



ISSN:1984-2295

Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: www.ufpe.br/rbgfe



Estratégias funcionais de *Vanilla chamissonis* (Orchidaceae) em ambiente arbustivo e florestal de restinga

Alex Baumer Lopes¹, Maiara Matilde da Silva^{1,2}, João Carlos Ferreira de Melo Júnior¹

¹Universidade da Região de Joinville, Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Morfologia 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: joao.melo@univille.br

Artigo recebido em 03/01/2019 e aceito em 11/02/2019

RESUMO

Identificou-se as estratégias funcionais de *Vanilla chamissonis* (Orchidaceae) associadas à heterogeneidade ambiental de duas formações de Restinga da planície costeira de São Francisco do Sul/SC. Dos 20 indivíduos amostrais selecionados por formação, foram coletadas folhas para a biometria de atributos morfoanatômicos e ecofisiológicos. Parâmetros ambientais como luz, nutrição edáfica e disponibilidade hídrica foram medidos. Médias foram comparadas por meio do Teste t de Student. PCA foi empregada para determinar a maior variância entre os atributos funcionais e entre as variáveis ambientais. Relações entre dados biológicos e ambientais foram testadas por regressão linear. A luz destacou-se como variável ambiental de maior influência sobre *V. chamissonis*, afetando de forma direta e proporcional a área foliar, grau de suculência e os teores de clorofila. Como resposta à grande variação lumínica e de fertilidade do solo, as plantas apresentaram ajustes estruturais e ecofisiológicos maximizando o uso de recursos e investindo em crescimento e desenvolvimento.

Palavras-chave: planície costeira, plasticidade, radiação luminosa, clorofila, conservação da natureza

Structural and ecophysiological strategies of the hemiepiphyte *Vanilla chamissonis* Klotzsch (Orchidaceae) in different microhabitats of Restinga

ABSTRACT

This study aimed to identify the functional strategies of *Vanilla chamissonis* (Orchidaceae) associated to environmental heterogeneity of two *Restinga* formations of the coastal plain of São Francisco do Sul, SC. 20 sampled individuals selected in each formation, completely expanded leaves were collected for biometry of morphological and ecophysiological attributes. Environmental parameters such as light, edaphic nutrition and water availability were measured. The averages of the attributes were compared using Student's t-test. PCA was employed to determine the greatest variance between functional attributes and between environmental variables. Relations between biological and environmental data were tested by linear regression. The light was highlighted as an environmental variable of greater influence on *V. chamissonis*, affecting directly and proportionally the leaf area, degree of succulence and chlorophyll content. In response to the great light variation and soil fertility, the plants presented different structural and ecophysiological traits in order to maximize the use of resources, investing in growth and development.

Keywords: coastal plain, plasticity, luminosity radiation, chlorophyll, biodiversity conservation

Introdução

A elevada biodiversidade contida no território brasileiro está submetida às condições ambientais diferenciadas, e muitas vezes extremas,

ao longo dos gradientes altitudinal, latitudinal e longitudinal de distribuição espacial dos biomas (Marques et al., 2015). A partir desta constatação, estudos ecológicos funcionais sobre populações e comunidades vegetais tem se tornado um ponto

355

central no campo da Ecologia, de forma a compreender padrões e mecanismos adaptativos que garantem às espécies sua colonização, crescimento, sobrevivência e reprodução nos ecossistemas, gerando informações para a conservação da diversidade biológica relictual sobretudo em ambientes ameaçados (Melo Júnior & Boeger, 2015).

As Restingas são tidas como um dos ambientes costeiros do Brasil de elevada fragilidade, cujas áreas remanescentes estão sob constante pressão antrópica (Marques et al., 2015). Compreendem um conjunto de ecossistemas constituído por diversas comunidades florísticas e estruturalmente distintas (Melo Jr. & Boeger 2016) que se desenvolvem sobre solos arenosos de origem flúviomarinha da planície costeira, cuja colonização deve ter ocorrido há 10.000 anos atrás (Marques et al. 2015). A crescente riqueza florística no sentido mar-continente é estimada, para as Restingas das regiões sudeste e sul do país, em 1558 espécies distribuídas em 154 famílias (Marques et al., 2015). As comunidades de Restinga estão sujeitas à condições limitantes caracterizadas pela escassez de nutrientes do solo, altas temperaturas e salinidade, deficiência hídrica, ventos contínuos que favorecem a mobilidade de sedimentos e índices elevados de irradiação luminosa (Melo Jr. Boeger, 2017).

Devido a estes fatores, as espécies vegetais residentes necessitam de uma série de adaptações que lhes permitem crescer e sobreviver em condições limitantes, caracterizando-as como uma vegetação xeromórfica (Melo Júnior & Boeger, 2016). Há consenso que a luminosidade é um dos fatores ambientais mais críticos para a sobrevivência das plantas, uma vez que afeta processos de sucessão ecológica e estratégias de crescimento em espécies pioneiras ou não-pioneiras (Jardim et al., 2018). As adaptações decorrentes podem ser entendidas como ajustes morfoanatômicos, ecofisiológicos ou fenológicos resultantes da sua capacidade genotípica de produzir fenótipos adaptáveis às condições impostas pelo ambiente (Valladares et al., 2006). Estudos sobre a variabilidade estrutural e o potencial plástico de espécies de Restinga tem contribuído para entender os mecanismos ecológicos funcionais que determinam a montagem das comunidades florísticas, com destaque aos trabalhos realizados nas Restingas do sudeste (Rosado, 2013) e sul (Melo Júnior & Boeger, 2015; Liberato & Melo Júnior, 2016; Melo Júnior &

Boeger, 2016; 2017; Amorim & Melo Júnior, 2017a; 2017b; Matilde-Silva & Melo Júnior, 2017; Melo Jr. & Boeger, 2018) do Brasil.

