos (Duz et al., 2004; Santos et al., 2010; Melo Jr. et al., 2012). A presença de estômatos na face abaxial da epiderme e em maior número por unidade de área é uma estratégia para evitar a perda de água (Moratelli et al., 2007; Santos et al., 2010). O aumento da densidade estomática pode ser interpretado como um dilema funcional enfrentado pela planta resultante da necessidade de realizar trocas gasosas *versus* evitar a perda de água por transpiração (Santos et al., 2010).

A alta densidade de tricomas nos indivíduos de dossel pode estar diretamente associada à estratégia de redução da perda de água pelas folhas em períodos quentes e à manutenção da temperatura dos tecidos acima da temperatura do ar, durante a noite (Köner et al., 1986; Press, 1999). Além da manutenção da quantidade de água nas folhas, os tricomas também auxiliam na reflexão dos raios solares, principalmente os ultravioletas, protegendo o aparato fotossintético dos danos causados pela intensa incidência luminosa (Press, 1999). O tricoma glandular peltado, característico da subfamília Tillandsioideae (Bromeliaceae), é especializado na captação e absorção de água, porém pouco comum na família Phyllanthaceae (Metcalf e Chalk, 1957).

Os resultados obtidos evidenciaram que a plasticidade morfoanatômica foliar possibilitou o desenvolvimento de *H. alchorneoides* sob condição luminosa contrária àquela requerida pela espécie em razão da sua posição ecológica na floresta. Os indivíduos ocorrentes no sub-bosque apresentaram alterações morfoanatômicas a fim de maximizar a captação de luz, conforme o esperado. Diferentemente, os indivíduos do estrato 2, que estavam numa condição intermediária de luz, apresentaram características semelhantes aos indivíduos do estrato 1, evidenciando que embora a intensidade luminosa neste ambiente seja maior, ainda é baixa para esta espécie. A aclimação ao ambiente do dossel está associada à redução da perda de água, conforme observado nos indivíduos do estrato 3.

Conclusão

As variações estruturais aqui registradas representam o potencial plástico da planta em resposta à heterogeneidade ambiental, claramente marcada pela diferença de intensidade luminosa recebida pelas plantas em ambiente florestal estratificado. Desta forma, pode-se inferir que: a) a espécie *H. alchorneoides* apesar de ser exigente em luz, apresenta plasticidade fenotípica que

favorece seu desenvolvimento nos estratos mais sombreados da floresta; b) a partir das análises realizadas evidenciou-se que os atributos morfológicos apresentaram maior variação entre as populações do que os atributos anatômicos; c) os indivíduos ocorrentes em sub-bosque apresentam características foliares associadas à maximização da absorção de luz; d) os indivíduos do estrato intermediário apresentam características mais similares aos indivíduos de sub-bosque evidenciando que, embora este ambiente seja mais iluminado, a quantidade de luz ainda pode ser considerada baixa para esta espécie; e) os indivíduos que ocorrem no dossel apresentam atributos mais relacionados à economia de água.

Agradecimentos

Ao Jardim Botânico da Universidade da Região de Joinville pela autorização do uso da área remanescente de floresta para a realização da pesquisa.

Referências

- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P. 2011. Introduction, in: Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P. Numerical Ecology with R. Springer, New York, pp. 1-7.
- 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.
- Boeger, M.R.T., Kaehler, M., Melo Júnior, J.C.F., Gomes, M. Z., Oliveira, L.D.S., Chaves, C.R.M., Scholtz, E.D.S., 2006. Estrutura foliar de seis espécies do sub-bosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. Hoehnea 33, 521-531.
- 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, 443-454.
- Carvalho, N.O.S., Pelacani, C.R., Rodrigues, M.D.S., Crepaldi, I.C., 2006. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. Revista Árvore 30, 351-357.
- Cavaleri, M.A., Oberbauer, S.F., Clark, D.B., Ryan, M.G., 2010. Height is more important than light in determining leaf morphology in a tropical forest. Ecology 91, 1730-1739.
- Climate-Data. Dados climáticos para cidades mundiais, 2016 [online]. Disponível: <https://pt.climate-data.org/>. Acesso em: 10/10/2016.
- Craine, J.M., Dybziński, R., 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. Functional Ecology 27, 833-840.
- Croce, R., Amerongen, H., 2014. Natural strategies for photosynthetic light harvesting. Nature Chemical Biology 10, 492-501.
- Dickson, W., 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, California.
- Duursma, R.A., Falster, D.S., Valladares, F., Sterck, F.J., Pearcy, R.W., Lusk, C.H., Sendall, K.M., Nordenstahl, M., Houter, N.C., Atwell, B.J., Kelly, J.W., Liberloo, M., Tissue, D.T., Medlyn, B.E., Ellsworth, D.S., 2012. Light interception efficiency explained by two simple variables: a test using a diversity of small-to medium-sized woody plants. New Phytologist 193, 397-408.
- Duz, S.R., Siminski, A., Santos, M., Paulilo, M.T.S., 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. Revista Brasileira de Botânica 37, 587-596.
- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 2009. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília.
- Feder, N., O'Brien, T.P., 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. American Journal of Botany, 123-142.
- Flores, E.M., 1993. *Hyeronima Alchorneoides* Allemão. Academia Nacional de Ciências da Costa Rica, 514-517.
- Givnish, T., 1988. Adaptation to sun and shade a whole-plant perspective: Ecology of photosynthesis in sun and shade. Australian Journal of Plant Physiology 15, 63-92.
- Gratani, L., Covone, F., Larcher, W., 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. Trees - Structure and Function 20, 549-558.
- Gratani, L., 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. Hindawi Publishing Corporation [online]. Disponível: <http://dx.doi.org/10.1155/2014/208747>. Acesso em: 10/11/2016.
- Gommers, C.M.M., Visser, E. J. W., Onge, K.R.S., Voesenek, L.A.C.J., Pierick, R., 2013. Shade tolerance: when growing tall is not an option. Trends in plant science 12, 65-71.
- Klich, M.G., 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. Environmental and Experimental Botany 44, 171-183.