Em sua totalidade, esses estudos abordaram espécies de hábitos herbáceo, arbustivo ou arbóreo, cujas estratégias ecológicas são fortemente responsivas aos *drivers* ambientais da fertilidade edáfica e disponibilidade hídrica. Estudos funcionais com espécies epífitas são inexistentes no contexto das Restingas sul brasileiras, apesar deste componente ser ricamente diverso em suas comunidades arbóreas e florestais (Lima 2014). Dentre as famílias de plantas predominantemente epífitas de maior importância na flora vascular de regiões tropicais e subtropicais úmidas destaca-se Orchidaceae, sendo considerada a maior e mais especializada família com representantes epífitos (Wängler et al., 2015). Só no Brasil há por volta de 2.496 espécies agrupadas em 221 gêneros distribuídos em todos os biomas (BFG, 2015). No estado de Santa Catarina são registradas 503 espécies reunidas em 107 gêneros, dentre os quais *Vanilla* (BGF, 2015), com apenas três espécies *V. edwallii* Hoehne, *V. dietschiana* Edwall e *V. chamissonis* Klotzsch (Flora do Brasil 2020). A espécie *V. chamissonis*, alvo de intenso extrativismo em função do seu uso comercial (Flora do Brasil 2020), está presente nos domínios fitogeográficos da Amazônica, Caatinga, Cerrados e Mata Atlântica (Flora do Brasil 2020), sendo neste último ocorrente nas Restingas (Barros et al., 2015).

O presente estudo objetivou identificar as estratégias funcionais de *Vanilla chamissonis* (Orchidaceae) associadas às condições ambientais de distintos microhabitats de uma Restinga da planície costeira do Estado de Santa Catarina. São hipóteses deste estudo: a) ajustes ecofisiológicos nos teores de clorofila são condicionados à variação da luminosidade recebida pelas populações; b) ajustes morfoanatômicos em atributos foliares são influenciados pela variação de luminosidade, disponibilidade hídrica e fertilidade do solo nos microhabitats ocupados pela espécie.

Material e métodos

Área de estudo – compreende o remanescente de Restinga pertencente ao Parque estadual do Acaraí (PEA), São Francisco do Sul, Santa Catarina (26°18'S e 48°33'O), e tem área de 6.667ha (Melo Jr. & Boeger, 2015). O clima é

classificado, segundo Köppen, como Cfa (mesotérmico sem estação seca definida e com verões quentes), apresentando pluviosidade anual de 2.372 mm e temperatura média anual de 21,3°C (EPAGRI, 2017). O relevo é caracterizado como planície costeira coberta por diferentes formações de Restinga, com demarcada variação fisionômica no sentido mar-continente, incluindo as formações Herbácea, Arbustiva, Arbustivo-arbórea e Floresta de Transição, além de outras formações menos representativas, como Floresta Brejosa de Restinga, Floresta Ombrófila Densa Submonana, Várzea e Manguezal (Melo Júnior & Boeger, 2015). Os solos são caracterizados como: Neossolo Quartzarênico na formação Herbácea, Espodossolo Ferrihumilúvico, de caráter não hidromórfico, nas formações Arbustiva e Arbustivo-arbórea, e Espodossolo Ferrihumilúvico em conjunto com Organossolo Háptico, de caráter hidromórfico, na Floresta de Transição. As formações de Restinga Arbustiva (RAR) e Floresta Brejosa de Restinga (FBR) foram tidas como áreas de amostragem e compreendem parcelas extras da grade padrão do Programa de Pesquisa em Biodiversidade – PPBio instalado no PEA, que adota o sistema RAPELD de pesquisa ecológica de longa duração.

A espécie em estudo - *Vanilla chamissonis* Klotsch (Orchidaceae) é uma espécie de hábito hemiepipítico com distribuição geográfica presente em quase todas as áreas tropicais do globo com exceção da Austrália. No Brasil, ocorre no Norte (Amazonas), Nordeste (Bahia, Pernambuco), Centro-Oeste (Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso), Sudeste (Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo) e Sul (Paraná, Santa Catarina), sendo presente em um grande número de regiões fitogeográficas (Flora do Brasil 2020). Diferentemente das demais espécies de orquídeas encontradas na Restinga, possui interesse extrativista em função do seu fruto ser matéria-prima para a extração da baunilha, produto de alto valor no mercado alimentício (Flora do Brasil 2020).

Heterogeneidade ambiental - foi determinada por meio da caracterização nutricional do solo, salinidade, disponibilidade hídrica e radiação fotossinteticamente ativa (PAR). A análise química do solo, em triplicata, foi baseada em amostras compostas por formação de Restinga, produzidas por meio da homogeneização de cinco amostras de solo coletadas dos 15cm superficiais junto à cada espécime de *V. chamissonis*, conforme protocolo padrão (EMBRAPA 2013). Foram consideradas as variáveis de pH, fósforo (P), potássio (K), cálcio

(Ca), sódio (Na), magnésio (Mg), alumínio (Al), soma das bases (SB), capacidade de troca catiônica (CTC) e matéria orgânica (MO). A disponibilidade hídrica foi verificada por meio do método de umidade gravimétrica (EMBRAPA, 2013). A PAR incidente nas duas áreas foi tomada com o auxílio de um luxímetro digital.

Coleta de material botânico e atributos funcionais – foram selecionados 20 indivíduos em cada formação de Restinga, dos quais foram coletadas sete folhas entre o 4° e 9° nós, a partir do ápice da planta. Destas, cinco folhas foram utilizadas para a morfologia, uma para a ecofisiologia e outra destinada à análise anatômica. O número reduzido de folhas coletadas por indivíduo decorreu da pouca quantidade de folhas completamente expandidas nos espécimes e passíveis de serem coletadas sem comprometer o seu desenvolvimento.

Os atributos morfológicos avaliados foram: massa fresca e massa seca foliar (MFF e MSF, g), obtidas em balança analítica de precisão; área foliar (AF, cm²), mensurada por meio de imagem digitalizada em scanner de mesa acoplado ao software Sigma Scan Pro (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA); e a área específica foliar (AEF, cm².g⁻¹), obtida por meio da razão entre a área foliar a massa seca foliar.

A folha destinada à anatomia foi fixada em campo por imersão em FAA70 por 48 horas e posteriormente acondicionada em álcool 70%. Preparações histológicas permanentes foram feitas a partir de secções transversais do terço médio do limbo foliar com auxílio de navalha descartável, sendo os cortes histológicos clarificados com hipoclorito de sódio, corados com azul de astra + safranina (9:1) e montados em resina sintética do tipo verniz vitral. As medidas anatômicas e as fotomicrografias foram obtidas por meio do uso do software Dino Eye 2.0 acoplado a microscópio de luz transmitida Olympus CX 200. Foram considerados como atributos anatômicos: a espessura das faces adaxial e abaxial da epiderme + cutícula (µm), a espessura do mesofilo (µm) e a espessura total do limbo (µm).

Foram considerados como atributos ecofisiológicos os teores de clorofila *a* e *b* e total, mesurados em folha recém coletada, e o grau de suculência. Os teores de clorofila foram determinados por meio da maceração 0,5 g do limbo foliar de cada indivíduo amostral, com adição de 5 ml de acetona 80%. O conteúdo foi transferido para tubos de centrifugação revestidos

com papel alumínio. As amostras foram centrifugadas por 10 minutos a 2000 RPM em centrífuga Sigma 3K12. Após a centrifugação, 0,5 ml do extrato foi diluído em 5 ml de acetona 80%, transferindo-se uma parte para cubetas. As leituras foram realizadas em Espectrofotômetro Biospectro SP 22 com comprimentos de onda de 645 e 663 nm, para estimar, respectivamente os conteúdos de clorofilas a e b. O grau de suculência foi determinado pela razão entre MFF e MSF.

Análise estatística - médias e respectivos desvios padrão foram calculados para todos os atributos biológicos e variáveis ambientais consideradas. Atendidas a premissa de normalidade de resíduos, as médias dos atributos funcionais por população amostral e das variáveis ambientais foram comparadas por meio do Teste t de Student, com $p < 0,05$ (Zar, 2013). A análise de componentes principais (PCA) foi empregada para determinar a maior variância entre os atributos funcionais e entre as variáveis ambientais. O resultado da PCA, tanto para os dados biológicos quanto para os ambientais, foi tomado como base para a seleção de variáveis preditoras e variáveis respostas a serem usadas na análise de Regressão Linear (R core team, 2018). Todas as análises estatísticas foram realizadas em software R Studio com interface ao pacote R *commander* (R core team, 2018).

Resultados

Heterogeneidade ambiental

As formações de Restinga estudadas apresentam solos com distintas condições de fertilidade, sendo o solo de FBR mais fértil, representado por altos valores de soma de bases, CTC e matéria orgânica. Entretanto, ambos os solos são caracterizados como solos ácidos. O solo da FBR apresentou teores de fósforo e potássio três e cinco vezes superiores, respectivamente, aos registrados em RAR. Os minerais cálcio, magnésio e alumínio também apresentaram maiores teores em FBR, porém com uma diferença menos acentuada. O teor de sódio no solo, representativo da salinidade, foi duas vezes superior em FBR. A disponibilidade hídrica foi cinco vezes superior em FBR em relação a RAR. A radiação fotossinteticamente ativa incidente sobre a população de *V. chamissonis* do ambiente de FBR foi inferior àquela sobre a população de RAR. A tabela 1 sumariza as variáveis ambientais.