- Köner, C.H., Bannister, P., Mark, A.F., 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* 69, 577-588.
- Kraus, J.E., Arduin, M., 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica 1, 198.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 1998. Photosynthesis, respiration, and long-distance transport, in: Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., Plant physiological ecology. Springer, New York, pp. 10-153.
- LAWG. Leaf Architecture Working Group, 1999. Manual of leaf architecture: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Washington.
- Melo Jr, J.C.F., Bona, C., Ceccantini, G., 2012. Anatomia foliar de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae): interpretações ecológicas em diferentes condições edáficas de Cerrado. *Biotemas* 25, 29-36.
- Metcalf, C.R., Chalk, L., 1957. Anatomy of the dicotyledons. Oxford University Press 1, 1207-1235.
- Moratelli, E.M., Costa, M.D., Lovato, P.E., Santos, M., Paulilo, M.T.S., 2007. Efeito da disponibilidade de água e de luz na colonização micorrízica e no crescimento de *Tabebuia avellanedae* Lorentz ex Griseb. (Bignoniaceae). *Revista Árvore* 31, 555-566.
- Nardini, A., Gortan, E., Salleo, S., 2005. Hydraulic efficiency of the leaf venation system in sun-and shade-adapted species. *Functional Plant Biology* 32, 953-961.
- Nicotra, A.B., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., van Kleunen, M., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trend in Plant Science* 15, 684-692.
- O'Brien, T.P., McCully, M.E., 1981. The study of plant structure: principles and selected methods. *Termarcaphi Pty*.
- Pais, M.P., 1998. Valor nutritivo e investimento em defesas em folhas de *Didymopanax vinosum* E. March. e sua relação com a herbivoria em três Fisionomias de Cerrado. Tese (Doutorado). São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Press, M.C., 1999. The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. *New Phytologist* 143, 213-219.
- Pinto, J.R.R., Oliveira Filho, A.T.D., 1999. Perfil florístico e estrutura da comunidade arbórea de uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22, 53-67.
- Reich, A., Holbrook, N.M., Ewel, J.J., 2004. Developmental and physiological correlates of leaf size in *Hyeronima alchorneoides* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* 91, 582-589.
- Roderjan, C.V., Galvão, F., Kuniyoshi, Y.S., Hatschbach, G.G., 2002. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná, Brasil. *Ciência e Ambiente* 24, 75-92.
- Roth-Nebelsick, A., Uhl, D., Mosbrugger, V., Kerp, H., 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Annals of Botany* 87, 553-566.
- Santos, M., Junior, P.C.P.F., Vailati, M.G., Paulilo, M.T.S., 2010. Aspectos estruturais de folhas de indivíduos de *Guapira opposita* (Vell) Reitz (Nyctaginaceae) ocorrentes em Restinga e na Floresta Ombrófila Densa. *Revista de Botânica* 39, 59-78.
- Siebeneichler, S.C., Freitas, G.A.D., Silva, R.R.D., Adorian, G.C., Capellari, D., 2008. Características morfofisiológicas em plantas de *Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Tol. em condições de luminosidade. *Acta Amazônica* 38, 467-472.
- Silva, L. D. A., 2010. Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da Floresta Atlântica. Tese (Doutorado). Minas Gerais, Universidade Federal de Viçosa.
- SIMGEO. Sistema de Informações Municipais Georreferenciais da Prefeitura Municipal de Joinville. Disponível: <https://geoprocessamento.joinville.sc.gov.br>. Acesso em: 20/10/2016.
- Smith, W.K., Vogelmann, T.C., DeLucia, E.H., Bell, D.T., Shepherd, K.A., 1997. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience* 47, 785-793.
- Takenaka, A., 1994. Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* 9, 109-114.
- Valladares, F., 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. *Progress in botany* 64, 439-471.
- Valladares, F., Skillman, J.B., Pearcy, R.W., 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89, 1275-1284.
- Valladares, F., Aranda, I., Gómez, D.S., 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua, in: Valladares, F., *Ecología del bosque*

- mediterraneo en un mundo cambiante. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 335-369.
- Valladares, F., Niinemets, Ü., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 237-257.
- 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.
- Vogelman, 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.
- Wang, Y., Folta, K.M., 2013. Contributions of green light to plant growth and development. *American Journal of Botany* 100, 70-78.
- Wilson, P.J., Thompson, K.E.N., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New phytologist* 143, 155-162.
- Wit, M., Galvão, V.C., Fankhauser, C., 2016. Light mediated hormonal regulation of plant growth and development. *Reviews in Advance* 67, 22-25.
- Witkowski, E.T.F., Lamont, B.B., 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88, 486-493.