A análise de componentes principais (PCA) mostrou que os dois primeiros eixos explicaram juntos 99,93% da variância total dos dados (Figura 1, Tabela 1). O eixo principal 1, com explicação de 96,73% da variância, foi mais relacionado à radiação fotossinteticamente ativa, à capacidade de troca catiônica e ao teor de matéria orgânica. O eixo principal 2 explicou 3,20% da variância e esteve mais relacionado à variável da disponibilidade de água no ambiente.

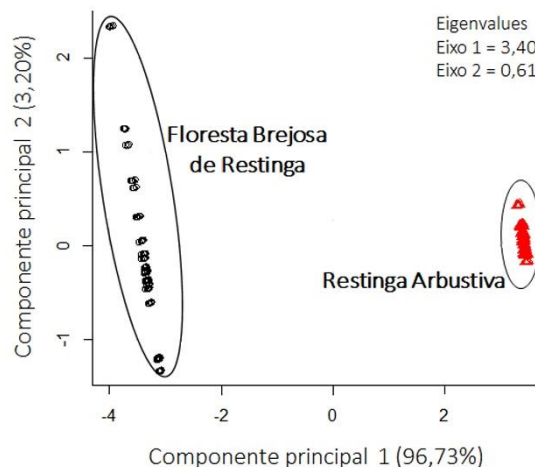


Figura 1. Análise de componentes principais das variáveis ambientais das formações de Restinga do Parque Estadual Acaraí, São Francisco do Sul, SC. Os dois primeiros eixos principais explicam 96,73% e 3,20% da variância dos dados, respectivamente.

Atributos funcionais

A espécie *V. chamissonis* apresentou adaptações estruturais e ecofisiológicas em resposta a heterogeneidade ambiental entre as formações de Floresta Brejosa de Restinga (FBR) e a Restinga Arbustiva (RAR) (Tabela 2). Na formação de FBR as folhas de *V. chamissonis* apresentaram maior alocação de biomassa, representada pelo valor de massa seca. As espessuras dos tecidos foliares (epidermes adaxial e abaxial e mesofilo) foram maiores em RAR, resultando em um limbo mais espesso nos indivíduos desta formação. Os teores de clorofila a, b e total foram maiores nos indivíduos de FBR, os quais também apresentaram folhas mais suculentas que em RAR. A área foliar específica não diferiu entre as populações estudadas.

A análise de componentes principais (PCA) mostrou que os dois primeiros eixos explicaram juntos 62,33% da variância total dos dados (Figura 2, Tabela 2). Os teores de clorofila a b e total foram mais relacionadas ao eixo principal 1, que explicou 46,13% da variância. Já o eixo principal 2 explicou 16,20% da variância e esteve

mais relacionado aos atributos funcionais de área foliar, e grau de suculência.

Tabela 1. Valores médios, desvios-padrão e valor de importância na PCA das variáveis ambientais de Floresta Brejosa de Restinga (FBR) e Restinga Arbustiva (RAR) do Parque Estadual Acaraí (PEA), São Francisco do Sul, SC. Legenda: P - fósforo, K - potássio, Ca - cálcio, Na - sódio, Mg - magnésio, Al - alumínio, SB - soma de bases, CTC - capacidade de troca catiônica, MO - matéria orgânica, PCA1 – componente principal 1, PCA2 – componente principal 2. Letras diferentes representam diferença estatisticamente significativas com $p \leq 0,05$.

Variável ambiental	Formação da restinga		Componente principal	
	FBR	RAR	PCA1	PCA2
pH	4.04 ± 0.03 ^b	5.04 ± 0.03 ^a	0.292	0.074
P (mg/dm ³)	22.84 ± 0.03 ^a	5.84 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.070
K (mg/dm ³)	144.04 ± 0.03 ^a	24.04 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.070
Ca (mg/dm ³)	2.64 ± 0.03 ^a	0.03 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.069
Na (mg/dm ³)	100.04 ± 0.03 ^a	34.04 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.070
Mg (cmolc/dm ³)	1.94 ± 0.03 ^a	0.54 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.068
Al (cmolc/dm ³)	2.04 ± 0.03 ^a	0.24 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.068
SB	4.87 ± 0.03 ^a	0.93 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.070
CTC (%)	71.97 ± 0.03 ^a	2.73 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.070
MO (%)	11.44 ± 0.03 ^a	1.24 ± 0.03 ^b	-0.293	-0.070
Disponibilidade de água (%)	231,20 ± 10.69 ^a	45,60 ± 1.82 ^b	-0.234	0.972
Radiação fotossinteticamente ativa (μmol.m ² .s-1)	369.49 ± 2.88 ^b	726.39 ± 2.62 ^a	0.293	0.071
Variância explicada pelos componentes			1.160	013.84
Porcentagem total de variância (%)			96,73	3,20

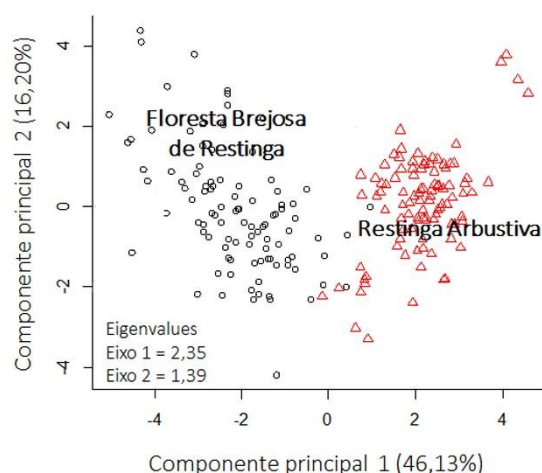


Figura 2. Análise de componentes principais dos atributos funcionais da hemiepífita *Vanilla chamissonis* (Orchidaceae) oriunda das formações de Restinga Arbustiva e Floresta Brejosa de Restinga do Parque Estadual Acaraí, São Francisco do Sul, SC. Os dois primeiros eixos principais explicam 46,13% e 16,20% da variância dos dados, respectivamente.

Tabela 2. Valores médios, desvios-padrão e valores de importância na PCA dos atributos estruturais e ecofisiológicos foliares de *Vanilla chamissonis* (Orchidaceae) em Floresta Brejosa de Restinga (FRB) e Restinga Arbustiva (RAR) do Parque Estadual Acaraí, São Francisco do Sul, SC. Legenda: PCA1 – componente principal 1, PCA2 – componente principal 2. Letras diferentes representam diferença estatisticamente significativas com $p \leq 0,05$.

Atributo funcional	Formação da restinga		Componente principal	
	FBR	RAR	PCA1	PCA2
Massa fresca (g)	11.14 ± 5.52 ^a	5.31 ± 2.08 ^b	-0.303	0.379
Massa seca (g)	0.61 ± 0.33 ^a	0.28 ± 0.10 ^b	-0.288	0.415
Área foliar (cm ²)	34.77 ± 14.05 ^a	18.97 ± 6.46 ^a	-0.277	0.545
Área específica foliar (cm ² .g ⁻¹)	70.31 ± 40.22 ^a	71.03 ± 25.57 ^a	0.036	-0.357
Espessura da epiderme adaxial (µm)	57.83 ± 13.64 ^b	75.97 ± 15.88 ^a	0.268	0.194
Espessura da epiderme abaxial (µm)	42.05 ± 6.92 ^b	50.40 ± 8.73 ^a	0.243	0.260
Espessura do mesofilo (µm)	2316.11 ± 383.46 ^b	3300.60 ± 683.75 ^a	0.317	0.342
Espessura do limbo (µm)	2415.99 ± 384.43 ^b	3426.98 ± 691.78 ^a	0.320	0.344
Clorofila a (µmol·m ⁻²)	0.44 ± 0.16 ^a	0.14 ± 0.03 ^b	-0.350	0.013
Clorofila b (µmol·m ⁻²)	1.04 ± 0.26 ^a	0.26 ± 0.05 ^b	-0.347	-0.016
Clorofila total (µmol·m ⁻²)	1.27 ± 0.69 ^a	0.41 ± 0.08 ^b	-0.384	-0.016
Grau de suculência (g·cm ⁻²)	0.15 ± 0.05 ^a	0.13 ± 0.03 ^b	-0.140	0.431
Variância explicada pelos componentes			5.53	1.94
Porcentagem total de variância (%)			46,13	16,20

A Regressão linear, realizada a partir das variáveis e atributos funcionais que mais explicaram as diferenças entre as formações de Restinga e as populações de *V. chamissonis*, mostrou interações fortes entre a luz e os atributos funcionais foliares de teor de clorofila *a* ($r^2 = 0.63$, $F_{1,198} = 341,9$, $p < 0.0001$), teor de clorofila *b* ($r^2 = 0.68$, $F_{1,198} = 431,3$, $p < 0.0001$) e clorofila total ($r^2 = 0.84$, $F_{1,198} = 1049$, $p < 0.0001$). Correlações mais fracas foram obtidas entre luz e área foliar ($r^2 = 0.34$, $F_{1,198} = 133$, $p < 0.0001$), CTC e matéria orgânica e massa fresca ($r^2 = 0.32$, $F_{1,198} = 96,44$, $p < 0.0001$; $r^2 = 0.32$, $F_{1,198} = 96,73$, $p < 0.0001$, respectivamente) e massa seca ($r^2 = 0.30$, $F_{1,198} = 86,38$, $p < 0.0001$; $r^2 = 0.30$, $F_{1,198} = 86,78$, $p < 0.0001$). Não houve correlação entre a disponibilidade hídrica e o grau de suculência ($r^2 = 0.002$, $F_{1,198} = 1,42$, $p = 0,23$).

Discussão

A radiação luminosa destaca-se, dentre os recursos ambientais, como aquele que mais exerce influência sobre o desenvolvimento das plantas (Valladares et al., 2011). A radiação luminosa está diretamente relacionada aos nichos das plantas e pode desencadear diversos processos evolutivos por meio de adaptações desenvolvidas pelos vegetais para lidar com condições de luz que não são ótimas para seu desenvolvimento (Valladares et al., 2011). A sua intensidade e qualidade altera não somente a morfoanatomia e a fisiologia das plantas, mas o funcionamento e a montagem das comunidades vegetais (Givnish, 1988). Os efeitos da luz sobre a estrutura foliar das plantas são bem documentados na literatura científica, sendo o conhecimento sobre a organização foliar necessário à compreensão funcional do biodesign que torna a planta hábil na produção fotossintética (Tsukaya, 2006). As espécies que toleram a sombra

ou as que são exigentes por luz são adaptadas para ocupar diferentes posições ao longo do gradiente ambiental lumínico, mostrando variações na forma de captura da luz e conservação de carbono (Mathur et al., 2018).

O padrão de distribuição das orquídeas parece resultar da necessidade de altas intensidades luminosas, sendo a composição do substrato, na maioria das vezes, de importância secundária (Bataghin et al., 2017). Isso deve ser levado em conta, pois o solo da restinga tem alta permeabilidade e possui composição carente em nutrientes em algumas formações, como o observado em RAR. Assim, o ambiente epifítico deve fornecer condições especiais para a flora epífita, de forma a criar um micro-habitat propício ao seu desenvolvimento (Bataghin et al., 2017).

Os resultados obtidos sinalizam que os atributos morfológicos e ecofisiológicos apresentaram variação mais significativa quando comparados aos atributos anatômicos, sendo a radiação luminosa o fator de maior influência sobre as variações interpopulacionais registradas para *V. chamissonis*. As maiores áreas foliares em FBR refletem o resultado da morfogênese foliar em resposta à maior condição de sobreamento imposta pelo dossel das árvores forofíticas de instalação de *V. chamissonis*. Estudos funcionais sugerem que o tamanho da folha pode ser um dos mais importantes atributos de variação entre as espécies, com consequência na estratégia de forrageamento da luz pelas plantas (Westoby, 2002). O aumento da superfície foliar em plantas ciófitas é uma resposta adaptativa que favorece a captação da radiação presente no ambiente (Melo Jr. et al. 2017), pois amplia a interceptação de uma grande quantidade de luz. Tal estratégia tem sido relatada como um padrão comum em espécies de ambientes tropicais estratificados (Melo Júnior et al., 2017). Estudos realizados em diferentes formações de Restinga mostraram acentuada variação no tamanho das folhas ao longo de um gradiente lumínico, representado por espécies com folhas grandes em ambientes fechados e mais sombreados até espécies com folhas pequenas em ambientes abertos e bem iluminados (Melo Júnior & Boeger, 2016; Melo Júnior & Boeger, 2017). A redução da área foliar em plantas sob maior regime de luz favorece o controle da perda de água por transpiração (Givnish, 1988), reduz a temperatura dos tecidos do mesófilo (Klich, 2000) e possibilita as plantas posicionarem suas folhas em micro-manchas ricas em luz em comunidades com grande

adensamento de espécies (Ritchie & Olff, 1999), tal qual ocorre na formação de RAR.

A elevada luminosidade também pode ser precursora de maior suculência foliar (Givnish, 1988), muito embora a maior suculência tenha sido observada em *V. chamissonis* de FBR, formação mais sombreada que RAR, o que pode ter sido influenciado pelos maiores valores de massas fresca e seca foliares nesta formação, já que o grau de suculência é dependente destes atributos. Além disso, outras variáveis ambientais podem alterar a suculência das folhas, tais como a salinidade e a disponibilidade de água presente no solo (Dillenburg, 1986). O aumento da suculência foliar em FBR pode ser uma resposta adaptativa ao estresse salino ocasionado pelas altas concentrações de sódio no solo desta formação (Larcher, 2000). Estudo com *Sorghum bicolor* (L.) Moench (Poaceae) e *Vigna unguiculata* L. (Fabaceae) demonstrou que plantas que sofrem com o estresse salino tem o aumento da suculência como uma regulação da concentração de sais nos tecidos foliares e depende, diretamente, da absorção, transporte e acúmulo de íons nos tecidos foliares, podendo reduzir os efeitos dos sais sobre o seu crescimento (Trindade et al., 2005).

Além de adaptações estruturais, mudanças fisiológicas, como na concentração de metabólitos primários, são importantes para o desenvolvimento de plantas em locais com variação nos níveis de luminosidade. Essa habilidade foi registrada em plantas tropicais como *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (Lecythydaceae), *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) e *Manilkara salzmannii* (A.DC.) H.J.Lam (Sapotaceae), as quais apresentaram maior plasticidade em atributos ligados à fotossíntese do que em atributos morfológicos, com destaque aos pigmentos do cloroplasto (clorofilas *a* e *b*) na determinação da tolerância a alta irradiância expressa por uma relação inversamente proporcional (Gaburro et al., 2014). Sendo assim, a concentração de clorofilas *a* e *b* é um indicador da suscetibilidade da planta à intensidade da luz (Pavlovic et al., 2014). A clorofila *a* é o pigmento responsável pela etapa fotoquímica da fotossíntese, mas sob alta irradiância pode ser inibida por meio dos processos de foto-oxidação ou fotoinibição (Kluge et al., 2015). A foto-oxidação é um processo reversível e está associado à perda da proteína envolvida na transferência de elétrons, enquanto a fotoinibição é gerada pela destruição do pigmento fotossintético que ao absorver muita luz interagem com O₂ produzindo radicais livres, sendo assim um dano

irreversível (Streit et al., 2005). Mesmo a luz sendo um recurso de fundamental importância para qualquer planta em razão do processo fotossintético, a luminosidade excessiva, como registrada em RAR, pode ser prejudicial à planta, ocasionando degradação de proteínas e resultando em um déficit em seu sistema fotossintético principalmente quando combinado com outros fatores estressantes (Barber & Andersson, 1992).

Plantas aclimatadas à sombra, como a população de FBR, apresentaram maiores teores de clorofila quando comparadas às plantas desenvolvidas em RAR, corroborando o observado em outras espécies tropicais (Givnish, 1988). A concentração de clorofila *b*, apresentou uma diferença mais expressiva entre as populações estudadas, do que a clorofila *a*. Isto, porque a clorofila *b* apresenta uma função de pigmento acessório, ampliando a faixa de luz que pode ser absorvida e utilizada no processo de fotossíntese (Senge et al., 2013). A clorofila *b* é, portanto, um pigmento mais eficiente para plantas de subosque, visto que a luz que chega neste ambiente pode ser heterogênea, apresentando diferentes intensidade e cores (Valladares et al., 2011). Essa alteração ecofisiológica atua de forma com que a população submetida ao maior sombreamento em FBR incremente a assimilação de carbono em luz difusa, uma vez que as folhas sob sombra apresentam menor taxa fotossintética (Mathur et al. 2018).

A população de *V. chamissonis* ocorrente em FBR está sob melhores condições nutricionais e hídricas, e apesar de estar sob maior nível de sombreamento, deve apresentar uma alta taxa fotossintética como resultado da maior produção de pigmentos fotossintéticos (Gratani, 2014). Tal predição, pode ser suportada pelos valores de massa seca foliar que evidenciam maior fixação de carbono por unidade foliar em *V. chamissonis* de FBR.

Os ambientes estudados, apresentaram características marcadamente diferentes, mostrando que RAR é um ambiente mais limitante à sobrevivência das plantas em relação à FBR. Como resposta, as plantas apresentam diferentes características estruturais e ecofisiológicas a fim de maximizar o uso de recursos, investindo em crescimento e desenvolvimento. Dentre os atributos funcionais estudados, a área foliar e os teores de clorofila apresentam maior importância para a aclimação de *V. chamissonis* aos seus microhabitats, tanta para o forrageamento da luz quanto para potencializar conversão da energia luminosa em energia química, garantindo sua

sobrevivência em formações florestais e não florestais de Restinga.

Conclusões

1. A qualidade nutricional dos locais estudados é distinta entre si, sendo o substrato da floresta de restinga mais nutritivo em relação ao da restinga arbustiva.
2. Os indivíduos ocorrentes em floresta de restinga apresentaram maior incremento de biomassa devido à melhor qualidade edáfica neste local.
3. A maior suculência foliar registrada em indivíduos de floresta de restinga pode ser uma estratégia para regular o teor de sódio nos tecidos foliares.
4. Em restinga arbustiva há uma maior incidência luminosa sobre *Vanilla chomissonis*, sendo a luz o principal fator de influência nos teores de clorofila.
5. Ajustes ecofisiológicos e estruturais favorecem o estabelecimento e desenvolvimento de *Vanilla chamissonis* em ambientes com diferentes condições ambientais.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade da Mata Atlântica pelo suporte à pesquisa.

Referências

- Amorim, M.W., Melo Júnior, J.C.F., 2017^a. Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Pers.) Wurdack (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de Restinga. *Rodriguésia* 68, 545-555.
- Amorim, M.W., Melo Júnior, J.C.F., 2017^b. Functional diversity of restinga shrub species on the coastal plain of southern Brazil. *International Journal of Development Research* 7, 13189-13202.
- Bataghin, F.A., Pires, J.S.R., Barros, F., Müller, A., 2017. Epífitas vasculares da Estação Ecológica Barreiro Rico, Anhembi, SP, Brasil: diversidade, abundância e estratificação vertical. *Hoehnea* 44, 172-183.

- Barber, J., Andersson, B., 1992. Too much a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends in Biochemical Sciences* 17, 61-66.
- Barros, F., Vinhos, F., Rodrigues, V.T., Barberena, F.F.V.A., Fraga, C.N., Pessoa, E.M. et al. 2015. Orchidaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [Online] Disponível: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB12351>. Acesso: 15/03/2018
- BFG. The Brazil Flora Group. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66, 1085-1113.
- Dillenburg, L.R., Rosa, L.M.G., Oliveira, P.L., 1986. Anatomia foliar de *Blutaparon portulacoides* (St. Hil.) Mears (Amaranthaceae) sob condições salinas e não salinas. *Iheringia Série Botânica* 35, 151-164.
- EMBRAPA. Sistema brasileiro de classificação de solos. 3. ed. Brasília: EMBRAPA; 2013.
- EPAGRI. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Dados meteorológicos. [Online]. Disponível: <http://www.epagri.sc.gov.br>. Acesso: 15/03/2018.
- Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [Online]. Disponível: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB12351>. Acesso:15/03/2018.
- Gaburro, T.A., Zanetti, L.V., Gama, V.N., Milanez, C.R.D., Cuzzuol, G.R.F., 2014. Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. *Brazilian Journal of Botany* 38, 39-49.
- Givnish, T., 1988. Adaptation to sun and shade a whole-plant perspectives: Ecology of photosynthesis in sun and shade. Melbourne: CSINO.
- Gratani, L., 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany* 3-17.
- Jardim, R.I.L., Silva, M.M., Melo Jr., J.C.F., 2018. Efeito do Gradiente de Luminosidade sobre Respostas Estruturais de *Hyeronima alchorneoides* (Phyllanthaceae) em Ambiente Florestal. *Revista Brasileira de Geografia Física* 11, 913-923.
- Klich, M.G., 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany* 44, 171-183.
- Kluge, R.A., Tezotto-Uliana, J.V., Silva, P.P.M., 2015. Aspectos Fisiológicos e Ambientais da Fotossíntese. *Revista Virtual de Química* 7, 56-73.
- Larcher, W., 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. São Paulo: Rima Artes e Textos.
- Liberato, I.S., Melo Júnior, J.C.F., 2016. Morphological plasticity of *Ilex theezans* Mart. ex Reissek (Aquifoliaceae) in two-restinga vegetation of Santa Catarina coastal plain. *Acta Biológica Catarinense*, 3, 91-101.
- Lima, J. H. Diversidade e riqueza de orquídeas epífitas em Matas de galeria da Floresta Nacional de Brasília-DF. Dissertação. 116 f. Universidade de Brasília.
- Mathur, S., Jain, L., Jajoo, A., 2018. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica* 56, 354-365.
- Marques, M.C., Zwiener, V.P., Ramos, F.M., Borgo, M., Marques, R., 2014. Forest structure and species composition along a successional gradient of Lowland Atlantic Forest in Southern Brazil. *Biota Neotropica* 14, 1–11.
- Marques, M.C., Silva, S.M., Liebsch, D., 2015. Coastal plain forests in southern and southeastern Brazil: ecological drivers, floristic patterns and conservation status. *Brazilian Journal of Botany* 38, 1-18.
- Matilde-Silva, M., Melo Júnior, J.C.F., 2017. Plasticidade da folha e lenho de cinco espécies em duas áreas de restinga no Sul do Brasil. *Iheringia Série Botânica* 72, 173-180.
- Melo Júnior, J.C.F., Boeger, M.R.T. 2018. Riqueza e estrutura de uma comunidade vegetal de dunas na planície costeira de Santa Catarina. *Iheringia, Série Botânica* 73, 290-297.
- Melo Júnior, J.C.F., Boeger, M.R.T. 2016. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. *Acta Biologica Colombiana*, 21, 51-62.
- Melo Jr., J.C.F., Silva, M.M., Amorim, M.W., Tussolini, E.G.R., 2017. Adaptações estruturais de sete espécies ciófitas arbustivas de Floresta Ombrófila Densa. *Hoehnea* 44, 193-201.
- Melo Júnior, J.C.F., Boeger, M.R.T. 2015. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, São Francisco do Sul, Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42, 207-232.
- Melo Júnior, J.C.F., Boeger, M.R.T., 2017. Functional traits of dominant plant species of the brazilian sandy coastal plain. *International Journal of Current Research* 9, 45585-45593.
- Pavlovic, D., Nikolic, B., Duróvic, S., Waisi, H., Andelkovic, A., Marisavljevic, D., 2014. Chlorophyll as a measure of plant health:

- Agroecological aspects. *Pestic. Phytomed* 29, 21–3.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2018.
- Ritchie, M.E., Olf, H., 1990 Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400, 557-560.
- Rosado, B.H.P., Dias, A.T.C., Mattos, E.A., 2013. Going back to basis: importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. *Natureza e Conservação* 11, 15-22.
- Senge, M.O., Ryan, A.A., Letchford, K.A., MacGowan, S.A., Mielke, T., 2014. Chlorophylls, Symmetry, Chirality, and Photosynthesis. *Symmetry* 6, 781-843.
- Streit, N.M., Canterle, L.P., Canto, M.W., Hecktheuer, L.H.H., 2005. As clorofilas. *Ciência Rural* 35, 748-755.
- Trindade, A.R., Lacerda, C.F., Filho, E.G., Prisco, J.T., Bezerra, M.A., 2005. Influência do acúmulo e distribuição de íons sobre a aclimatação de plantas de sorgo e feijão-de-corda, ao estresse salino. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 10, 804-810.
- Tsukaya, H., 2006. Mechanism of Leaf-Shape Determination. *Annual Review of Plant Biology* 57, 477-496.
- 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, 1103-1116.
- Valladares, F., Saldaña, A., Gionoli, E., 2011. Costs versus risks: Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology* 17, 49-55.
- Wängler, M.S., Barberena, F.F.V.A., Lopes, R.C. 2015. Orchidaceae in an Atlantic Forest area: floristics and similarity to other Dense Ombrophilous Forest fragments. *Acta Botanica Brasilica* 29, 82-93.
- Westob M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125-159.
- Zar, J.H., 2013. *Biostatistical Analysis*. 5ed. Yorkshire: Pearson.